



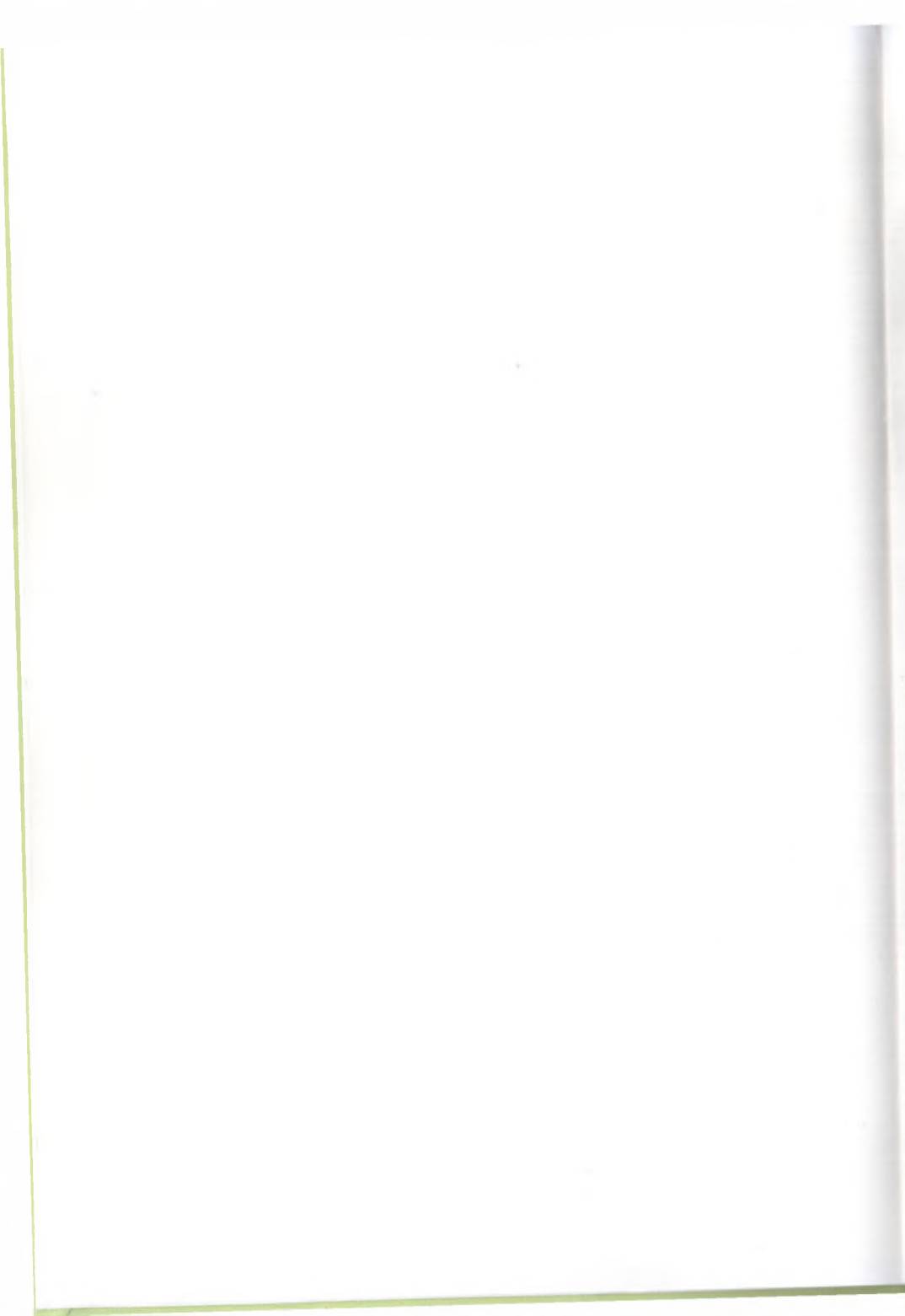
Л.П. Теплова

СЛИЗЕВИКИ, ГРИБЫ, ЛИШАЙНИКИ



Л.П. Теплова

**СЛИЗЕВИКИ
ГРИБЫ
ЛИШАЙНИКИ**



ГОУ ВПО «Чувашский государственный педагогический университет
им. И. Я. Яковлева»

Л. П. Теплова

**Слизевики. Грибы.
Лишайники**

Чебоксары 2008

УДК 58
ББК 28.59
Т 34

Теплова Л.П.

Т 34 Слизевики. Грибы. Лишайники. Учебное пособие. – Чебоксары, 2008. – 182 с.

Важное значение для успешной подготовки учителя биологии имеют учебники и учебные пособия, которые призваны помочь студентам в изучении важнейших представителей органического мира.

В учебнике главным образом рассматривается морфология грибов, способы их размножения, разнообразие и строение плодовых тел и др., значение грибов в биосфере и в хозяйственной деятельности человека. Большинство из рассматриваемых грибов снабжено рисунками с пояснительным текстом, для многих грибов приведены схемы циклов развития, описывается биология некоторых широко распространенных представителей грибов, а также видов, внесенных в Красные книги.

Кроме грибов рассматриваются и другие группы живых организмов – слизевики, лишайники.

В пособии приводятся сведения о развитии микологии и ее отдельных направлений в историческом плане, лихнологии, о выдающихся ученых, прославивших отечественную науку.

Учебник предназначен для студентов биологических специальностей педагогических сельскохозяйственных вузов, для учебных заведений, готовящих кадры для лесного хозяйства.

УДК 58
ББК 28.59

© Теплова Л.П., 2008

Микология: зарождение, становление, развитие

Известно около 1500 наук, изучающих многие вопросы мироздания, взаимоотношений между организмами, явления природы и строение живых и неживых компонентов окружающей среды и т.д. Одни из наук относятся к числу древнейших, возникших на заре становления человека как биологического существа; история некоторых других наук исчисляется всего лишь несколькими десятилетиями XX века, поскольку они сформировались на стыках отдельных наук или являются результатом процесса дифференциации классических наук на отдельные их направления.

Наука о грибах носит название *микологии* (от греч. сл. – «микос» – гриб и «логос» – наука).

Истоки микологии лежат в глубокой древности, относятся к тем временам, когда человек познавал растения с целью использования их в хозяйстве и быту для питания, одежды, врачевания. Уже античные времена характеризовались высоким уровнем практических знаний человека не только растений; греки и римляне знали большое количество грибов и, прежде всего, шляпочных, называемых греками *Mycetes*, а римлянами – *Fungi*.

В трудах великого учёного того времени *Теофраста* (371-286 г.г. до н.э.) наряду с описаниями более 500 растений приводится преимущественно морфологическая характеристика съедобных грибов, имеющих крупные плодовые тела: шампиньоны, сморчки, трюфели. В то же время в его трудах упоминаются также и микроскопические грибы, встречающиеся на листьях винограда.

В поисках истины...

Настоящее имя Теофраста – Тиртамос, Тиртам. Имя Теофраст – «божественный оратор» – дал своему ученику великий учёный античного мира Аристотель. Теофраст справедливо называется в истории наук отцом ботаники. Источниками ботанических познаний Теофраста служили сочинения его предшественников – учёных и практиков из числа землевладельцев, фармакологов и др. Из ботанических сочинений Теофраста до современников сохранились два: 10- томная «Естественная история растений» и 8- томный труд «О причинах растений». В своих трудах наряду с описанием применения растений в хозяйстве и медицине он рассматривал вопросы теоретического характера (строение и географическое распространение растений, влияние почвенных и климатических условий на них), сделал попытку систематизировать растения и т.д.

После Теофраста упоминание о грибах встречается у некоторых римских учёных – *Педония Диоскорида* (I век н.э.) и *Плиния Старше-*

го (23-79 г.г.). Диоскорид, служивший военным врачом римского войска, написал фармакологическое сочинение «О лекарственных средствах», в котором дал описание около 600 видов растений, используемых в качестве лекарственных средств, в том числе несколько съедобных и ядовитых грибов, указал на лечебные свойства листовичного трутовика. Плиний Старший в своём труде «Естественная история» охарактеризовал распространённые виды грибов, особенно детально – ядовитые.

Появившиеся в человеческом обществе знания об использовании грибов закреплялись, передаваясь из поколения в поколение.

Что же касается происхождения грибов, то в течение длительного времени вплоть до середины 19 века многие исследователи придерживались учения *Аристотеля* (384-322 г.г до н.э.) о самопроизвольном зарождении грибов из гниющих веществ (так же как и многие животные и растения). Массовое появление грибов после дождя в те времена связывалось с ударами молний. В эпоху Средневековья и даже в более поздние времена некоторые грибы (решёточник красный и мутинус собачий) считались естественным продуктом гниения, паразитические грибы – спорынья, головня, трутовики – продуктом выделений тканей растений.

От средних веков о грибах до нас дошло мало данных. Однако изображения грибов, сделанные в разные времена, были найдены и в Заполярье и на территории Азии, Северной и Центральной Америки.

В эпоху Возрождения, характеризующейся развитием всех естественных наук, появились новые сведения о строении, распространении, размножении грибов, влиянии на растения и животных отдельных групп грибов. Одновременно естествоиспытателями делались и открытия в области познания биологии грибов; в то же время представления о грибах часто были наивными. Так, французский ботаник *Вейан* в 1727 г. писал, что грибы – изобретение дьявола, придуманное им для того, чтобы нарушить гармонию остальной природы, смущать и приводить в отчаяние исследователей-ботаников, а в одном из немецких травников говорилось: «Грибы называются детьми богов, ибо они рождаются без семян, не так, как другие».

В 1665-1675 г.г. первые микроскописты *Р. Гук* (1635-1703) – английский физик и *М. Мальпиги* (1628-1694) – итальянский естествоиспытатель изучали под большим увеличением линзы ржавчинные грибы и изобразили их так точно, что по этим рисункам и сейчас без труда можно определить описанные ими виды. Но появление ржавчин-

ных грибов на растениях они считали следствием видоизменений листьев.

Некоторые сведения о дрожжевых грибах имеются в сочинениях голландского натуралиста и микроскописта *А. Левенгука* (1632-1723).

Шведский ботаник *К. Линней* (1707 - 1778) в своей «Системе природы», вышедшей в 1735 г., описал 95 видов грибов, однако, не сумев их проклассифицировать, определил выделенную им группу как хаос, в котором якобы невозможно найти никакой системы. «Fungorum ordo chaos est» – «Порядок грибов хаос есть», – писал К. Линней. Австрийский ботаник *Ф. Унгер* в своей книге «Сыпи у растений» (1883) писал: «Болезненное состояние соков – причина болезней, грибные организмы – следствие».

В начале 19 века начались более широкие исследования грибов. Этому способствовали не только усовершенствование микроскопа, но и необходимость получить больше сведений о грибах, вызывающих болезни с/х растений. К этому времени учёными и практиками было описано множество грибов. Чтобы разобраться в их исключительном многообразии, необходимо было их классифицировать. Именно с этого времени микология утвердилась как наука.

Систематика и эволюция грибов

Первая попытка классификации грибов была предпринята Плинием Старшим. Он разделил грибы на две группы: съедобные и ядовитые. Такой подход к классификации объяснялся тем, что в Древнем Риме очень высоко ценились съедобные качества цезарского гриба (*Amanita caesarea L.*), называемого также кесаревым грибом.

В эпоху Возрождения австрийский ботаник *Ш. Клузиус* (1526-1609) описал более 100 видов грибов Венгрии и разделил грибы на 2 класса: съедобные и вредные. Он охарактеризовал их достаточно хорошо, описания дополнил искусными гравюрами на дереве.

Важнейшие труды по систематике грибов были выполнены голландским врачом, микологом, работавшим в Германии и Франции *Х. Персоном* (1755-1837), и шведским ботаником *Э. Фризом* (1794-1878). Персоном был составлен двухтомный список грибов, который содержал как описания видов, так и вполне разработанную их классификацию («Synopsis methodica fungorum», 1801). В течение почти 30 лет этот труд являлся единственной полной сводкой о грибах. Описания Персона настолько точны, что многие выделенные им виды при-

знаны и сейчас. Э. Фриз создал фундаментальный труд «Система микологии» («Systema mycologicum», 1821-1832), в котором описано и разделено на определённые группы несколько тысяч видов грибов на основе их анатомии. Работы Персоона и Фриза создали фундамент для последующего развития микологии как самостоятельной науки.

Наибольшее значение для развития микологии в 19 веке имели труды *А. де Бари* (1831-1888), касающиеся как биологии отдельных грибов, так и их классификации.

В поисках истины...

Антон де Бари – миколог первой величины, один из основателей микологии и фитопатологии, ректор старейшего Страсбургского университета. По его инициативе была создана исследовательская лаборатория, в которой под его руководством работали ученики из разных стран, в том числе и из России: М.С. Воронин, А.С. Фаминцын, В.И. Беляев, И.Н. Горожанкин, И.В. Баранецкий, Ф.М. Каменский, И.Ф. Шмальгаузен, С.Н. Виноградский, внёсшие впоследствии большой вклад в российскую биологическую науку.



А. де Бари



М.С. Воронин



А.С. Фаминцын

Воронин Михаил Степанович (1838-1903) явился основоположником микологии и фитопатологии в России и заслужил своими трудами мировую славу. Занимался преимущественно изучением паразитных грибов. Им впервые доказана паразитная природа заболевания капусты, известного под названием «капустной килы», возбудитель которого гриб *Plasmidiophora brassicae* был им подробнейшим образом изучен, описан и изображён на нескольких прекрасно выполненных таблицах.

Он обстоятельно изучил ржавчину подсолнечника (*Puccinia helianthi*), плодовую гниль яблок, вишен, слив, болезней брусники, отдельные виды головнёвых грибов; одним из первых обратил внимание на явление так называемого «пьяного хлеба» на территории Приморского края.

Фаминцын Андрей Сергеевич (1835-1918). Будучи студентом Петербургского университета был награждён золотой медалью за работу «Естественная история хвойных санктпетербургской флоры». В лаборатории де Бари изучал водоросль *Volonia utricularis*. Вместе с Баранецким занимался изучением водорослей, входящих в состав лишайников. Впоследствии стал блестящим физиологом растений: изучал развитие

зародышей у некоторых цветковых растений, выдвинул гипотезу о том, что растительная клетка – это симбиотический организм, детально изучил способность хлоропластов к передвижению, строение крахмальных зёрен, процесс усвоения углерода в зависимости от освещения при фотосинтезе. Всю свою жизнь следовал девизу: «*Vitam impendere vero* – жизнь посвятить служению истине».

Баранецкий Иосиф Васильевич (1843-1905). После защиты в Петербурге магистерской диссертации работал в исследовательской лаборатории в Галле (Германия), созданной под руководством де Бари. Открыл новый род примитивных сумчатых грибов *гимноаскус* (*Gymnoascus Reessii*) и описал у него половые органы, малоизвестные в то время у аскомицетов. Работа была доложена Баранецким Третьему съезду русских естествоиспытателей в 1871 году. Описал вместе с Фаминциным водоросли, участвующие в формировании лишайников.



И.В. Баранецкий



И.Ф. Шмальгаузен



С.Н. Виноградский

Шмальгаузен Иван Фёдорович (1849-1864). Русский ботаник, член-корреспондент Петербургской Академии наук. После окончания Петербургского университета (1871) стажировался в лаборатории де Бари. Один из основоположников отечественной палеоботаники.

Виноградский Сергей Николаевич (1856-1953). После окончания Петербургского университета и защиты диссертации «О влиянии внешних условий на развитие гриба *Mycoderma vini*» продолжил своё образование в лаборатории де Бари; впоследствии стал основоположником почвенной микробиологии.

Горожанкин Иван Николаевич (1848-1904). В лаборатории де Бари изучал половой процесс хвойных. Этой работой Горожанкин создал себе имя крупного морфолога, результаты исследований были опубликованы в Страсбурге. Высоко ценил своего учителя: «Начитанность у де Бари громадная... Его специальность – грибы и низшие растения вообще да анатомия». Среди ботаников России Горожанкин считается основателем большой школы морфологов растений.

Беляев Владимир Иванович (1855-1911). В молодые годы по совету Горожанкина также работал в лаборатории де Бари, где занялся изучением развития ржавчинного гриба *Sorosporium Saponariae*. Описал строение ядер, гиф гриба и органов спороношения,



И.Н. Горожанкин



В.И.Беляев

которые вообще до него редко наблюдали. Беляев дал высокую оценку личности своего учителя: «...ни к кому более, как к де Бари, не должны ехать те русские молодые ботаники, которые желают серьёзно учиться. Это прежде всего замечательный учитель». После работы в лаборатории по рекомендации М.С. Воронина Беляеву предложили место доцента в Варшавском университете. Мировую известность среди ботаников Беляев получил по работам о мужских гаметофитах и их развитии; он явился пионером в описании редукционного деления, внёс много нового и ценного в растительную эмбриологию.

В конце 19 века немецкие исследователи *Г. Карстен* (1863-1933), *А. Фишер* (1858-1913), *О. Брефельд* (1839-1925) и австрийский физиолог растений *Ф. Генель* (1852-1920) создали свои системы грибов. Одной из первых наиболее разработанных систем сумчатых грибов является система *Линдау* (1897). В России филогенетические системы были созданы в 1902 г. *К.Н. Декенбахом* (1866-1931), в 1916г. – *Х. Я. Гоби* (1847-1919), в 1926 г. – *А.А. Ячевским* (1863-1932).

На основе характера полового процесса основная система классификации грибов была построена *А. де Бари*. Грибы в его системе подразделялись на следующие классы: *Архимицеты*, *Фикомицеты*, *Аскомицеты*, *Базидиомицеты* и *Несовершенные грибы*. В системе де Бари обращают на себя внимание два обстоятельства: первое – это выведение аскомицетов из фикомицетов в качестве основного эволюционного ствола и второе – представление о базидиомицетах как об уклонившейся ветви. Основные классификационные группы, выделенные де Бари, долгое время оставались незабываемыми. Система долгое время почти не подвергалась изменениям.

В первой четверти 20 века исчерпывающую сводку по систематике грибов дал американский миколог профессор Корнуэльского университета *Г. Фитц-Патрик* (1886-1941).

Крупным вкладом в систематику грибов является труд итальянского миколога *П. Саккардо* (1845-1920). Им подготовлено 25-томное издание, в котором описано 74 тыс. 323 вида грибов (первый том вышел в 1882 г., последний – в 1931 г.). Система Саккардо имела важное значение для определения грибов, но в то же время не давала никакого представления об их филогенетических связях.

В этот период систематики-микологи для решения своих задач привлекли новые методы, в частности, поляризованный свет, люми-

несцентный метод и др., позволившие выявлять физиологические, биохимические отличия и устанавливать родственные связи отдельных групп грибов.

В 1932 году система сумчатых грибов была предложена *Наннфельдтом*. Эта система явилась логическим завершением целого этапа исследований по таксономии сумчатых грибов. Однако в дальнейшем она не избежала критики и ревизии.

В 40-60 г.г. 20 века материалы, касающиеся таксономии грибов были опубликованы американским микологом *Е. Беси* (1950-1964) и советским микологом *Курсановым Л.И.* (1877-1954).

В 1969 г. получила широкую известность среди микологов работа *Н. Крайзеля* «Основные линии естественной системы грибов».

В 70-80-х г.г. появляются многочисленные работы советских микологов, посвящённые филогении и эволюции отдельных групп грибов (*Головин*, 1964; *Зеров Д.К.*, *Зерова М.Я.*, 1968; *Гарибова Л.В.*, 1974; *Томилин Б.А.*, 1967-1968, 1974; *Каратыгин И.В.*, 1971, 1974) и миксомицетов (*Сизова Т.П.*, 1974). В тот же период опубликованы работы по внутривидовой изменчивости грибов (*Горленко М.В.*, 1974 и др.).

Размножение и онтогенез грибов

Первые наблюдения в этой области были сделаны в 1729 г., когда итальянский учёный *П. Михели* (1679-1737) обнаружил у шляпочных грибов споры и назвал их семенами. Он наблюдал в микроскоп не только споры, но и их отделение от плодовых тел и прорастание (название «споры» было предложено немецким ботаником *Гедвигом* позже, в 1778 г.) и прочно утвердилось.

Первый эксперимент со спорами в 1820 г. выполнил немецкий ботаник *Н. Эзенбек* (1776-1837): он высеял на хлеб споры мукора и получил на нём спорангии. Немецкий зоолог *Х. Эренберг* (1795-1876) в том же году, изучая под микроскопом споры мукора, увидел их прорастание и образование мицелия.

В 1834 г. французский учёный *Г. Дютроше* (1776-1847) выступил с утверждением, что шляпочные грибы представляют собой плодоношения скрытых под землёй разветвлённых нитевидных растений.

В начале 19 века в области размножения грибов начались более широкие исследования. Этому способствовало не только усовершенствование микроскопа, но и то обстоятельство, что грибы являются причиной болезней многих с/х растений. Труды братьев *Тюлян* – *Луи*

(1815-1885) и *Шарля* (1816-1885), а также А. де Бари посвящены онтогенезу различных групп грибов: мучнеросных, пиреномицетов, головнёвых, ржавчинных, подземных паразитических грибов. Ш. Тюлян установил явление плеоморфизма, т.е. образование одним видом в течение цикла развития гриба разных форм спороношений. Де Бари выявлены 5 форм спороношений у ржавчинных грибов, установлено явление разнохозяйности у грибов. Крупнейшей заслугой де Бари является открытие полового процесса у фикомицетов и сумчатых грибов, хотя многие учёные высмеивали представления де Бари по поводу этого способа размножения грибов, называя их «истечением заболелешего ума». В работе «Материалы по морфологии и физиологии грибов» (1870) он приводит описание половых органов и развитие сумки у пиронемы. Однако слияния мужских и женских клеток он не видел.

В 20 веке в изучении онтогенеза грибов стал широко использоваться цитологический метод. Трудami французского ботаника *П. Данжара* (1862-1947), английского ботаника *Д. Гвин-Вогана* (1871-1915) и немецкого миколога *П. Клауссена* (1877-1959) установлено чередование ядерных фаз у аскомицетов.

Применение цитологических методов исследований к высшим грибам – сумчатым и базидиомицетам – способствовало новому пониманию половой функции и смены генераций. Немецкий миколог *К. Аренс* (р. 1902), работавший в Бразилии, проследил у пероноспорных грибов прорастание ооспор с происходящим редукционным делением ядра, показал, что у низших грибов вся жизнь проходит в гаплоидном состоянии, а диплоидной является только зигота.

В области изучения обооплоности и раздельнополюности у грибов получили известность работы американского миколога и генетика *А. Блексли* (1874-1954). В 1904 г. им был открыт гетероталлизм у муконовых грибов, а затем был он найден и у других грибов (головнёвых, оомицетов, гименомицетов, ржавчинных) и миксомицетов.

Исследованиями, проведёнными в 1926 г. русским микологом, работавшей в США, *С. А. Сатиной* (р. 1879) и А. Блексли выявлена химическая основа дифференциации полов; они выяснили, что содержимое мужских мицелиев обладает меньшей восстановительной способностью, чем женских.

Исследования немецкого миколога *Г. Книпа* (1881-1930) показали, что у гименомицетов кроме обычного разделения по биполярному типу (мужской и женский пол) наблюдается тетраполярное разделение,

т.е. наличие четырёх групп неодинаковых в половом отношении спор и вырастающих из них мицелиев. Тетраполярность обусловлена двумя парами генов, которые наследуются независимо друг от друга. После Книпа это же явление наблюдали у головнёвых грибов американский миколог У. Ханна (р.1892) и немецкий миколог Р. Баух (р. 1897).

В нашей стране над изучением полового процесса грибов работала миколог Л. И. Курсанов и ботаник Н.А. Комарницкий (1888-1962). Микологические исследования Курсанова (1945) и его школы внесли ясность в процесс возникновения двуядерности у ржавчинных грибов. Он выяснил место возникновения двуядерности и доказал, что клетки, где происходит образование дикариона, принципиально ничем не отличаются от других клеток гаплоидного мицелия.

Физиологические и биохимические исследования грибов

Начало физиологическому направлению в изучении грибов положили в середине 19 века работы Л. Пастера (1822-1895) с дрожжевыми грибами.

С целью изучения грибов в этот же период де Бари предложил метод их культивирования и всю жизнь пользовался этим методом. Его ученик О. Brefeld пошёл дальше и разработал метод получения культуры грибов на желатине.

В конце 19 – нач. 20 в.в. физиологическое направление в микологии развивалось в сторону разрешения практических проблем, с одной стороны, и чисто теоретических вопросов – с другой. Грибы стали одним из основных объектов экспериментальных исследований по вопросам дыхания, брожения. Особенно много работ было посвящено плесневым и дрожжевым грибам, продукты вторичного метаболизма которых стали играть важную роль в производстве антибиотиков. Период с 1940 по 1960 г.г. называют эрой антибиотиков, т.к. в эти годы началось промышленное производство пенициллина. Важнейшие исследования по физиологии грибов выполнены в Берлине немецким ботаником Г. Клебсом (1857-1918), в России – русскими учёными К.А. Пуршевичем (1866-1916), Д.И. Ивановским (1864-1920), С.П. Костычевым (1877-1931). Их труды имеют мировое значение, в особенности работы Костычева о дыхательных и брожительных процессах.

Основой для биохимических исследований явилось открытие братьями Бюхнер в 1897 г. зимазного комплекса – смеси энзимов (ферментов), лежащих в основе спиртового брожения.

В середине 20 века в области биохимии низших грибов успешно работал английский биохимик *Д. Биркиншоу* (р. 1894), по белкам у плесневых грибов – немецкий биохимик *Д. Тиуков*, польский биохимик *Т. Хжонц* (1877-1943). В этой области из советских работ следует отметить труды *Н.Н. Иванова* (1884-1940) и его школы. Иванов установил наличие у грибов разных групп мочевины, получающейся в результате распада белков.

В последнее десятилетие 20 и начале 21 в.в. целью многих работ в этой области были поиск и изучение новых штаммов базидиальных грибов – продуцентов лакказ, а также нахождение ферментов с новыми физико-химическими свойствами, что связано с широкими прикладными аспектами использования этих ферментов (получение биопластика, биотопливных элементов, органический синтез и т. д.)



Д.И. Ивановский



Ф.М. Каменский



С.И. Ростовцев

Изучение микоризы

В 1880 г. профессор Одесского университета *Ф.М. Каменский* (1851-1912) открыл симбиоз грибных гиф с корнями травянистого растения поддельника, а затем в 1881-1882 г.г. – с корнями некоторых хвойных деревьев. В 1885 г. немецкий миколог *А. Франк* (1839-1900) независимо от Каменского также открыл явление микоризы. В начале 20 века в истолковании явления микотрофии была выдвинута новая теория углеродного питания высших растений при помощи микоризы. В 1926 г. англичанка *М. Леннан* доказала, что между грибом и высшим растением существует обмен веществ. Австралийский миколог *Г. Янг* считал, что микориза повышает всасывающую способность корней высшего растения, благодаря чему усиливается азотное и мине-

ральное питание, повышается и углеродный обмен. Гриб синтезирует углеводы из органических веществ и передаёт их растению.

Французский ботаник *Н. Бернар* (1874-1911) установил, что отношения между растением и грибом имеют и другую сторону: часть грибных гиф разрушается и «переваривается» (усваивается) клетками растения-хозяина.

Развитие отечественной практической микологии Изучение микофлоры

В 70-х г.г. 19 века для развития практической микологии, в первую очередь фитопатологии, большое значение имели работы де Бари, в которых была дана характеристика многих грибов-паразитов, способы заражения ими высших растений, предложены меры борьбы с ними. Основные его работы были посвящены миксомицетам (1859), фитотфоре (1961), ржавчинным грибам (1865), склеротиниям (1886) и др.

Современник М.С. Воронина *Н.В. Сорокин* (1846-1909) – профессор Казанского университета – первый в России постарался охватить все сведения, имевшиеся в то время о паразитных грибах, составив четырёхтомное сочинение «Растительные паразиты как причина разных болезней человека и животных». Кроме того, он занимался вопросами распространения спор грибов воздушными течениями, изучал болезни виноградной лозы и культурных растений на Дальнем Востоке. Немалое значение имела его работа «Гниль наших древесных пород, употребляемых на постройки» (1882).

Н.А. Пальчевский (1863-1909), не будучи по образованию ни фитопатологом, ни даже ботаником, выполнил образцовое для того времени исследование о «пьяном хлебе» на Д. Востоке, расширив сведения, полученные М.С. Ворониным и Н.В. Сорокиным, заложил в фитопатологии фундамент раздела о болезнях хлебных злаков.

Н.Н. Спешнев (1844-1907) – миколог той же эпохи, живший и работавший на Кавказе, выполнил исследования над болезнями риса и болезнями чая.

С.И. Ростовцев (1862-1916) – профессор Московской с/х академии им. К.А. Тимирязева, автор первого учебника «Патология растений», в котором основу всего содержания составляют данные по систематике и морфологии паразитных грибов на с/х растениях.

Харьковский профессор *А.А. Потебня* (1870-1919) своими экспериментальными исследованиями значительно расширил сведения по

истории развития многих паразитных грибов. Он ввёл в науку новую классификацию несовершенных грибов.

Большой вклад в развитие науки о грибах внёс профессор *В.А. Траншель* (1868-1941) – крупный ботаник, специалист по морфологии, биологии и систематике ржавчинных грибов. Его исследования по морфологии, биологии и циклам развития этой группы грибов отличаются новизной и смелостью научных взглядов.

Теоретическое направление в фитопатологии ботаник *В.И. Талиев* (1872-1932) связывал преимущественно с изучением взаимоотношений паразита и хозяина, а также с теорией иммунитета. Миколог *М.С. Дунин* (р. 1901) разработал теорию «иммуногенеза» (1945), согласно которой грибные заболевания растений связаны с определёнными стадиями их онтогенеза.

Крупнейшим учёным в фитопатологии был *А.А. Ячевский* (1863-1932), член-корреспондент Российской Академии Наук (1923). Своей работой «Паразитные и сапрофитные грибы русских лесных пород» он положил начало лесной фитопатологии. Им опубликован ряд сводок по грибам России и СССР. *А.А. Ячевский* – автор первого на русском языке определителя грибов; его работы способствовали организации в нашей стране службы защиты растений. Работал также над созданием филогенетических систем грибов.



А.А. Ячевский



А.С. Бондарцев



С.И. Ванин

В этот же период начала развиваться лесная фитопатология. Видное место в развитии этого раздела отечественной микологии занимают труды профессора *А.С. Бондарцева*. Им выполнено большое количество микологических исследований, в том числе грибов из числа трутовиков. *А.С. Бондарцев* – автор учебника «Грибные болезни культурных растений и меры борьбы с ними», определителя «Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа» (1953).

Выдающийся вклад в развитие отечественной лесной фитопатологии внесли работы *С.И. Ванина* (1890-1951), касающиеся паразитических трутовиковых грибов и их видов, вызывающих посинение древесины. С.И. Ванин – автор первого отечественного учебника «Лесная фитопатология» (1938, 1955). В 80-х г.г. изучением болезней древесных пород занимались *И.И. Журавлёв, Р.А. Крангауз, В.Г. Яковлев*.

Развитие систематики грибов способствовало развитию отдельного направления в микологии – изучению видового состава грибов разных стран в связи с общими «флористическими» исследованиями. Накопление фактического материала в этой отрасли микологии даёт возможность говорить о возникновении самостоятельной дисциплины – микогеографии, которая в 20 веке значительно распространилась во всех странах земного шара и, естественно, в нашей стране. Большую роль сыграли экспедиционные исследования, охватившие отдельные регионы нашей страны, после которых появились крупные сводки по отдельным группам грибов (*Васильева Л.Н.*, 1939, 1971, 1973, 1978; *Васильков Б.П.*, 1948, 1974, 1955; *Лебедева Л.А.*, 1949; *Пармасто Э.Х.*, 1965; *Сосин П.Е.*, 1973 и др.).

В конце 20 – начале 21 в.в. усилия многих микологов направлены на изучение микофлоры крупных городов.

В поисках истины...

В многочисленных определителях после научных названий грибов пишутся латинские буквы – сокращённый вариант написания фамилий учёных, впервые обнаруживших название гриба: Schaeff, Sw, Bull, Pers, Fr, Fries, Sacc и др.

Кто кроется за этими буквами? О некоторых из них уже было сказано выше. Вот страницы из жизни некоторых других микологов.

Schaeff. – *Schaeffer Jakob Christian* (1718-1790) – *Шеффер Я.* Учился в университете в г. Галле. Работал церковным регентом. Интересовался грибами Баварии. Плодом его увлечений стала значительная по объёму «*Fungorum qui in Bavaria et Palatinatu circa Ratisbonam nascuntur Icones nativis coloribus expressae*» в 4 томах с красочно выполненными 330 таблицами (опубл. в 1762-1774 г.г.). Затем он расширил область изучения грибов. Был членом многочисленных отечественных и зарубежных академий. Его труды стали неременным достоянием библиотек всех учебных заведений Европы. Третий выпуск работ Шеффера вышла с комментариями, написанными великим Персоном – создателем первой естественной системы грибов. В России труд был напечатан при непосредственной финансовой помощи императрицы Екатерины Великой.

Bull. – сокращённая фамилия французского миколога *Bulliard P.* (1742-1793) – *Бульярд П.*, опубликовавшего работу «*Historie des Cham pignons de la France*». Данный труд Бульярда состоял из 700 страниц текста и 111 красочно выполненных автором таблиц. Вторая часть работы «*Herbier de la France*», содержащая 603 таблицы, была издана в 1780-1812 г.г. и получила очень высокую оценку Шеффера.

Sow. – сокращённая фамилия английского миколога *Sowerby James* (1757-1822) – *Соверби Д.* Родился в Лондоне. Опубликовал атлас грибов и мхов «*Coloured figures of English Fungi or Mushrooms*», содержащий 440 красочных таблиц. Кроме грибов в круг его интересов входило изучение раковинных моллюсков.

НАДЦАРСТВО ЯДЕРНЫХ ОРГАНИЗМОВ – *EUCARYOTA* ЦАРСТВО ГРИБЫ – *MYCOTA*, или *FUNGI*

Грибы – большая группа разнообразных по размерам, строению, питанию организмов, обитающих на самых различных субстратах: в почве, воде, древесине и опаде, на живых тканях растений и животных, насчитывающая около 100 тысяч видов.

В биологии с момента её зарождения весь органический мир делили на 2 царства: животных и растений. При таком традиционном делении живых организмов грибы относили к растениям. К основным чертам, сближающим грибы с представителями растительного мира, относятся следующие: бесполостный онтогенез (отсутствие стадий бластулы и гастрюлы); наличие хорошо выраженной клеточной стенки, питание путём всасывания, прикрепленный образ жизни, неограниченный рост, размножение и расселение при помощи спор. Из-за этих особенностей укрепился взгляд на грибы как на растительные организмы, утратившие хлорофилл. С другой стороны, грибы характеризуются гетеротрофным способом питания, присутствием в обмене веществ мочевины, образованием в качестве запасного продукта гликогена, а не крахмала, содержанием хитина, т.е. теми признаками, которые присущи представителям царства животных. Кроме того, от растений они отличаются способом синтеза лизина: у всех растений синтез этой аминокислоты идёт через диаминопимелиновую кислоту, у большинства же грибов он происходит при участии аминокислоты адипиновой кислоты.

В настоящее время в биологии принято относить грибы к самостоятельному царству эукариотных организмов, которые по перечисленным признакам коренным образом отличаются как от растений, так и от животных. Впервые на необходимость выделения грибов в особое царство обратил внимание шведский ботаник Э.Фриз в 1821 году.

Царство грибов характеризуется следующими признаками: наличием хорошо выраженной клеточной стенки, питанием способом абсорбции, т.е. всасыванием, размножением спорами, неподвижностью

в вегетативном состоянии, неограниченным ростом, наличием запасного продукта – гликогена и гетеротрофным способом питания. При любой форме этого физиологического процесса степень приуроченности грибов к определённому составу пищи может быть различной: одни виды характеризуются наличием широкого спектра питания, другие – узкого.

Грибы в основной своей массе приспособлены к пище растительного происхождения, которая характеризуется преимущественно кислой реакцией. На субстрате животного происхождения грибы не выдерживают конкуренции с бактериями.

Выделение грибов в качестве самостоятельного царства косвенно подтверждается данными по сравнительному изучению цитохромов С у разных групп организмов, что свидетельствует о древности группы организмов, существовавшей ещё до расхождения растений и животных и встречающейся в силурийских и девонских отложениях земной коры.

Грибы имеют полифилетическое происхождение. Одни берут начало от бесцветных двужгутиковых, другие – от одноклеточных или амёбных организмов. Для доказательства происхождения грибов от тех или иных групп организмов используют такие признаки, как химизм клеточной стенки (наличие хитина, глюканов, целлюлозы), характер путей метаболизма и соответственно состав запасного продукта (мочевина, гликоген), строение жгутиковых стадий и др.

Царство грибов включает 2 отдела: слизевики и настоящие грибы.

ОТДЕЛ СЛИЗЕВИКИ – МУХОМУСЕТА

Слизевики – своеобразная группа организмов, имеющих некоторые черты животной организации. Представители отдела – бесхлорофильные организмы, живущие сапрофитно в почве, на навозе, на разлагающихся растительных остатках (валежные деревья, пни, ветки), а также, являясь паразитами, – на водорослях и высших водных растениях.

Отдел объединяет свыше 450 видов; одни из них отличаются микроскопически малыми размерами тела, имеют вид амёбной одноядерной или многоядерной клетки. У других отдельные клетки, соединяясь, формируют многоядерное неразделённое клеточными стенками цитоплазматическое образование, которое достигает в диаметре не-

скольких десятков сантиметров и носит название *плазмодия*. По мере его роста происходит многократное деление ядер обычным митозом. Если в скоплении отдельные клетки лишь контактируют друг с другом и не теряют своей индивидуальности, образуется *псевдоплазмодий*, т. е. не настоящий.

Большинство слизевиков, представленных отдельными амeboидными клетками, размножается делением вегетативных клеток. Клетки плазмодия также способны делиться; кроме того, в течение вегетации плазмодия от него могут отделяться небольшие участки, которые в дальнейшем существуют в виде двужгутиковых зооспор.

Как правило, движущийся плазмодий напоминает по форме веер с текучими плазматическими трубочками, которые толще у его основания, а к наружному краю ветвятся и утончаются. Рост плазмодия продолжается пока достаточно влаги и пищи. Если же одного из этих факторов не хватает, плазмодий мигрирует на другое место, и тогда его можно заметить пересекающим дорожки, лужайки, и даже взбирающимся на деревья и т. д. У многих видов прекративший движение плазмодий разделяется на плодовые тела (спороношения), содержащие споры. Слизевики, ведущие паразитический образ жизни, плодовых тел не образуют, а плазмодий распадается на споры внутри клеток хозяина.

И плазмодий, и споры миксомицетов устойчивы к экстремальным условиям внешней среды. Плазмодий при неблагоприятных условиях преобразуется в *склероций*, а споры способны прорасти после 60-летнего хранения в лаборатории. После созревания спор плодовое тело вскрывается, споры освобождаются. Их рассеиванию способствуют особые нити, способные к гигроскопическим движениям. Споры в дальнейшем прорастают или с образованием зооспор, или же из спор выходят амёбы. И те, и другие попарно сливаются, образуется диплоидная клетка, которая развивается в плазмодий.

Отдел включает следующие классы: протостелиевые (*Protosteliomycetes*), миксогастровые (*Myxogasteromycetes*), плазмодиофоровые (*Plasmodiophoromycetes*), акразиевые, или клеточные слизевики (*Acrasiomycetes*).

Наиболее часто встречаются представители из класса миксогастровых и плазмодиофоровых.

КЛАСС МИКСОГАСТРОВЫЕ, ИЛИ СОБСТВЕННО СЛИЗЕВИКИ – *MYXOGASTEROMYCETES*

Центральный и самый крупный по числу представителей класс, насчитывающий более 400 видов. Вегетативное тело представляет собой плазменную массу с большим числом ядер – плазмодий. В состав плазмодия входят вода, до 30% белков, гликоген, масло, пигменты; некоторые содержат известь (до 30%).

Представители обитают, главным образом, в лесах во влажных тёмных местах (под корой пней, под опавшей листвой), т.к. обладают отрицательным фототаксисом.

Плазмодий этих слизевиков движется амёбообразно, поглощает по пути растворённые, в том числе и органические вещества, захватывает амёб, бактерий, увеличивается в размерах. К моменту размножения плазмодий выползает на свет, т.е. его отрицательный фототаксис меняется на положительный. Именно в такой момент его можно увидеть на поверхности пней в виде слизистых образований, окрашенных в красноватые, белые, жёлтые тона. Через несколько часов вся окрашенная масса плазмодия начинает темнеть, приобретает коричневую окраску и распадается на большое количество спорангиев (плодоношений), которые покрываются оболочкой.

По форме плодоношения бывают круглыми, вытянутыми в виде пёрышек, звёздчатыми, одиночными или же слившимися в комочки, называемые *эталями* (рис. 1). Содержимое спорангиев распадается на одноклеточные мелкие споры с одновременной редукцией числа хромосом в ядре. В спороношениях кроме спор развиваются нити –

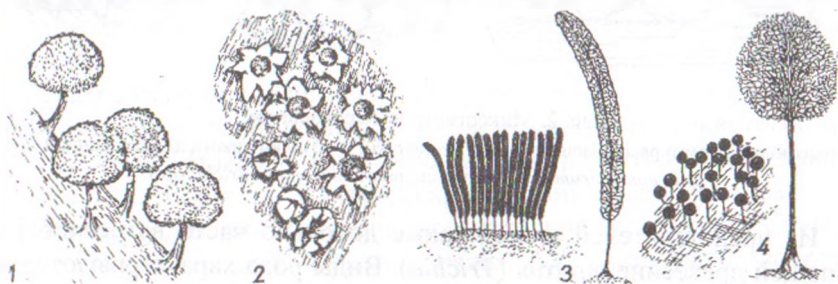


Рис. 1. Спороношения миксомицетов:

- 1 – *Didymium melanospermum*; 2 – *Diderma radicum*; 3 – *Stemonitis fusca*;
4 – *Comatrica nigra*

Капиллиции имеют различное строение: ветвистое, в виде полых трубочек, могут быть похожими на нитевидную сеточку или каркас. Сначала они свёрнуты внутри плодоношения, а при вскрытии выпрямляются.

При наступлении благоприятных условий споры прорастают, образуют один или несколько *амебOIDов* и превращаются в зооспоры с двумя жгутиками. Затем зооспоры теряют жгутики. Образовавшиеся гаплоидные зооспоры или амёбы попарно сливаются, образуя диплоидные миксамебы, которые, сливаясь вместе, образуют крупный плазмодий.

При неблагоприятных условиях плазмодий затвердевает, утолщается и превращается в склероций, который сохраняет жизнеспособность в течение не одного десятка лет. Зооспоры же при наступлении неблагоприятных условий могут превращаться в цисты.

В цикле развития миксомицетов преобладает диплоидная фаза; гаплоидны лишь споры, зооспоры и миксамебы до их копуляции.

Наиболее часто на гниющих пнях встречаются виды рода *ликогала* (*Lycogala*). Один из видов этого рода — *ликогала древесинная* (*L. epidendrum*) имеет красивый розовый плазмодий, образующий затем круглые сидячие эталии размером с горошину, впоследствии темнеющие (рис. 2).

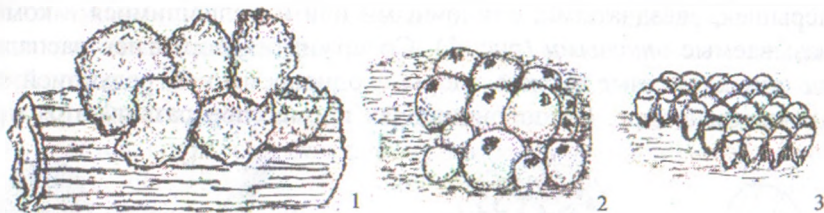


Рис. 2. Миксогастровые слизевики:

1 — плазмодий фулгиго распадающегося (*Fuligo septica*); 2 — эталии *ликогалы* древесинной (*Lycogala epidendrum*); 3 — группа спорангиев *трихии* (*Trichia sp.*)

Из представителей класса также довольно часто встречается на гниющей древесине *трихия* (*Trichia*). Виды рода характеризуются наличием цилиндрических или овальных спороношений, окрашенных чаще в оттенки жёлтого цвета, сидячих или на небольших ножках, 1-2 мм высотой (рис. 2).

Очень интересны спороношения представителей рода *стемонитис* (*Stemonitis*), имеющие спорангии на ножках с центральной колонкой и отходящего от неё сетчатого капиллиция (рис. 1-3).

Красивый пышный яркий плазмодий имеет один из видов рода *фулиго* (*Fuligo*) – *фулиго распадающийся* (*F. septica*). Именно его описал К.А. Тимирязев в своём труде «Жизнь растения». Фулиго образует крупные подушковидные эталии до 20 см длины и 1-5 см толщины; окраска их оболочки разнообразная: от сероватой до красноватой. Покров эталия содержит известь, и поэтому он очень хрупкий, при созревании отслаивается целыми кусками, образуя чёрную массу спор (рис. 2).

В поисках истины...

Вот как описывает движение фулиго известнейший физиолог растений К.А. Тимирязев: «Наблюдая за плазмодием под микроскопом, мы непосредственно убеждаемся в его движении. ...плазмодий выпускает из себя отрости, в которые переливается цитоплазма из соседних частей; образовавшийся отросток вскоре втягивается обратно в общую массу, появляется другой, протоплазма приливает к нему; таким образом, то стягиваясь, то растягиваясь, плазмодий ползёт во все стороны, но преимущественно по одному какому-нибудь направлению, весь переходит с места на место, на значительное расстояние, выползает на свет, вползает вверх на встречающиеся предметы, например, на подставленную ему бумагу или стекло, – словом, странствует до тех пор, пока не наступит для него период размножения».

КЛАСС ПЛАЗМОДИОФОРОВЫЕ – *PLASMODIOPHOROMYCES*

Представители класса – паразиты, имеющие тело в виде многоядерного плазмодия, обитающего в клетках растения-хозяина. Следствием внутриклеточного образа жизни является то, что паразит не образует специальных спороношений, а споры развиваются из плазмодия прямо внутри клетки.

Плазмодиофора капустная (*Plasmodiophora brassicae*) является возбудителем болезни корней капусты и других крестоцветных, называемой *килой*. Впервые биологию и цикл развития плазмодиофоры изучил М.С. Воронин. Плазмодиофора очень вредоносна, заражение корней приводит или к гибели растения, или оно формирует мелкие недоразвитые кочаны. Корни зараженных растений приобретают уродливый вид из-за разрастания в виде опухолей. Появление таких бугристых разрастаний связано с тем, что паразит внутри клеток усиленно делится и переходит постепенно в соседние клетки с образованием большого числа зооспор. Зараженные клетки по размерам значительно превосходят здоровые (рис. 3).

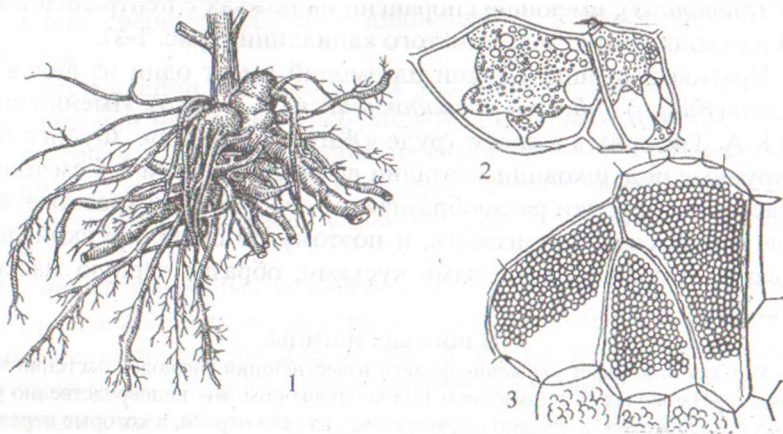


Рис. 3. Плазмидиофора капустная (*Plasmidiophora brassicae*).

1 – кила на корнях капусты; 2 – клетки растения с плазмидием паразита; 3 – клетки растения со спорами паразита

После гнивания корней споры оказываются в почве. Их распространению в почве способствуют дождевые черви, насекомые; споры могут переноситься и с орудиями труда, сохраняя на длительное время жизнеспособность. При прорастании спор образуются или зооспоры, или миксамёбы, которые проникают в корни здоровых растений через корневые волоски. После проникновения в клетки растения-хозяина происходит копуляция миксамёб, плазмы сливаются, а ядра остаются гаплоидными. Такие гаплоидные первичные плазмидии вскоре образуют зооспорангии. Зооспоры, выходящие из корневого волоска в почву, сливаются попарно без слияния ядер (плазмогамия). Образовавшаяся двуядерная клетка заражает корень капусты и даёт начало новым более крупным плазмидиям (вторичным). В таком плазмидии происходит кариогамия (слияние ядер), а затем редукционное деление, плазмидий распадается на гаплоидные споры, которые вновь производят заражение корней через корневые волоски. Таким образом, часть цикла развития происходит в корневых волосках, часть – в почве, а ещё одна часть – в клетках корня (рис. 4).

Другой слизевик – *спонгоспора* (*Spongospora solani*) – вызывает болезнь картофеля, называемую *порошистой паршой* картофеля. Болезнь проявляется в появлении на периферических тканях клубня губ-

чатых комочков, состоящих из спор, а корневая форма болезни – в виде появления небольших белых желвачков, затем распадающихся. Паразит может жить и на томатах.

Некоторые учёные связывают представителей этого класса с простейшими животными, а другие микологи – с примитивными грибами, ведущими, как и слизевики, паразитический образ жизни. Есть и третья точка зрения – паразитические слизевики из класса плазмодиофоровых – уклонившаяся ветвь развития слизевиков, связанная с их биологией.

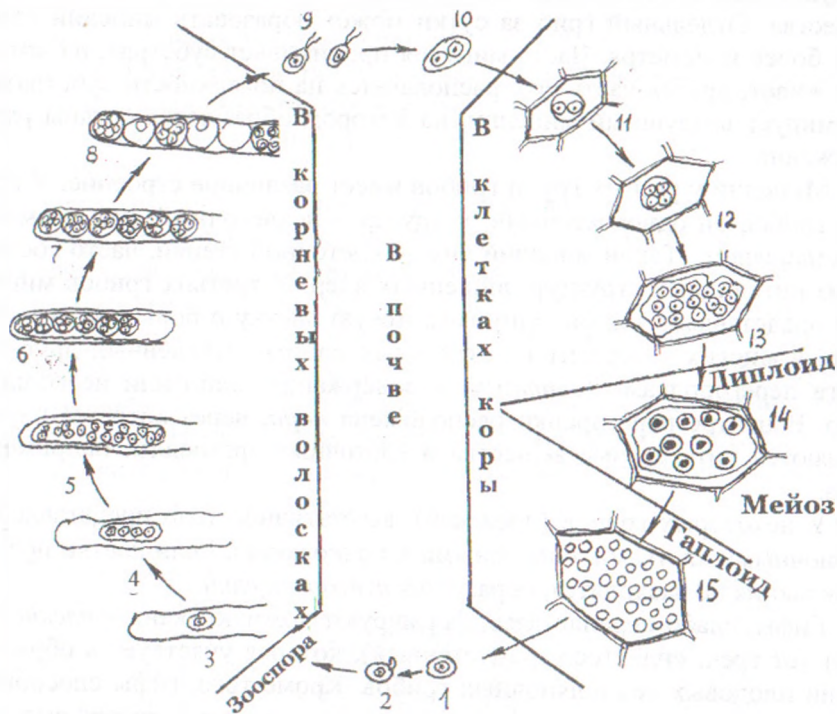


Рис. 4. Схема цикла развития плазмодиофоры капустной (*Plasmodiophora brassicae*).

Первичная стадия: 1 – спора; 2 – прорастание споры; 3 – заражённый корневой волосок, содержащий одноядерный первичный плазмодий; 4 – синхронное митотическое деление ядер первичного плазмодия; 5 – многоядерный первичный плазмодий; 6 – дробление на зооспорангии; 7 – митоз ядер зооспорангиев; 8 – дробление цитоплазмы на одноядерные зооспоры, которые освобождаются через пору; 9 – свободные зооспоры; 10 – плазмогамия.

Вторичная стадия: 11 – двухъядерный вторичный плазмодий; 12 – митотическое деление ядер плазмодия; 13 – многоядерный вторичный плазмодий; 14 – карниогамия во вторичном плазмодии; 15 – дробление цитоплазмы плазмодия на гаплондные покоящиеся споры

ОТДЕЛ НАСТОЯЩИЕ ГРИБЫ – МУСОТА

Строение мицелия грибов

Основой вегетативного тела гриба является мицелий, или грибница. Мицелий представляет собой систему тонких ветвящихся нитей, называемых *гифами*, способных к верхушечному (апикальному) росту и боковому ветвлению. У некоторых грибов грибница имеет большую общую поверхность, вследствие чего способна всасывать питательные вещества. Отдельный гриб за сутки может образовать мицелий длиной более километра. Часть мицелия пронизывает субстрат, на котором живет, другая часть его, располагаясь на поверхности субстрата, формирует воздушный мицелий, на котором образуются органы размножения.

Мицелий у разных групп грибов имеет различное строение. У одних грибов он одноклеточный, у других – неклеточный, называемый *ризомицелием*. Такой мицелий лишен клеточной стенки, часто состоит из нитевидных структур, лишенных ядер. У третьих грибов мицелий представляет как бы одну гигантскую клетку с большим числом ядер, у многих – состоит из отдельных клеток, отделённых друг от друга перегородками (*септами*) и содержащих одно или несколько ядер. В центре перегородки расположена *пора*, через которую перемещаются питательные вещества и клеточные органеллы, например, ядра.

У некоторых грибов (дрожжей), вегетативное тело представлено одиночными клетками, способными к почкованию. Если клетки после почкования не расходятся, образуется *псевдомицелий*.

Гифы, слабо переплетаясь, формируют ложную ткань – *плектенхиму* (от греч. «плектос» – сплетённый), которая участвует в образовании плодовых тел шляпочных грибов. Кроме того, гифы способны соединяться параллельно и формировать *мицелиальные тяжи*, выполняющие проводящую функцию, по ним протекают вода и питательные вещества.

Видоизменения мицелия

Характеристика грибов, данная А. Фон Аллером более 200 лет назад – «изменчивое и ненадёжное племя» – с течением времени подтвердилось. Способность к изменчивости стала рассматриваться как типичное свойство грибов.

В зависимости от образа жизни и способа питания гифы мицелия могут выполнять различные функции. Иногда гифы, напоминающие корни и служащие для прикрепления к субстрату, называются *ризоидами* (рис. 5). Воздушные дугообразные гифы, с помощью которых гриб быстро заселяет субстрат, носят название *столонов* (напр. столоны муконовых грибов). Они способны перебрасываться на некоторое расстояние и, соприкоснувшись с субстратом (даже со стеклом), развивают ризоиды (рис. 5).

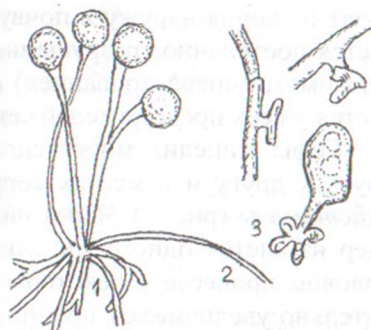


Рис. 5. Ризоиды (1), столоны (2), аппрессории (3).

Грибы, развивающие поверхностный мицелий, могут формировать специализированные клетки – *аппрессории*, имеющие вид плоских или лопатных утолщений на гифах и служащие для прикрепления к субстрату (рис. 5). Прикрепляясь к клетке растения-хозяина, аппрессорий выделяет ферменты, которые разрыхляют кутикулу, формирует росток, внедряющийся в полость клетки-хозяина. Образуется *гаустория* («гаустор» – черпатель), служащая для питания паразитного гриба. В гаусториях содержится много митохондрий, рибосом, что свидетельствует о том, что в гаусториях протекают процессы синтеза. Гаустория обычно растет по направлению к ядру клетки-хозяина.

Форма гаусторий бывает разная: иногда она ленточная ветвистая и заполняет всю полость клетки, в других случаях – булаво-видная (рис. 6), в третьих – спиральная и т.д.

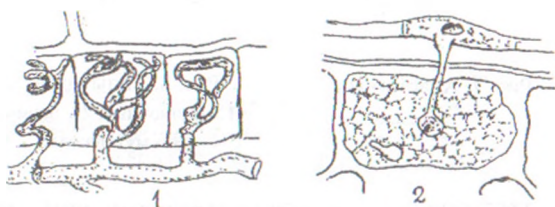


Рис. 6. Гаустории грибов: 1 – *Peronospora*; 2 – *Erysiphe*

Аналогами гаусторий грибов-паразитов следует считать *арбускулы* («деревца») грибов, образующих микоризу с корнями растений (от греч. сл. «микес» – гриб; «ридза» – корень). Они представляют собой разветвленные гифы, проникающие в паренхимные клетки корня (*эндотрофная микориза*). Лишь немногие гифы при такой микоризе вы-

ходят из корня наружу в почву. Внутри клеток корня обычно наблюдается постепенное разрушение части грибных гиф и усвоение их содержимого («переваривание») клетками корня. Такая микориза встречается у всех представителей семейств вересковых, орхидных и др.

Гифы мицелия могут сильно ветвиться, расти по направлению друг к другу и в местах соприкосновения формировать мостики — *анастомозы* (рис. 7). Через них происходит обмен веществ, переход ядер из клеток одного мицелия в клетки другого, наблюдаемый при половом процессе у некоторых грибов. Кроме того, анастомозы значительно увеличивают прочность мицелия, разрыв его сильно затруднен. При обильном развитии анастомозов мицелий приобретает вид сеточки. Чаще всего анастомозы развиваются при недостатке питания.

У некоторых грибов при образовании органов спороношения (напр. базидий) на многоклеточной гифе образуется боковой вырост, который затем загибается к основанию клетки и сливается с ней. Образуется *пряжка*. Её роль заключается в том, что через неё происходит передача ядра из одной клетки в другую (рис. 8).

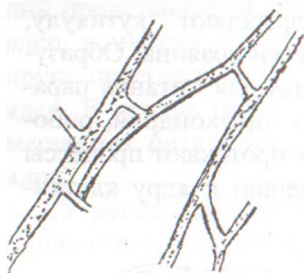


Рис. 7. Анастомозы

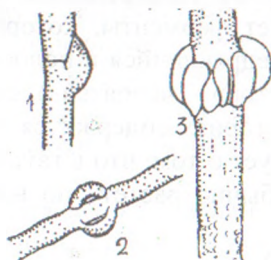


Рис. 8. Типы пряжек:
1 — одиночные; 2 — парные;
3 — мутовчатые



Рис. 9. Оидии

При кислородном голодании мицелий может распадаться на *оидии* — цилиндрические или эллипсоидальные клетки, которые при подходящих условиях прорастают в новый мицелий. Возникновение оидий — защитное приспособление (рис. 9).

Специализация форм вегетативного размножения проявляется в образовании *гемм*. Геммы — это микроскопически мелкие многоклеточные образования из мицелия, которые отрываются от несущих их ножек и разносятся ветром. Геммы образуются редко (рис. 10).

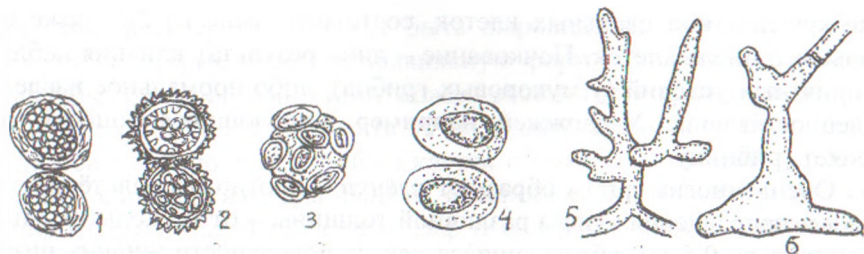


Рис. 10. Хламидоспоры (1,2,3,4). Геммы (5-6)

У некоторых грибов обязательной стадией в цикле развития являются *хламидоспоры* (напр. у головневых грибов) – толстостенные клетки, чаще возникающие одиночно или группами на мицелии (рис. 10). Они содержат значительные запасы жиров, углеводов; оболочка их плотная, из-за чего они выдерживают высыхание и могут сохраняться жизнеспособными до 10 и более лет. У некоторых грибов споры бесполого размножения – конидии могут превращаться в хламидоспоры. Хламидоспоры прорастают в отличие от оидий не в мицелий, а в органы спороношения, т.е. базидию.

Аналогами хламидоспор являются *везикулы*, встречающиеся у грибов-микоризообразователей. Везикулы – это пузырьвидные вздутия, содержащие капли жира. Возникают они как вне корня (внекорневые везикулы), так и внутри корня в корневой паренхиме (внутрикорневые везикулы). В них запасаются питательные вещества, а после разрушения корня они могут выполнять также функцию размножения (рис. 11).

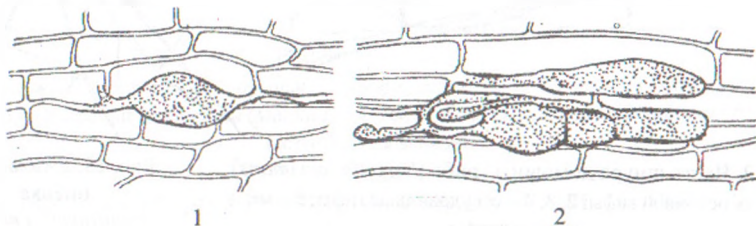


Рис. 11. Везикулы у грибов-микоризообразователей:

1 – интеркалярные везикулы; 2 – несколько везикул в межклеточном пространстве

Из видоизменений мицелия следует упомянуть почкующийся мицелий, пленки, шнуры. *Почкующийся мицелий* – непрочное соедине-

ние круглых или овальных клеток, состоящее чаще из 2-3, реже из большего числа клеток. Почкование – либо результат влияния неблагоприятных условий (у муконовых грибов), либо нормальное наследственное явление. У дрожжей, например, почкующийся мицелий заменяет грибницу.

Очень многие грибы образуют плёнки – плотно переплетённые в разных направлениях гифы различной толщины – от нескольких миллиметров до 0,5 см, образующиеся как на поверхности жидких питательных сред, так и на древесине.

В отличие от плёнок *шнуры*, или *тяжи*, состоят из параллельно расположенных гиф мицелия – толстостенных с узким просветом, придающих прочность шнуру, и тонкостенных гиф с широким просветом, служащих для продвижения воды. Растут шнуры верхушкой, достигают нескольких метров длины и нескольких миллиметров толщины. Такое строение шнура характерно для домового гриба (рис. 12).

Шнуры, имеющие сходство с корнями высших растений, называются *ризоморфами*. Они развиваются чаще всего в почве, простираются на большие расстояния, состоят из параллельно расположенных вегетативных гиф. Внутренние слои их живые тонкостенные, наружные – отмершие, окрашены в тёмный цвет (рис. 13).

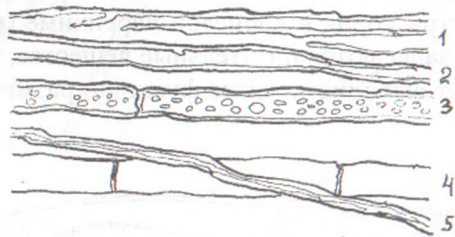


Рис. 12. Часть шнура домового гриба (*Serpula lacrimans*):
1 – часть основной гифы; 2, 3, 4 – сосудодвижные гифы; 5 – механические гифы



Рис. 13. Ризоморфы опёнка (*Armillariella mellea*)

И шнуры, и ризоморфы способствуют вегетативному размножению гриба.

Ещё один тип видоизменения мицелия представляют *склероции* – тёмноокрашенные твёрдые тела, состоящие из плотно расположенных

гиф. Форма склероциев может быть шаровидной, овальной, в виде рожков, некоторые имеют неправильную форму. Размеры склероциев могут быть различными: одни можно рассмотреть лишь под микроскопом, другие могут достигать 30 см в диаметре и 20 кг веса. Склероций снаружи покрыт корой из клеток с тёмной оболочкой – это отмерший слой, служит для защиты склероция. Внутри склероций состоит из рыхло расположенных гиф и содержит много питательных веществ (30%) и мало воды (5-10%). Склероции образуются либо на поверхности мицелия, либо внутри поражённого органа. Многие склероции могут сохранять форму поражённого органа; такие склероции называют *мумиями* (напр. мумифицированное яблоко, состоящее из грибных гиф и в большей степени ткани плода). Склероции могут возникать и при поражении животных; например, при поражении шелкопрячьего червя грибом из личинок получаются мумии, насквозь пронизанные грибницей. Склероции являются чаще зимующей стадией гриба, после чего они прорастают с образованием сумки с аскоспорами (рис. 14).

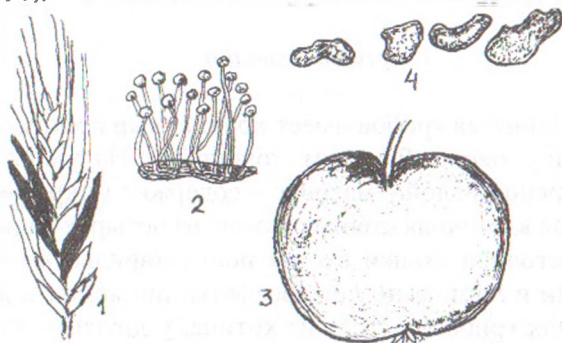


Рис. 14. Склероции.

1 – колос ржи со склероциями спорыньи (*Claviceps purpurea*); 2 – проросший склероций со стромами; 3 – склероций монилинии (*Monilinia*); 4 – склероций склеротинии (*Sclerotinia libertiana*) (естественная величина)

У некоторых грибов мицелий в присутствии соответствующих животных (личинок нематод) формирует липкие *петли*, которые, соединяясь друг с другом, образуют *сети*. Эти сети рассматриваются как приспособления хищных грибов к улавливанию своей жертвы. У грибов-хищников отмечены многие типы ловчих аппаратов, представляющих собой видоизменения мицелия и служащих для улавливания жертвы. К ним следует отнести крючковидные отростки гиф, вздутые

клетки, развивающиеся на коротких ветвях мицелия, состоящих из 1-3 клеток, а также разные типы колец-ловушек (рис. 15).

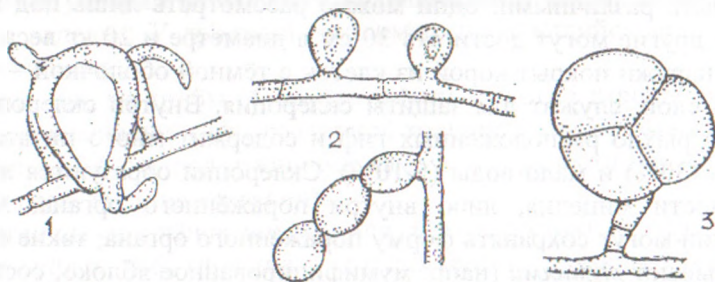


Рис. 15. Типы ловчих аппаратов у грибов-хищников:
1 – клетки сети *Arthrotrichum oligospora*; 2 – клейкие выросты *Dactylella lobata*; 3 – сжимающее кольцо *Dactylella bembicodes*

Мицелий имеет различную продолжительность жизни: от нескольких дней (у плесневых грибов) до многих лет.

Строение клетки

Клетка большинства грибов имеет хорошо выраженную слоистую клеточную стенку около 0,2 мкм толщиной. Наружный слой ее аморфный, внутренний слой – матрикс – содержит микрофибриллы. У некоторых грибов клеточная стенка состоит из четырех слоев.

В состав клеточной стенки входят полисахариды (80-90 %), связанные с белками и липидами, полифосфаты, пигменты и др. Микрофибриллы у одних грибов состоят из хитина, у других – из целлюлозы, у третьих (дрожжей) – из глюканов. Химизм клеточной стенки играет большую роль в систематике грибов.

В цитоплазме клеток хорошо различимы рибосомы, митохондрии, ядра и аппарат Гольджи. Внутренняя вакуоль отделена от цитоплазмы тонопластом, внутренняя мембрана представлена эндоплазматической сетью.

Диктиосомы, составляющие аппарат Гольджи, либо сложены стопкой (у большинства грибов), либо (у зигомизетов) они образуют неправильное кольцо.

Кристы митохондрий некоторых грибов имеют трубчатое строение, сходное с кристами высших растений; у других грибов кристы митохондрий пластинчатые.

В транспорте веществ от аппарата Гольджи к месту синтеза клеточной стенки участвуют пузырьки, или *везикулы*.

Ядра грибов имеют типичное строение. Их число в клетке колеблется от 1 до 20-30; оболочка, окружающая ядро, состоит из двух мембран.

Из клеточных включений присутствуют гликоген и липиды. В вакуолях содержатся гранулы белков и волютина.

Этот удивительный мир грибов...

Свечение грибов. Это явление связано с процессами их жизнедеятельности и обусловлено ферментативным окислением особых веществ – люциферинов (от сл. «люцифер» – светонос) – происходящих в присутствии фермента люциферазы. Всего известно 16 видов светящихся грибов, причём большинство их принадлежит к шляпочным грибам, относящимся к семейству агариковых из класса базидиальные грибы (*Agaricaceae*), реже к сумчатым грибам. У одних грибов светятся плодовые тела, особенно нижняя поверхность шляпки. Такие грибы живут в условиях жаркого климата. У других грибов светится только мицелий. Примером таких грибов служит опёнок осенний (*Armillaria mellea*), у которого мицелий, сплетаясь, образует ризоморфы. Ризоморфы обладают способностью светиться и обуславливают своим присутствием свечение дерева. В этом и заключается причина фосфоресценции гнилого и трухлявого дерева, т.е. гнилушек.

В лесах южной Европы у основания старых деревьев маслины встречается гриб из рода плевротус (*Pleurotus*), имеющий крупные плодовые тела, состоящие из ножки и шляпки. Сила свечения этого гриба по мере развития плодового тела постепенно увеличивается вплоть до полного его созревания, а затем быстро падает. Свет некоторых тропических грибов, живущих в дождевых лесах, так силен, что при нём можно легко читать; их свет заметен в темноте на расстоянии 20 метров.

В условиях средней полосы России могут светиться старые гнилые грибы, например, сыросжки, грузди, но не сами собой, а благодаря живущим на них маленьким шляпным грибам из рода *Collibia* («денежка»). Эти грибы образуют склероции, которые и испускают свет. Бледная поганка светится фиолетовым светом, опёнок – белым с зеленоватым оттенком. Физико-химические основы свечения грибов до конца не изучены.

Размножение грибов

Грибы размножаются вегетативным, бесполом и половым путем.

Вегетативное размножение происходит с помощью участков мицелия (на нём основано искусственное разведение грибов), а также с помощью различных видоизменений мицелия: оидий, хламидоспор, склероциев, почкующихся клеток.

Бесполое размножение осуществляется с помощью специализированных клеток – спор. Споры развиваются или эндогенно – внутри

спорангиев или экзогенно – на поверхности спороносящих органов. Споры очень малы и могут переноситься на большую высоту и на огромные расстояния, что обеспечивает широкое распространение многих грибов. Споры некоторых грибов распространяются, прикрепившись к телу насекомых или других животных. Ими образованы яркие порошкообразные налеты, часто заметные на различных типах плесени (*голубая плесень, зелёная плесень*). У нескольких видов споры с силой «выстреливаются» в воздух.

Споры эндогенного происхождения формируются в зооспорангиях и спорангиях, имеющих различную форму (рис. 16). В зооспорангиях образуются подвижные *зооспоры* – голые (без оболочки) клетки со жгутиками. Количество жгутиков и их расположение на клетке может быть различным. Зооспоры могут иметь один жгутик или два – передний и задний – отличающиеся по морфологии (один простой, другой перистый). *Спорангиоспоры* – клетки с оболочкой, лишённые органов движения, развиваются в спорангиях, поднимающихся над субстратом.

Эндогенное спороношение как в зооспорангиях, так и в спорангиях характерно для наиболее примитивных грибов, связанных прежде всего с их водным образом жизни.

В разных условиях одно и то же образование – зооспорангий – может вести себя по-разному: либо как типичный зооспорангий, либо как конидия, т.е. весь спорангий опадает целиком.

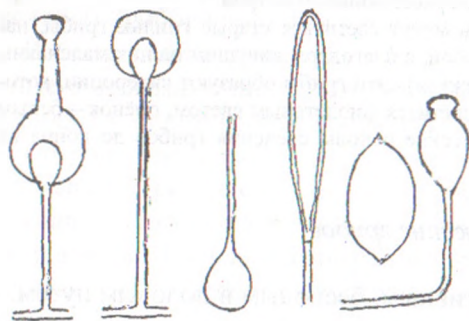


Рис. 16. Формы спорангиев

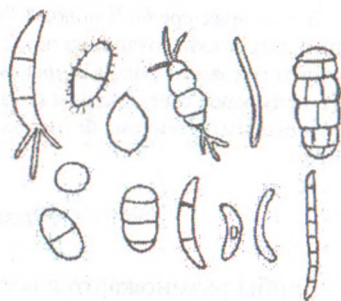


Рис. 17. Формы и строение конидий

Споры бесполого размножения высших грибов называются *конидиями* (рис. 17). Они образуются экзогенно на мицелии или на особых ветвях его – *конидиеносцах* (только единичные виды низших грибов

могут иметь такие спороношения). На одном конидиеносце в одних случаях развиваются одиночные конидии, в других – группа конидий, в третьих – цепочки, в которых самая верхняя конидия является наиболее зрелой и отпадает в первую очередь. Конидиеносцы – это вертикально растущие ветви мицелия; они имеют разнообразное строение и расположение. Узкий пучок нескольких десятков конидиеносцев, сросшихся своими боками, называется *коремией* (рис. 18). В этом случае конидиеносцы в процессе роста приподнимаются кверху, всегда срастаются своими боками, образуя столбик или колонку. Собрание нескольких сотен конидиеносцев, растущих рядом и образующих плотный слой на поверхности мицелия носит название *ложка* (рис. 18). Ложка может быть вогнутой, выпуклой, плоской. Обнажение такого ложа может происходить путём разрыва прикрывающих его тканей субстрата под давлением самого ложа. *Пикниды* – яйцевидные или шаровидные образования с отверстиями на верхушке, внутри которых развиваются конидиеносцы. Обычно конидии выходят из них наружу в виде слизистой массы, затем происходит подсыхание этой массы и дальнейшее распыление спор ветром (рис. 18).

Конидии по форме и строению очень разнообразны. Наиболее просто устроенные конидии одиночные бесцветные. Усложнение в строении конидий может идти в разных направлениях: возникновение многоклеточных бесцветных конидий, приобретения конидиями окрашки и дополнительных образований – щетинок, скульптуры.

Половой процесс играет важную роль в развитии грибов. Оно отмечено у всех грибов, кроме несовершенных и протекает в различных формах: гаметогамии, гаметангиогамии, оогамии, соматогамии, хологамии. Наибольшее разнообразие форм полового процесса отмечается у низших грибов. Так у некоторых из них половой процесс осуществляется по типу изогамной *гаметогамии* – слияния гамет, образующихся в гаметангиях. Если обе гаметы подвижны и одинаковы по форме и величине их называют *изогаметами*, а половой процесс – *изогамией*. При *гетерогамии* (*анизогамии*) происходит слияние гамет, различающихся по размерам. Из одного гаметангия выходят крупные гаметы, играющие роль женской клетки, из другого – гаметы значительно меньших размеров, т.е. мужские. И те и другие активно передвигаются в воде. Всегда меньшая клетка сливается с большей и всегда первичным этапом полового процесса является *плазмогамия*, т.е. слияние цитоплазматической массы, а затем наступает слияние ядер – *кариогамия* – с образованием одного диплоидного ядра.

При *оогамном* половом процессе крупные неподвижные женские половые клетки, формирующиеся в оогониях, оплодотворяются мелкими подвижными сперматозоидами, развивающимися в антеридиях. У многих грибов с таким типом полового процесса сперматозоиды не образуются, и яйцеклетки оплодотворяются выростами антеридиев (напр. у сапролегнии).

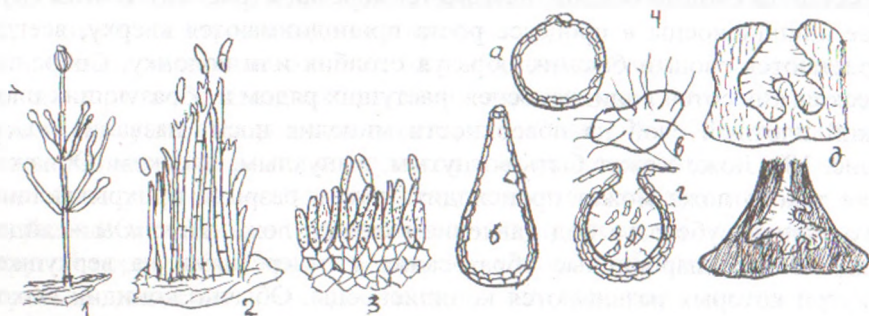


Рис. 18. Строение конидиального аппарата грибов:

1 - мутовчатое ветвление конидиеносца; 2 - коремия; 3 - ложе; 4 - пикниды: а - шаровидная; б - грушевидная; в - со щетинками на поверхности; г - погруженная; д - в виде камер в строме

Гаметангиогамия – тип полового процесса, при котором происходит слияние двух специализированных половых структур, не дифференцированных на гаметы. Так, у хорошо известного гриба – *мукор* (*Mucor*) сливаются два многоядерных гаметангия, морфологически хорошо отличимые от мицелия, на котором они образуются. Этот тип полового процесса получил название *зигогамии*.

Соматогамия – половой процесс, характеризующийся тем, что при нем гаметы и половые органы отсутствуют, а сливаются обычные соматические клетки мицелия. У одних грибов могут сливаться гифы одного и того же мицелия, у других – сливаются клетки гиф, берущих начало от спор противоположных половых знаков (напр. у базидиомицетов).

Одной из форм соматогамии является *хологамия* – слияние одноклеточных мицелиев. Такой тип полового процесса характерен для некоторых грибов, паразитирующих на водных грибах и на водорослях (виды рода *Rhizophyidium*). Иногда при хологамии одна особь функционирует как женская, другая – как мужская особь, т.е. четко прослеживается морфологическое отличие особей друг от друга.

Обычно бесполое и половое спороношения закономерно сменяются в цикле развития грибов. У многих из них имеется несколько различных бесполоых спороношений, определяющих их различную морфологию. Они очень часто описывались в микологии под разными родовыми названиями. Это даёт основание говорить о *плеоморфизме*, т.е. о многоформности, разнообразном облике одного и того же гриба.

У некоторых грибов имеется смена поколений: диплоидного *спорофита*, размножающегося спорами, и *гаметофита*, формирующего гаплоидные гаметы (представители из класса хитридиомицеты). У большинства же грибов в цикле развития наблюдается смена двух или даже трёх ядерных фаз.

Питание грибов

Грибы не имеют хлорофилла, это обуславливает их гетеротрофный способ питания. Большинство грибов является сапрофитами, т.е. используют для своей жизни готовые органические вещества в виде разнообразных остатков растительного и животного происхождения. Другая группа грибов использует органические вещества живых организмов, на которых они паразитируют. Довольно многие сапрофитные грибы могут поселяться на ослабленных больных растениях и на их органах и питаются ими как паразиты. Такие грибы называют *факультативными паразитами*. В то же время некоторые паразитные грибы живут на живых организмах, а после их отмирания грибы продолжают жить на них уже как сапрофиты – это *факультативные сапрофиты*. Настоящие паразиты в природе развиваются только на живых организмах. Такие паразиты называют *облигатными*. Многие грибы предпочитают поражать живые организмы, делая иногда это необычным способом. У хищных грибов в процессе эволюции появляется целый ряд приспособлений для захвата мелких животных, которых они используют в пищу, т.е. это наиболее специализированные представители царства грибов.

Экологические группы грибов

В результате длительной адаптации к условиям среды грибы образуют разнообразные экологические группы. Самая многочисленная из них – почвенные грибы. Они вместе с гетеротрофными бактериями

выполняют в биосфере роль *редуцентов*, т.е. участвуют в разложении (минерализации) органического вещества, образовании гумуса. Установлено, что верхние 20 см плодородной почвы в среднем содержат 5 т грибов и бактерий на гектар.

Другая группа грибов – подстилочные сапротрофы, разрушающие лесную подстилку (опавшие листья, хвою). К этой группе относятся шляпочные грибы.

Среди почвенных грибов многие образуют микоризу с разными группами высших растений, они постоянно живут в зоне их корневой системы, образуя микоризу. Например, 80% всех сосудистых растений связаны с грибами.

Многие грибы тесно связаны с водой, образуя также специфическую группу водных грибов, называемых водными плесенями. Среди них есть и сапрофиты, и паразиты водных растений и животных.

К специализированным группам грибов относятся *ксилофилы* – грибы, разрушающие живую и мёртвую древесину, а также *копрофилы* – виды грибов, развивающиеся на помёте животных.

Практическое значение грибов

В хозяйственной жизни человека грибы играют как положительную, так и отрицательную роль.

Среди первых наибольшее значение имеют дрожжи, вызывающие процесс брожения. Многие грибы образуют биологически активные вещества, ферменты, органические кислоты. Их используют для производства ферментов, витаминов. Ряд видов используется в качестве сырья для получения лекарственных препаратов, напр., антибиотиков, биопластика, биотопливных элементов и т. д.

Грибы широко употребляют в пищу. В нашей стране растёт свыше 150 видов грибов, пригодных для употребления в качестве пищевых продуктов.

Обладая мощным арсеналом ферментов, разрушающих органические вещества, грибы наносят прямой ущерб человеческой деятельности. Грибы портят ткань, краску, картон, кожу, воск, реактивное топливо, изоляцию кабелей и проводов, фотоплёнку и даже линзы оптических приборов. Особенно это заметно в тропиках, где тепло и высокая влажность способствуют бурному росту грибов. Они являются бичом производства и сбыта пищевых продуктов, т.к. растут на хлебе, фруктах, овощах, мясе и т.д., снижая их питательную ценность и вку-

совые качества. Они также образуют яды, некоторые из них (*афлатоксины*) – сильные канцерогены. Известны патогенные грибы – возбудители заболеваний человека, животных и с/х растений.

Классификация грибов

Отдел грибы включает следующие классы.

Класс хитридиомицеты – *Chytridiomycetes*. Мицелий развит слабо, или представлен одиночными клетками, иногда не покрытыми оболочкой. Бесполое размножение при помощи одножгутиковых зооспор. Половой процесс – гаметогамия разных типов или хологамия.

Класс оомицеты – *Oomycetes*. Мицелий хорошо развит, неклеточный. Бесполое размножение при помощи двухжгутиковых зооспор. Половой процесс – оогамия.

Класс зигомицеты – *Zygomycetes*. Мицелий хорошо развит, у большинства представителей класса он неклеточный. Бесполое размножение преимущественно спорангиоспорами. Половой процесс – зигогамия.

Класс аскомицеты – *Ascomycetes*. Мицелий хорошо развит, клеточный. Бесполое размножение при помощи конидий. Половой процесс – гаметангиогамия. Споры полового размножения образуются эндогенно – в сумке.

Класс базидиомицеты – *Basidiomycetes*. Мицелий хорошо развит, клеточный. Бесполое размножение с помощью конидий. Половой процесс – соматогамия. Споры полового размножения образуются экзогенно – на базидии.

Класс несовершенные грибы – *Deuteromycetes*. Мицелий хорошо развит, клеточный. Бесполое размножение при помощи конидий. Половой процесс отсутствует.

КЛАСС ХИТРИДИОМИЦЕТЫ – *CHYTRIDIOMYCETES*

Большинство хитридиомицетов развивается в пресных и соленых водоемах; они являются паразитами водорослей, водных грибов, высших водных растений и животных, обитающих в воде. Значительно меньшая часть развивается сапрофитно на растительных остатках и трупах животных. Среди представителей этого класса есть и такие, которые живут в рубце жвачных животных, а некоторые из них паразитируют на высших наземных растениях, произрастающих в услови-

ях повышенной влажности. Хитридиомицеты характеризуются следующими признаками: мицелий представлен плазмодием, или он слабо развит и носит название ризомицелия; при бесполом размножении образуются одножгутиковые зооспоры; половой процесс в виде изогамии, гетерогамии, оогамии, хологамии. В классе выделяют 3 порядка: хитридиевые (*Chytridiales*), бластокладиевые (*Blastocladales*) и моноблефаридовые (*Monoblepharidales*), из которых в данном пособии подробно рассматриваются два.

Порядок хитридиевые – *Chytridiales*

Крупный порядок, объединяющий около 80 родов и более 400 видов. Представители порядка имеют большое практическое значение, т.к. некоторые из них вызывают болезни важнейших с/х культур: капусты, табака, клевера и др.

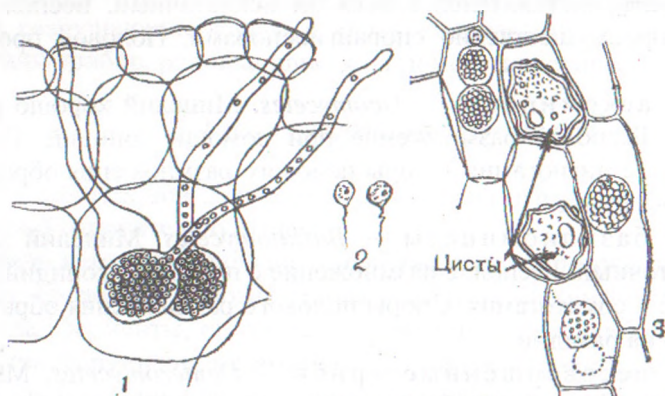


Рис. 19. Возбудитель «чёрной ножки» капусты (*Olpidium brassicae*):

- 1 – зооспорангий в клетке хозяина; 2 – зооспоры; 3 – протопласты и покоящиеся споры (цисты) паразита в клетках хозяина

Ольпидиум капустный (*Olpidium brassicae*) – возбудитель болезни капустной рассады, известной под названием *чёрная ножка*. У заболевшего растения участок около корневой шейки утончается, приобретает чёрную окраску, а затем молодое растение погибает. Заражение происходит в парниках, когда проростки проходят через почву; при этом зооспоры гриба, имеющие один длинный гладкий жгутик, попадают на корень, одеваются оболочкой, растворяет клетки эпидермиса

корня и переливает в них свое содержимое. В клетках корня капусты можно обнаружить вегетативное тело паразита в виде голого одноядерного комочка. Ядро его многократно делится, он становится многоядерным, увеличивается в размерах и, наконец, покрывается оболочкой, превращаясь в зооспорангий. Он состоит из расширенной части, находящейся в клетке хозяина, и длинной шейки, через которую одножгутиковые споры выходят из спорангия и производят новые заражения. Весь цикл развития занимает 5-10 дней и в течение лета может повторяться неоднократно (рис. 19).

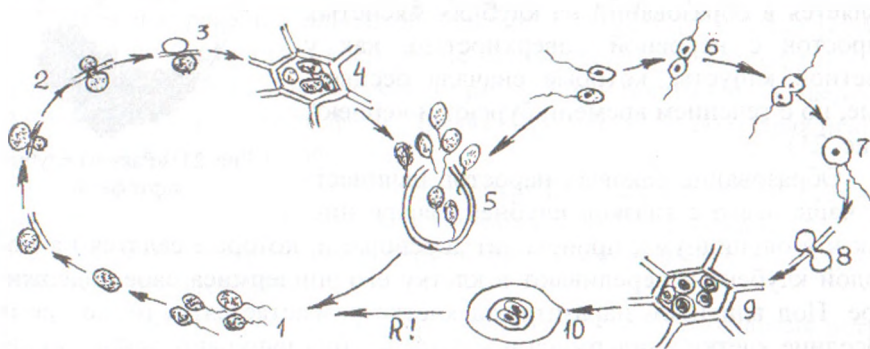


Рис. 20. Цикл развития *Olpidium viciae*:

1 — зооспоры; 2 — заражение клетки-хозяина; 3 — протопласт паразита в клетке хозяина; 4 — зооспорангии паразита в клетке хозяина; 5 — прорастание зооспорангиев; 6 — слияние подвижных клеток паразита; 7 — планозигота; 8 — переливание содержимого зиготы в клетку хозяина; 9 — цисты в клетке хозяина; 10 — кариогамия в цисте

При задержке прорастания зооспорангиев, зооспоры после выхода из него ведут себя как гаметы, т.е. попарно сливаются, формируя двужгутиковую зиготу. Она некоторое время плавает, а потом заражает клетки корня капусты таким же способом, как и зооспора. В клетке корня зигота покрывается толстой звездчатой оболочкой и превращается в цисту, которая зимует, а весной превращается в зооспорангий. Перед превращением цист в зооспорангий два ядра в ней сливаются, а затем происходит редукционное деление (рис. 20).

При высокой влажности в парниках и загущенных посевах болезнь наносит большой ущерб, т.к. рассада в них погибает. Меры борьбы сводятся к умеренной поливке парников, обеспечению оптимальной вентиляции в них, дезинфекции почвы формалином, пропариванию ее кипятком. При появлении болезни с целью сохранения

хоть какого-то количества рассады практикуется насыпание на почву слоя чистого песка толщиной 2-4 см; в этом случае выше места поражения могут развиваться придаточные корни.

Во многих странах Европы, Южной Америки и Южной Африки, а также в США, Канаде, Японии распространен рак картофеля, приводящий к значительным потерям урожая этой культуры. Болезнь вызывается грибом синхитриум (*Synchytrium endobioticum*), проявляется в образовании на клубнях мясистых наростов с неровной поверхностью, как у цветной капусты, которые сначала бесцветные, но с течением времени буреют и чернеют (рис. 21).

Образование раковых наростов начинается чаще всего с глазков клубней. Заражение, как и у ольпидиума, происходит зооспорами, которые садятся на молодой клубень и переливают в клетку его эпидермиса свое содержимое. Под влиянием паразита эта клетка разрастается; в то же время соседние клетки эпидермиса и мякоти клубня начинают усиленно делиться. Паразит внутри клетки одевается оболочкой и превращается в



Рис. 21. «Рак» на клубне картофеля.

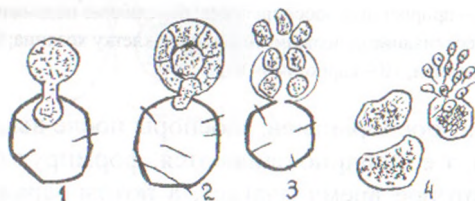


Рис. 22. Синхитриум звездчатый - *Synchytrium stellare* (по де Бари):

1 — прорастание покоящейся споры; 2 — образование соруса зооспорангиев; 3 — отдельные зооспорангии различного возраста; 4 — выход зооспор

летнюю цисту. Очень скоро она прорастает с образованием группы зооспорангиев (сорусы), образующихся в числе 5-9, в каждом из которых образуются 200-300 одножгутиковых зооспор. При наличии влаги зооспорангии прорастают, освобождая зооспоры;

последние подплывают к клубням и вновь внедряются в ткань растения. В течение лета образование зооспор может повторяться несколько раз. Осенью в клубнях образуются покоящиеся цисты, или зимние споры, с толстыми одревесневшими окрашенными в яркий золотисто-бурый цвет оболочками. Цисты могут долго сохраняться в почве (до 20 лет); при благоприятных условиях они прорастают, образуя зоо-

споры (но без сорусов) (рис. 22). Основным путем распространения рака картофеля является его расселение с клубнями картофеля. Большие клубни гнивают. Кроме опухолей известны и другие формы рака: иногда сильно разрастаются глазковые чешуйки клубня в виде скопления уродливых мясистых листочков, в других случаях на поверхности клубня образуются язвочки и корочки и др. Специализация паразита довольно узкая — почти исключительно в пределах рода *паслен* (*Solanum*). Искусственно можно заразить и другие растения из семейства пасленовых: томат, белену, паслен черный и сладкогорький и др.

Впервые рак был описан в Венгрии в 1896 году, однако родина паразита до настоящего времени не установлена. Рак картофеля — карантинный гриб. Основная мера борьбы с этой болезнью — выведение устойчивых сортов картофеля. Другая мера борьбы — обеззараживание почвы, например, нитрафеном.

Многие виды этого рода встречаются на дикорастущих растениях: на пролеске (*S. mercurialis*), на ветренице (*S. anemones*), на одуванчике (*S. taraxaci*), образуя мелкие коричневатые бородавочки на стеблях и листьях этих растений.

На субстратах растительного и животного происхождения встречается гриб *ризофидиум* (*Rhizophydium*) — род сапрофитных и паразитических грибов. На пыльце сосны, попавшей в воду, встречается *ризофидиум* *пыльцевый* (*R. pollinis*). Его зооспора садится на пылинку, покрывается оболочкой, а внутрь субстрата от нее врастают тонкие ветвящиеся безъядерные нити ризомицелия. Тело бывшей зооспоры быстро растет, превращается в зооспорангий, ядро делится и содержимое зооспорангия распадается на зооспоры, которые выходят через отверстие в ее оболочке.

Половой процесс в виде гаметангиогамии — слиянии двух особей, сидящих рядом на субстрате, после чего образуется толстостенная зигота, являющаяся покоящейся стадией гриба (рис. 23).

У более высоко организованных представителей хитридиевых ризомицелий получает все большее развитие. Например, у паразита эвглен — *полифагуса*

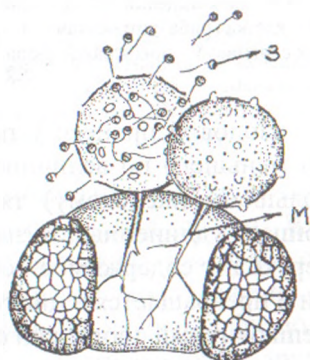


Рис. 23. Ризофидиум на пыльце сосны: М — ризомицелий, 3 — зооспоры, выходящие из зооспорангия.

эвгленового (*Polyphagus euglenae*) мицелий разрастается на большом протяжении от округлого тела (бывшие зооспоры), и его ответвления могут одновременно внедриться в несколько десятков эвглен. Гриб размножается зооспорами, причем удлинненный мешковидный спорангий формируется из центральной клетки. Одножгутиковая зооспора останавливается среди эвглен и, покрываясь оболочкой, дает начало новому ризомицелию (рис. 24).

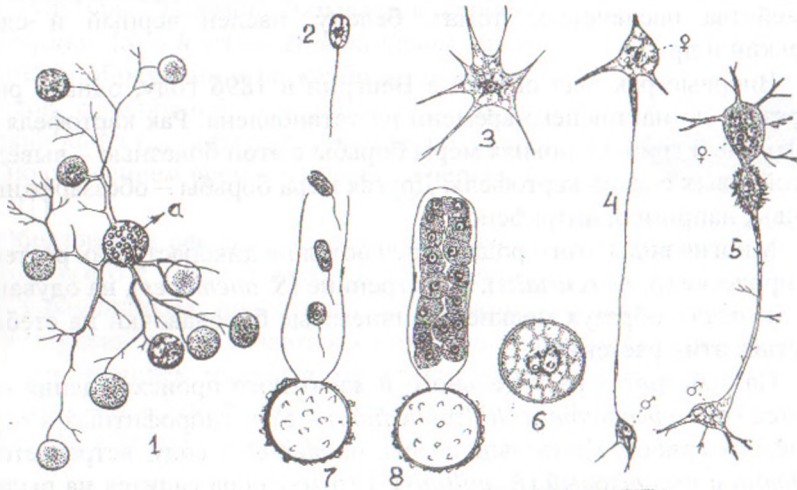


Рис. 24. Полифагус эвгленовый (*Polyphagus euglenae*):

- 1 – ризомицелий, внедрившийся в 10 эвглен; а – тело бывшей зооспоры; 2 – зооспора; 3 – клетка гриба с отростками; 4 – образование выроста между женской и мужской клетками и их слияние; 5 – покоящаяся спора с шиповатой оболочкой; 6 – зигота с несслившимися ядрами; 7-8 – зооспорангий с зооспорами

Половой процесс у полифагуса наступает при недостатке пищи. Из меньшего по величине экземпляра (мужского) по направлению к большему (женскому) тянется длинный вырост, вздувающийся на конце в удлиненный пузырь с шиповатой оболочкой. В этот пузырь переходит содержимое обеих особей. Зигота отделяется перегородками и превращается в цисту; через несколько месяцев из неё образуется мешковидный спорангий со спорами.

Порядок бластокладиевые – *Blastocladiales*

Представители порядка живут, главным образом, в пресных водоёмах как сапротрофы на погружённых в воду трупах животных или на

растительных субстратах, образуя на них белый пушок до 1 см в длину, или же как паразиты на беспозвоночных животных, на других грибах. Мицелий у одних бластокладиевых развит слабо и представлен плазмодием (не имеет чёткой выраженной оболочки), у других он ветвящийся и неветвящийся, уже одетый оболочкой из хитина, с ризоидами, погружёнными в субстрат.

У большинства имеется смена поколений. На диплоидном спорофите развиваются спорангии с зооспорами. Из них через сосочек или поры выходят зооспоры и вырастают особи внешне такие же как спорофит, но образующие гаметы (гаметофиты). Зигота, образующаяся при слиянии гамет, вырастает в новый спорофит (рис. 25).

Некоторые грибы рода *бластокладиелла* (*Blastocladiella*) имеют тело в виде простого вздутия, от которого отходят многочисленные ризоиды. Это вздутие преобразуется затем или в зооспорангий, или в цисту. Часто наблюдается смена поколений: спорофита и гаметофита.

Изоморфная смена поколений характерна для грибов из рода алломицес (*Allomyces*). Мицелий имеет вид пушка на трупах животных и остатках растений. На спорофите развиваются спорангии. Споры прорастают в гаметофит, не отличающийся по морфологии от спорофита. Гаметофит несёт мужские и женские гаметангии, обычно расположенные друг над другом. Женские гаметангии крупнее и не окрашены, мужские — мельче, они оранжевые. Гриб интересен тем, что хорошо растёт в культуре на овсяном агаре, является прекрасным материалом при изучении физиологических, цитологических, биохимических, генетических и других вопросов.

Порядок моноблефаридовые — *Monoblepharidales*

Грибы этого порядка развиваются в основном весной и осенью как сапрофиты в чистой пресной воде на сучьях, ветках, на трупах на-

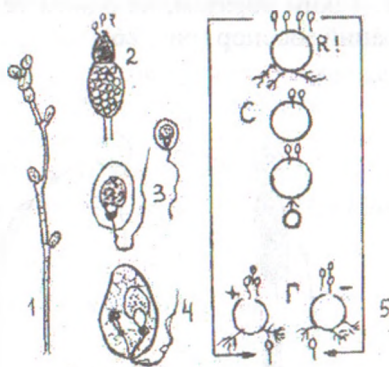


Рис. 25. Бластокладиевые (*Blastocladiales*):

- 1 - алломицес яванский (*Allomyces javanicus*), 2 - женские и мужские гаметангии; 3 - женские и мужские гаметы; 4 - копуляция; 5 - смена поколений у бластокладиеллы (*Blastocladiella*): Г - гаметофит, С - спорофит

секомах. У видов рода *моноблефарис* (*Monoblepharis*) мицелий на субстрате имеет вид сероватого нежного пушка, состоит из тонких ризоидов, внедряющихся в субстрат, и свободных длинных гиф без перегородок, несущих органы размножения – зооспорангии. Они располагаются по одному, имеют цилиндрическую форму, отделены от мицелия перегородкой, формируют овальные зооспоры с одним жгутиком на заднем конце. После выхода из спорангия зооспоры сначала движутся медленно амебообразно, а потом быстро уплывают, находят подходящий субстрат и прорастают на нем, образуя ризоиды и гифы. На теле гриба после выхода из зооспорангия зооспор может снова образоваться спорангий, который теперь уже занимает боковое положение. Таким образом, на одном талломе могут развиваться несколько генераций зооспор (рис. 26).

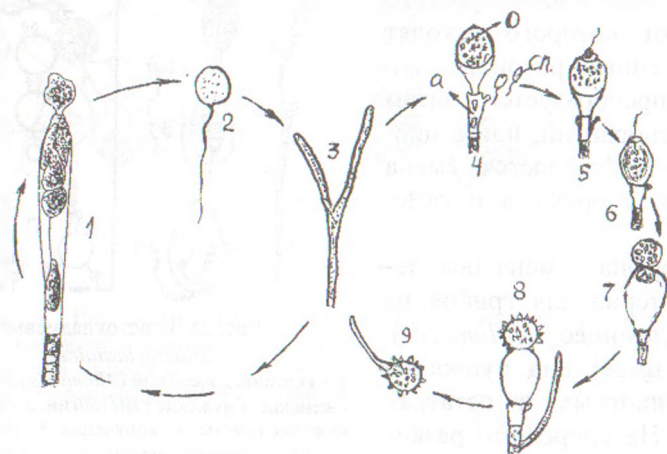


Рис. 26. Цикл развития моноблефариса сферического (*Monoblepharis sphaerica*):
 1 – спорангий с выходящими спорами; 2 – зооспора; 3 – мицелий; 4 – кончик гифы с оогонием (о) и антеридием (а) с выходящими сперматозоидами (сп); 5 – проникновение сперматозоида в оогоний; 6 – слияние половых клеток; 7 – выход оплодотворённой яйцеклетки из оогония; 8 – зигота с шиповатой оболочкой; 9 – прорастание зиготы

Половой процесс оогамный. Оплодотворение яйцеклетки, располагающейся внутри оогония, происходит сперматозоидами, формирующимися в антеридии. Зигота покрывается многослойной оболочкой и превращается в ооспору, из которой после периода покоя появляется мицелий.

Хитридиомицеты в своём происхождении легко связываются с одножгутиковыми флагеллятами.

КЛАСС ООМИЦЕТЫ – OOMYCETES

Представители класса – широкоизвестные водные грибы, обитающие на растительных остатках и трупах животных, или паразиты водорослей, других водных грибов, беспозвоночных животных, амфибий, рыб. Некоторые оомицеты живут в почве и относятся к числу опаснейших возбудителей болезней с/х растений.

Оомицеты характеризуются хорошо развитым неклеточным мицелием, содержащим огромное количество ядер; перегородки внутри мицелия образуются лишь при формировании органов размножения как бесполого, так и полового. В вегетативном состоянии все представители гаплоидны, диплоидна только зигота. Кроме того, для оомицетов характерны следующие признаки: наличие в оболочках гиф целлюлозы и отсутствие хитина, оогамный половой процесс, образование у большинства представителей при бесполом размножении двужгутиковых зооспор (лишь у некоторых грибов зооспоры не образуются и бесполое размножение происходит с помощью конидий), отсутствие в антеридиях сперматозоидов. Класс делится на несколько порядков, из которых важнейшие – сапролегниевые (*Saprolegniales*) и пероноспорные (*Peronosporales*).

Порядок сапролегниевые – *Saprolegniales*

К сапролегниевым относятся грибы, живущие в водной среде сапрофитно на трупиках насекомых и др. Мицелий сапролегниевых слабоветвящийся, достигает 1-2 см длины, находится снаружи и питается осмотически всей поверхностью тела. Бесполое размножение осуществляется двужгутиковыми зооспорами. В оогониях образуется чаще несколько яйцеклеток, реже одна, антеридий не дифференцирован на гаметы, половой процесс заключается в переливании содержимого антеридия в яйцеклетки.

Широко распространены виды рода *сапролегния* (*Saprolegnia*) (рис. 27). При бесполом размножении на концах гиф образуются длинные цилиндрические зооспорангии с густым содержимым, отделяющиеся затем перегородкой от гифы. В них формируются многочисленные зооспоры. Они грушевидные, с двумя жгутиками на переднем конце: один из них перистый, другой простой. Эти *первичные* зооспоры живут недолго: через полчаса они останавливаются, одеваются оболочкой и из каждой зооспоры выходит *вторичная* голая зоо-

спора, имеющая почковидную форму и два жгутика, прикрепленных сбоку; передний из них перистый, задний простой. Это явление диморфизма зооспор называют *дипланетизмом*. Вторичные зооспоры плавают дольше, затем оседают на трупах насекомых и образуют мицелий. К моменту истощения запасов питательных веществ на нем образуются половые органы.

Оогоний имеет шаровидную форму и содержит несколько яйцеклеток. В антеридии сперматозоидов нет; он прикладывается к оогонию и через тонкие места в оболочке оогония (поры) из него вырастают внутрь оогония выросты (отроги). Один антеридий может оплодотворить одну или несколько яйцеклеток, переливая в каждую некоторое количество содержимого с одним ядром. Оплодотворенные яйцеклетки покрываются оболочками и превращаются в цисты, которые прорастают после периода покоя.

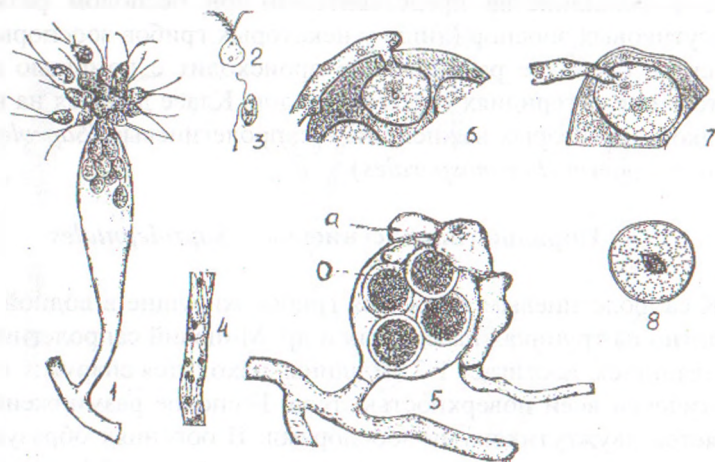


Рис. 27. Сапролегния (*Saprolegnia*):

- 1 – выход зооспор из зооспорангия; 2 – первичная зооспора; 3 – вторичная зооспора;
 4 – кончик гифы с ядрами; 5 – гифа с антеридием (а), прикладывающимся к оогонию (о), содержащему яйцеклетки; 6 – вращание выростов антеридия в оогоний; 7 – образование зиготы, 8 – циста

Сапролегния при подходящих условиях может жить как паразит на рыбьей икре, мальках рыб. Значительный экономический ущерб наносится на двух этапах рыборазведения: во время выдерживания производителей в специальных ёмкостях с недостаточно аэрируемой и очищенной водой и инкубации икры в такие водоемы. Взрослая рыба, зараженная сапролегнией, становится вялой, движения ее ослабевают,

и она гибнет. В условиях аквариума рыбки также могут погибнуть от этого гриба. Заболевших в аквариумах рыб можно попытаться оздоровить, ежедневно погружая на 10-15 минут в раствор марганцево-кислого калия (1 г на 100 л воды), или помещать их на 15-30 минут в раствор поваренной соли (2,5 г на 1 л воды).

Сапролегнию легко получить в культуре, поместив в аквариум или другие емкости с водой из природной среды свежие или высушенные муравьиные яйца или трупы мух; вскоре на них разовьется мицелий.

У видов рода *ахлия* (*Achlya*) зооспоры не имеют жгутиков, а выползают из спорангиев амебообразно или вообще не выходят из него, прорастая прямо изнутри. Виды этого рода, как и сапролегния, могут жить как паразиты на рыбьей икре, на мальках рыб, на раненных рыбах.

Виды рода *лептолегния* (*Leptolegnia baltica*) паразитируют на планктонных рачках; другой вид этого рода (*L. marina*) вызывает массовые заболевания крабов и некоторых моллюсков.

Виды рода *афаномицес* (*Aphanomyces*) паразитируют на водорослях и на корнях различных растений в условиях влажной почвы; особенно страдают проростки свеклы, люцерны, вики.

Происхождение сапролегниевых грибов и филогенетическая связь не ясны. По-видимому, они представляют особую линию развития.

Порядок пероноспоровые – *Peronosporales*

Подавляющее большинство грибов из этого порядка живет на суше либо сапрофитно, либо, являясь паразитами, на высших растениях.

Вследствие утраты связи с водной средой они характеризуются тем, что мицелий у них не поверхностный, а внутриклеточный без гаусториев или межклеточный с гаусториями; на поверхность он не выходит. В первом случае гриб быстро убивает клетки растения-хозяина, во втором - гибель растения замедляется. Спорангии пероноспоровых могут быть цилиндрическими не отпадающими от гифы, или овальными, или лимоновидными отпадающими от гифы и переносимыми токами воздуха как конидии. У некоторых пероноспоровых эти спорангии-конидии впоследствии дают зооспоры, у других они целиком прорастают в гифу, не образуя зооспор и, следовательно, не нуждаясь в капельно-жидкой среде. Зооспоры у пероноспоровых дву-жгутиковые, жгутики отходят сбоку, один из них с ресничками, дру-

гой без них, т.е. гладкий.

При половом размножении на эндофитном мицелии образуются оогонии и многоядерные антеридии. В оогонии, в отличие от сапролегнии, из одной части содержимого развивается только одна яйцеклетка, а другая часть плазмы участвует в утолщении оболочки (периплазмы), образующейся после оплодотворения ооспоры.

Пероноспорные широко распространены по земному шару и встречаются почти во всех климатических зонах. Порядок насчитывает несколько сот видов, распределяемых на 3 семейства.

Семейство питиевые (*Pythiaceae*). Большинство видов тесно связано с водной средой обитания. Это сапрофиты и паразиты водорослей. Кроме того, это одна из самых представительных групп почвенных грибов. Последние поражают подземные органы высших растений, вызывая болезнь под названием *корнеед*, или *корневая гниль*, от которой страдают всходы сахарной свеклы, хлопчатника, люцерны и др.

В семействе различают несколько родов. Представители рода *зоофагус* (*Zoophagus*) паразитируют на водных беспозвоночных животных – коловратках.

Род *питуиум* (*Pythium*). Включает около 140 видов. Представители рода – водные грибы, живут на живых и мертвых водорослях, однако большинство видов – в почве, вызывая корневую гниль растений. Спорангионосцы грибов мало отличаются от ветвистых гиф.

Род *фитофтора* (*Phytophthora*). Наиболее известный вид этого рода *картофельный гриб* (*Phytophthora infestas*) вызывает опасное заболевание ботвы и клубней картофеля. Инфекционную природу заболевания установил А. де Бари; им же дано возбудителю название, которое в переводе на русский язык означает «пожиратель растений инфекционный». Этот грибок развивается внутри листьев картофеля межклеточную грибницу с гаусториями, что приводит к образованию темных пятен на листьях и их гибели. Сначала погибают нижние листья, а затем болезнь захватывает и все растение. На нижней стороне зараженного листа можно увидеть налет белого цвета – симподиально ветвящиеся спорангионосцы, высывающиеся из устьиц листа (рис. 28). На концах спорангионосцев формируются лимонovidные зооспорангии, которые отрываются и разносятся ветром или брызгами дождя. В воде зооспорангии прорастают и образуют 6-8 зооспор, которые формируют ростковые трубки и производят новые заражения; при прохладной погоде время от заражения до образования нового спороно-

шения составляет всего 3-4 дня. Попадая на землю, спорангии профильтровываются через слои почвы к клубням и вызывают их заражение. Массовое заражение клубней происходит во время уборки, при соприкосновении клубней с ботвой. На клубнях болезнь проявляется в виде свинцово-серых пятен. Ткань клубня под пятном буреет, но размягчается не сразу. Если побурение захватывает значительную часть клубня, то он сгнивает во время хранения. Вредоносность фитотторы усиливается из-за того, что на пораженных клубнях поселяются различные бактерии. Инфекция сохраняется в слабо пораженных клубнях, которые, оказавшись в почве при их посадке, образуют зараженные ростки.

В условиях Европы фитоттора половым способом не размножается, половые органы у гриба обнаружены лишь на родине картофеля — в Мексике, где природные условия лучше всего благоприятствуют его развитию. Продукт полового процесса — ооспоры — сохраняются в почве в течение всей зимы и производят заражение клубней во время посадки картофеля. Кроме картофеля гриб поражает томаты — листья и плоды, на которых возникают бурые пятна.

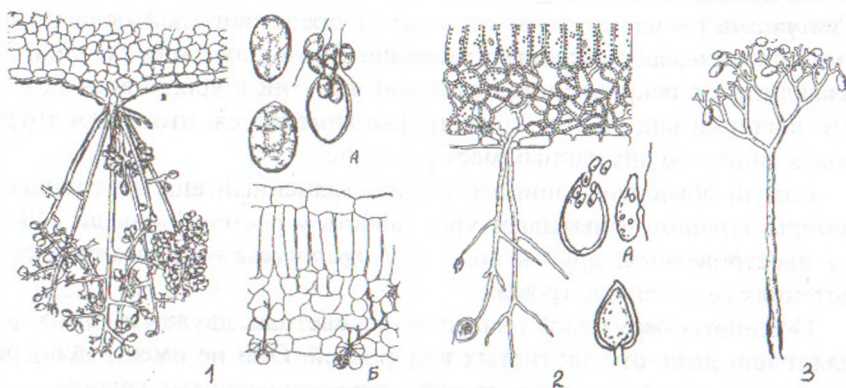


Рис. 28. Спорангионосы со спорангиями:

- 1 — плазмопара (*Plasmopara viticola*): А — выход зооспор, Б — внедрение зооспор в межклетники;
2 — фитоттора (*Phytophthora infestans*): А — выход зооспор; 3 — пероноспоры (*Peronospora*).

Меры борьбы с фитотторой сводятся к выведению новых, устойчивых к фитотторе сортов, к использованию фунгицидов, т.е. веществ, используемых для борьбы с грибами.

Другие виды рода фитогфора поражают корни и стебли растений табака, перца, тыквенных культур, хлопчатника, цитрусовых, многих декоративных растений. Представители семейства пероноспоровых (*Peronosparaceae*) – грибы, поселяющиеся исключительно на живых растениях, т.е. все они паразиты; характеризуются тем, что спорангионосцы этих грибов имеют древовидную форму. Многие представители из родов *плазмонара* (*Plasmopara*) и *пероноспора* (*Peronospora*) поражают листья растений, реже цветки.

Plasmopara viticola – опасный паразит виноградной лозы, вызывающий ее заболевание, называемое *милдью*. Болезнь проявляется диффузно с поражением всего растения – листьев, усиков, плодоножек, ягод. В Европу гриб завезен из Америки в 19 веке. Борьба с ним ведется путем предохранительных опрыскиваний растений бордоской жидкостью (рис. 28).

Род *пероноспора* (*Peronospora*) насчитывает около 300 видов. Все виды рода – паразиты: одни поражают табак (*P.tabacina*), другие – свеклу (*P.schachtii*), лук (*P.destructor*), капусту (*P.brassicae*) и др (рис. 28).

Представители семейства цистоповых, или альбуговых (*Cystopaceae*) – паразиты. В отличие от представителей предыдущих семейств вызывают сильное изменение формы листьев, стеблей, выражающееся в искривлении, появлении вздутий и уродливостей, из-за чего внешний вид растения настолько изменяется, что в нем трудно узнать типичное для данных мест растение.

Самый обычный и широко распространенный вид цистоповых – *Cystopus candidus* – вызывает уродливость у растений свыше 240 видов крестоцветных, другой вид – *C.tragopogonis* – паразитирует на растениях семейства астровых.

Оомицеты берут своё начало от бесцветных двужгутиковых флагеллят или даже от золотистых водорослей. Они не имеют непосредственных филогенетических связей с другими группами грибов.

КЛАСС ЗИГОМИЦЕТЫ – ZYGOMYCETES

Этот класс объединяет грибы с хорошо развитым неклочным мицелием, который впоследствии может быть разделённым на клетки. В оболочках клеток есть хитин и нет целлюлозы. Зооспоры у зигомицетов не образуются, бесполое размножение осуществляется неподвижными спорами, формирующимися внутри спорангиев, т.е. *эндо-*

генно. Половой процесс – *зигогамия* (от греч. сл. «зигон» – перекладина), т.е. соединение перемычками двух гиф и слияние образующихся на этих перемычках двух неподвижных многоядерных клеток, так называемых гаметангиев, которые чаще морфологически одинаковы.

Представители класса преимущественно почвенные сапрофиты, однако встречаются и паразиты насекомых.

Порядок муکورовые – *Mucorales*

У муکورовых грибов мицелий состоит из хорошо развитых ветвящихся гиф, длина которых может достигать нескольких сантиметров.

В порядке муکورовых выделяют несколько семейств, различающихся особенностями бесполого размножения. Семейство муکورовые (*Mucoraceae*). Представители его характеризуется тем, что спорангии после созревания спор не отделяются от спорангионосцев. Род *муکور* (*Mucor*) – наиболее крупный по числу видов. Мицелий муκόра находится в субстрате, а над его поверхностью развиваются многочисленные длинные спорангионосцы. Их вершина вдаётся в спорангий, образуя *колонку*. Она бывает шаровидной, цилиндрической, конической или обратнойцевидной, что является важным диагностическим признаком муکورовых грибов. Содержимое спорангия делится на большое количество частей, содержащих по нескольку ядер, покрывающихся затем оболочкой. Форма спор в зависимости от вида гриба бывает шаровидной, эллипсоидной или другой формы. Для дальнейшего развития споры не нуждаются в периоде покоя и, прорастая сначала ростковой трубкой, затем образуют мицелий. Распространяются споры воздушным течением, человеком и животными.

Бесполое размножение является преобладающим, половой процесс наблюдается редко. Это объясняется тем, что чаще всего эти грибы являются гетероталличными, и половой процесс возможен лишь тогда, когда два мицелия противоположных половых знаков окажутся в непосредственной близости друг от друга (рис. 29).

Развитие полового спороношения начинается с возникновения у гиф боковых ответвлений, так называемых *отрогов*, которые растут навстречу друг другу, соединяясь верхушками. При этом в каждом отроге возникает поперечная перегородка, отделяющая небольшую верхушечную клетку – *гаметангий*, содержащий в цитоплазме много ядер. Затем содержимое гаметангиев сливается в образовавшейся

крупной клетке, которая затем увеличивается в размере, приобретает толстую бурую оболочку и превращается в зиготу, называемую *зигоспорой*.

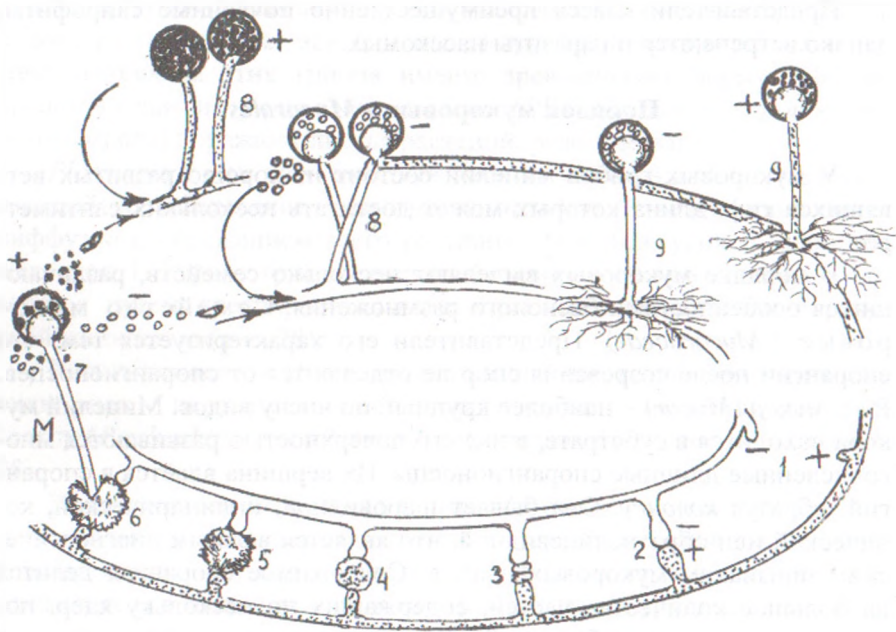


Рис. 29. Цикл развития мукора (*Mycor*):

1,2 – образование отростков; 3 – гаметангии; 4 – молодая зигоспора (2n) с подвесками (суспензориями); 5 – зрелая зигоспора (2n); 6 – прорастание зигоспоры; 7 – гифы; 8 – бесполое размножение (n); 9 – разнополюсы мицелии со спорангиями

На образовавшейся зиготе остаются те короткие выросты мицелия, на которых образовались гаметангии; их называют *подвесками*, или *суспензорами*.

Зигоспора после состояния покоя прорастает, образуя короткую гифу со спорангием на конце (так называемый *зародышевый*, или *зачаточный* спорангий). Прорастанию зиготы обычно предшествует редукционное деление диплоидных ядер, после чего развиваются гаплоидные споры и мицелий.

Большинство мукоровых живёт в почве, на растительных остатках, на навозе. Почвенные мукоровые наряду с другими почвенными

грибами и бактериями участвуют в почвообразовательных процессах. Некоторые муконовые являются причиной порчи урожая. Многие виды патогенны, могут вызывать заболевания органов дыхания птиц, людей (мукомикозы лёгких), а также могут поражать центральную нервную систему или органы слуха человека. Есть виды муконовых грибов, которые энергично расщепляют пектиновые вещества. Многие используются, особенно в Юго-Восточной Азии, в качестве компонента закваски для получения алкогольных напитков, а также для производства некоторых специфических продуктов восточной кухни (соевый сыр) из бобов сои, рисового зерна, для получения спирта из клубней картофеля.

Иногда эти грибы поселяются на пищевых продуктах. В быту они известны под сборным названием *головчатая плесень*, или *черная плесень*. Многие представители рода мукор обладают высокой ферментативной активностью, образуют различные органические кислоты.

Не менее широко распространены виды рода *ризопус* (*Rhizopus*). Для них характерны толстые воздушные гифы – *столоны*, наподобие усов у земляники, и темные спорангии.

Семейство пилоболовые – *Pilobolaceae*. Интересны и красивы виды рода *пилоболус* (*Pilobolus*), развивающиеся на навозе. Представители характеризуются крупными чёрными спорангиями. Ко времени их созревания в спорангионосце развивается такой сильный тургор, что спорангий отрывается и со струёй жидкости отбрасывается на расстояние до 2м в сторону света, развивая начальную скорость полёта спорангия 4,7-27,5 м/сек (рис. 30).



Рис. 30. Отбрасывание спорангия пилоболуса (*Pilobolus*):
1 – спорангий; 2 – вздутие под спорангием; 3 – солнечные лучи.

Отлетевшие спорангии попадают на пастбищные растения. Затем их поедают животные, а споры выделяются с экскрементами, на кото-

рых начинается новый цикл развития гриба. Такие грибы называются *копрофильными*. Они встречаются чаще на конском навозе, где обильно развивают спороношение в утренние часы, при этом навоз как бы покрывается рыхлым войлоком, усеянным многочисленными мелкими бесцветными каплями.

Порядок энтомофторовые – *Entomophthorales*

Представители порядка – паразиты насекомых, образуют внутри питающего субстрата слабо разветвлённую грибницу большого диаметра с большим количеством жировых капель. Один из представителей рода *энтомофтора* – *Entomophthora muscae* – паразитирует на комнатных мухах. Мицелий внутри тела насекомого распадается на отдельные элементы – *гифенные тела*, которые могут разноситься током крови по телу хозяина, и постепенно заполняют его, из-за чего внутреннее содержимое разрушается, насекомое погибает (рис. 31).

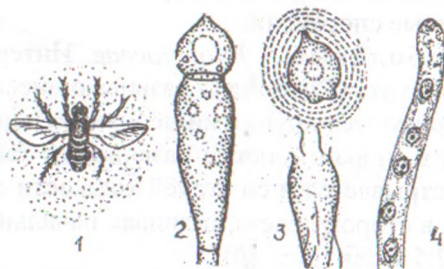


Рис. 31. Энтомофтора (*Entomophthora muscae*):

1 – конидии вокруг тела мухи; 2 – конидиеносец с конидией; 3 – отстреливание конидий; 4 – конец гифы, высовывающейся из тела мухи

Из гифенных тел формируется мицелий, выходящий на поверхность тела насекомого в виде бархатистого налёта. Этот налёт состоит из конидиеносцев, на конце которых сидит по одной конидии. Они бесцветные тонкостенные, с зернистой плазмой и жировыми каплями. Зрелые конидии «отлетают» с высокой скоростью, попадают на тело здоровых мух, пролетающих мимо. Если конидия не попадает на муху, она прорастает во вторичную, третичную конидию, что продлевает их жизнь в среде, пока она не попадёт на нужного хозяина. Половой процесс заключается в копуляции мужских и женских гамет; их роль могут выполнять участки гиф, различающихся размерами. Образую-

щаяся покоящаяся зигоспора сохраняется в почве или на растительных остатках и производит первичное заражение.

Энтомофторовые грибы вызывают болезнь многих насекомых, называемую *энтомофторозом*. От неё гибнут гусеницы кольчатого шелкопряда, виды тли, представители саранчовых, комары, жуки-щелкуны.

Зигомицеты выводят или из безжгутиковых амебодных флагеллат, или от предков, близких к современным хитридиомицетам.

КЛАСС АСКОМИЦЕТЫ, или СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ – *ASCOMYCETES*

Аскомицеты – один из обширнейших классов. По одним источникам класс содержит более 15000, по другим – более 20000 видов (и даже около 30000), различающихся по строению, способам питания, циклам развития.

Основной признак аскомицетов – формирование у них после полового процесса особых клеток, называемых *сумками*, или *асками*, содержащих обычно по 8 эндогенных спор, или *аскоспор*.

Вегетативное тело аскомицетов представлено разветвлённым мицелием, состоящим из одноядерных или многоядерных клеток, отделённых друг от друга перегородкой, или септой, с порой, через которую передвигается цитоплазма и осуществляется миграция ядер.

У некоторых низших аскомицетов разветвлённый мицелий не представлен, вегетативное тело имеет вид одиночных почкующихся или делящихся клеток, которые могут формировать псевдомицелий. Именно такой мицелий развит у дрожжевых грибов.

Клеточная стенка сумчатых грибов состоит из хитина (10-20%) и глюканов – полимеров глюкозы (80-90%).

Кроме спор полового размножения, т.е. аскоспор, в цикле развития сумчатых грибов образуются споры бесполого размножения – конидии. Они формируются в период вегетации гриба, служат для их массового расселения. Конидии образуются экзогенно на особых гифах – конидиеносцах; последние могут развиваться либо одиночно, либо узким пучком, либо плотным слоем на поверхности мицелия и имеют вид порошистых налётов, коростинок, пятен, точек и т.п.

У примитивных, наиболее просто устроенных сумчатых грибов (подкласс *Hemiascomycetidae*), в половом процессе наблюдаются значительные черты сходства с зигомицетами. Каждая клетка их типичной многоклеточной грибницы содержит по одному ядру. Соседние

клетки, разделённые друг от друга перегородками, дают выросты, направляющиеся кверху и одновременно друг к другу. В процессе роста они достигают друг друга, и содержимое этих двух клеток сливается. Образовавшаяся зигота увеличивается в размерах и вырастает в типичную сумку. В зачаточную сумку переходят два ядра, которые впоследствии сливаются. Образовавшееся диплоидное ядро делится три раза. Первое деление, как правило, редукционное, а последующие – простые, в результате чего образуется 8 гаплоидных ядер, а, следовательно, 8 аскоспор, т.е. при таком половом процессе зигота превращается в типичную сумку с 8 аскоспорами.

У некоторых голосумчатых грибов половой процесс происходит с некоторым отклонением от описанного выше. У представителей порядка тафринных (*Taphrinales*), вызывающих заболевания культурных растений, вегетативный мицелий состоит из клеток, содержащих по два раздельнополюх ядра (дикарион). В таких клетках затем происходит слияние ядер (кариогамия), образуется диплоидное ядро, которое претерпевает митоз и формирует два диплоидных ядра. Одновременно с этим аскогенная клетка сильно вытягивается и разделяется перегородкой на 2 неравные клетки (рис. 32).

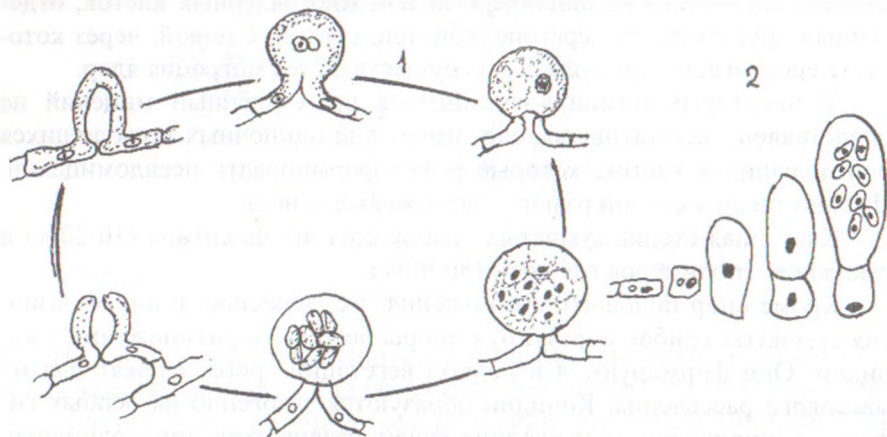


Рис. 32. Половой процесс у *Eremascus*(1) и *Taphrina*(2)

В большой клетке диплоидное ядро после редукционного деления и двух простых делений образует 8 ядер, а затем 8 аскоспор. Ядро маленькой клетки дегенерирует. В последующем сумка на верхушке лопается, и аскоспоры высыпаются. Две гаплоидные аскоспоры при со-

прикосновении копулируют друг с другом, превращаясь в дикарионическую спору, которая с помощью ростка проникает в ткани растений и развивает внутри его мицелий.

У других голосумчатых грибов, например, дрожжевых, несмотря на сильную редукцию вегетативного мицелия вплоть до отдельных свободно живущих клеток, половой процесс существует и протекает в виде слияния двух соматических клеток или перетекания содержимого из одной клетки в другую. Оплодотворённая клетка превращается в сумку с 8 аскоспорами. У таких грибов преобладает гаплоидная фаза, диплоидной является только зигота (рис. 38).

Однако у других дрожжевых грибов в цикле развития преобладает диплоидная фаза, т.е. в таких случаях речь идёт о диплоидных дрожжах. У них гаплоидная фаза очень кратковременна и представлена аскоспорами, находящимися в сумке перед её разрушением (рис. 37).

У высших аскомицетов (подкласс зуаскомицеты – *Euascomyetidae* и локуломицеты – *Loculomycetidae*) наблюдается дифференциация и усложнение строения гаметангиев. Впервые характерный для высших грибов тип полового процесса описал немецкий ботаник Клауссен на примере *пиронемы* (*Pyronema omphalodes*) – сапрофитного гриба из группы дискомицетов, часто встречающегося на местах бывших костров. Половые органы этого гриба образуются группами на мицелии. Женский орган *архикарип* состоит из двух многоядерных клеток. Одна из них – пузыревидно раздутая – называется *аскогон* (от греч. сл. «аскос» – мешок, сумка и «гонос» – рождение), другая часть – нитевидная, цилиндрическая – *трихогиной* (от греч. сл. «трихос» – волосок).

Мужской половой орган называется антеридием, внутри него развиваются многочисленные мужские ядра. После созревания ядер антеридий прикладывается к вершине трихогины, и из него всё содержимое (плазма и ядра) переливаются в аскогон. Здесь плазмы сливаются. Этот первый этап полового процесса носит название *плазмагамии*. Мужские и женские ядра после слияния плазмы сближаются, располагаются попарно, образуя *дикарионы*. Вслед за образованием дикарионов из аскогона начинают развиваться ветвистые выросты – *аскогенные* гифы. В каждую гифу внедряется дикарион, после чего в гифе образуется перегородка, затем следует одновременное деление ядер каждой пары, причём оси деления располагаются параллельно, так что образуются новые пары ядер, т.е. новые дикарионы (рис. 33). Затем конечная клетка загибается крючком, ядра дикариона распола-

гаются на месте перегиба и одновременно делятся. Два ядра разного пола остаются в месте перегиба *крючка*, одно ядро переходит в его кончик, ещё одно – в основание. Затем образуются две перегородки, отделяющие одноядерные конечную и базальную клетки крючка. В результате слияния этих клеток восстанавливается дикарион и крючок может сформироваться повторно. Средняя двухъядерная клетка крючка развивается в сумку. Сумка увеличивается в размерах, ядра дикариона сливаются (этот процесс носит название кариогамии), затем диплоидное ядро делится. Первое деление – редукционное, последующие – митотические. Вокруг каждого из образовавшихся 8 ядер обособляется часть цитоплазмы сумки и образуется оболочка. К моменту созревания аскоспор в цитоплазме происходит превращение гликогена в сахар, тургорное давление в сумке резко возрастает и аскоспоры с силой выбрасываются на расстояние от долей миллиметра до 10 см и более. В результате образования аскогенных гиф и возникновения крючков из одного аскогона развивается большое количество сумок, а, следовательно, и аскоспор, которые прорастают в мицелий.

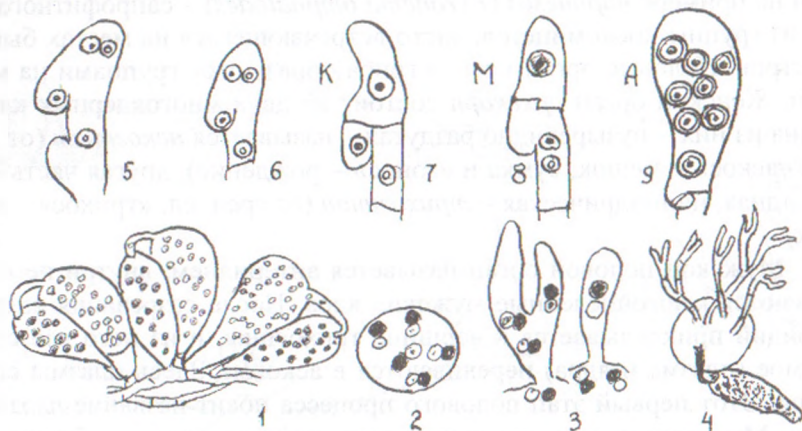


Рис. 33. Образование сумок:

1 – оогонии и антеридии на мицелии; 2 – поперечный разрез оогония, видны дикарионы на аскогоне; 3 – внедрение дикарионов в аскогенные гифы; 4 – аскогон с аскогенными гифами; 5-9 – развитие сумки из аскогенной гифы: К – кариогамия, А – аскоспоры в сумке, М – мейоз

В цикле развития высших аскомицетов чередуются три фазы: длительная *гаплоидная*, представленная вегетативным мицелием (в

течение этой фазы грибы размножаются бесполом путём), непродолжительная *дикарионтическая* (начинается с момента образования дикарионтических аскогенных гиф на аскогоне вплоть до кариогамии), и очень короткая *диплоидная* (после кариогамии до начала редукционного деления диплоидного ядра).

У аскомицетов можно встретить несколько вариантов строения половых органов: у одних – они одноядерные, у других – многоклеточные и многоядерные, у третьих – не функционируют или вовсе не развиваются трихогина и антеридии (в таких случаях образование дикариона происходит в пределах одного аскогона путём попарного сближения его ядер, или же дикарионы образуются в результате сближения двух вегетативных клеток мицелия). Однако во всех этих случаях образуются аскогенные гифы, дикарионы и происходит кариогамия.

Сумки некоторых сумчатых грибов имеют тонкую оболочку, которая к моменту созревания спор разрушается или растворяется, пассивно освобождая споры. Такие сумки называются *прототуникатными*. У других грибов сумки имеют плотные оболочки, часто со специальными приспособлениями для вскрывания сумок. Такие сумки называются *эутуникатными*. Среди последних есть такие, у которых оболочка однослойная, тонкая – это *унитуникатные* сумки, у *битуникатных* сумок наружная оболочка разрушается, а внутренняя под действием повышенного тургорного давления растягивается, и аскоспоры активно выбрасываются.

По форме сумки и аскоспоры также различаются: у одних они округлые или овальные, у других – булавовидные, цилиндрические. У некоторых грибов аскоспоры имеют придатки, играющие роль в их распространении.

В сумке обычно формируется 8 аскоспор, однако встречаются грибы, в сумках которых образуется 4 споры, или даже 2. Сокращение числа аскоспор происходит в результате уменьшения числа делений ядра. У некоторых грибов, наоборот, число делений ядра увеличивается, что приводит к увеличению числа аскоспор в сумке.

У низших аскомицетов сумки образуются непосредственно на мицелии, а у высших – в специальных вместилищах, называемых *плодовыми телами* и *аскостромами*.

Плодовые тела некоторых сумчатых грибов имеют вид замкнутого образования, называемого *клейстотецием* (от греч. «клейстос» – запёртый и «теке» – ящик, сумка), у других оно полузамкнутое,

имеющее отверстие на вершине – *перитеций* (от греч. «пери» – вокруг), у третьих плодовые тела имеют форму чаши, кубка, блюдца или шляпки на ножке, т.е. открытые – это *апотеции* (от греч. «апо» – вдали от). Оболочка клейстотециев, перитециев, апотециев образуется после плазмогамии. Гаплоидные вегетативные гифы оплетают аскогенные гифы и сумки, формируя плотную ткань. Плодовые тела многих сумчатых грибов образуются непосредственно на мицелии; во всех таких случаях плодовые тела всегда имеют собственную оболочку (перидий) (рис.34).

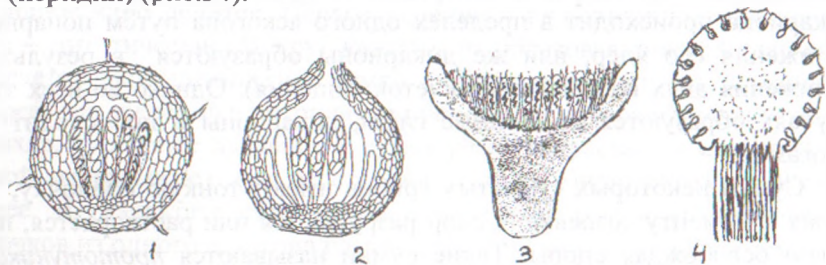


Рис.34. Плодовые тела и строма аскомицетов:
1 – клейстотеций; 2 – перитеций; 3 – апотеций; 4 – строма с перитециями

У других грибов процессу формирования плодовых тел предшествует этап образования *стромы* из переплетённых гиф. В стромах затем образуются половые органы, происходит половой процесс. Образующиеся аскогенные гифы и сумки раздвигают или разрушают ткань стромы, образуя полость – *локулу*, в которой располагается либо одна, либо несколько сумок. По внешнему виду аскостромы часто похожи на настоящие перитеции, но отличаются от них отсутствием собственной оболочки. Роль оболочки в этом случае выполняет ткань стромы. Такие аскостромы называют *псевдоотециями*.

У некоторых грибов сумки в плодовых телах расположены беспорядочно, у других – пучком, у третьих – тесным слоем, называемым *гимением*.

Система сумчатых грибов была предложена в 1932 году Наннфельдтом. Эта система явилась логическим завершением целого этапа исследований по таксономии сумчатых грибов. Однако в дальнейшем она не избежала критики и ревизии.

На основе отсутствия или наличия плодовых тел и их строения (закрытые, полузакрытые, открытые) класс *Ascomycetes* делят на подклассы.

Подкласс гемиаскомицеты, или голосумчатые (*Hemiascomycetidae*). Представители характеризуются отсутствием плодовых тел и наличием протуникатных сумок.

Подкласс зуаскомицеты (*Euascomycetidae*). Представители образуют плодовые тела: клейстотеции, перитеции, апотеции. Сумки прототуникатные или унитуникатные.

Подкласс локулоаскомицеты (*Loculoascomycetidae*). Сумки битуникатные, образуются в аскостромах.

Аскомицеты широко распространены в природе во всех географических областях, обитают как сапрофиты в почве, в лесной подстилке, на различных растительных субстратах (на отмерших частях растений), на древесине, на тканях животного происхождения, содержащих кератин, на живых организмах, вызывая заболевания человека, растений, животных. Некоторые грибы из этого класса играют положительную роль в жизни человека, являясь продуцентами биологически активных веществ – антибиотиков, витаминов, ферментов и т.д. Многие аскомицеты широко используются в лабораториях как объекты биохимических и генетических исследований.

Подкласс ГЕМИАСКОМИЦЕТЫ, или ГОЛОСУМЧАТЫЕ – *HEMIASCOMYCETIDAE*

Представители подкласса – наиболее примитивные аскомицеты. Это подтверждается тем, что у них отсутствуют плодовые тела, а сумки развиваются непосредственно на мицелии либо поодиночке, либо плотным слоем под кутикулой поражённых органов.

Подкласс включает около 60 родов, делится на 2 порядка: первично сумчатые (*Protascales*), или эндомицетовые, и тафринные (*Taphrinales*).

Этот удивительный мир грибов

Дрожжи, используемые в целом ряде отраслей промышленности, очень питательны. Они содержат белки, жиры, углеводы, витамин В₁, ферменты. Пивные дрожжи – замечательное лечебное средство. Дрожжевание кормов – общезвестный эффективный приём в животноводстве.

В последние годы дрожжи с добавлением элементов минерального питания (кальция, серы, цинка, йода и др.) и аминокислот (метионин, цистеин и др.) рекомендуются к применению в качестве биологически активных добавок (БАД).

Порядок первично сумчатые – *Protascales*

Плодовых тел нет. Сумки образуются поодиночке на мицелии. У многих представителей, например, дрожжей, настоящий мицелий от-

сутствует, клетки размножаются почкованием. У некоторых грибов мицелий развит.

Виды порядка живут в сахаристых истечениях растений, на древесине, в почве, на поверхности плодов, в некоторых цветках, отдельные виды паразитируют на других грибах и животных.

Некоторые дрожжи живут в морской воде; так, дебариомицеты (*Debaryomycetes*) могут жить в почти насыщенных растворах поваренной соли.

Этот удивительный мир грибов...

С помощью дрожжей получают вина из виноградных и плодово-ягодных соков. Вина бывают сухие, сладкие и крепленые. В сухих винах сахар сбраживается полностью, в сладких — не до конца, а в крепленые добавляют спирт. При производстве шампанского вина брожение завершается в плотно закрытых бутылках, в которых накапливается углекислота. Винодельческие расы дрожжей получают свои названия в зависимости от страны и местности, из которых они произошли, а также от сорта винограда.

Пиво получают из зёрен злаковых растений, прежде всего из ячменя, и на определённой стадии добавляют шишки хмеля, содержащие лупулин — вещество, придающее пиву горечь, а затем полученный раствор — сусло — сбраживают дрожжами. Дрожжи, применяемые в пивоварении, иногда относят к самостоятельному виду (*S. uvarum*) или рассматривают как разновидность пекарских дрожжей.

Наиболее распространённая и практически важная группа из порядка первичносумчатых — *дрожжи* — представители семейства сахаромицетовых (*Saccharomycetaceae*). Группа интересна тем, что во-первых, у них отсутствует типичный мицелий, на протяжении всего цикла развития дрожжевые грибы существуют в виде одиночных клеток, способных размножаться почкованием, во-вторых, у этих грибов отсутствуют половые органы, и половой процесс заключается в копуляции двух вегетативных клеток (этот способ описан выше). В-третьих, аскоспоры образуются в сумках, представляющих собой одиночные клетки. У некоторых представителей половая стадия в цикле развития отсутствует вовсе, и тогда их относят к классу несовершенные грибы.

Этот удивительный мир грибов...

Дрожжевые грибы — источник ценных биохимикатов

В 1850 г. Шерер выделил из мяса вещество, необходимое для питания живых существ; в 1901 г. было открыто вещество, обеспечивающее рост дрожжей. В 1928 г. Фаскотт этому веществу дал название инозит. Инозит — резерв углеводов, источник энергии для сердечной деятельности.

В 1870 г. Либих обнаружил, что рост дрожжей стимулируется небелковым веществом, названным впоследствии биотином (витамином Н). Биотин играет большую роль в биосинтезе белков в процессах дыхания и брожения.

В 1912 г. английский учёный Гопкинс выяснил, что в дрожжах (пекарских и пивных) есть вещества, необходимые для поддержания жизни. Это вещество в последствии было выделено и названо витамином В₁. В 1956 году это название было заменено на тиамин.

В 1913 г. из дрожжей и отрубей был выделен витамин, имеющий название никотиновая кислота. В 1926 г. Гольдбергер и Лили назвали её РР-фактором. Затем появилось название витамин В₃, или витамин РР. В Англии его назвали витамином В₂, а в США витамином G.

Дрожжи в культурах на плотных питательных средах растут в виде колоний разного цвета, формы и консистенции, а в жидких средах образуют муть, плёнки, осадки. По цвету они могут быть чисто-белыми, буровато-бежевыми, коричневыми или яркими, окрашенными во все тона жёлто-оранжево-красного цвета.

Клетка дрожжей имеет все основные структуры, характерные для грибов. Предполагают, что дрожжи – организмы, вторично упрощённые в связи с обитанием в жидких сахаристых средах.

Формы клеток дрожжей разные – круглые, яйцевидные, овальные, треугольные, серповидные, стреловидные и в значительной мере зависят от способа вегетативного размножения.

Почкование – наиболее характерный способ размножения дрожжей. Описано около 15 способов почкования (рис. 35).



Рис. 35. Типы почкования у дрожжей

Почки формируются по одной, по две и более одновременно. У некоторых дрожжей почкование начинается с появления на поверхности клетки небольшого выроста, который затем увеличивается в размерах (рис. 36). У отдельных видов вегетативное размножение осуществляется с помощью отстреливающихся клеток.

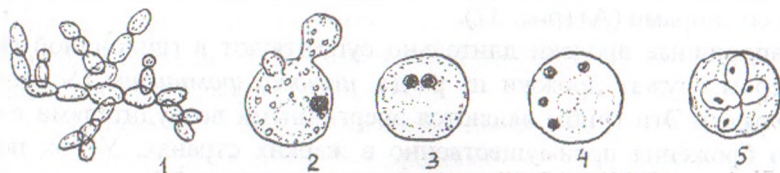


Рис. 36 Сахаромицес (*Saccharomyces cerevisiae*):
1 – почкующийся мицелий; 2-5 – образование сумки

Если клетки почкуются быстро и не успевают разъединиться, то получаются короткие непрочные нити мицелия. Одна клетка может иметь до 3-4 десятков почечных рубцов, по числу дочерних клеток.

Этот удивительный мир грибов...

Дрожжевые грибы – источник ценных биохимикатов

В 1933 г. из дрожжей, молока, печени биохимиком Куном, а затем Карером был получен новый витамин В₂, названный рибофлавином.

В 1934 г. биохимик Киннерслей из дрожжевого концентрата выделил фактор В₄, а Гиорги в том же году назвал выделенное вещество витамином В₆. Приоритет получения витамина в кристаллическом виде принадлежит С. Липовскому (1938); название пиридоксин было дано в 1939 году.

В 1940 г. Шнель и Петерсон установили, что для некоторых молочнокислых бактерий необходимо вещество, содержащееся в листьях шпината. Вещество было названо фолиевой кислотой (от лат. «фолиум» – лист). В том же году из дрожжей и печени был выделен витамин, имевший несколько названий: М, В_с, В₁₀, В₁₁.

В 1947-1949 г.г. название фолиевая кислота было узаконено.

В 1944 г. Виргинией Девье из биологического материала были выделены неизвестные вещества, необходимое для развития простейших. В 1946 г. независимо от этой работы Шнель и Вильямс выяснили, что в пивных дрожжах и в печени есть вещества, влияющие на развитие молочнокислых бактерий. Структура этого вещества была установлена в 1951 г. Ридом с сотрудниками. Новому витамину было дано название – липоевая кислота.

Некоторые дрожжи размножаются делением клеток, а не почкованием (род *шизосахаромицеты* – *Schizosaccharomyces*).

Сахаромицеты объединяют грибы с разной продолжительностью гаплоидной и диплоидной фаз в цикле развития, т.е. различают *гаплоидные* и *диплоидные* дрожжи. В качестве примера диплоидных дрожжей приводятся *пекарские дрожжи* из рода сахаромицеты – *Saccharomyces cerevisiae*. После образования аскоспор (А) в течение некоторого времени они почкуются в гаплоидной фазе, после чего следует половой процесс (К) в виде копуляции двух соматических клеток, и почкование продолжается уже в диплоидной фазе (D). При наступлении благоприятных условий (хорошая аэрация и недостаток питания) такие диплоидные клетки делятся редукционно (М) и образуются сумки со спорами (А) (рис. 37).

Гаплоидные дрожжи длительно существуют в гаплоидной фазе. Примером служат дрожжи из рода *шизосахаромицеты* (*Schizosaccharomyces*). Эти грибы являются энергичными возбудителями спиртового брожения преимущественно в жарких странах. У них после кариогамии (К) происходит редукционное деление (М), а затем образуются сумки с 4-8 спорами (А) (рис. 38).

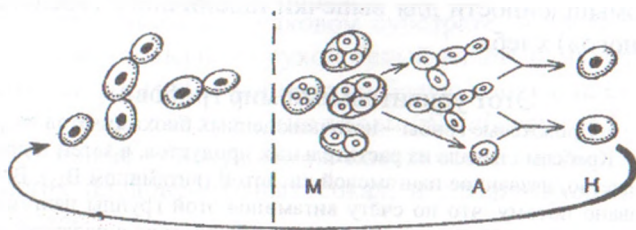


Рис. 37. Цикл развития диплоидных дрожжей.
М – мейоз; А – аскоспоры; К – кариогамия.

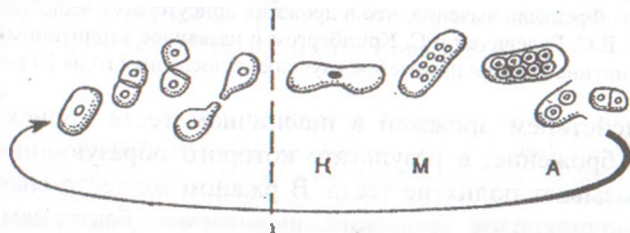


Рис. 38. Цикл развития гаплоидных дрожжей.
К – кариогамия; А – аскоспоры; М – мейоз

Наибольшее значение имеют представители рода *сахаромыцес* (*Saccharomyces*). Он объединяет около 20 как встречающихся в природе, так и культурных видов. Представители рода различаются главным образом по физиологической способности сбраживать различные сахара и накапливать большое количество спирта (до 10-19% по объёму).

Развиваясь в сахаристых средах, дрожжи вызывают спиртовое брожение, сущность которого была установлена Луи Пастером в 1876 г. и описана в «Очерках о пиве». Именно он выяснил, что брожение состоит в основном в разложении сахара с образованием этилового спирта и углекислого газа по формуле:

$C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2C_2H_5OH + 2CO_2$. Брожение происходит при участии ферментов и идёт особенно интенсивно в анаэробных условиях с выделением энергии. В аэробных условиях дрожжи дышат, используя кислород, при этом спирта почти не образуется, но происходит очень энергичное размножение дрожжей.

Огромное значение для человека имеет вид *S. cerevisiae*. Он известен в сотнях рас культурных дрожжей. К этому виду относятся пекарские дрожжи, которые находят широкое применение в хлебопе-

карной промышленности для выпечки пшеничного («белого») и ржаного («чёрного») хлеба.

Этот удивительный мир грибов...

Дрожжевые грибы – источник ценных биохимикатов

В 1951 г. Кребсом сначала из растительных продуктов, а затем и дрожжей, было выделено вещество, названное пангамовой кислотой (витамином В₁₅). Витамином В₁₅ вещество названо потому, что по счёту витаминов этой группы пангамовая кислота оказалась пятнадцатой. И.Н. Гаркиной в Москве разработано и налажено в 60-х г.г. 20 века производственное получение пангамата кальция, используемого при коронаросклерозе, гипертонической болезни и др.

В 1951 г. Френкель выяснил, что в дрожжах присутствует вещество, выделенное ещё в 1905 г. В.С. Гулевицем и С. Кринбергом и названное карнитином. Витаминный характер карнитина являлся предметом изучения в последние годы 20 века.

Под действием дрожжей в пшеничном тесте происходит чисто спиртовое брожение, в результате которого образующийся углекислый газ вызывает поднятие теста. В ржаном же тесте сначала происходит молочнокислое брожение, вызываемое бактериями, а затем спиртовое – дрожжевое брожение. Именно образовавшаяся на первом этапе молочная кислота придаёт ржаному хлебу кисловатый вкус и противопоказан к употреблению людям с повышенной кислотностью желудочного сока.

Этот удивительный мир грибов...

В быту часто разводят в стеклянных ёмкостях в отваре чая с добавлением сахара так называемый *чайный («манчжурский», «японский», «морской»)* гриб, плавающий на поверхности в виде плоских слизистых лепёшек, по форме и окраске напоминающих морских медуз. Он представляет собой сочетание двух организмов – аспорогенных (не образующих спор) дрожжевых клеток и уксуснокислых бактерий. Последние, имеющие мощно развитые капсулы, придают всему комплексу слизистохрящевидную консистенцию. Уксуснокислые бактерии образуют слизистую плёнку на поверхности жидкости, который поглощает кислород, вследствие чего дрожжи и сбраживают добавляемый сахар в спирт, т.к. брожение происходит в бескислородной среде. Чайный гриб легко делится на отдельные кусочки, которые быстро развиваются в сладком чае. Дрожжевидные клетки сбраживают сахар с образованием этилового спирта и углекислого газа; уксуснокислые бактерии окисляют спирт в уксусную кислоту. Получается кисловатый, слегка газированный напиток, имеющий известное диетическое значение. Выяснено, что чайный гриб обладает антибиотическими свойствами. Наибольшей антибиотической активностью жидкость гриба отличается при 5%-ном содержании сахара, температуре 25-30°. Такую жидкость можно получить на 7-8 сутки после начала культивации гриба в растворе. Сильное освещение и низкая температура тормозят развитие гриба.

Род *дебариомицеты (Debariomycetes)*. Название дано по имени А. де Бари – одного из создателей микологии. Представители рода

способны развиваться на белковом субстрате, и тогда на копчёных колбасах, сырах появляется сухой белый налёт; на поверхности солёных растворов эти грибы формируют белую тонкую плёнку.

Семейство сахаромикодовые (*Saccharomycodaceae*). Представителей можно обнаружить на поверхности плодов и в скисших и забродивших плодово-ягодных соках, а *сахаромикоды Людвиг* – в «чайном квасе».

Представители других семейств дрожжевых грибов встречаются в нектаре цветов, на поверхности листьев, плодов, в теле дафний. Интересны красные дрожжи из рода *родоторула* (*Rhodotorula*), обитающие в почве, воде, воздухе, на листьях растений.

Этот удивительный мир грибов...

При квашении капусты следует соблюдать определённые условия. В рубленую капусту вносят поваренную соль в количестве не менее 2 и не более 3%. Соль способствует выделению сока и благоприятствует росту желательных бактерий – лейкопастоков, которые опережают в росте другие бактерии, подкисляют капусту, содействуют образованию аромата.

Важнейшим условием для нормального заквашивания является создание бескислородных (анаэробных) условий, исключающих развитие плесневых и дрожжевых грибов. Для создания таких условий кладётся на капусту груз. Если же анаэробные условия не созданы, то можно получить розовую капусту вследствие роста красных дрожжевых грибов родотул. Кроме того, эти грибки вырабатывают ферменты, происходит размягчение капусты и потеря её товарного качества.

Порядок плектасковые – *Plectascales*, или аспергилловые – *Aspergillales*, или эуроциевые – *Eurotiales*

Плодовые тела плектасковых – клейстотеции с беспорядочно расположенными внутри них прототуникатными сумками – образуются на мицелии на поверхности субстрата или погружены в него. Сумки шаровидные или грушевидные, с 2-8 спорами, стенка сумки быстро разрушающаяся, освобождение спор пассивное. Сумки образуются редко, поэтому в распространении этих грибов большую роль играют споры бесполого размножения – конидии. Они образуются на концах спорогенных клеток – *фиалид*, которые в свою очередь образуются на конидиеносцах.

Большинство плектасковых – сапрофиты, живущие на различных субстратах растительного или животного происхождения, в том числе широко распространённые почвенные грибы, многие из которых участвуют в разложении лесных подстилок. Некоторые представители

этого порядка вызывают порчу пищевых продуктов, промышленных изделий; среди них есть и такие, которые вызывают болезни человека и животных.

Наибольшее практическое значение как продуценты антибиотиков и других метаболитов имеют представители семейства аспергилловых (*Aspergillaceae*), или эвроциевых (*Eurotiaceae*). К этому семейству относятся обычные плесневые грибы, живущие сапрофитно в почве, а также на разных пи-

щевых продуктах и других предметах, созданных человеком. Особенно распространены представители грибов, конидиальные стадии которых относятся к родам *аспергилл* (*Aspergillus*) и *пеницилл* (*Penicillium*). Многоклеточный мицелий этих грибов пронизывает субстрат, у некоторых развивается на поверхности в виде пушка. Основную часть плесневого налёта обычно образуют конидиеносцы, отклоняющие конидии. Представители рода аспергилл характеризуются тем, что конидиеносец у него одноклеточный, шаровидно вздутый на вершине, на котором развиваются многочисленные стеригмы (фиалиды). Вся головка конидиеносца с радиально расходящимися цепочками конидий напоминает наконечник лейки с вытекающими во все стороны струйками воды, из-за чего аспергилл называют ещё *леечным грибом* (рис. 39). Другое название аспергилла — *чёрная плесень*, так как споры некоторых аспергиллов имеют чёрный цвет. У пеницилла конидиеносец многоклеточный, разветвлённый. В отличие от аспергилла имеет вид кисточки, поэтому пеницилл имеет ещё одно название — *кистевик*. Пеницилл часто образует плесень зеленоватого цвета на варенье, томатной пасте, лимонах и т. д., из-за чего пеницилл носит ещё название *зелёная плесень*. Половой процесс, результатом которого у сумчатых грибов, как правило, является образование плодовых тел и сумок, у плектасковых редуцирован, а клейстотеции образуются лишь спора-

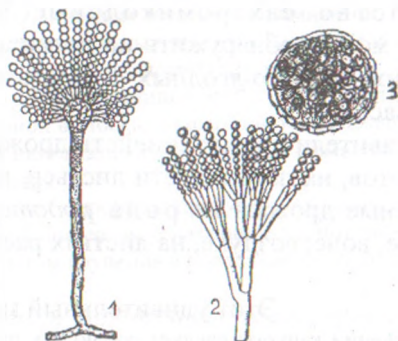


Рис. 39. Конидиеносцы и клейстотеций аспергилловых:

1 — конидиеносец аспергилла; 2 — конидиеносец пеницилла; 3 — клейстотеций

дически; единственный способ размножения этих грибов – с помощью конидий. По этой причине эти грибы относят к классу несовершенных грибов.

Виды родов аспергилл и пеницилл имеют широкое практическое применение. Громадное значение имеет пеницилл отмеченный (*Penicillium notatum*), и особенно пеницилл золотистый (*P. Chrysogenum*) как продуценты антибиотика пенициллина. На лечебное значение зелёной плесени указывали ещё с 60-70 г.г. 19 века русские врачи В.А. Манассеин и А.Г. Полотебнов. Манассеин изучил замечательное противомикробное свойство зелёной плесени – *Penicillium*, а Полотебнов даже использовал её для лечения гнойных ран и других поражений кожи. Однако на эти описания и замечания в то время не было обращено внимание.

В 1928 г., рассматривая посевы стафилококка на чашке с агаром, английский учёный Александр Флеминг заметил, что одна из чашек загрязнена плесенью. Однако в чашке были участки чистые от стафилококков. Сделав посев спор, взятых из обнаруженной плесени, в чашку Петри с агаром, Флеминг получил чистую культуру пенициллиума (*Penicillium notatum*). Нанеся эту культуру на посев стафилококков, учёный заметил, что плесень задерживала рост микроорганизмов, т.е. обладала антибиотической активностью. Поставив опыт с другими микроорганизмами, Флеминг убедился, что антимикробное действие проявляется и в отношении многих других бактерий. Его исследование оказалось исторической вехой в открытии первого антибиотика – пенициллина.

В 1941 г. английский микробиолог Г. Флори и Э. Чейн впервые получили очищенный пенициллин, который губительно действовал на чувствительные клетки бактерий в разведении 1:50000000 раз.

Первый советский пенициллин был получен профессором З.В. Ермольевой с сотрудниками в 1942 г. из штаммов гриба *Penicillium chrysogenum*. Полученный из этого гриба препарат спас тысячи жизней солдат, раненных на фронтах Великой Отечественной войны. С этого времени началась эра антибиотиков.

Широкое применение получила способность *Aspergilla niger* к образованию лимонной, щавелевой, глюконовой и фумаровой органических кислот, витаминов биотин, тиамин, рибофлавин. *Aspergillus oriza* гидролизует крахмал рисовых зёрен при изготовлении рисовой водки – сакэ.

Большое значение имеет *Penicillium roqueforti* и *P. camemberti* для производства сыров Рокфор и камамбер.

Этот удивительный мир грибов...

Кроме бактерий в сыры вносят плесневые грибы. Если грибы развиваются по всему сыру, то получается голубой сыр. Грибы расщепляют белки, размягчают сыр, гидролизуют жиры. К голубым сырам относится «Рокфор», названный так потому, что его впервые начали вырабатывать во Франции в области Рокфор. Он созревал в пещерах и гротах, где гулял холодный и влажный ветер.

У другого мягкого сыра – «Камамбера» плесень растёт только на поверхности. Его название происходит от местечка Камамбер в Нормандии. После роста плесневых грибов на поверхности сыра развиваются окрашенные бактерии.

Другая сторона указанных грибов резко отрицательна, т.к. они вызывают биоповреждения промышленных изделий и материалов: участвуют в разложении текстильных тканей, резины, пластмасс, ускоряют процесс коррозии металлов, способствуют разрушению книг в книгохранилищах и архивных материалов. Для борьбы с книжной плесенью книги обрабатывают током высокой частоты.

Аспергилл дымящий (*A. fumigatus*) вызывает у человека заболевание дыхательных органов, называемого аспергиллёзом, и эмфизему лёгких. Другой вид этого рода – *A. flavus*, развивающийся главным образом на зерне, семенах риса, гороха, соевых шюдах, на плодах арахиса, образует афлатоксин – ядовитое вещество, вызывающее тяжёлые отравления печени. Этот вид аспергилла способен расти даже на таких субстратах, как воск и парафин. Некоторые виды аспергилла вызывают *каменную болезнь* пчёл, при которой личинки гибнут в сотах, а у взрослых пчёл брюшко затвердевает, они слабеют, падают.

Порядок тафрининовые – *Taphrinales*

Порядок объединяет около 100 видов грибов-паразитов высших растений, вызывающих деформацию листьев, различные уродства, галлы, «кармашки», «ведьмины метлы». У грибов, относящихся к этому порядку, развивается дикарионтический эндофитный мицелий, расплозающийся по межклетникам и клеткам в тканях растений. У многих видов мицелий зимующий, сохраняется в стеблях и почках питающих растений. Сумки образуются на мицелии под кутикулой поражённых органов. Плодовые тела отсутствуют.

Чаще всего на представителях семейств розоцветных, берёзовых, буковых, ивовых развиваются паразиты, вызывающие заболевания,

имеющие местный характер, т.е. поражающие отдельные органы. Заболевание считается тем не менее вредным, т.к. губит органы нацело. Возникновение уродств, галлов, «курчавости» связано со способностью гриба синтезировать фитогормоны, стимулирующие рост (β -индолилуксусную кислоту, вещества типа цитокининов и т.д.). Под действием фитогормонов происходит усиление деления клеток при одновременном нарушении процессов дифференциации, что и является причиной изменения размеров органов растения-хозяина.

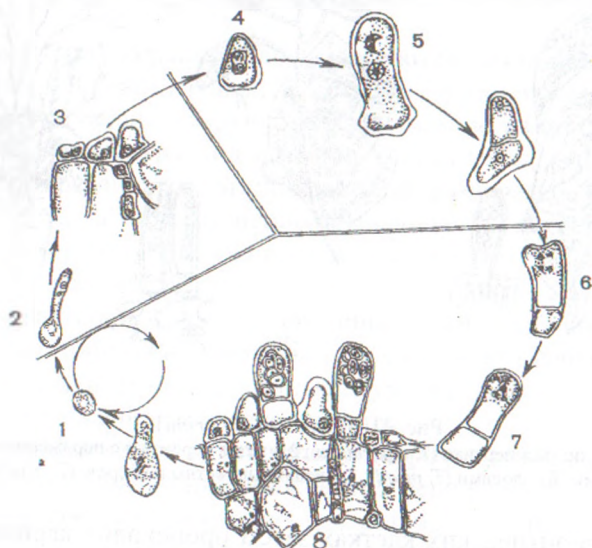


Рис. 40. Цикл развития тафринового гриба:

1 – почкование аскоспор; 2 – дикарионтизация; 3 – дикарионтический мицелий в растении; 4 – слияние ядер дикариона; 5 – деление диплоидного ядра и образование материнской клетки сумки; 6, 7 – развитие сумки; 8 – слой сумки на поверхности поражённого органа растения

Половой процесс у тафриновых отличается от такового других сумчатых грибов (кроме дрожжей). Половых органов у них нет. Цикл развития тафриновых можно рассмотреть на примере *тафрины деформирующей* (*Taphrina deformans*) – возбудителя курчавости листьев персика (рис. 40). Аскоспоры этого гриба зимуют в трещинах коры и в почках, где происходит их почкование в гаплоидной фазе. Весной они копулируют, образуя дикарион, а затем и дикарионтический мицелий, заражающий листья. Поражённые листья увеличиваются в размерах, их листовые пластинки утолщаются, хотя жилки недоразвиваются и остаются короткими. Такие листья имеют волнистую курчавую по-

верхность и жёлтую, розоватую, а позднее бурую окраску. Дикарионтический мицелий распространяется в ткани листа, а на его гифах, расположенных под кутикулой на нижней поверхности листьев, развиваются сумки.

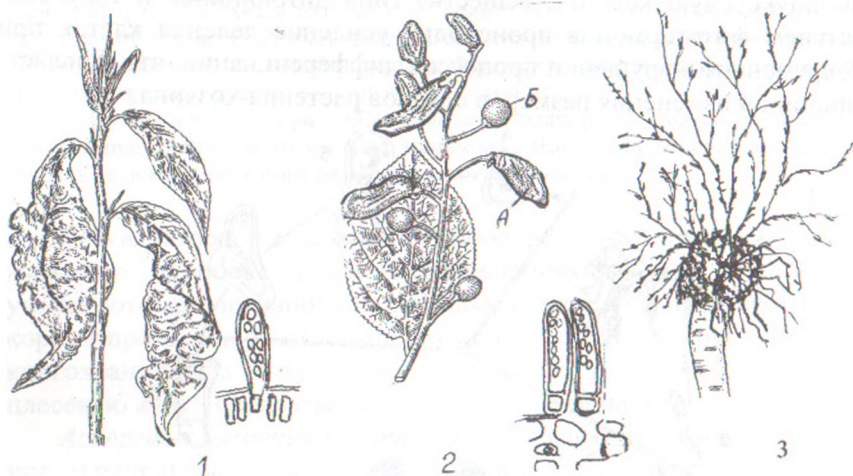


Рис. 41. Тафрина (*Taphrina*):

1 – курчавость листьев персика (*T. deformans*); 2 – ветка черёмухи с поражёнными (А) и здоровыми (Б) плодами (*T. pruni*); 3 – ведьмины метлы на березе (*T. betulina*)

В дикарионтических клетках затем происходит кариогамия, клетка образует вырост, а затем аскогенная клетка делится на две, из которых верхняя даёт сумку. В ней происходит мейоз, затем митоз, и вокруг образовавшихся восьми гаплоидных ядер формируются аскоспоры. Последние могут почковаться. Созревая, они прорывают кутикулу листа, оказываются на его поверхности, активно выбрасываются из сумки. *Тафрина сливовая* (*T. pruni*) поражает сливу, вишню, алычу, терн, черёмуху, у которых вызывает образование «дутых плодов». *Тафрина вишнёвая* (*T. cerasi*) и *тафрина кленовая* (*T. acerina*) вызывают у вишни, клёна, березы появление «ведьминых метел» – густых сплетений укороченных побегов (рис. 41). Такие скопления производят впечатление куста, выросшего на дереве. Листья на них мелкие и менее долговечные в отличие от нормальных, имеют более бледную окраску, хрупкие, с нижней стороны покрыты слоем сумок со спорами. Эти видоизменённые части кроны не образуют цветков, и, следо-

вательно, не плодоносят. Они могут существовать по несколько лет, но затем гибнут.

Группа порядков пиреномицеты

У представителей этой группы плодовые тела преимущественно *перитециии* (реже *клеистотециии*), в которых пучком или слоем располагаются *унитуникальные* (с однослойной стенкой) сумки.

Порядок эризифовые – *Erysiphales*, или мучнисторосяные грибы

Представители порядка характеризуются наличием закрытых плодовых тел – *клеистотециев*, в которых сумки после созревания располагаются правильным пучком. Большинство из них – паразиты, вызывающие заболевания под названием *мучнистая роса*. При этом на поверхности различных органов растений развивается белая паутинистая грибница, затем постепенно темнеющая. К листьям и другим органам растений грибница прикрепляется при помощи специальных присосок – *аппрессориев*, от которых отходят гаустории, проникающие в ткани растений и обеспечивающие питание грибов. У некоторых грибов гаустории внедряются в подустьичную полость, у других – в мезофилл листа. В цикле развития мучнисторосяных грибов имеются две стадии – *конидиальная* и *сумчатая*.

Через несколько дней после заражения развивается *конидиальная* стадия, представленная *конидиеносцами* с цепочками *конидий*. У одних представителей на *конидиеносцах* развивается лишь одна *конидия*, у других – по несколько. В это время поражённые органы растений покрываются *мучнистым налётом конидий* – отсюда название болезни – «*мучнистая роса*». *Конидии* распространяются с помощью ветра и заражают новые растения.

Сумчатая стадия возникает в конце вегетации растений после полового процесса, которому предшествует процесс формирования *половых органов*: *аскогониев* (без *трихогины*) и *антеридиев*, состоящих из двух клеток. Содержимое верхней клетки *антеридия* переходит в *аскогон*, который делится после этого на ряд клеток, одна из которых содержит *дикарион*. Из этой клетки и формируется *сумка*, или из неё развиваются *аскогенные гифы*, а в них – *сумки*. Одновременно формируется *покров (перидий) клеистотеция*, состоящий из двух слоёв: *наружный*, состоящий из *толстостенных гиф* – *защитный* и *внутренний* – из *тонкостенных гиф*, выполняющий *питательную функцию*. На

поверхности клейстотеция из наружных покровов развиваются *придатки*. Они могут быть простыми, мало отличающимися по форме от грибницы, или разветвлёнными на концах, или другой формы (рис. 42). По форме и расположению придатков на клейстотециях, а также по числу сумок в них производится определение мучнисторосяных грибов.

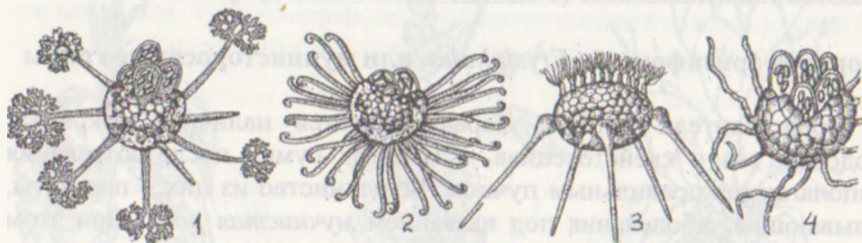


Рис. 42. Эризифовые (*Erysiphales*):

Клейстотеции: 1 – микросферы (*Microsphaera*); 2 – унцинулы (*Uncinula*); 3 – филлактинии (*Phyllostictia*); 4 – эризифе (*Erysiphe*)

Плодовые тела с сумками развиваются долго: у одних – осенью, у других – весной. Клейстотеции являются зимующей стадией грибов, однако у некоторых из них зимует мицелий (в странах с тёплым климатом), и поэтому плодовые тела не формируются. Освобождение аскоспор происходит активно после растрескивания клейстотеция; сумки набухают и разрывают его перидий. Споры, попадая на листья или другие органы восприимчивых растений, прорастают в мицелий и вызывают первичное после зимовки заражение.

Мучнисторосяные паразитируют чаще на растениях, относящихся к классу двудольных. Из грибов, встречающихся на представителях однодольных, наибольшее значение имеет возбудитель мучнистой росы злаков, относящийся к роду *эризифе* (*Erysiphe*). *Эризифе злаковая* (*E. graminis*) имеет несколько специализированных форм, приуроченных к злакам одного вида или группам близких видов. Гриб поражает пшеницу, рожь, ячмень и др.; после полового процесса образует клейстотеции, содержащие несколько сумок, и придатки, мало отличающиеся от вегетативных гиф. Грибы из этого же рода могут поражать дикорастущие злаки (например, мятлики), табак, петунию, лопух, одуванчик, флоксы, а также представителей из семейства бобовых (клевер, горох), яснотковых (шалфей, душица), зонтичных (морковь), тыквенных в теплицах (огурцы, тыквы, дыни, реже – кабачки).

На большинстве дикорастущих растений гриб развивается только в конидиальной стадии и зимует в виде мицелия на их розетках.

Представители рода *подосфера* (*Podosphaera*) вызывают мучнистую росу яблони, поверхность молодых побегов и листьев на них покрывается белым мучнистым легко стирающимся налётом; позже эти побеги отмирают. Клейстотеции подосферы с придатками, расположенными на вершине, не разветвлённые на концах.

Одними из наиболее распространённых грибов являются представители рода *сферотека* (*Sphaerotheca*). Клейстотеции этого гриба содержат одну сумку, придатки напоминают вегетативные гифы. *Сферотека крыжовника* (*S. mors-uvae*) — типичный облигатный паразитический гриб, завезённый во многие страны из Северной Америки и вызывающий заболевания ягод, стеблей, листьев этой культуры. Ягоды темнеют, не созревают, теряют товарную ценность, опадают. Гриб поражает и смородину. Особенно большой вред он приносит при поражении точки роста побегов: они развиваются слабо, деформируются, гибнут. Конидиальная стадия обнаруживается вскоре после начала заболевания, возникая на мицелии, и представлена цепочками конидий, способствующих расселению паразита. Сумчатая стадия образуется позже, выполняет зимующую функцию. Аскоспоры прорастают весной. Другие виды рода паразитируют на тыквенных, на одуванчике, хмеле, розах, землянике (рис. 43).



Рис. 43. Сферотека (*Sphaerotheca mors-uvae*):

1 — мицелий и конидии на ягоде крыжовника; 2 — клейстотеций с одной сумкой

Для представителей рода *микросфера* (*Microsphaera*) характерны жёсткие придатки, ветвящиеся на концах, развивающиеся на шаро-

видных клейстотециях. Широко распространена *микросфера дуба* (*M. alphitoides*) – паразит на листьях и побегах дуба, преимущественно на молодых тканях. В клейстотециях этого гриба формируется 3-8 спор. Родиной возбудителя является Северная Америка, появился в Европе в 1907 г. Обильное развитие конидиальной стадии в виде мучнистого налёта наступает в июле-августе, образование клейстотециев происходит в августе-сентябре. Наиболее обильно они развиваются в жаркую сухую погоду и при хорошем освещении.

Возбудителем мучнистой росы винограда является гриб из рода *унцинула* (*Uncinula*), впервые описанный в 1925 г. русским микологом К.Н. Декенбахом. Грибы этого рода имеют жёсткие придатки на клейстотециях, часто многочисленные, простые или вильчаторазветвлённые, со спирально закрученными концами. Родина гриба – Северная Америка. Развиваясь на винограде (*U. necator*), вызывает болезнь *непелицу*, которая приводит к гибели до 65-100% его гроздей. На ивах паразитирует *унцинула ивовая* (*U. salicis*).

Наиболее сложно устроенные придатки имеют клейстотеции грибов из рода *филлактиния* (*Phyllactinia*). На вершине клейстотеция они тонкие, в виде ветвистых слизистых гиф, а в средней части его – в виде шипов, вздутые у основания в виде луковицы. В обычных условиях придатки, расположенные в экваториальной части клейстотеция, располагаются горизонтально, а при высыхании вздутия сморщиваются, шиповидные придатки опускаются и упираются острыми концами в субстрат, в результате чего весь клейстотеций приподнимается над поверхностью субстрата. Он легко сдувается ветром, в воздухе переворачивается верхней частью вниз и приклеивается слизью к поверхности листьев ольхи, берёзы, лещины, вызывая их заболевание.

Порядок спорыньёвые – *Clavicipitales*

Спорыньёвые – паразиты на растениях, грибах, насекомых. Грибы образуют перитеции в специальных образованиях, состоящих только из гиф гриба, называемых *stromami*. Форма стром может быть разнообразной: от расплостёртых по субстрату и подушковидных до булабовидных и головчатых, состоящих из расширенной части и стерильной узкой – ножки. Стромы развиваются или на поражённых органах растения-хозяина (род *Epichloë* на злаках), или на склероциях (у гриба *Claviceps*).

Спорынья (Claviceps) – род грибов, паразитирующих на злаках. Наиболее распространённый и важный в хозяйственном отношении вид рода *спорынья красная (C. purpurea)*, паразитирующая на многих злаках, особенно часто на ржи. К моменту созревания колоса этой культуры, на нём хорошо заметны вытянутые изогнутые тёмно-фиолетовые *склероции*, представляющие зимующую стадию гриба (рис. 14,1). Внутри склероции белые. После перезимовки в поле или в зернохранилищах склероции прорастают; из них вырастает 10-30 пурпурных мелких головок на ножках – стром (рис. 34,4). Внутри стром, по их периферии закладываются камеры, внутри которых развивается аскогон без трихогины и антеридии. После полового процесса в этих камерах образуются длинные, цилиндрические сумки, содержащие нитевидные аскоспоры с многочисленными перегородками. Аскоспоры после освобождения через отверстие перитеция разносятся ветром, попадают во время цветения на рыльце пестика, заражая его. Образующийся из аскоспоры мицелий проникает в завязь, разрушает его, образует большое количество конидий, выделяет *медвяную росу* – сладкую жидкость, на которую прилетают насекомые. Перелетая на другие растения, они переносят мелкие бесцветные конидии, вызывающие новые заражения. Конидии после высыхания капель медвяной росы могут переноситься ветром. Мицелий, постепенно уплотняясь, в конце лета снова образует склероций. Конидиальная стадия гриба, формирующаяся летом на колосе, часто описывалась как самостоятельный род *сфацилия (Sphacelia segetum)*.

Развиваясь на культурных злаках, спорынья приводит к незначительным потерям урожая, не превышающим 1%. Вред от спорыньи состоит в ядовитости склероциев, токсическим действием алкалоидов склероциев – *эрготина* на организм человека, употребившего хлеб из муки, содержащей размолотые склероции. Заболевание носит название *эрготизма*. Известны 2 формы болезни. Конвульсивная форма проявляется в виде судорог, конвульсий (*злые корчи*), головной боли и боли в желудке. Гангренозная форма выражается в омертвлении частей тела – фаланг пальцев, носа, груди (*антонов огонь*). Обе формы заболевания могут иметь летальный исход. В настоящее время эрготизм у людей почти не отмечается, хотя в прежние века этот токсикоз был широко распространён в Европе и уносил большое число человеческих жизней. С другой стороны, алкалоиды спорыньи широко используются в медицине для лечения сердечно-сосудистых и нервных заболеваний, и особенно в акушерстве. В настоящее время в промышлен-

ном производстве алкалоидов спорыньи используется метод биосинтеза алкалоидов в сапротрофной культуре спорыньи.

Другой род паразитических грибов – *эпихлоэ* (*Epichloë*), из которого наибольшую известность получил гриб – *эпихлоэ розоговидная* (*E. typhina*), вызывающая чехловидную болезнь. Стромы гриба располагаются на стеблях, окружая их в виде чехла; на них образуются мелкие конидии. Среди спорыньёвых есть грибы, паразитирующие на насекомых – представители рода *кордицепс* (*Cordyceps*). Один из наиболее распространённых видов – *кордицепс военный* (*C. militaris*), развивается на личинках бабочек – куколках, зимующих в почве. Гифы гриба постепенно заполняют всё тело куколки, она погибает, в её покровах образуется псевдосклероций, а на нём стромы.

Начиная с 1943 г. из спорыньи стали выделять диэтиламид лизергиновой кислоты – психотропное вещество ЛСД-25. Употребление его беременными женщинами приводит к уродству детей.

Группа порядков дискомицеты

Дискомицеты – большая группа грибов, насчитывающая около 5000-6000 видов.

Аски с аскоспорами у дискомицетов образуются в плодовых телах – апотециях, полностью открытых в зрелом состоянии. Анатомическое строение апотеция у дискомицетов типично для всех видов этой группы грибов (рис. 44). Плодовое тело такого типа включает гимений, образованный из палисадного слоя асков, перемежающихся со стерильными нитевидными элементами – паразизмами. Под ним расположен субгимениальный слой – место образования асков. Срединная ткань апотеция образована обычно из рыхло переплетенных гиф мицелия. Внешний покров пло-



Рис. 44. Плодовое тело дискомицета. Тонкой линией показана гаплоидная, толстой – диплоидная фаза

вого тела сложен из слоя или чаще нескольких слоев сросшихся клеток мицелия.

Форма апотециев у большинства дискомицетов дисковидная, блюдцевидная, чашевидная или бокаловидная. У одних видов они расположены на субстрате – это так называемые сидячие апотеции, у других – имеют более или менее хорошо развитую иногда довольно длинную ножку. Верхняя поверхность апотеция покрыта *гимениальным слоем*. С наружной стороны они могут быть гладкими, мучнистыми, войлочными, покрытыми длинными окрашенными или бесцветными волосками, или крупными жесткими темноокрашенными щетинками.

Аскоспоры у большинства дискомицетов бесцветные, имеют овальную, эллипсоидную форму, но могут быть сферическими, булавовидными или даже нитевидными. Их размер в среднем составляет 10-25 мкм, но бывает большей и меньшей величины (рис. 45).

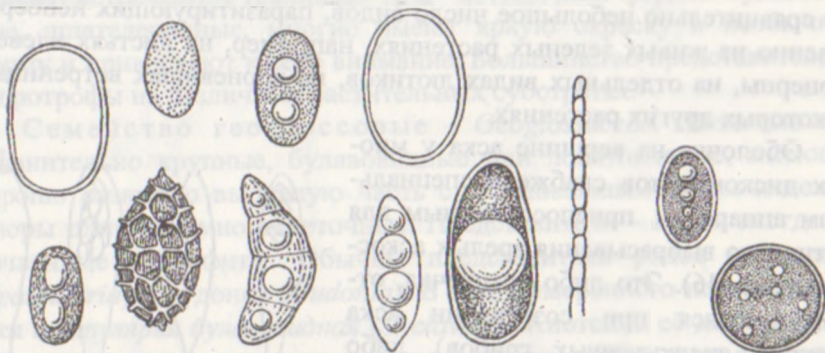


Рис. 45. Споры дискомицетов

Разнообразна и консистенция плодовых тел. Так, апотеции крупных дискомицетов обычно мясисто-сочные, иногда студенистые, мясисто-кожистые или хрящеватые. Мелкие апотеции часто восковидные, кожистые или мягко-роговидные. Окраска плодовых тел бывает самая разная: белого, желтого, оранжевого, красного, зеленого, коричневого тона и даже интенсивно черного цвета.

Размеры плодовых тел у разных дискомицетов колеблется от 0,1 мм до 10-15 см, плодовые же тела сморчков и строчков достигают 25 см.

У дискомицетов, как и у всех грибов, питание гетеротрофное, т.е.

они поглощают готовые органические вещества, но не способны сами синтезировать их из углекислого газа и воды. Поэтому они живут либо как сапрофиты на отмерших органических субстратах, либо как паразиты — на живых растениях. Развиваются дискомицеты на различных типах субстрата, по приуроченности к которому их разделяют на следующие экологические группы: произрастающие на лесной подстилке, опаде — гумусово-подстилочные сапрофиты; непосредственно на поверхности почвы — напочвенные сапрофиты; на остатках травянистых растений — гербофилы; на мертвой древесине — ксилофилы или лигнофилы; на почве кострищ и пожарищ — карбофилы; на помёте травоядных животных — копрофилы (как на помёте травоядных, так и на помёте хищников, птиц и даже кузнечиков). Совместно с другими грибами, а также бактериями и насекомыми они активно участвуют в процессе разложения различных растительных остатков и минерализации органики в почве. Однако среди дискомицетов встречается также сравнительно небольшое число видов, паразитирующих непосредственно на живых зеленых растениях, например, на листьях клевера, люцерны, на отдельных видах лютиков, на корневищах ветреницы и некоторых других растениях.

Оболочка на вершине аска у многих дискомицетов снабжена специальным аппаратом, приспособленным для активного выбрасывания зрелых аскоспор (рис. 46). Это либо крышечка, открывающаяся при созревании аска (группа *оперкулетных* грибов), либо пора, через которую споры освобождаются (группа *иноперкулетных* грибов). У некоторых дискомицетов крышечка и пора окрашиваются в синий или голубой цвет под действием раствора йода в йодистом калии. Это окрашивание хорошо заметно даже при малых увеличениях микроскопа. Определяется оно присутствием вещества, называемого амилоидом, близким по составу к растительному крахмалу.

В основе механизма освобождения аскоспор лежат физико-химические процессы. При созревании аскоспор происходит ферментативное расщепление запасного питательного вещества гликогена, находящегося в аске, до простых сахаров, повышение концентрации

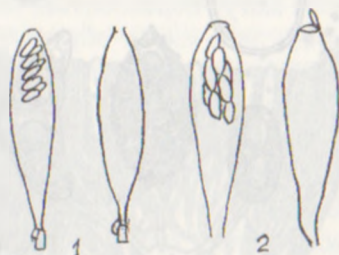


Рис. 46. Сумки перед и после разбрасывания спор:
1 — иноперкулятные сумки,
2 — оперкулятные сумки

которых ведёт к осмотическому насасыванию воды в аск и увеличению тургорного давления, достигающего иногда нескольких атмосфер. Под действием этого давления верхняя часть аска вскрывается, и аскоспоры выбрасываются на расстояние в 7-10 см, а у некоторых видов на 30-50 см. Активное освобождение и выбрасывание аскоспор обеспечивает их успешное распространение, затем воздушными или водными потоками они уносятся далеко от места образования.

Иноперкулятные дискомицеты

К этой группе относятся грибы, у которых освобождение спор происходит через пору, располагающуюся на вершине сумки.

Порядок гелоциевые – *Helotiales*

Плодовые тела – апотеции, имеющие чаще чашевидную форму. Однако встречаются плодовые тела нетипичной формы: булавовидные, шпательевидные, многие имеют яркую окраску и необычную форму и привлекают к себе внимание. Большинство представителей – сапротрофы на различных растительных субстратах.

Семейство геоглоссовые – *Geoglossaceae*. Плодовые тела сравнительно крупные, булавовидные или лопатовидные, имеющие хорошо развитую выпуклую часть с гимениальным слоем и ножку. Споры длинные, многоклеточные. Представители – почти всегда напочвенные сапрофиты. Обычны представители родов спатулярия (*Spathularia*) и кудония (*Cudonia*). В лесах умеренного пояса встречается *спатулярия булавовидная* (*S. clavate*). Апотеции её до 5 см высотой, шпательевидные или весловидные, уплощенные, в виде одиночной лопасти, сидящей на цилиндрической ножке, желтовато- или бледно-охряные, плотномысистые. Растут на почве. Иногда образуют ведьмины кольца. Съедобный гриб (рис. 47).

В августе-сентябре на почве в хвойных лесах встречается *кудония закрученная* (*C. circians*). Апотеции мясисто-хрящеватые, 4-7 см высотой, в виде складчатой или курчавой шляпки с подвернутыми внутрь краями, покрытой гимением желтовато-бежевого цвета или с розовым оттенком. Ножка сплюснутая немного изогнутая (рис. 47).

Семейство склеротиниевые – *Sclerotiniaceae*. Характерный признак всех грибов этого семейства – наличие склероция или стромы. Апотеции развиваются весной, обладают положительным фототропизмом. Аскоспоры выбрасываются из сумок силой осмотиче-

ского давления, залпом. Подавляющее большинство видов является паразитами, вызывающими заболевания плодов яблок и груш, белую и серую гниль растений, рак лиственницы и др.



Рис. 47. Геоглоссовые. Склеротиниесвые:

1 – спатулярия булавовидная (*Spatularia clavate*); 2 – кудония закрученная (*Cudonia circians*); 3 – склеротиния клубеньковая (*Sclerotinia tuberosa*); 4 – цибория берёзовая (*Ciboria betulae*)

Одним из наиболее распространенных паразитических грибов является *монилиния фруктовая* (*Monilinia fructigena*), вызывающая плодовую гниль яблок и груш. Споры гриба попадают в плоды с поврежденной кожицей. Большую роль в заражении играет жук казарка (*Rhynchites baccus*), откладывающий яйца в мякоть плода и переносящий при этом конидии гриба. На пораженных плодах образуются бурые пятна (отмершая ткань), а на них сероватые подушечки, состоящие из коротких конидиеносцев с конидиями, образующими цепочки. Подушечки располагаются концентрическими кругами вокруг пораженного участка эпидермиса и представляют собой конидиальную форму, которую относят к особому роду из класса несовершенных грибов – *монилия* (*Monilia*). Зараженные плоды опадают с дерева и служат источником инфекции. Вегетативный мицелий гриба, находящийся внутри плода и распространяющийся в нём первоначально более или менее равномерно, к концу лета начинает концентрироваться преимущественно в периферических частях плодов, мумифицируя их, чем и обусловлено образование слоя более плотной ткани, отличающегося в своих поверхностных частях черно-синим цветом (рис. 48). В этом слое и формируются склероции. Сумчатая стадия (апотеции) развивается исключительно редко, поэтому из склероциев весной снова образуются конидии. Цикл развития данного гриба представляется довольно простым и складывается из таких моментов: заражение плода конидией, прорастание ее, развитие мицелия, образование конидиального спороношения, заложение склероция, его зимовка. Зрелые плоды



Рис. 47 А. Склеротиния на:
 а – бруснике, б – чернике, в – клюкве, г – голубике.
 Склеротии грибов на: д – чернике, е – клюкве (рис. М.С.Воронина)

могут подвергнуться заражению в любой момент, как на дереве, так и после съема плодов. Продолжительность инкубационного периода зависит от температуры, но в среднем равна 5-10 дням до образования пятна и 8-14 дням до образования конидиального спороношения.

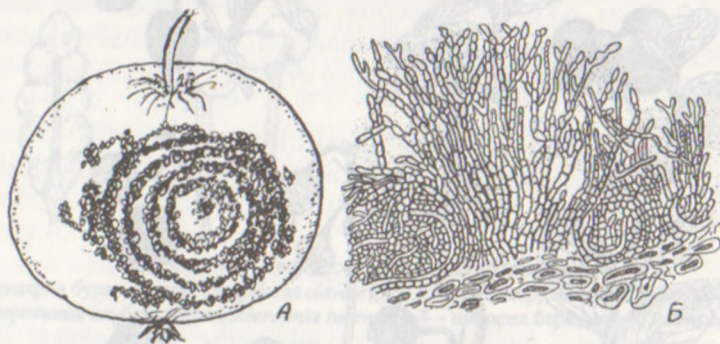


Рис. 48. Монилиния фруктовая (*Monilinia fructigena*):
 А – поражённое яблоко с конидиальными спороношениями гриба;
 Б – конидиальная стадия – *Monilia*

Из семейства склеротиниевых широко распространён гриб из рода *склеротиния* (*Sclerotinia*). Всеядный вид *S. sclerotiorum* вызывает белую гниль кабачков, моркови, капусты, томатов при хранении и других растений в поле (подсолнечника, махорки). На поверхности поражённых частей появляется белый мицелий, а впоследствии на нем образуются хорошо заметные склероции, имеющие беловатую мякоть и черную кору. Поражённая ткань растений под действием фермента гриба размягчается и разрушается. Весной из склероция образуются апотеции. На корневищах ветреницы встречается *склеротиния клубеньковая* (*S. tuberosa*). Апотеции 1-2 см в диаметре, воронковидные до чашевидных на длинной тонкой ножке, светло-коричневые. Поселяясь на корневище ветреницы, гриб превращает их в склероции: снаружи они чёрные, внутренняя их ткань белая, служат для перезимовки (рис. 47,3). Другие склеротиниевые грибы встречаются на прошлогодних перезимовавших плодах многих растений (рис.47 А).

Среди представителей семейства склеротиниевых есть грибы, в цикле развития которых отсутствуют конидиальные стадии. Кроме того, склероции таких грибов мумиевидные. У *цибории березовой* (*Ciboria betulae*) развиваются апотеции до 4 мм в диаметре, сидящие на длинной (1-2 см) ножке, орехового цвета. Гриб развивается на превра-

тившихся в склероции семенах березы. Появляются они в период с конца апреля и до середины мая на почве под опадом в березниках. Апотеции сидят группами по 2-3 на опавших сережках прошлого года. Время образования аскоспор совпадает с периодом цветения березы, они и заражают сережки. Пораженные соцветия увядают, превращаются в склероции, опадают, перезимовывают. Весной на них образуются половые органы и после оплодотворения вырастают апотеции (рис. 47,4).

Семейство гиалосцифовые – *Hyaloscyphaceae*. Плодовые тела имеют вид бокальчиков и чашечек, покрытых волосками, выполняющими секреторную функцию. Большинство видов – сапрофиты. Большие группы апотециев развивают ранней весной виды рода *лахнеллула* (*Lachnellula*). Группы апотециев широко распространенной *лахнеллулы чашечковидной* (*L. calyciformis*) можно увидеть на нижних засохших ветвях ели и на лежащих на почве еловых ветвях. Апотеции чашевидные, на ножке. Снаружи они белые, покрытые многочисленными бесцветными волосками, гимений светло-оранжевый. Апотеции гриба способны сохраняться в течение всей зимы, и ранней весной их можно найти в неизменном виде с ненарушенными асками и аскоспорами. Во влажную погоду апотеции открыты, а в сухую они закрываются из-за закручивающихся внутрь краев апотеция (рис. 49).

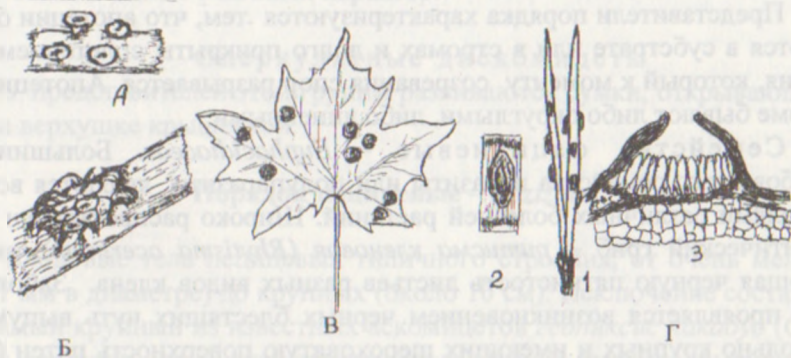


Рис. 49. Гиалосцифовые (А). Гелоциевые (Б). Фацидиевые (В,Г):
 А – лахнеллула чашечковидная (*Lachnellula calyciformis*); Б – энцеллия пучковидная (*Encoella fascicularis*); В – ритисма кленовая (*Rhytisma acerinum*); Г – лоподермиум сосновый (*Lophodermium pinastri*). 1 – пятнистость хвои сосны, 2 – созревший апотеций, 3 – разрез апотеция (видны сумки)

Семейство гелоциевые – *Helotiataceae*. Самое большое семейство порядка гелоциевых. Плодовые тела разнообразны: у одних –

мелкие нежные, у других – крупные студенистые, у третьих – они напоминают шляпочные грибы. У некоторых гелоциевых плодовые тела растут тесными группами и прорываются пучками через кору ветвей и молодых частей опавших стволов осины. К числу таковых относится один из самых ранних грибов *энцелия пучковидная* (*Encoelia fascicularis*). Апотеции гриба 5-15 мм в диаметре, вначале чашевидные, затем широкооткрытые, блюдцевидные, с разорванным лопастным краем, часто имеют неправильную угловатую форму из-за взаимного сдавливания, коричневые или темно-коричневые, снаружи серовато-бурые. Развиваются рано весной, когда в лесу еще лежит снег, сохраняются до конца мая. На отмерших стволиках орешника растет близкий вид *энцелия обсыпанная* (*E. furfuracea*) (рис. 49).

Один из самых обыкновенных представителей семейства в смешанных лесах – *калицелла лимонно-желтая* (*Calycella citrina*). Апотеции 1-2,5 мм в диаметре, на короткой ножке длиной 0,5-0,8 мм, ярко-желтые, встречаются большими группами на древесине. Диск плодового тела плоский или выпуклый. Развивается во второй половине августа до октября на лежащих на земле ветках и древесине стволов.

Порядок фацидиевые – *Phacidiales*

Представители порядка характеризуются тем, что апотеции образуются в субстрате или в стромах и долго прикрыты сплетением мицелия, который к моменту созревания спор разрывается. Апотеции по форме бывают либо округлыми, либо линейными.

Семейство фацидиевые – *Euphacidiaceae*. Большинство грибов этого семейства паразиты или полупаразиты, являются возбудителями различных болезней растений. Широко распространен паразитический гриб – *ритисма кленовая* (*Rhytisma acerinum*), вызывающая черную пятнистость листьев разных видов клена. Заболевание проявляется возникновением черных блестящих чуть выпуклых довольно крупных и имеющих шероховатую поверхность пятен (рис. 49). В начальный период болезни на листьях паразитирует конидиальная стадия гриба. После перезимовки в полостях пятен формируются линейные апотеции, содержащие сумки булавовидной формы на ножке. Листья заражаются летом аскоспорами и опадают раньше срока. Заболевание опасно для молодых растений.

Большое практическое значение имеют виды грибов из рода *лофодермиум* (*Lophodermium*). Один из них – *лофодермиум сосновый* (*L.*

pinastri) – вызывает болезнь *шютте* хвои сосны. В настоящее время вид разделен на три самостоятельных вида. Гриб поражает хвою сеянцев и молодых сосен, из-за чего сосны усыхают, и хвоя опадает. Первоначально болезнь проявляется в виде черных линейных черточек – конидиальных спороношений на хвоинках. Затем появляются блестящие черные подушечки – апотеции, и раскрывающиеся продольной щелью (рис. 49). В одном апотеции содержится около 10000 спор. Заболевшая хвоя отличается черными поперечными линиями, которые служат надежным диагностическим признаком. Первые признаки болезни шютте появляются осенью на зеленых хвоинках в виде едва заметных бурых пятнышек. Весной пораженная хвоя меняет окраску зеленую окраску на бурую с красноватым оттенком. Окраска может измениться за 1-2 дня. Шютте наиболее опасно в питомниках для 1-5 летних сосенок. Мягкая снежная зима увеличивает вред от болезни. Другой вид этого рода *L. macrosporium* вызывает шютте хвои ели. На хвое молодых сосенок высотой всего 15-60 см развивается гриб – *фацидиум инфекционный* (*Phacidium infestans*), вызывающий заболевание *снежное шютте*. Плодовые тела – апотеции – округлой формы. Возбудитель обладает способностью развиваться под снежным покровом при температуре -5°C , где споры поражают живую хвою. При ее помощи заболевание распространяется от растения к растению, из-за чего болезнь носит очаговый характер.

Оперкулятные дискомицеты

У представителей этой группы развиваются сумки, открывающиеся на верхушке крышечкой.

Порядок пецицевые – *Pezizales*

Плодовые тела пецицевых типичного строения, от очень мелких (до 1 мм в диаметре) до крупных (около 10 см). Исключение составляет самый крупный из известных аскомицетов *геотиксис какабус* (*Georhxis cacabus*) – гриб, встречающийся в Южной Америке, высотой до 1 м и диаметром 50 см. Плодовые тела пецицевых имеют мясистую, реже студенистую или кожистую консистенцию, разнообразную окраску. Большинство пецицевых известно только в сумчатой стадии, реже в цикле развития присутствуют конидиальные спороношения. Почти абсолютное число дискомицетов – сапрофиты – гумусовые и подстилочные, лигнофилы, карбофилы и копрофилы.

Семейство саркосцифовые – *Sarcoscyphaceae*. Небольшая группа грибов с толстостенными сумками. Представители имеют обычно крупные, ярко окрашенные плодовые тела вследствие присутствия в них каротиноидов или же тёмные, содержащие меланиноподобные пигменты. Обитают обычно на древесине. Виды рода *саркосцифа* (*Sarcoscypha*) появляются ранней весной.

В лесах на опавших веточках деревьев встречается *саркосцифа* *ярко-красная* (*S. coccinea*), привлекающая внимание своим красным цветом. Апотеции сначала глубокочашевидные, полузамкнутые, затем блюдцевидные, 1-5 см в диаметре, сидящие на цилиндрической ножке длиной 0,5-3 см и толщиной до 0,5 см. Гимений ярко-красный. Внешняя поверхность апотеция беловато-розовая, волокнистая, ткань – кожисто-мясистая. Край часто разорван лопастями. На примере этого дискомицета можно наглядно продемонстрировать взрывной характер выброса аскоспор. Для этого достаточно слегка постучать по внешней стороне апотеция, снять закрывающие его листья или даже подуть на него. При этом слышен легкий хлопок, и над гимением появляется нежное беловатое облачко спор. В данном случае механическое воздействие, перемена влажности или интенсивности освещения служат толчком, стимулирующим открывание асков. У саркосцифы аски созревают постепенно, поэтому процесс выброса аскоспор можно наблюдать многократно. Найти плодовые тела этого гриба можно в конце апреля – начале мая в лиственных лесах, чаще в низинных местах, заросших ольхой, ивняком или орешником. Развиваются группами по 2-3 апотеция на погребённой в почве древесине. Яркие, красивые апотеции саркосцифы в некоторых районах страны переносят вместе с субстратом в сады в качестве декоративных компонентов.

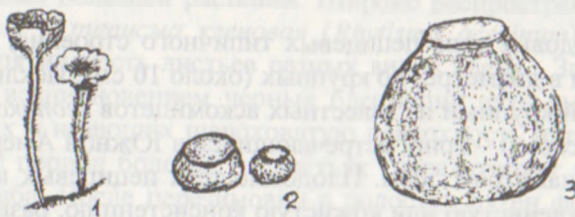


Рис. 50. Саркосцифовые (*Sarcoscyphaceae*):
1 – микростома вытянутая (*Microstoma protracta*);
2 – псевдоплектаня черноватая (*Pseudoplectania nigrella*);
3 – саркосома шаровидная (*Sarcosoma globosum*).

В конце апреля – начале мая на гниющей древесине появляется *микростома вытянутая* - *Microstoma protracta* (рис. 50). Апотеции 0,5-1 см в диаметре, сидящие на беловатой ножке 1-4 см длиной и 2-4 мм толщиной, расположены обычно группами по 4-6. Форма их бокаловидная, вначале с узким отверстием. Край зубчатый, гимений ярко-красный; снаружи они беловатые, войлочные. Зрелые апотеции раскрываются лопастями и похожи на красные цветы. Аскоспоры у микростомы вытянутой созревают одновременно и выбрасываются одним залпом. Аски этого гриба чувствительны к свету, т.е. фототропичны. Они способны изгибаться по направлению к свету, что обеспечивает более полное и эффективное выбрасывание – освобождение аскоспор. Это особенно важно, учитывая узкобокаловидную форму апотециев, где большинство асков расположено перпендикулярно к поверхности гимения и потому ориентировано на противоположную сторону апотеция. Плодовые тела этого гриба развиваются в конце апреля – начале мая на погребённой в почве древесине, в светлых лиственных лесах.

В мае на обнажённой или покрытой мхами почве встречается *псевдоплектания черноватая* - *Pseudoplectania nigrella* (рис. 50). Апотеции 0,5-3 см в диаметре, сидячие, чёрные. Вначале почти шаровидные, полузамкнутые, с возрастом раскрываются и становятся чашевидными. Снаружи бархатисто-волоконистые, гимений чёрный. Ткань апотеция плотная, кожисто-хрящеватая. Псевдоплектания черноватая образует сферические, бесцветные аскоспоры. Часто обитает на лесных дорожках в хвойных, в основном еловых, лесах.

В конце апреля, мае на затенённых и увлажнённых местах главным образом, еловых и смешанных лесах с участием ели встречается *саркосома шаровидная* (*Sarcosoma globosum*). Апотеции округлые или бочонковидные, или почти шаровидные, сидячие, крупные – 5-15 см в диаметре и 6-12 см высотой, студенистые. Наружная поверхность плодового тела коричневая, бархатисто-замшевая, слегка морщинистая. В верхней части располагается плотный, хрящеватый, темно-коричневый, блюдцевидный диск гимения. Внутренняя часть плодового тела заполнена бесцветной слизисто-студенистой массой, которая служит своеобразным резервуаром воды. Плотная, довольно толстая оболочка плодового тела также защищает его от высыхания. Часто апотеции почти полностью погружены в моховой покров и на поверхности виден только лишь диск гимения. Иногда их можно найти на замшелой почве старых кострищ. Следует отметить, что плодовые

тела этого гриба появляются нерегулярно, обычно с интервалами в несколько лет. В годы массового появления саркосомы шаровидной на небольшой площади можно найти до 20 плодовых тел. Несмотря на крупные размеры, гриб несъедобен.

Семейство моршелловые, или сморчковые – *Morchellaceae*. У представителей семейства формируются крупные, разнообразные по форме апотеции, часто в виде шляпки на ножке. Род сморчок (*Morchella*) имеет шляпку правильных очертаний. Наиболее распространены 2 вида этого рода. На влажной, богатой перегноем почве, часто в осинниках, в зарослях орешника и других кустарников, на вырубках и старых кострищах встречается сморчок конический (*M. conica*). Плодовые тела этого гриба 3–4 см высотой и 2–4 см в диаметре (рис. 51). Шляпка конической или почти цилиндрической формы, желтовато-коричневого или оливкового цвета. Край шляпки прирастает к цилиндрической, беловато-желтоватой, полой ножке. Поверхность шляпки пересечена продольными и поперечными ребрами, образующими ячейки разной формы, покрытые гимением. Аски у сморчка конического и строчка съедобного способны изгибаться в сторону света, т.е. фототропичны. Это объясняется их размещением в углублениях ячеек и складок, где часть асков ориентирована на противоположной стенке ячеек и складок гимения. Описываются случаи массового появления сморчка конического, также как и строчков, на местах лесных пожарищ. Некоторые виды этих грибов растут в садах и парках. Одновременно и в тех же местах обитания встречается сморчок съедобный (*M. esculenta*), отличающийся эллипсоидной или яйцевидной формой шляпки.



Рис. 51. Моршелловые. Лопастниковые:

- 1 – сморчок конический (*Morchella conica*); 2 – сморчковая шапочка (*Pithoverpa bohémica*); 3 – строчок съедобный (*Gyromitra esculenta*).

Сморчки — условно съедобные грибы. Такие грибы следует перед использованием прокипятить и обязательно слить воду.

Весной в осинниках появляется *сморчковая шапочка* (*Ptychoverpa bohemica*). Апотеции её имеют колокольчатые шляпки на ножке высотой до 10-12 см, со свободным, не приросшим к ножке краем, с продольными складками, покрытыми гимением, желтовато-коричневые, оливково-коричневые. Ножки цилиндрические, полые, 1,5-2,5 см в диаметре, желтовато-розовые, кремовые, мелкочешуйчатые, с нежным муаровым рисунком. В отличие от других дискомицетов гриб содержит в аске всего лишь 2 аскоспоры (рис.51).

Семейство лопастниковые, или гельвелловые — *Helvellaceae*. Представители семейства имеют апотеции, расчленённые на ножку и шляпку различной формы. Род *смрочок* (*Gyromitra*). Представители развивают крупные апотеции неправильной формы. Наиболее распространён весной *смрочок съедобный* (*G. esculenta*). Плодовое тело в виде шляпки на ножке, крупное, до 15-18 см высотой и шириной. Шляпка клубневидная или неравно-округлой формы, сильно складчатая, как бы мозговидная. Окраска темно-охряная или каштаново-бурая. Ножка неровно-цилиндрическая или сплюснутая, продольно-желобчатая, желтовато-розовая. Гимений выстилает поверхность складок шляпки (рис. 51). Род *ризина* (*Rhizina*) представлен только одним видом — *ризинной вздутой* (*R. inflata*) (рис. 52). Апотеции 5-15 см в диаметре, распростёртые, вышуклые, с неровной бугристой поверхностью, коричневые, шоколадно-коричневые, с беловатой или светложелтой тонкой каймой по краю. Нижняя поверхность желтоватая, неравномерно изогнутая, с несколькими шнуровидными мицелиальными плотными пучками — ризинами (отсюда наименование рода) от 2 до 4 мм в диаметре. Гриб встречается с июля по октябрь в сосновых и еловых лесах на песчаной почве, а также по краям старых кострищ. По некоторым сведениям, развиваясь в питомниках, вызывает угнетение молодых деревьев сосны.

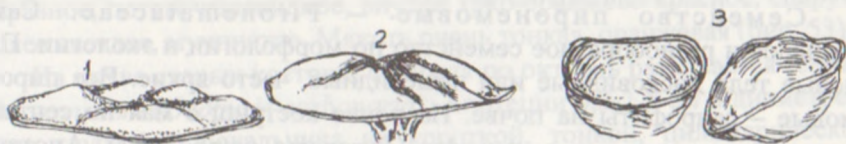


Рис. 52. Лопастниковые. Пещицевые.

1 — ризина вздутая (*Rhizina inflata*); 2 — дисцина распростёртая (*Discina perlata*); 3 — пещица фиолетовая (*Peziza violaceae*)

В начале мая – июне на поверхности почвы в основании гнилых пней развиваются плодовые тела *дисцины распростертой* (*Discina perlata*) (рис. 52). Апотеции крупные, от 3 до 10-15 см в диаметре, широко распростертые, с крупными радиальными складками, светлорыжие. В основании они вытянуты в короткую, толстую, продольно-желобчатую ножку 0,5-1,5 см длиной. Снаружи апотеций гладкий, серовато-голубого или желтовато-розового цвета. Ткань мясисто-хрящеватой консистенции, ломкая, сочная. Развиваются группами по 5-6 плодовых тел в сосново-еловых лесах или смешанных с участием сосны и ели. Плодовые тела гриба съедобные.

Семейство пецицевые – *Pezizaceae*. В семейство входят виды, имеющие дисковидные или чашевидные апотеции. Центральный род – *пецица* (*Peziza*) объединяет 100 видов, встречающихся преимущественно в лесах на влажной почве. Весной и летом в лесах на старых кострищах встречается *пецица фиолетовая* (*P. violaceae*) (рис. 52). Плодовые тела фиолетовые или коричневатые, или краснокоричневые, снаружи голубовато-зеленые, блюдцевидные, позднее распростертые, плоские, гладкие, сидячие или на короткой ножке, 0,5-3 см в диаметре. В сукцессиях карбофилов она следует за пиронемой и геопиксисом угольным.

Семейство аскоболовые – *Ascobolaceae*. Представители имеют мелкие апотеции, хорошо растут в культуре. Большинство аскоболовых – копрофилы, имеющие приспособления для сохранения жизнеспособности спор в желудочно-кишечном тракте животных, их активным выбрасыванием на траву, которая затем поедается животными, дальностью полёта спор и их способностью с помощью слизи приклеиваться к растениям.

Под аскоболус (*Ascobolus*). Для представителей характерны мелкие сидячие апотеции. Аскоболус навозный (*A. stercorarius*) развивается на конском навозе, образуя желтоватые апотеции, сидящие группами.

Семейство пиронемовые – *Pironemataceae*. Самое большое и разнообразное семейство по морфологии и экологии. Плодовые тела дисковидные или чашевидные, часто яркие. Все пиронемовые – сапрофиты на почве. На почве кострищ с мая по сентябрь встречается *пиронема омфалодес* (*Pyronema omphalodes*). Апотеции мелкие, 0,2-0,4 см в диаметре, розовые, розово-красные, в больших тесно скученных скоплениях, расположенных на белом мицелиальном сплетении из рыхло переплетенных гиф. Часто появляются на стерии-

лизованной паром, автоклавированной почве в вегетационных сосудах и горшках. Типичный карбофил, первым заселяющий обожжённую огнем почву.

В лиственных лесах с середины мая и до октября встречается *скутеллиния блюдцевидная* – *Scutellinia scutellata* (рис. 53). Апотеции 5-10 мм в диаметре, в начале почти закрытые, полушаровидные, затем блюдцевидные, с ярко-красным гимением, обусловленным присутствием пигментов – каротиноидов. Снаружи апотеций несет длинные, жесткие, темно-коричневые щетинки. Они расположены по краю апотеция наподобие ресничек. Развиваются на гниющей древесине, на почве – у основания пней, иногда их можно встретить на конопляных веревках и канатах, лежащих на земле в лесу. Встречаются часто и повсеместно с середины мая и до октября, особенно в лиственных лесах.

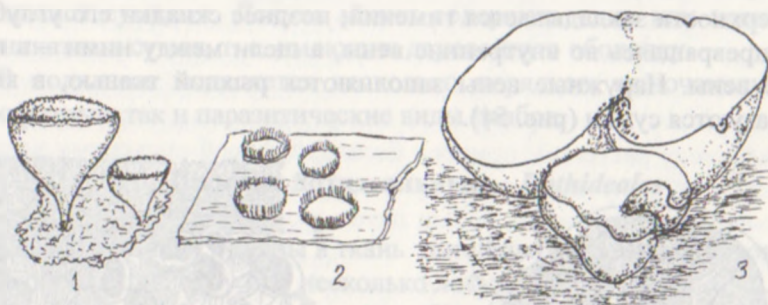


Рис. 53. Пиронемовые:

1 – геопиксис угольный (*Geopyxis carbonaria*); 2 – скутеллиния блюдцевидная (*Scutellinia scutellata*); 3 – алеврия оранжевая (*Aleuria aurantia*)

На сырой земле в смешанных и лиственных лесах, у дорог, на местах, хорошо освещённых солнцем, встречается *алеурия оранжевая* (*Aleuria aurantia*). Плодовое тело до 10 см в диаметре, сначала шарообразное, потом чашевидное, внутри ярко-оранжево-красное, снаружи более светлое, мучнистое. Мякоть очень тонкая, оранжевая (рис. 53).

На почве старых кострищ с апреля по октябрь развивается *геопиксис угольный* (*Geopyxis carbonaria*). Апотеции 0,3-1,5 см в диаметре, в виде глубокого бокальчика на короткой, тонкой, цилиндрической, желтоватой ножке. Гимений охряно-желтый. Край апотеция мелкозубчатый, беловатый. Ткань мясистая, сухая. Снаружи апотеции гладкие, бледно- и беловато-охряные. Грибы-карбофилы, к которым отно-

сится геопиксис угольный, обладают невысокой конкурентной способностью по отношению к другим почвенным микроорганизмам и, поэтому они первыми заселяют простерилизованную огнем почву на местах костров. Впоследствии их вытесняют другие грибы (рис. 53).

Порядок грифелевые – *Tuberales*

Представители порядка образуют подземные плодовые тела, замкнутые в зрелом состоянии; размеры плодовых тел имеют клубневидную форму, размеры колеблются от 1 до 10 см; перидий плодовых тел плотный, гладкий, гладкий или бородавчатый, внутренняя ткань плодовых тел с мраморным рисунком, из-за чередования в ней светлых и тёмных полос, называемых внутренними и наружными венами. Сначала плодовые тела блюдцевидные, на их вогнутой складчатой поверхности закладывается гимений, позднее складки его углубляются, превращаясь во внутренние вены, а щели между ними – в наружные вены. Наружные вены заполняются рыхлой тканью, в которой образуются сумки (рис. 54).

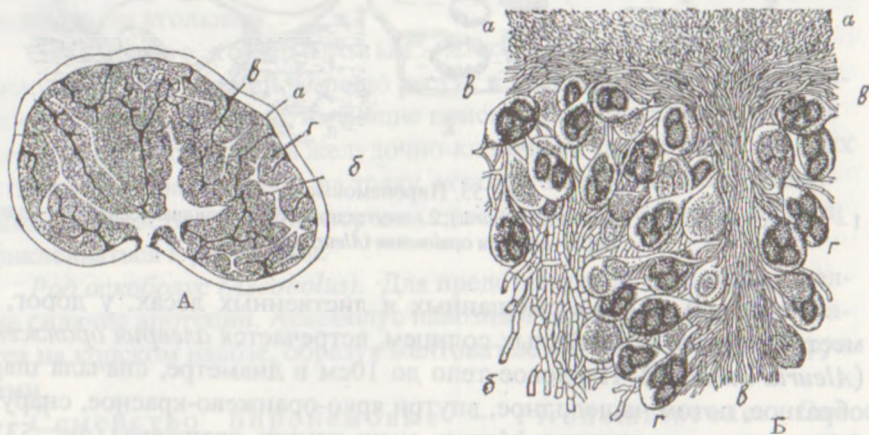


Рис. 54. Трюфель рыжий (*Tuber rufum*)

А – плодовое тело в разрезе; Б – срез через гимений: а – перидий, б – светлые области (внутренние вены), в – темные области (наружные вены)

Трюфелевые – обязательные микоризообразователи. Очень ценным из этой группы грибов является чёрный французский трюфель (*Tuber melanosporum*), произрастающий в лесах Южной Франции,

преимущественно дубовых. В такого же типа лесах встречается *летний трюфель* (*Tuber aestivum*) – крупный съедобный гриб с желтовато-белой мякотью, по вкусовым качествам уступающий чёрному французскому трюфелю. Микоризу с берёзой, осиной, орешником образует *белый трюфель* (*Choiromyces meandriformis*), имеющий неправильно-округлую форму желтоватого плодового тела с белой мякотью. Гриб съедобный.

Подкласс Локулоаскомицеты – *Loculoascomycetidae*

Грибы этого подкласса характеризуются тем, что их сумки образуются не в настоящих плодовых телах – перитециях, а в аскостромах, называемых псевдотециями (рис.55,2), формирование сумок происходит среди ткани плодовых тел в полостях, называемых *локулами*. Последние появляются в результате вытеснения ткани стромы разрастающимися сумками. Локула может содержать одну или несколько битуникатных сумок, т. е. имеющих двуслойную оболочку.

В подклассе выделяется несколько порядков, включающих как сапрофитные, так и паразитические виды грибов.

Порядок дотидеальные – *Dothideales*

Псевдотеции погружены в ткань питающего растения, шаровидные, включающие одну или несколько локул.

Семейство *вентуриевые* – *Venturiaceae*. Псевдотеции чёрные, шаровидные. Между сумками имеются псевдопарафизы. Род *вентурия* (*Venturia*) объединяет 60 видов. Возбудителем парши яблонь является *вентурия неравная* (*Venturia inaequalis*), парши груш – *V. pirina*. Эти грибы поражают листья, побеги и плоды растений-хозяев. На поражённых органах растений появляются бархатистые оливковые пятна, состоящие из конидий гриба, которые, расселяясь, вызывают массовые заражения растений. По степени вредности это заболевание стоит на первом месте среди всех болезней яблони и груши. Под влиянием гриба ткань плода в местах поражения становится деревянистой, потом появляются трещины, плоды развиваются одностронне, из-за чего они становятся однобокими (рис. 55,3).

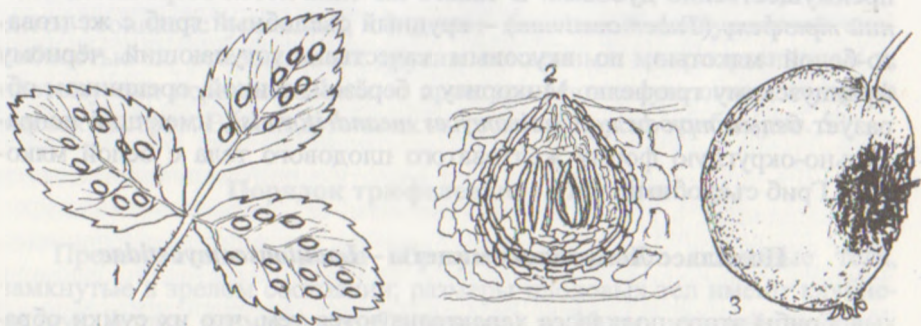


Рис. 55. Венгуриевые. Микосферелловые:
 1 – лист земляники, пораженный микосфереллой (*M. fragariae*); 2 – псевдотеций; 3 – парша на яблоке (*Venturia inaequalis*)

Семейство микосферелловые – *Mycosphaerellaceae*. Псевдотеции чёрные, шаровидно-приплюснутые. Сумки широкобулавовидные. Псевдопарафизы отсутствуют. Род *микосферелла* (*Mycosphaerella*) содержит 1500 видов, многие вызывают заболевания культурных растений, принося большой ущерб сельскому хозяйству. Среди них часто встречается *микосферелла земляники* (*M. fragariae*), вызывающая появление белых пятен с пурпурной каймой на листьях земляники (рис. 55, 1).

Аскомицеты выводятся от предков, близких к современным хитридиомицетам или же от предка, близкого к зигомицетам.

КЛАСС БАЗИДИОМИЦЕТЫ – *BASIDIOMYCETIDAE*

К этому классу относятся высшие грибы, развивающие многоклеточный мицелий. В отличие от сумчатых грибов, у которых продуктом полового процесса является сумка с аскоспорами, у базидиальных грибов развивается *базидия* с *базидиоспорами*, развивающимися экзогенно на её поверхности. Половой процесс осуществляется путём слияния двух вегетативных клеток недолговечного гаплоидного мицелия, вырастающего из базидиоспор. У некоторых видов при этом сливаются гифы одного и того же мицелия – это гомоталлические виды. Другие грибы гетероталлически (их большинство), т.е. у них сливаются клетки гиф, развившихся из спор противоположных половых знаков, обозначаемых «+» и «-». В обоих случаях при слиянии содержимого

гиф сначала происходит плазмогамия, а ядра попарно сближаются и образуют дикарионы, которые делятся и формируют *дикарионтический мицелий*. Такой мицелий у многих грибов является многолетним, пронизывает субстрат, на котором гриб растёт (почву, древесину). Из этого же мицелия формируется к моменту размножения плодовое тело (у шляпочных грибов) или новый слой трубочек с базидиоспорами (у грибов, имеющих многолетние плодовые тела).

Базидия образуется из клеток-дикарионов на концах дикарионтических гиф. При этом у перегородки, отделяющей апикальную клетку дикарионтической гифы, начинает формироваться *пряжка* в виде небольшого бокового выроста (рис. 56,4). Сразу после этого одновременно делится пара ядер дикариона, причём оси деления лежат на одном уровне и вдоль клетки (рис. 56,5). В результате деления в клетке образуются четыре ядра. Сама клетка также делится, и одна пара несестринских ядер остаётся в верхней части материнской клетки базидии (рис. 56,6-7). В дальнейшем эти ядра сливаются (рис. 56,8б) и диплоидное ядро

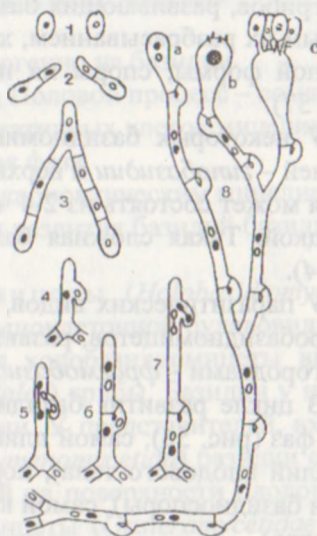


Рис. 56. Образование базидии

делится редукционно, образуются четыре ядра с противоположными половыми знаками. Сама клетка вытягивается, образуя базидию (рис. 56,8в). На её вершине развиваются тонкие выросты – *стеригмы*, которых бывает от 1 до 14, располагающиеся обычно на вершине, а изредка и на сторонах базидий на разной высоте, которые развиваются в базидиоспоры. В каждую базидиоспору через узкий просвет стеригмы проникает по одному ядру. Базидиоспоры, опадая со стеригм, прорастают в новый гаплоидный мицелий (рис. 56,1-3).

Оставшиеся пары ядер ведут себя по-разному: одно остаётся в нижней клетке, а второе попадает в *пряжку*, которая в дальнейшем отделяется перегородкой от материнской клетки базидии, а вершина

её загибается книзу и прорастает к клетке-ножке. Через образовавшееся отверстие между клетками ядро из пряжки переходит в клетку-ножку, в результате чего снова восстанавливается дикарион, который по описанному способу снова может развить базидию.

Базидии имеют различное строение. Одни из них – одноклеточные – цилиндрические или булавовидные – *холобазидии* (от греч. «*holos*»-цельный). На такой базидии споры располагаются на одном уровне; они характерны для грибов с активным разбрасыванием спор. Для грибов, развивающих базидиоспоры внутри плодовых тел с неактивным их разбрасыванием, характерны базидии овальные или неправильной формы; споры на них располагаются без особого порядка (рис. 57).

У некоторых базидиомицетов базидии состоят из двух частей: нижней – *гипобазидии* и верхней – *эпибазидии*. В свою очередь эпибазидия может состоять из 2-4 частей, отделённых от гипобазидии перегородкой. Такая сложная базидия называется *гетеробазидией* (рис. 57,2-4).

У паразитических видов, относимых в настоящее время к классу склеробазидиомицетов, развивается 4-клеточная базидия, разделённая перегородками – *фрагмобазидия* или *телиобазидия* (рис. 57,5).

В цикле развития базидиальных грибов отмечается чередование трёх фаз (рис. 56): самой длинной – дикарионтической (вегетативный мицелий плодового тела), короткой – гаплоидной (первичный мицелий и базидиоспоры), самой короткой – диплоидной (слившиеся «+» и «-» ядра).



Рис. 57. Типы базидий:

1 – холобазидия; 2,3,4 – гетеробазидии; 5 – фрагмобазидия

Плодовые тела базидиомицетов различны по консистенции и форме. Они могут быть паутинистыми, кожистыми, деревянистыми и т.д. и иметь форму плёпок, корочек, состоять из ножки и шляпки, или напоминать копыта лошадей. На плодовом теле спороносный слой –

гимений – располагается по-разному: у одних – на верхней стороне, у других – на нижней, у третьих – внутри плодовых тел.

Основные признаки высших грибов:

Класс Аскомицеты:

1. Аскоспоры образуются эндогенно в сумке.
2. Половые органы – архикарп и антеридий.
3. В цикле развития преобладает гаплоидная стадия.
4. Плодовые тела состоят из гаплоидного мицелия.

Класс Базидиомицеты:

1. Базидиоспоры образуются экзогенно на базидии.
2. Половые органы отсутствуют. Половой процесс – соматогамия, в виде слияния двух вегетативных клеток мицелия.
3. Преобладает дикарионтическая фаза.
4. Плодовые тела образованы дикарионтическим мицелием.

В зависимости от типа строения и развития базидий базидиомицеты подразделяются на 2 подкласса:

1. Подкласс холобазидиомицеты (*Holobasidiomycetidae*). Объединяет грибы с неразделённой одноклеточной булавовидной или цилиндрической базидией. Подкласс холобазидиомицеты включает порядок экзобазидиальные (*Exobasidiales*) грибы. Базидии у них формируются непосредственно на мицелии. У представителей, входящих в группу порядков гименомицеты (*Hymenomycetida*) базидии соединены в слой – гимений, расположенный на поверхности плодовых тел; грибы из группы порядков гастеромицеты (*Gasteromycetidae*) развивают закрытые плодовые тела, базидии с базидиоспорами находятся внутри плодовых тел.

2. Подкласс гетеробазидиомицеты (*Heterobasidiomycetidae*). Базидия, состоит из 2 частей: верхней – эпибазидии, и нижней – гипобазидии. Плодовые тела часто студенистые или сухие, но способные часто менять свою консистенцию в зависимости от влажности воздуха.

Порядок экзобазидиальные – *Exobasidiales*

Насчитывает около 20 видов грибов, паразитирующих главным образом на представителях цветковых из преимущественно следующих семейств: вересковые (*Erycaceae*), камнеломковые (*Saxifragaceae*), чайные (*Theaceae*) и некоторых других, встречающихся в тропических зонах земного шара.

Характеризуются отсутствием плодовых тел, объясняющемся их паразитическим способом жизни. Базидии таких грибов развиваются непосредственно на мицелии, образуя рыхлый несомкнутый слой, напоминающий гимений и расположенный между клетками эпидермиса растения-хозяина.

В средней полосе России часто встречается *экзобазидиум брусничный* (*Exobasidium vaccinii*), паразитирующий на бруснике, голубике и других видах рода *Vaccinium*. Этот гриб вызывает появление белого налёта на нижней стороне молодых вегетативных органов. В этом случае на поперечном срезе через повреждённый участок растения обнаруживается мицелий гриба, состоящий из двуядерных (дикарионтических) клеток и заполняющий межклетники (рис. 58).

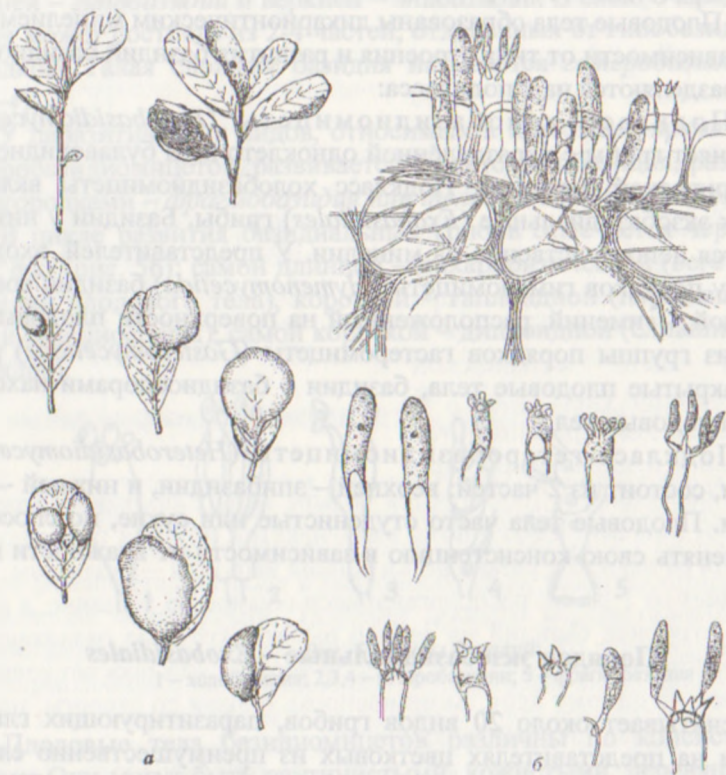


Рис. 58. Экзобазидиум (рисунок М. С. Воронина):
а - больные растения; б - стадии развития гриба

На мицелии под кутикулой растения-хозяина начинается формирование базидий. При этом происходит слияние ядер дикариона (кариогамия), а затем мейоз диплоидного ядра. На базидиях формируются 2-6, а чаще 4 тонкие веретеновидные базидиоспоры, которые и образуют беловатый налёт на поражённых органах растений. В дождливую погоду или при появлении росы базидиоспоры делятся на 3-5 клеток. Конечная клетка-спора прорастает в гифу, которая затем начинает отшнуровывать споры бесполого размножения – конидии, способные почковаться и формировать гифы, внедряющиеся через устьица в ткани брусники.

На территории Северной Америки вид поражает клюкву крупноплодную. На чернике паразитирует другой вид – *E. myrtilli*; внешние проявления болезни сходны с таковыми у брусники, но отличается от него размерами спор.

На багульнике гриб вызывает гипертрофию листьев и молодых стеблей, принимающих уродливую форму и беловатую или розоватую окраску. *E. rhododendri* вызывает очень крупные мясистые разрастания (галлы) красноватого цвета на рододендронах.

Филогенез этой группы не ясен. Одни микологи рассматривают её как боковую ветвь развития сапротрофных примитивных гименомицетов (сем. кортицевые), плодовые тела которых состоят из рыхлого сплетения мицелия.

В настоящее время эти грибы считают самостоятельной группой, выделившейся из примитивных сапротрофных холобазидиомицетов и приспособившейся к паразитическому образу жизни.

Группа порядков гименомицеты – *Hymenomycetidae*

Это наиболее типичная, широко распространённая и многочисленная группа грибов, насчитывающая более 12 тыс. видов, имеющая плодовые тела (*карпофоры*) различной консистенции, формы, размеры, к моменту созревания всегда открытые. Базидии соединены в тесный слой, называемый гимением. Он расположен на поверхности плодовых тел; вегетативная часть – грибница – находится в субстрате (почве, древесине и т.д.). Гимениальный слой состоит из базидий с базидиоспорами, базидиол (несозревших или недоразвитых базидий), *парафиз* – стерильных двуйдерных клеток, отделяющих базидии друг от друга, предотвращая слияние базидий и базидиоспор, и придающие упругость всему гимению. В гимении присутствуют также *цистиды* –

крупные клетки, возвышающиеся над гимением и играющие защитную роль (рис.59). Форма и величина цистид специфичны для каждого вида гриба и являются таксономическими признаками при определении их видовой принадлежности (рис. 60).

В гимении некоторых грибов имеются также щетинки, выполняющие защитную функцию.

Поверхность плодовых тел, несущая гимений, называется *гименофором*. По своему строению он довольно разнообразен. У представителей семейств телефоровых и рогатиковых он может быть гладким, у ежевиковых – шиповатый, т.е. с различными выростами в виде зубцов или шипиков, у домашних грибов, относящихся к семейству кониофоровых – складчатый. У представителей семейства трутовиковые, развивающихся на стволах живых и поваленных деревьев, плодовые тела имеют трубчатый гименофор, у грибов, развивающихся на пнях дуба – складчатый. Перечисленные семейства относятся к порядку афиллофоровые (*Aphyllophorales*), т.е. непластинчатые.

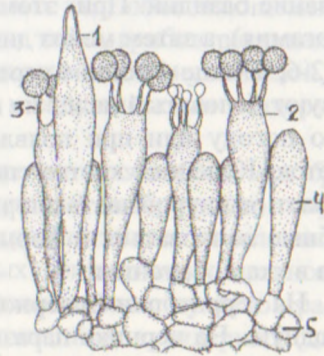


Рис. 59. Гимений базидиального гриба (*Russula rubra*): 1 – цистиды; 2 – базидия с базидиоспорами; 3 – стеригма; 4 – парафиза 5 - субгимениальный слой



Рис. 60. Формы цистид

У большой группы гименомицетов развивается пластинчатый гименофор. В этом случае на нижней поверхности плодовых тел, состоящих из ножки и шляпки, развиваются пластинки. Форма пластинок, их прикрепление к шляпке и ножке являются важными признаками при определении их видовой принадлежности. Перечисленные условные признаки поверхности плодовых тел в виде появления шипов, скла-

док, трубок, пластинок и т. д. значительно увеличивают поверхность гименофора, и, конечно же, число базидий и базидиоспор.

Плодовые тела гименомицетов характеризуются большим разнообразием по форме, величине, консистенции, окраске, продолжительности жизни. Окраска плодовых тел зависит от пигментов. Очень распространены красные пигменты (например, у мухомора красного – *Amanita muscaria*). Другие грибы имеют плодовые тела жёлтого, коричневого и другого цвета, объясняемая различными комбинациями оранжевых пигментов-липохромов и тёмных – меланинов, в результате чего получается зелёная окраска грибов.

Некоторые грибы распространены по субстрату в виде корочек. Такие грибы чаще встречаются на валежнике. Это *ресупинантные* плодовые тела (от лат. сл. «ресупинантус» – положенный навзничь, на спину). У других грибов плодовые тела имеют вид прямостоячих булавовидных выростов, у третьих – они разветвлённые, имеют вид маленького кустика, растущего на земле или свисающего с дерева. У широко известной лисички плодовые тела воронковидные, у трутовиковых грибов – копытовидные. Очень большое количество видов, встречающихся в лесах и на лугах, а также выращиваемых в искусственных условиях, плодовые тела состоят из ножки и шляпки. Такие грибы называются *шляпочными* (рис.61).

Размеры плодовых тел варьируются от нескольких миллиметров до нескольких десятков сантиметров в диаметре (до 50 см и более). Вес крупных плодовых тел может достигать нескольких килограммов (гриб-баран, грибная капуста).

По консистенции плодовые тела бывают кожистыми, деревянистыми (трутовики), мяскомясистыми (шляпочные), хрящеватыми (рыжики, грузди).

По продолжительности жизни плодовые тела разделяются на однолетние и многолетние. Однолетние – это большинство мяскомясистых шляпочных грибов. У них цикл развития совершается за один вегетационный период. Время их существования чаще 10-14 суток; однако некоторые из шляпочных грибов живут лишь несколько часов (мелкие виды рода навозник). Многолетние плодовые тела имеют трутовики. Гимений у них продуцирует споры в течение всего вегетационного периода. Трубочки гименофора нарастают ежегодно, так что на распиле некоторых трутовиковых грибов можно подсчитать число слоёв и, в конце концов, их возраст.

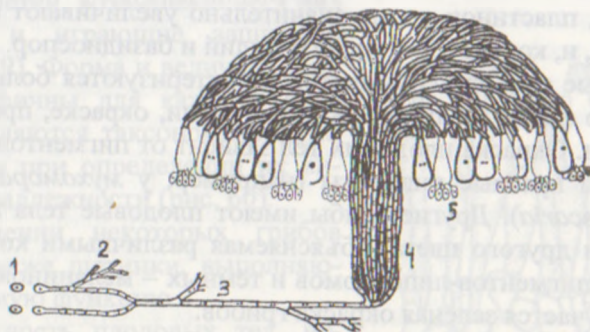


Рис. 61. Развитие плодового тела шляпочного гриба:

1 – базидиоспоры; 2 – гаплоидный мицелий; 3 – дикариотический мицелий; 4 – плодовое тело из дикариотического мицелия; 5 – базидии с базидиоспорами

Размещение гименофора на плодовых телах также различно. У некоторых видов гименофор с гимением лежит на всей или верхней поверхности плодового тела. Такой гименофор совсем не защищён от внешних воздействий. Грибы, имеющие такие плодовые тела, являются несовершенными в эволюционном отношении. Лучше защищён гименофор у шляпочных и трутовиковых грибов; у них он расположен на нижней стороне плодового тела.

У многих гименомицетов гимений после формирования плодового тела лежит открыто (семейство телефоровые, рогатиковые, ежовиковые, трутовиковые). Что касается шляпочных грибов, то у одной их части гимений также открыт, у другой всё молодое плодовое тело прикрыто сплетением гиф – общим *покрывалом*. К моменту созревания базидиоспор оно разрывается, оставляя на шляпке следы в виде чешуек неправильной формы и бахромы по краю, а на ножке – в виде *кольца* в её средней части или *чашевидного влагалища* у основания.

Значительную часть плодового тела кроме гимения составляет бесплодная часть, состоящая из плотного или рыхлого переплетения гиф. Сверху плодовое тело покрыто кожей, состоящей из гиф, имеющих окрашенные стенки, из-за чего гриб принимает соответствующую окраску.

У некоторых видов гименомицетов оболочки гиф легко ослизняются, особенно после дождя, например, у маслят. На разрезе плодовых тел некоторых гименомицетов легко заметить млечный сок, который содержится в специальных гифах. Такие грибы относятся к роду

млечник (*Lactarius*). У одних млечников сок белый, у других – оранжевый, у третьих – бесцветный. У некоторых трутовиков в гифах могут содержаться смолы.

Споры гименомицетов могут иметь самую разнообразную форму (рис. 62).

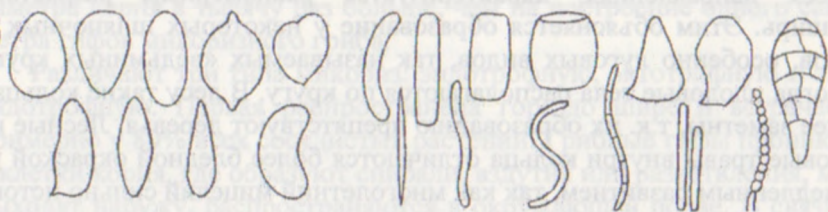


Рис. 62. Формы спор

Покровы спор также отличаются большим разнообразием (рис. 63) и окраской: она может быть белой, розовой, коричневой, фиолетово-чёрной и даже сажисто-чёрной. От неё зависит и цвет гименофора.

Агентами распространения спор могут быть ветер (у трутовиковых грибов, плодовые тела которых находятся иногда достаточно высоко над землёй), животные: личинки и взрослые насекомые, слизни, млекопитающие (белки, олени, лоси). Последние охотно поедают плодовые тела шляпочных грибов, споры которых после прохождения через пищеварительный тракт выбрасываются без каких-либо повреждений и изменений уже в другом месте.



Рис. 63. Скульптура спор гименомицетов

Эволюция в пределах этой группы шла в направлении усложнения плодового тела вплоть до образования шляпки и ножки, перемещения гименофора на нижнюю сторону шляпки. Последнее даёт

большое преимущество как для распространения спор (споры подхватываются ветром и разносятся), так и для защиты гимениального слоя от дождя, солнечных лучей и т. д.

Развиваются гименомицеты на почве, деревьях, пнях, валежнике. Грибница этой группы грибов многолетняя, пронизывает субстрат во всех направлениях, характеризуется равномерным разрастанием вширь. Этим объясняется образование у некоторых шляпочных грибов, особенно луговых видов, так называемых «ведьминых кругов», когда плодовые тела располагаются по кругу. В лесу такие кольца менее заметны, т.к. их образованию препятствуют деревья. Лесные и луговые травы внутри кольца отличаются более бледной окраской и замедленным развитием, так как многолетний мицелий сильно истощает почву. Размеры таких кругов могут достигать нескольких метров в диаметре и возраста в несколько десятков лет. Такие круги образуют виды родов шампиньон, гриб-зонтик, луговой опёнок и другие, в основном почвенные сапрофиты.

Гименомицеты широко распространены по всему земному шару. Одни встречаются в северных широтах, включая Заполярье, другие – в южных вплоть до Огненной Земли, обитают в лесу, на лугах, в степях и даже в пустынях.

По способу питания большинство гименомицетов являются сапрофитами; обитают на мёртвой древесине, на листовом опаде и в почве. Являясь деструкторами органических веществ, они выполняют большую роль в природе, участвуя в круговороте веществ. В то же время, поселившись на деревянных сооружениях, при повышенной влажности и плохом проветривании они в течение нескольких лет могут привести их в негодность.

Многие гименомицеты – паразиты, они поселяются на живых деревьях, вызывая гниль стволов. Наиболее опасны для жизни дерева заболонные и корневые гнили, т.к. они приводят к отмиранию жизненно важных тканей и органов (дубовый трутовик, дубовая губка, корневая губка, опёнок осенний и др.).

Лесные шляпочные грибы вступают в сожительство с корнями основных лесообразующих пород и травянистых растений, образуя микоризу («грибкорень») – тесный взаимовыгодный симбиоз. Микоризные грибы обеспечивают растения, в первую очередь, фосфором, улучшают снабжение водой и повышают устойчивость корней к патогенам.

Увеличение всасывающей поверхности корней за счёт микоризы «выгоднее» непосредственного роста корневой поверхности. На создание единицы поверхности мицелия затрагивается энергии в несколько раз меньше, чем на формирование такой же по площади поверхности корней: энергетические затраты на построение одного сантиметра корня в тысячу раз больше, чем на построение одного сантиметра гифов микоризного гриба.

Различают три типа микориз: эндотрофную, эктотрофную и эктоэндотрофную. Первая распространена гораздо шире и встречается примерно у 80% всех сосудистых растений. Грибные гифы проникают в клетки корня, где образуют спирали, вздутия или разветвления, мало выходят наружу, распространяются в окружающей почве. В связи со слабым контактом гиф микоризного гриба с почвой таким путём в корень поступает относительно небольшое количество воды, а также минеральных и азотистых веществ. В этом случае для высшего растения большое значение имеют вырабатываемые грибом активные вещества типа витаминов. Гриб отчасти снабжает высшее растение и азотистыми веществами, т.к. часть гиф, находящихся в клетках корня, переваривается им. Гриб получает от растения углеводы; однако у орхидных эти микоризные взаимоотношения совершенно уникальны: гриб снабжает растение углеводами, по крайней мере на стадии всходов. Такая микориза играет особую роль в тропиках, где эндомикориза является основным поставщиком фосфатов.

При эктомикоризе грибы окружают корни растений в виде чехла, но не проникают в их живые клетки. Мицелий далеко распространяется в почве, играя важную роль в переносе органического углерода к растению. Корневые волоски часто отсутствуют; их функцию выполняют гифы. Иногда при усиленном росте корень разрывает на вершине грибной чехол и дальше растёт свободно. Гифы гриба, разрастаясь между клетками эпидермиса, образуют сеть («сеть Гартига» – Гартиг Теодор, немецкий ботаник). Выделяемые грибом гормоны способствуют ветвлению корня. Этот тип роста и грибной чехол определяют характерный внешний вид эктомикоризы (рис. 64). Эктомикориза характерна для определённых семейств деревьев и кустарников, чаще в умеренных зонах, в частности, буковых, ивовых, сосновых.

Экто-эндотрофная микориза характеризуется тем, что при ней грибные гифы густо оплетают корень снаружи и в то же время дают обильные ветви, проникающие в его коровую паренхиму. Мицелий идёт здесь отчасти по межклетникам, отчасти – внутриклеточно, обра-

зуя в клетках или клубки гиф, или разветвления. Такая микориза встречается у большинства древесных пород. В такой микоризе гриб получает от корня углеводы для построения грибницы и плодовых тел, а при помощи собственных гиф снабжает водой, минеральными солями и азотистыми веществами, поступающими из почвы, корни растений.



Рис. 64. Формы микоризы:

1 – ветвистая; 2 – шишковатая; 3 – кистевидная;
4 – продольный срез через микоризу корня березы

Известно около 5000 видов экто- и экто-эндотрофных микоризных грибов. Некоторые из них высоко специфичны для растения-симбионта: подберёзовик, подосиновик, рыжик и многие другие, встречающиеся только в лесу. Для этих грибов симбиоз обязателен. Если их грибница и может развиваться без участия корней дерева, то плодовые тела в таких случаях не образуются. С этим связаны неудачные начинания некоторыми грибоводами по разведению наиболее ценных лесных грибов, например, белого гриба, способному формировать микоризу не с одной излюбленной породой, а со многими видами деревьев: с сосной, елью, берёзой, дубом и др.

Некоторые травянистые растения образуют микоризу с микроскопическими грибами из класса несовершенные грибы, другие – с зигомитами, третьи – с представителями из класса сумчатые грибы.

Лишены микориз однолетники из семейств: капустные, маревые, гвоздичные, гречишные, т.к. развиваются часто на богатых нитратами почвах.

Порядок афиллофоровые – *Aphyllophorales*

Представители порядка характеризуются большим разнообразием плодовых тел по форме, консистенции, микроскопическому строению, строению гимения. Последний может быть гладким, бугорчатым, шиловатым, складчатым, трубчатым, лабиринтовидным; у некоторых он не отделяется от мякоти плодового тела. Гимений состоит из базидий, базидиол, парафиз, а у некоторых – и из цистид.

Плодовые тела некоторых грибов распростёрты по субстрату, гимений в них расположен на поверхности – это ресупинантные плодовые тела. У других плодовые тела чашевидные или блюдцевидные; гимений расположен на их внутренней поверхности; у третьих плодовые тела шляповидные или копытновидные, с центральной или боковой ножкой, гимений расположен на нижней стороне плодовых тел. Достаточно часто встречаются грибы с прямостоячими, булавовидными, цилиндрическими или разветвлёнными в виде маленьких кустиков плодовыми телами, гимений располагается в их верхней части.

Кроме указанных морфологических типов грибов имеются переходные формы, на примере которых можно проследить путь эволюционного развития плодовых тел от распростёртых по субстрату корочек с поверхностным расположением гимения до шляповидных грибов, у которых гимений переместился на нижнюю сторону плодовых тел, обеспечивая лучшую защиту спор и их распространение.

Афиллофоровые грибы распространены во всех природных зонах, но особенно широко – в лесных, где являются разрушителями древесины.

В зависимости от формы, консистенции плодовых тел, расположения и строения гименофора и других признаков порядок делится на семейства. Однако разделение на семейства в последние годы прошлого века претерпело большие изменения: в основу взяты микроскопические и биохимические признаки. В связи с этим число семейств увеличилось с 11 до 22-27.



Рис. 65. Клавария (*Clavaria* sp.)



Рис. 66. Клавариадельфус (*Clavariadelphus pistillaris*)



Рис. 67. Рамария жёлтая (*Ramaria flava*)

Семейство рогатиковые – *Clavariaceae*. Плодовые тела булавовидные или цилиндрические, часто имеют вид разветвлённого коралла. Гименофор гладкий, расположен по всей поверхности однолетних плодовых тел, окрашенных часто в желтоватые тона. Одни из них встречаются достаточно часто, другие внесены в региональные и федеральные Красные книги России. Род *Sparassis* включает виды с мясистыми плодовыми телами, состоящими из пластинковидных расширений, иногда сливающихся ветвей. *Sparassis курчавый* (*S. crispa*) внесён в Красную книгу СССР, Красную книгу РСФСР. Иногда гриб относят к самостоятельному семейству спарассисовых (*Sparassiacae*). Плодовое тело состоит из многочисленных расширенных ветвей. Растёт на корнях или у основания стволов сосны.

Род *клавария, рогатик* (*Clavaria*). Состоит из большого числа видов, с плодовыми телами различной окраски. Точное определение этих грибов основано на микроскопировании гиф и спор. Виды имеют булавовидные, разветвлённые или простые нитевидные плодовые тела, 7-15 см высотой. Гимений без цистид. Гумусовые сапрофиты (рис. 65).

Род *клавариадельфус* (*Clavariadelphus*) относится к числу охраняемых видов в России (рис. 66).

Род *рамария* (*Ramaria*) объединяет виды с крупными сильно разветвлёнными плодовыми телами яркой окраски. *Рамария жёлтая* (*R. flava*) съедобна (рис. 67).



Рис. 68. Лисичка жёлтая
(*Cantharellus cibarius*)



Рис. 69. Гиднум выемчатый
(*Hydnum repandum*)

Семейство лисичковые – *Cantharellaceae*. Плодовые тела воронковидные или шляпковидные, на их внешней стороне располагается складчатый гименофор. Окраска грибов жёлтая, охряная, буроватая. Большинство из них сапрофиты, некоторые – микоризообразователи. Род *лисичка*, *кантареллус* (*Cantharellus*). Представители характеризуются образованием мясистых плодовых тел, слегка воронковидных, на ножке. *Лисичка жёлтая* (*C. cibarius*) – наиболее часто встречающийся съедобный гриб. Содержит большое количество витамина В₁₂, РР, микроэлементов (цинк, медь). Образует микоризу с сосной. Шляпка вначале выпуклая, с завёрнутым краем, затем почти плоская, потом воронковидная. Ножка очень короткая. Живёт семьями (рис. 68).

Семейство ежевиковые – *Hydnaceae*. Включает грибы с характерным шиповатым или зубчатым гименофором. Плодовые тела – распростёртые по субстрату корочки, коралловидные кустики, грибовидные со шляпкой и центральной ножкой. Большинство – сапрофиты на древесном субстрате или реже на почве. Наиболее известен съедобный *ежевик жёлтый* (*гиднум выемчатый* – *Hydnum repandum*), произрастающий в хвойных и лиственных лесах (рис. 69).

Близко к ежевиковым небольшое семейство герциевых (*Hericiaceae*). Гифы грибов отличаются маслянистым содержимым. Плодовые тела или в виде шляпки, прикреплённой боком к субстрату, или кустисто-коралловидо-разветвлённые с гименофором в виде висячих шипов. На валежнике и пнях лиственных пород, особенно берёзы, растёт *герций коралловидный* (*Hericium coralloides*). Плодовые тела мясистые, белые или розоватые, до 15-30 см в диаметре. Декоративен (рис. 70).

Семейство кортициевые – *Corticaceae*. Представители имеют простое строение в виде очень тонких распростёртых гладких плёнок. Консистенция плодовых тел паутинистая, мясистая или кожистая. Гименофор чаще гладкий, но может быть шиповатым, бородавчатым, складчатым. Гимений с цистидами. Большинство видов обитает на валежной древесине, есть почвенные виды и виды, паразитирующие на деревьях.



Рис. 70. Гериций коралловидный (*Hericium coralloides*)

Семейство кониофоровые – *Coniophoraceae*. Плодовые тела распростёртые в виде тёмно-коричневых или ржаво-бурых лепёшек. Гименофор неровный, гладкий, складчатый, лабиринто-сетчатый или почти пористый.

Род кониофора (*Coniophora*). Гименофор гладкий. *Кониофора обыкновенная* (*C. puteana*) – разрушитель древесины в постройках. На пнях и валежных стволах хвойных летом появляются сначала белые, к осени коричневато-бурые пленчатые плодовые тела, средняя часть которых становится неровной, бугристой и покрывается слоем зрелых базидиоспор. Зараженные пни разрушаются.

Род *серпула* (*Serpula*). *Serpula lacrymans* – сапрофит, опаснейший гриб, разрушающий деревянные конструкции. Известен под названием *плачущего гриба*, т.к. на поверхности плодового тела образуются капли жидкости. Гриб использует для своей жизни целлюлозу клеток древесины, повсеместно вызывая её гниение. Мицелий в виде шнуров и плёнок быстро распространяется в древесине и по её поверхности, переходя из этажа в этаж по каменным стенам. Плодовые тела образуются нечасто, имеют форму плоских лепёшек жёлто-бурого, на периферии белого цвета. Гименофор расположен на поверхности в виде невысоких переплетающихся складок. О наличии домовых грибов можно судить по следующим признакам: прогибам пола, особенно у

сырых стен, образованию в полах щелей, глухому звуку при ударе, ватообразным сырым налётом и скоплениям шнуров и плёнок, потемнению древесины. Разрушенные части следует выпиливать и сжигать. Меры борьбы сводятся к употреблению для построек высушенной, пропитанной антисептиками деловой древесины, хорошей вентиляции. Из химических средств используется креозотовое масло, которое, однако, лишь замедляет гниение (рис. 71).



Рис. 71. Серпула
(*Serpula lacrymans*)



Рис. 72. Стереум жестковолосый
(*Stereum hirsutum*)

Семейство стереовые – *Stereaceae*. Представители обитают на мёртвой древесине. Плодовые тела кожистой консистенции, их поверхность короткоопушённая, различных оттенков серого, жёлтого, коричневого, распростёртые, тонкие, веерообразные, с гладким гименофором.

На заготовленных дровах из лиственных пород появляются многочисленные черепитчато расположенные, сверху волосистые, с хорошо заметными концентрическими зонами полукруглые шляпки *стереума жестковолосого* (*Stereum hirsutum*). Вызывает гниение древесины (рис. 72).

Выносит высокую сухость субстрата и воздуха, может расти на солнечных местах.

Семейство телефоровые – *Thelephoraceae*. Плодовые тела некрупные, у одних распростёрты по субстрату, т.е. ресупинантные, у других приподняты над ним в виде плоских лопастей, воронок. Гименофор может быть гладким, морщинистым, шиповатым и т.д. Гимений без цистид. Независимо от формы плодового тела у всех телефоровых в плодовых телах найдена телефоровая кислота. В сухих сосновых лесах часто встречается *телефора наземная* (*Thelephora terrestris*). Имеет воронковидные или раковинovidные плодовые тела,

тёмно-коричневые, с бугорчатым гименофором. Находясь рядом с молодым сеянцем сосны, мицелий обволакивает его, что вызывает болезнь, называемую «удушьё сеянцев». Однако данный гриб – не паразит, он использует сеянец в качестве подпорки, оказывая на них механическое давление, что препятствует росту и вызывает его гибель (рис. 73).



Рис. 73. Теллфора наземная (*Telephora terrestris*)



Рис. 74. Саркодон черепитчатый (*Sarcodon imbricatus*)

Род *саркодон* (*Sarcodon*). Плодовые тела мясистые, в виде ножек и шляпок, до 20 см в диаметре, появляется в сентябре. Наиболее распространён *саркодон черепитчатый* (*S. imbricatus*). Шляпка коричневая, покрытая тёмным черепитчато расположенными чешуйками. Шипы гименофора до 7 мм длиной, светло-коричневые (рис.74).

ТРУТОВЫЕ ГРИБЫ

Вегетативное тело грибов развивается в древесине живых и мёртвых стволов, корней, пней, содержит более 90% воды, выделяет экзоферменты, вследствие чего является активным разрушителем древесины. Продукты ферментативного расщепления доступны грибам и являются для них источником питания.

В зависимости от комплекса ферментов различают целлюлозоразрушающие и лигнинразрушающие грибы. Целлюлозоразрушающие грибы, разлагающие целлюлозу и способствующие освобождению лигнина, – возбудители бурой *деструктивной гнили*; в результате дре-

весина становится хрупкой, ломкой, крошащейся, легко рассыпается и растрескивается на крупные или мелкие призматические куски тёмного цвета. Бурю *коррозионную* гниль вызывают лигнинразрушающие грибы. Сначала древесина темнеет, но впоследствии принимает светлую окраску благодаря освобождению неразложившейся целлюлозы. Древесина становится мягкой, волокнистой, расслаивается по годичным кольцам. Некоторые трутовики вызывают *смешанную* гниль, т.е. воздействуют и на целлюлозу и на лигнин.

По местоположению в дереве гнили различают: *центральные*, или сердцевинные, *смешанные* (затрагивают камбий и заболонь), *периферические* (вызывают отмирание камбия, гниль не распространяется выше камбия), *вершинные*, *стволовые*, *комлевые* (очень опасны для дерева), *корневые* (поражают корневые системы, деревья погибают).

Заражение древесины происходит спорами, они развивают мицелий, распространяющийся внутри субстрата (рис.75).

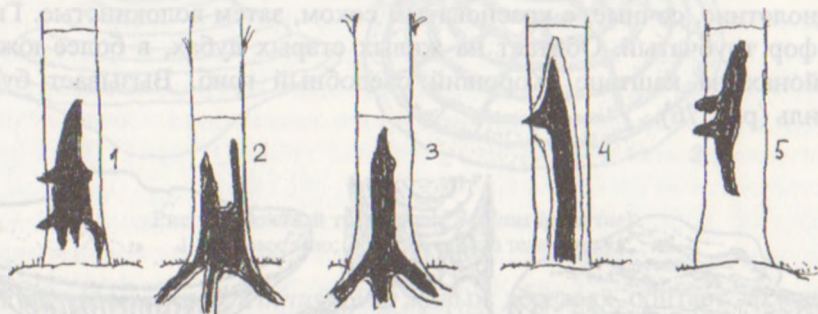


Рис. 75. Распространение гнили:

1 – сосновая губка (*Phellinus pini*); 2 – еловая губка (*Phellinus pini* var. *abietis*); 3 – корневая губка (*Fomitopsis annosa*) на ели; 4 – осиновый трутовик (*Phellinus tremulae*); 5 – ложный дубовый трутовик (*Phellinus robustus*)

Плодовые тела могут иметь различную форму, размеры, окраску, быть однолетними и многолетними, они всегда образуются на поверхности, прикрепляются к субстрату боком, гименофор ориентирован вниз, что способствует распространению спор. В гименофоре среди базидий встречаются цистиды – толстостенные, различной формы окончания гиф. Цистиды выполняют чисто механические, защитные функции (рис. 60).

Трубчатый гименофор всех многолетних трутовиковых грибов ежегодно образует новые слои, а прошлогодние трубочки зарастают. Новый слой гименофора с базидиоспорами созревает к середине лета.

У некоторых грибов гименофор не трубчатый, а лабиринтовидный. Такой гименофор всегда однослойный, при этом ежегодно происходит лишь удлинение элементов гименофора.

Многие трутовые грибы проявляют избирательность к хвойному или лиственному субстрату, а некоторые, преимущественно паразитические виды, проявляют тенденцию к специализации: одни живут только на осине, другие – на берёзе. В целом, на живых деревьях развиваются лишь немногие трутовиковые грибы.

Трутовиковые грибы распределяются по семействам. В основе выделения семейств приняты такие признаки, как характер развития плодового тела, особенности микроскопического строения.

Семейство фистулиновые – *Fistulinaceae*. В семействе известен всего один род *фистулина* (*Fistulina*), или *печёночница*. Плодовое тело *печёночницы обыкновенной* (*F. hepatica*) по цвету и консистенции напоминает печень; они языковидные, у основания суженные, однолетние, сочные, с красноватым соком, затем волокнистые. Гименофор трубчатый. Обитает на живых старых дубах, в более южных районах на каштане. Хороший съедобный гриб. Вызывает бурую гниль (рис. 76).



Рис. 76. Плодовые тела трутовиковых грибов:

- 1 - печёночница обыкновенная (*Fistulina hepatica*); 2 - корневая губка (*Fomitopsis annosa*);
3 - дубовая губка (*Daedalea quercina*)

Семейство полипоровые – *Polyporaceae*. Это собственно трутовые грибы. Плодовые тела с боковой, центральной или эксцентрической ножкой. Гименофор трубчатый. Живут на древесине. У видов рода *фомитонцис* (*Fomitopsis*) развиваются многолетние плодовые тела, с ежегодно нарастающим трубчатым гименофором. Ткань плодовых тел светлая. Плодовые тела распростёртые, корковидные,

раковинообразные и сидячие. Верхняя поверхность желтовато-коричневая. *Корневая губка* (*F. annosa*) обитает на корнях сосны, выступающих из почвы, вызывает их гниль, которая поднимается в ствол. Очень опасный гриб (рис. 76). *Трутовик окаймлённый* (*F. pini-cola*) встречается на многих лиственных и хвойных породах. Плодовое тело копытообразное, почти чёрное, с яркой оранжево-красной каймой по краю. Вызывает сплошную гниль.

Род *дедалия* (*Daedalia*). *Дубовая губка* (*D. quercina*) поселяется на пнях и мёртвых стволах широколиственных пород, на обработанной древесине. Вызывает бурую гниль. Плодовые тела многолетние, пробковой консистенции, сидячие, с верхней стороны с неясными зонами. Гименофор лабиринтообразный (рис. 76).

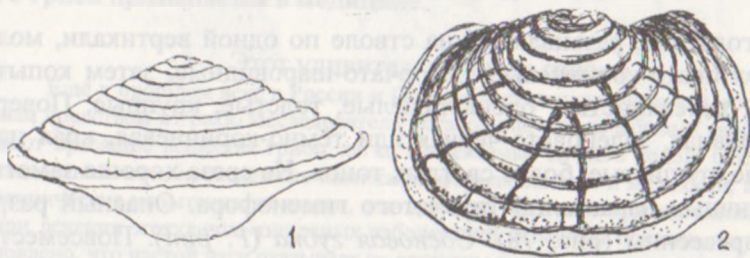


Рис. 77. Ложный трутовик (*Phellinus igniarius*):

1 - плодовое тело; 2 - вид плодового тела сверху

Род *феллинус* (*Phellinus*). На живых деревьях обитает *ложный трутовик* (*P. igniarius*). Плодовые тела этого гриба многолетние, чаще копытообразные, деревянистые, очень твёрдые. Край пригупленный, ржаво-коричневый или серый, верхняя поверхность с концентрическими бороздами, с коркой, тёмная, с глубокими радиальными трещинами. Вызывает центральную гниль стволов с чёрными линиями, отделяющими гниль от здоровой древесины. Встречается повсеместно и является одним из обычных видов (рис. 77). Разделяют на ряд специализированных форм: ложный осиновый, ложный дубовый. *Ложный осиновый трутовик* (*P. tremulae*). Плодовые тела деревянистые с расширенным основанием, с мелкими продольными трещинами. Верхняя поверхность тёмно-серая, у основания почти чёрная, по краям ржаво-коричневая. Плодовые тела образуются в местах отпавших сучьев. Обладает высокой степенью паразитизма, вызывает центральную гниль осины. К возрасту 60-70 лет поражённость деревьев достигает 60-90% (рис. 78). *Ложный дубовый трутовик* (*P. robustus*). Плодовые

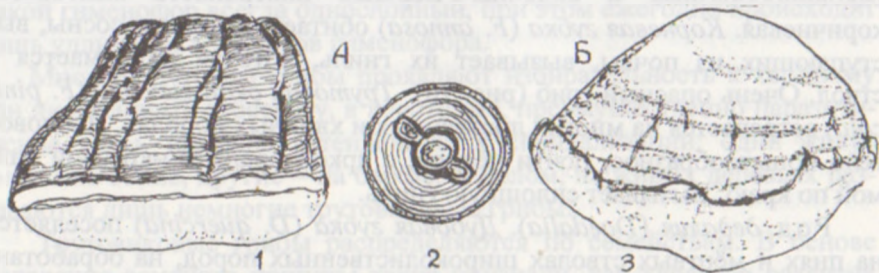


Рис. 78. Плодовые тела трутовиковых грибов:

А - ложный осиновый трутовик (*Phellinus tremulae*): 1 - плодовое тело; 2 - гниль ствола осины;

Б - ложный дубовый трутовик (*Phellinus robustus*). Плодовое тело

тела многолетние, развиваются на стволе по одной вертикали, молодые – желтовато-коричневые, бугорчато-шаровидные, затем копытообразные, деревянистые, очень тяжёлые, толстые, крупные. Поверхность неровная, зеленовато-чёрная или тёмно-коричневая, края припулленные, пушистые, более светлых тонов. На срезе хорошо заметны зоны годичных нарастаний трубчатого гименофора. Опасный разрушитель древесины (рис. 78). *Сосновая губка* (*P. pini*). Повсеместно встречается на сосне обыкновенной и сосне сибирской. Плодовые тела толстые, копытообразные. Поверхность плодовых тел тёмно-бурая, неровная, с concentрическими бороздками и радиальными трещинами. Гриб разрушает ядровую часть ствола, которая содержит наименьшее количество смолы (рис. 79). *Еловая губка* (*P. pini var. abietis*). В отличие от сосновой губки плодовые тела её более тонкие и плоские, обволакивающие ветви с нижней стороны (рис. 79).

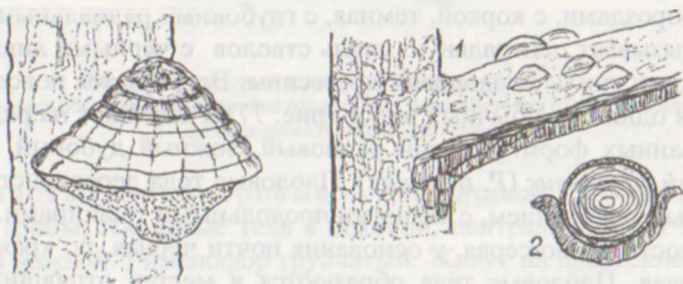


Рис. 79. Род феллинус (*Phellinus*). Плодовые тела:

слева – сосновая губка (*Phellinus pini*); справа: 1 – еловая губка (*Phellinus pini var. abietis*); 2 – разрез плодового тела

Грибы рода *инонотус* (*Inonotus*) поселяются на живых стволах. *Инонотус скошенный*, чага (*Inonotus obliquus*) образует большие чёрные наросты в виде желваков с неровной поверхностью и неправильными очертаниями (рис. 80). Эти образования представляют собой клубеньковые плодовые тела, развивающиеся в трещинах коры, преимущественно в нижней части ствола (до кроны). Наружная поверхность чёрная, иногда слегка лакированная. Долгое время многими микологами чага считалась (многими считается и сейчас) бесплодной (стерильной) формой гриба *Phellinus*. Однако выяснилось, что клубеньковое плодовое тело не является бесплодным, а продуцирует органы размножения — хламидоспоры. Гниль, вызываемая грибом, очень сходная с гнилью гриба *F. igniarius*, т.е. центральная. Вытяжка из этого гриба применяется в медицине.

Этот удивительный мир грибов...

Ещё в прошлом веке в России и Польше настои чаги считались хорошим народным средством от рака. Исследователи установили, что лечебными свойствами обладают красящие вещества гриба, легко извлекаемые из него водой. Обобщённые исследования чаги, проведённые химиками, фармакологами и медиками, в том числе и клинические испытания, показали, что препарат чаги даёт благоприятные результаты при лечении желудочно-кишечных заболеваний (язвенная болезнь, гастриты). Установлено, что настой чаги оказывает на организм и общее тонизирующее действие, чем и объясняется облегчение состояния больных с запущенными формами рака при лечении чагой. Исцеления с помощью этого препарата от злокачественных опухолей не происходит. Вместе с тем в опытах, проводившихся на животных, установлено, что на самых ранних стадиях развития злокачественных опухолей препарат из чаги способствует их рассасыванию. Концентрированный препарат чаги, сначала под названием «Бин-чага», а сейчас под названием «Бефунгин», производится химико-фармацевтическим заводом в Санкт-Петербурге и продаётся в аптеках. Популярность препарата очень велика. С 1963 г. он экспортируется в ряд зарубежных стран, даже в далёкую Австралию.

Род *фомес* (*Fomes*). Представители характеризуются рыжеватым цветом ткани молодого плодового тела. *Настоящий трутовик* (*F. fomentarius*). Плодовые тела многолетние, копытообразные, с широким основанием. Нижняя поверхность часто почти перпендикулярна стволу, кроме основания, где она выпуклая. Верхняя поверхность покрыта твёрдой, до 2 мм толщиной коркой, серая, часто гладкая, с концентрическими бороздками. Внутренняя ткань жёлто-коричневая, мягкая, «замшевая». Встречается на ослабленных и отмерших берёзах. Вызывает смешанную гниль лиственных пород, называемую «мраморной» из-за рисунка, напоминающего мрамор. В старину из этого трутовика

изготавливали трут, использовавшийся вместо спичек; гриб после вымачивания в селитре становится мягким, гибким и приобретает способность быстро загораться (рис. 82).

Кленовый трутовик (*O. populinus*) из рода *Oxyporus* формирует многолетние, в виде шляпок, одиночные или сросшиеся в черепитчато расположенные группы, плодовые тела. Поверхность шляпок вначале опушённая, затем голая, беловатая, часто заросшая мохом, неровная и шероховатая. Ткань мягкая или пробковая. Встречается на живых стволах многих лиственных (рис. 80).



Рис. 80. Плодовые тела трутовиковых грибов:

- 1 - трутовик кленовый (*Oxyporus populinus*); 2 - гниль ствола, вызванная грибом;
3 - чага (*Inonotus obliquus*)

Этот удивительный мир грибов...

(по страницам Книги рекордов Гиннеса)

Самый большой *трутовик благородный* (*Oxyporus nobilissimus*) размером 142×94 см и весом около 136 кг был найден Дж. Хайси в штате Вашингтон, США, в 1946 году.

У некоторых трутовиковых грибов плодовые тела однолетние. Род *пиптопорус* (*Piptoporus*). Один из видов этого рода – *берёзовый трутовик* (*P. betulinus*), *березовая губка*. Плодовые тела однолетние, подушковидные, округлые, боковые или прикрепленные почти спинкой, сидячие или с зачаточной ножкой, мясистые. Верхняя поверхность шляпки гладкая, желтовато-сероватая или желтовато-коричневая, кожица тонкая, без зон. Ткань мягкая, белая. Встречается на стволах берёз, вызывает смешанную гниль (рис. 81).

Серно-жёлтый трутовик (*L. sulphureus*), относящийся к роду *Laetiporus*, имеет однолетние плодовые тела, всеоразно разрастающиеся в виде шляпок, собранные в группы, которые располагаются черепитчато на общем основании. Шляпки плоские, часто лапча-

тые, вначале мягкие, затем твердеющие и становящиеся ломкими. Пору мелкие, светло-жёлтые. Общий вес группы плодовых тел может достигать 10-20 кг. Верхняя поверхность шляпок волнистая, с замкнутыми краями, оранжевая. Гриб обычен на многих лиственных породах. Вызывает бурую центральную гниль. Молодые плодовые тела съедобны. Иногда появляются в мае (рис. 81).



Рис. 81. Плодовые тела трутовиковых грибов:
 А – березовая губка (*Piptoporus betulinus*): 1 – плодовое тело (вид сверху);
 2 – разрез плодового тела; Б – серно-жёлтый трутовик (*Laetiporus sulphureus*)

Род *полипорус* (*Polyporus*). На живых и мёртвых стволах широколиственных пород (чаще на вязе) встречается *чешуйчатый трутовик* (*P. squamosus*). Плодовые тела однолетние, в виде шляпок, расположенных обычно сбоку, упругомясистые, при высыхании почти пробковые. Верхняя поверхность шляпок желтоватая, с коричневыми чешуйками. Трубочки гименофора спускаются на ножку, поры крупные, угловатые. Молодые плодовые тела съедобны. Вызывает центральную гниль лиственных пород (рис. 82).

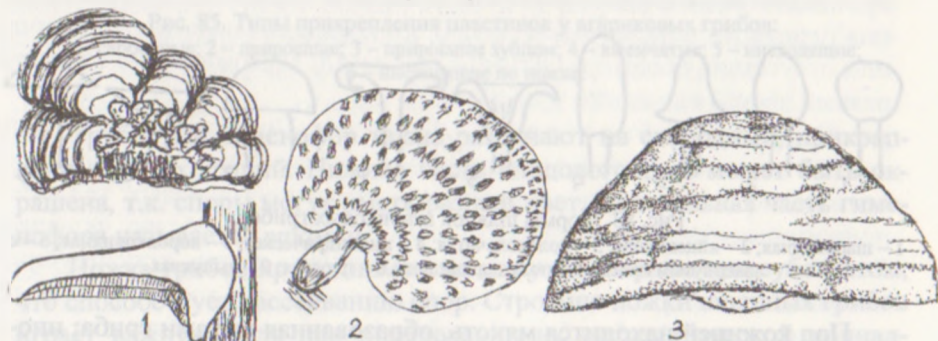


Рис. 82. Плодовые тела трутовиковых грибов:
 1 – плоский трутовик (*Ganoderma applanatum*); 2 – чешуйчатый трутовик (*Polyporus squamosus*);
 3 – настоящий трутовик (*Fomes fomentarius*)

Этот удивительный мир грибов...

Самый тяжёлый *серно-жёлтый трутовик* (*Laetiporus sulphureus*) нашёл Джованни Паба из Бродстона в Нью-Форесте, Великобритания весом 45,4 кг.

Порядок агариковые, или пластинниковые – *Agaricales*

К пластинниковым относятся не менее 10 тыс. видов, живущих в большинстве в лесах на почве, многие образуют микоризу с корнями древесных пород; паразитов немного.

Грибы, относящиеся к этому порядку, развивают плодовые тела, состоящие из хорошо развитой шляпки, имеющей разную форму (рис. 61), и центральной ножки, реже – шляпку с боковой ножкой или без неё, т.е. сидячие. По консистенции они бывают чаще мяскомясистые, реже – кожистые, хрящеватые.

Молодые плодовые тела имеют обычно шаровидную, яйцевидную или цилиндрическую форму (рис. 83), которая с возрастом раскрывается и меняется, т.е. становится выпуклой, колокольчатой, плоской, вогнутой, воронковидной. Сверху шляпка прикрыта кожицей, которая может или полностью сниматься со шляпки или частично, только с краёв, или не сниматься вовсе. Поверхность шляпки бывает гладкой, шероховатой, чешуйчатой, волокнистой; у некоторых грибов она сухая, у других может быть слизистой, клейкой. Цвет кожицы самый разнообразный; среди грибов есть виды, у которых кожица меняет цвет при намачивании; у некоторых видов на поверхности хорошо заметны зоны, т.е. чередующиеся светлые и тёмные полосы.



Рис. 83. Формы шляпок агариковых грибов:

1 – шаровидная; 2 – яйцевидная; 3 – колокольчатая; 4 – цилиндрическая; 5 – воронковидная; 6 – с завёрнутым краем; 7 – полушаровидная; 8 – плоская; 9 – выпуклая

Под кожицей находится мякоть, образованная гифами гриба; иногда в мякоти присутствуют млечные ходы с млечным соком. Цвет мякоти разнообразный, у некоторых грибов на разрезе мякоть синее или розовеет.

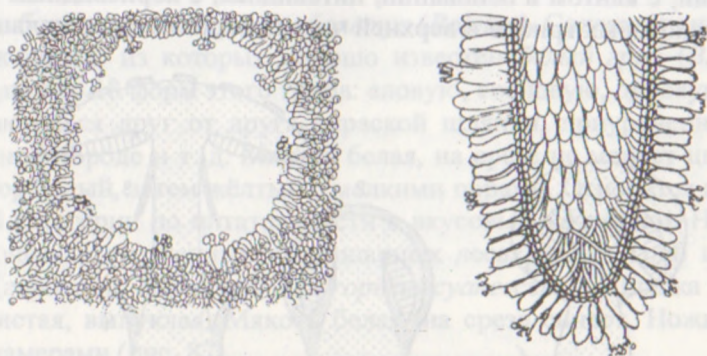


Рис. 84. Строение гименофора:
1 – трубчатый, 2 – пластинчатый

На нижней стороне шляпки располагается гименофор – пластинчатый или трубчатый (рис. 84). По характеру прикрепления пластинки к ножке различают: свободные, приросшие, приросшие зубцом, выемчатые, нисходящие, сильно нисходящие на ножке (рис. 85).

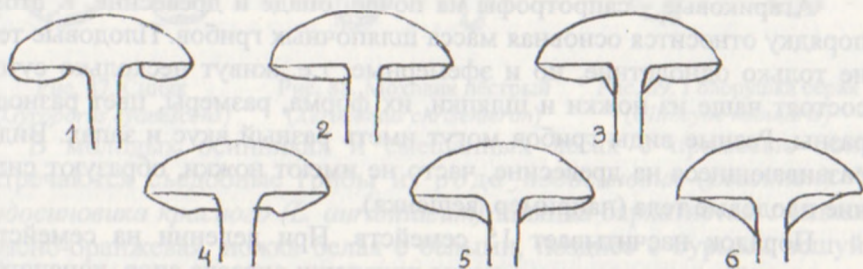


Рис. 85. Типы прикрепления пластинок у агариковых грибов:
1 – свободные; 2 – приросшие; 3 – приросшие зубцом; 4 – выемчатые; 5 – нисходящие;
6 – нисходящие по ножке

Трубчатый гименофор также различают на свободный, прикреплённый, нисходящий. Нижняя часть плодового тела может быть окрашена, т.к. споры могут иметь разный цвет. Центральная часть гименофора называется *трамой*.

Ножка грибов приподнимает шляпку со спорами над субстратом, что способствует рассеиванию спор. Строение ножки шляпных грибов играет важную роль при определении их систематической принадлежности; различают следующие формы ножек: цилиндрическая, суженная кверху или книзу, расширенная в середине, клубневидная в

основании, с кантом в основании, нитевидная, с корневидным выростом. У некоторых грибов в верхней части ножки имеется кольцо (рис. 86).

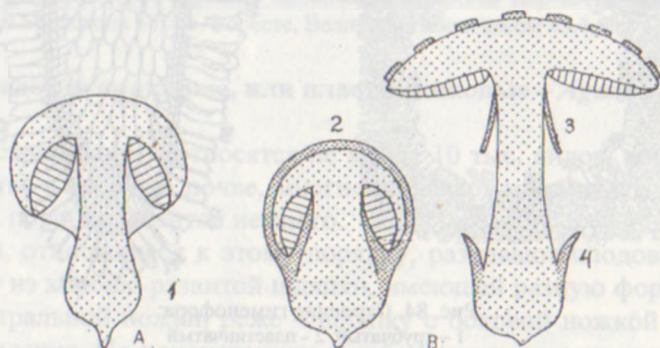


Рис. 86. Развитие плодовых тел агариковых грибов с общим и частным покрывалом: А. 1 – плодовое тело с частным покрывалом; Б. Слева – молодое, справа – зрелое плодовое тело: 2 – общее покрывало; 3 – кольцо на ножке – остаток частного покрывала; 4 – остаток общего покрывала в виде влагалища у основания ножки

Агариковые - сапротрофы на почве, опале и древесине. К этому порядку относится основная масса шляпочных грибов. Плодовые тела не только однолетние, но и эфемерные, т.е. живут несколько суток; состоят чаще из ножки и шляпки, их форма, размеры, цвет разнообразны. Разные виды грибов могут иметь разный вкус и запах. Виды, развивающиеся на древесине, часто не имеют ножки, образуют сидячие плодовые тела (например, вешенка).

Порядок насчитывает 15 семейств. При делении на семейства принимаются во внимание многие признаки: окраска спор, консистенция плодового тела, форма и способ прикрепления пластинок, наличие или отсутствие общего и частного покрывала, анатомическое строение разных частей плодового тела и т. д.

Семейство болетовые – *Boletaceae*. Представители данного семейства имеют трубчатый гименофор, как и у трутовых грибов, но отличаются от последних характером развития плодовых тел, продолжительностью их жизни и консистенцией. Семейство включает большое количество широко распространённых видов, используемых человеком в пищу. Некоторые виды (*жёлчный гриб кожанно-жёлтый*, или *тилопил сладкий* – *Tylophilus alutarius*) внесены в Красные книги нашей страны.

Наиболее крупный род — *Boletus*. Содержит много съедобных видов, из которых хорошо известен *белый гриб* (*B. edulis*). Выделяют до 18 форм этого гриба: еловую, сосновую, дубовую и т. д., отличающихся друг от друга окраской шляпки, приуроченностью к древесной породе и т. д. Мякоть белая, на срезе не меняет цвета. Гименофор белый, затем жёлтый с мелкими порами. Относится к грибам первой категории по питательности и вкусовым качествам. На песчаных почвах в лиственных и смешанных лесах растёт гриб из рода *синяк* (*гиропорус синеющий* — *Gyroporus cyanescens*). Шляпка его жёлто-охристая, выпуклая. Мякоть белая, на срезе синее. Ножка полая или с камерами (рис. 87).



Рис. 87. Синяк
(*Gyroporus cyanescens*)

Рис. 88. Моховик пёстрый
(*Xerocomus chrisenteron*)

Рис. 89. Говорушка серая
(*Clitocybe nebularis*)

В молодых осинниках и смешанных лесах с примесью осин встречаются съедобные грибы из рода *подосиновик* (*Leccinum*). У *подосиновика красного* (*L. aurantiacum*) шляпка бархатистая, гладкая, красно-оранжевая, ножка белая с белыми, позднее с бурыми чешуйками. Гименофор грязно-белый. Мякоть на разрезе синее. Значительно реже встречается *подосиновик белый* (*L. percandium*). Шляпка беловатая. Мякоть белая, на срезе становится фиолетово-чёрной.

В берёзовых лесах обычен *подберёзовик обыкновенный* (*Leccinum scabrum*). Шляпка гриба от сероватой до почти чёрной. Гименофор светло-серый. Ножка беловатая с тёмными чешуйками.

Род *маслёнок* (*Suillus*). Включает несколько широко распространённых видов. В сосновых лесах, а также на местах пожарищ и костров встречается *маслёнок настоящий* (*S. luteus*). Шляпка коричневая, слизистая, со снимающейся кожицей. К этому же роду относятся *перечный гриб* (*Suillus piperatus*) и *козляк* (*S. bovinus*). У первого шляпка оранжево-коричневая, клейкая, кожица не снимается. Гименофор красно-коричневый. Мякоть желтоватая, в изломе слегка краснеет,

обладает перечно-жгучим вкусом. Используется в небольших количествах как пряность. У козляка шляпка от подушковидной до плоской, клейкая, кожица снимается только по краю. Гименофор желтовато-белый. Ножка сужена книзу. Мякоть малосочная, в изломе слабосинеющая. Съедобными являются грибы из рода *моховик* (*Xerocomus*). Наиболее известен *моховик пёстрый* (*X. chrisenteron*). Плодовое тело плотное. Шляпка красно-коричневая, матовая. Гименофор желтовато-зелёный, ножка в основании красноватая. Мякоть на срезе синее (рис.88).

Этот удивительный мир грибов...

Экстракт белого гриба применяли на Руси для лечения глубоких обморожений уже более 300 лет назад. Существует представление, что систематическое употребление в пищу белого гриба препятствует развитию некоторых желудочно-кишечных заболеваний. Относительно недавно в белом грибе были обнаружены антибиотические вещества, подавляющие некоторые патогенные кишечные бактерии. А население некоторых районов Германии (Богемский лес) приписывает белому грибу способность предупреждать раковые заболевания.

Семейство трихоломовые, или рядовковые – *Tricholomataceae*. Очень крупное семейство, представители которого занимают значительное место в растительных сообществах. Плодовые тела с ножкой и шляпкой. Ножка обычно центральная. Пластинки тонкие или толстые. Некоторые представители обладают полезными съедобными качествами (опёнок осенний, зеленушка, луговой опёнок, виды рода говорушка и др.).

Один из наиболее крупных родов – *рядовка, трихолома* (*Tricholoma*), включающий около 10 видов. Одни из них ядовиты (*рядовка белая* – *T. album*, *рядовка чешуйчатая* – *T. imbricatum*), другие обладают хорошими вкусовыми качествами, например, *зеленушка* (*T. flavovirena*). В зеленушке (рис. 90) найдено вещество из группы антикоагулянтов, которое препятствует свёртыванию крови.

Род *говорушка* (*Clitocybe*) насчитывает около 10, как съедобных (*говорушка серая* – *C. nebularis*), так и ядовитых (*говорушка обесцвеченная* – *C. dealbata* и *говорушка беловатая* – *C. candicans*) видов (рис. 89).

Этот удивительный мир грибов...

(по страницам Книги рекордов Гиннеса)

2 апреля 1992 г. было объявлено об открытии самого крупного в мире живого организма. Учёные из университета г. Торонто (Канада) и Мичиганского технологи-

ческого университета (США) доказали, что сеть тонких нитей гриба *Armillaria bulbosa*, обитающего в лесах штата Мичиган, представляет собой единый организм, выросший из споры за приблизительно 1500 лет. Гриб занимает 15 га. Вес его по расчётам составляет около 100 т, что сопоставимо с весом голубого кита.

Широко распространён опёнок осенний (*Armillariella mellea*). Плодовые тела однолетние в виде шляпок диаметром 2-10 см, окраска их от медно-жёлтой до коричневой; ножки срastaются в пучки. Гименофор пластинчатый. Плодовые тела развиваются осенью. Они располагаются группами на корнях и пнях усохших деревьев.

Этот удивительный мир грибов...

Опёнок осенний – излюбленный съедобный гриб жителей как России, так и многих зарубежных стран. Однако лесоводам этот гриб известен и как опасный возбудитель гнилей корней лиственных и хвойных пород. Опёнок является всеядным грибом (полифагом) с высокой приспособленностью к питательному субстрату, включая и мёртвую древесину. Вызывает заболонную гниль корней хвойных и лиственных пород. Заражение живых деревьев происходит преимущественно вегетативным путём – проникновением ризоморф под кору корней в местах ответвлений отмерших корешков, через ранки и т.д. Плодовые тела («опята») образуются ежегодно, пока в древесине не исчерпаются питательные для гриба элементы. Гриб выделяет фермент, чем облегчается разрушение клеток корового слоя. Проникнув в кору, ризоморфы образуют снежно-белую вначале тонкую плёнку, которая способна подниматься под корой ствола вверх нередко до 2-3 м; в древесину грибница проникает по сердцевинным лучам на глубину до 10 см и производит разрушение этой зоны. Встречая смоляные ходы, гифы разрушают их и вызывают смолотечение. Смола стекает вниз и вытекает наружу. Однако живое дерево погибает значительно раньше, чем разовьётся гниль. Смерть дерева наступает тогда, когда плёнки окольцуют его под корой в зоне корневой шейки, из-за чего прекращается водоснабжение и питание дерева.

Интересен род негниючник (*Marasmius*), плодовые тела которого не загнивают, а засыхают. К нему относится съедобный луговой опёнок (*M. oreades*), растущий не около пней, а на лугах (рис 91). К этому же семейству относится фламмулина, или зимний гриб (*Flammulina velutipes*), культивируемый в странах Дальнего Востока. В Японии существуют специализированные фермы по выращиванию фламмулины, которую называют ещё зимним опёнком. Культивируют ее только в закрытом помещении, т.к. она может развиваться как паразит на живых деревьях. Культивируют её с 800-900 г.г. н.э. Ежегодно производится около 100000 т гриба.



Рис. 90. Зеленушка
(*Tricholoma flavovirena*).



Рис. 91. Опёнок луговой
(*Marasmius oreades*)

Семейство вешенковые, плевротовые – *Pleurotaceae*. Плодовые тела характеризуются наличием эксцентрической, боковой ножки. Пластинки нисбегающие. К этому семейству относится распространённая во многих странах мира *вешенка обыкновенная* (*Pleurotus ostreatus*). Шляпка диаметром 3-30 см, неправильно-округлая, языко- или уховидная, в начале развития тёмноокрашенная, позже серая, серо-коричневая. Пластинки нисходящие, светлоокрашенные. Ножка эксцентрическая, белая, плотная (встречаются особи с боковой еле заметной ножкой). В плодовых телах кроме обычных органических веществ, витаминов, минеральных солей содержится антибиотик плевротин с сильными противоопухолевыми и антибактериальными свойствами. Недавно выяснилось, что вешенка, как и многие микроскопические хищные грибы выделяет вещество, которое обездвигивает нематод, после чего гифы гриба опутывают этих крошечных червей, и мицелий проникает в них. Добыча используется грибом как источник азота. Плодовые тела вешенки встречаются группами на сухих деревьях (рис. 92).



Рис. 92. Вешенка обыкновенная
(*Pleurotus ostreatus*)



Рис. 93. Свинушка тонкая
(*Paxillus involutus*)



Рис. 94. Свинушка толстая
(*Paxillus atrotomentosus*)

Этот удивительный мир грибов...

Вешенка легко культивируется в искусственных условиях. Впервые вешенку обыкновенную начали выращивать в Германии около 1900 г. (в Китае – несколько

позже, в 30-х гг. XX в.) Выращивают вешенку на отрезках древесины лиственных пород (тополь, ива, берёза) длиной 25-30 см и диаметром не менее 15 см. Предварительно вымоченные в воде отрезки весной ставят в погребах один на другой вертикальными колоннами, на верхние концы каждого отрезка наносят грибницу вешенки. Все колонны укрывают лесной подстилкой или соломой, что способствует сохранению влажности. В течение 2-2,5 месяцев при температуре 10-18 °C идёт зарастание древесины грибницей вешенки. В августе-середине сентября отрезки древесины с мицелием выносят на специально подготовленные плантации и заглубляют их на 10-15 см на расстоянии 20-25 см. Размещать их лучше под пологом деревьев или в других затенённых местах. Через 2-3 недели наступает плодоношение. В среднем с одного отрезка древесины при первом сборе урожая можно собрать более 600 г грибов. Плантация плодоносит 3-5 лет.

Семейство свинушковые – *Paxillaceae*. Семейство включает 5 родов и около 10 видов. Основной род *свинушка* (*Paxillus*). Плодовые тела с тонкими, нисбегающими, легко отделяющимися от шляпки пластинками (рис. 93,94). В берёзовых и смешанных лесах встречается условно съедобный гриб – *свинушка тонкая* (*P. involutus*), на пнях и стволах хвойных деревьев – *свинушка толстая* (*P. atrotomentosus*), на обработанной древесине хвойных пород деревьев – *свинушка уховидная* (*P. panuoides*) – несъедобный гриб.

Семейство мокруховые – *Gomphidiaceae*. Небольшое семейство, которое включает 2 рода. Род *мокруха* (*Gomphidius*). Шляпка мясистая, часто слизистая. Пластинки толстые, редкие, нисбегающие на ножку. В еловых лесах очень часто в августе и сентябре встречается *мокруха еловая*, или *мокруха клейкая* (*G. glutinosus*), плодовые тела которой съедобны, имеют серо-фиолетово-коричневую шляпку со снимающейся кожицей (рис. 95).

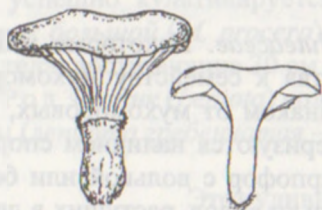


Рис. 95. Мокруха клейкая (*Gomphidius glutinosus*)



Рис. 96. Гигрофор желтовато-белый (*Hygrophorus eburneus*)

Семейство гигрофоровые – *Hygrophoraceae*. Представители имеют некрупные (3-8 см) плодовые тела со слизистой шляпкой. Пластинки толстые, редкие. Споры гладкие, бесцветные. В семейство

входят 3 рода, один из них – гиgroфор (*Hygrophorus*). В смешанных лесах встречается (*H. eburneus*). Гриб имеет специфичный запах растений из сем. зонтичных. Съедобен (рис. 96).

Семейство мухоморовые (аманитовые) – *Amanitaceae*. Плодовые тела (карпофоры) чаще с вольвой. Семейство включает 5 родов, большинство из них – микоризообразователи и ксилофилы. Центральный род мухомор (*Amanita*). Плодовые тела имеют белые споры, вольву и кольцо на ножке. Содержит ряд ядовитых видов, из которых бледная поганка (*A. phalloides*) и мухомор вонючий, или белая поганка (*A. virosa*) смертельно ядовиты. Они содержат фаллоидин и аманитин – токсические вещества из группы полипептидов. Несколько менее ядовиты мухомор пантерный (*A. pantherina*), мухомор порфиновый (*A. porphyria*) и мухомор красный (*A. muscaria*). Среди мухоморов есть и съедобные виды, например мухомор толстый (*A. spissa*), мухомор розовый (*A. rubescens*), растущие в лесах, и мухомор Вуммадини (*A. vittadini*), встречающийся в степных районах. Однако практически в пищу их не употребляют из-за отсутствия достаточно чётких внешних признаков, позволяющих отличить съедобные виды от ядовитых. Настой из ядовитых красных мухоморов применяют при ревматизме как средство для растирания. Животные избавляются при помощи мухоморов от гельминтов.

Этот удивительный мир грибов...

(по страницам Книги рекордов Гиннеса)

Самым ядовитым грибом считается бледная поганка (*Amanita phalloides*): через 6-15 часов после употребления в пищу наступает смерть. На счету бледной поганки – смерть кардинала Джулио ди Медичи, папы Климента 25 сентября 1534 года.

Семейство плютейные – *Pluteaceae*. Некоторые микологи относят представителей этого семейства к семейству мухоморовых. Однако главным отличительным признаком от мухоморовых, имеющих белые споры, плютейные характеризуются наличием спор розового цвета. Пластинки свободные. Карпофор с вольвой или без неё. Род плютей (*Pluteus*) включает несколько видов, растущих в лесах на гниющих пнях и валежнике. Плодовые тела без вольвы, состоят из серовато-коричневой шляпки и длинной тонкой ножки. Род вольвариелла (*Volvariella*) имеет вольву и включает съедобные виды, из которых *V. esculenta* и *V. volvacea* широко культивируют на рисовой соломе в странах Юго-Восточной Азии, из-за чего его называют «соломенным» грибом. Вольвариелла – нежный по консистенции и вкусу

гриб, не подлежит транспортировке. Вес плодового тела может достигать 30-50 г (рис. 97).



Рис. 97. Вольвариелла съедобная (*Volvariella esculenta*)



Рис. 98. Навозник белый (*Coprinus comatus*)

Семейство шампиньоновые (агариковые) – *Agaricaceae*. Плодовые тела с кольцом на ножке, крупные, мясистые. Шляпка чешуйчатая или зернистая. Пластинки чаще слабо приросшие и свободные. Споры чёрно-бурые, охристые. Наиболее крупные и широко распространённые роды: шампиньон (*Agaricus*), гриб-зонтик (*Macrolepiota*), зонтик (*Lepiota*). Виды рода шампиньон встречаются в лесах, на лугах, в парках, на пастбищах, на кучах мусора, улицах городов, на муравьиных кучах, иногда на пнях. Плодовые тела белые, розовые, коричневые. Шампиньон двуспоровый (*A. bisporus*) имеет на базидии по 2 базидиоспоры, а не 4 как у большинства базидиомицетов. Этот вид успешно культивируется более чем в 40 странах мира. Гриб-зонтик большой (*M. procera*) имеет очень крупные съедобные плодовые тела, достигающие 30 см в диаметре.

Род зонтик (*Lepiota*) содержит как съедобные, так и ядовитые виды (*лепнота гребенчатая* – *L. cristata*).

Этот удивительный мир грибов...

Первое место по количеству собираемых грибов и по распространённости занимает культивируемый шампиньон, или шампиньон двуспоровый (*Agaricus bisporus*). Первые шампиньоны стали культивировать во Франции (начало его выращивания относится к 1600 г.), поэтому довольно долго его называли французским шампиньоном, или французским грибом. Существуют сведения о том, что культура шампиньона впервые возникла в Северной Италии, а оттуда проникла во Францию, где широко распространилась сначала около Парижа, а затем по всей стране. Оттуда её перенесли

в Германию и затем в Англию. Сейчас шампиньон выращивают более чем в 80 странах мира, причём ежегодно собирают около 1227 тыс. т. этих грибов.

Для выращивания шампиньонов пригодны подвалы, погреба, сараи, теплицы и парники. Разведением грибов можно заниматься и на открытом воздухе, выбирая тенистые места сада, например, с северной стороны любой застройки. Техника выращивания сводится к подготовке грунта, срокам его закладки, обеспечению условий зимовки мицелия в открытом грунте, уходу за грунтом с мицелием во время его плодоношения, выполнению необходимых требований к сбору плодовых тел. Средний урожай грибов 4-7 кг с 1 м².

Семейство навозниковые – *Coprinaceae*. Шляпка тонкая, радиально полосатая, слизистая, яйцевидная или цилиндрическая. Ножка тонкая, полая. Споры тёмные. Мякоть хрупкая и ломкая, а у видов рода *навозник (Coprinus)* при созревании расплывается в быстро чернеющую жидкость, стекающую вниз и содержащую споры. Некоторые виды имеют и общее, и частное покрывало. Обитают на подстилке, древесине, навозе. Семейство включает 4 рода, из которых род *Coprinus* наиболее обширный. Крупные съедобные плодовые тела имеет *навозник белый (C. comatus)* – гриб, имеющий белую лохматую шляпку и ножку с белым кольцом и с мешковидной вольвой (рис. 98). Некоторые виды навозника используют при изучении активности ферментов (*навозник домовый – C. domesticus*). *Навозник чернильный (C. atramentarius)* имеет серую колокольчатую шляпку.

Это удивительный мир грибов...

Очень своеобразен выбрасывающий споры аппарат у вида рода навозник – *Coprinus*. Гриб имеет очень тонкие, многочисленные и расположенные близко друг к другу пластинки гименофора. Созревание базидий начинается от свободного края пластинки, и постепенно этот процесс продвигается по направлению к ткани шляпки. Молодые базидиоспоры бесцветные. По мере созревания они становятся чёрно-коричневыми. Зона возле края пластинки вскоре начинает подвергаться автолизу (саморастворению под влиянием ферментов), превращаясь в жидкость. Эта жидкость при обилии чёрных спор чернеет и стекает вниз по наклонному краю пластинки в виде чернильных капель (отсюда название этих грибов – «чернильные грибы»). Затем споры распространяются ветром, насекомыми.

Семейство строфариевые – *Strophariaceae*. Шляпка гладкая, более или менее мясистая, ножка сплошная, общее покрывало всегда отсутствует, у некоторых имеется частное покрывало. Споры окрашены в пурпурно-коричневые, чёрно-лиловые тона. Растут обычно на древесине, реже на почве. Семейство включает 5 родов.

Род *гифолома* (*Huipholoma*) включает *ложноопёнок серно-жёлтый* (*H. fasciculare*) и *ложноопёнок кирпично-красный* (*H. sublateralitium*). Оба вида встречаются на пнях и валеже лиственных деревьев группами, ядовиты. Виды рода *чешуйчатка* (*Pholiota*) встречаются как на стволах лиственных и хвойных деревьев, так и на пнях. Одни съедобны, другие ядовиты.

Широко используется в культуре гриб из рода *кольцевик*, или *строфария* (*Stropharia*). Относится к малоизвестным съедобным грибам. Крупные плодовые тела имеет *строфария с морщинистым кольцом* (*S. rugoso-annulata*). Диаметр шляпки достигает 8-10 см, а в отдельных случаях может превышать 25 см. Шляпка имеет серо-коричневые оттенки до каштаново-красных. Окраска пластинок меняется по мере созревания гриба от белой (у молодых) до чёрно-фиолетовой (у зрелых). На ножке имеется двуслойное кольцо (отсюда и русское название гриба). Вес гриба 60-150 г, но отдельные экземпляры гриба сорта «жёлтый гигант» могут достигать 1 кг. Легко выращивается на соломе и картофельной ботве грибоводами-любителями ряда стран. Самый молодой из культивируемых грибов. Технология его выращивания была разработана специалистами-микологами Германии в 60-х г.г. 20 века.

Семейство паутинниковые – *Cortinariaceae*. Плодовые тела с паутинистым покрывалом, реже с плёнчатым, или оно отсутствует, пластинки приросшие. Семейство включает 14 родов, в основном микоризообразователей. Наиболее широко распространены виды родов *паутинник* (*Cortinarius*) и *волоконница* (*Inocybe*). В еловых лесах часто встречается *паутинник вонючий* (*C. cetraganus*) желтовато-розоватого цвета. И среди паутинников, и среди волоконниц много несъедобных и даже ядовитых видов.

Семейство сыроежковые – *Russulaceae*. Семейство включает 2 рода и около 230 видов. Одни из них содержат млечный сок, у других он отсутствует. Мякоть плодовых тел хрупкая, пластинки приросшие, при созревании почти свободные. Споры белые, кремовые, охристые. Большинство видов образуют микоризу. Род *млечник* (*Lactarius*) включает около 80 видов с млечным соком. Виды рода широко распространены в различных типах леса. *Рыжик деликатесный* (*L. deliciosus*). Шляпка до 15 см в диаметре, плоская, воронковидная, оранжевая, зелёно-охряная с зонами. Млечный сок оранжевый, зеленеющий на воздухе. *Волнушка розовая* (*L. torminosus*) имеет до 12 см в диаметре, плоскую, вдавленную в центре, красновато-розовую с силь-

но завернутым мохнатым краем шляпку. Млечный сок белый, острый. *Груздь настоящий (L. reссimus)*. Шляпка до 20 см в диаметре, плоская, воронковидная, мясистая, слизистая, с завернутым мохнатым краем, белая с малозаметными зонами. Млечный сок белый, на воздухе желтеет, едкий. *Груздь чёрный (L. necator)* имеет шляпку до 20 см в диаметре, плоскую, широковоронковидную (во влажную погоду она слизистая), оливково-тёмно-коричневую, с тёмными зонами. Мякоть белая, на разрезе темнеющая, млечный сок белый, очень горький. *Серушка (L. flexuosus)*. Шляпка до 10 см в диаметре с волнистым краем, розовато-серая со свинцовым оттенком. Млечный сок белый, на воздухе не изменяется. *Скрипица (L. vellereus)* – шляпка до 20 см в диаметре, плотная, сухая, бархатистая, матовая, белая, затем чуть желтоватая, при проведении ногтем скрипит. Млечный сок белый, очень острый. Съедобна. *Горькуша (L. rufus)*. Шляпка её до 8 см в диаметре, в центре вдавленная, с сосочком. Млечный сок белый, на воздухе не изменяется, едкий.

Род *сыроежка (Russula)* очень многочисленный, включает около 150 видов грибов, не содержащих млечного сока. В среднерусских лесах встречается не менее двух десятков видов. Эти грибы растут в большом количестве даже в самые неурожайные годы; каждый тип леса имеет свой тип сыроежек, больше их в лиственных лесах. Шляпка сыроежки сначала выпуклая, затем ровная или же образует небольшую воронку, у молодых грибов чуть слизистая, затем сухая. Пластинки очень хрупкие, ломкие. Окраска шляпки разнообразна. Ножка легко отделяется от шляпки. Съедобны. Пригодны для употребления в свежем виде и для заготовок впрок, имеют нежную мякоть. В прежние времена любители ели их даже сырыми, посыпая солью (отсюда и название гриба).

Этот удивительный мир грибов...

В религиозных церемониях некоторых индийских племён южной Мексики и Центральной Америки индейцы едят базидиомицеты, способные вызывать галлюцинации. Один из наиболее известных таких грибов – *Psilocibe mexicana*. Содержит псилоцибин – химическое вещество, которое является структурным аналогом галлюциногена ЛСД, вызывает цветные видения у съевшего такие «священные» грибы.

Группа порядков гастеромицеты – *Gasteromyceitidae*

Представители данной группы грибов характеризуются наличием ангиокарпных плодовых тел, т.е. закрытых до полного созревания

спор (от. лат. «*gaster*» – полость, желудок). Гимений, т.е. слой базидий, находится у этих грибов внутри плодовых тел и к моменту созревания спор он разрушается, разрушается и плодовое тело.

Гастеромицеты объединяют около 1000 видов, относящихся к 110 родам. Встречаются в лесах, степях, пустынях. Есть виды, образующие микоризу с древесными породами.

На базидиях имеются стеригмы – тонкие выросты на базидиях, несущие споры. Они могут быть разной длины и располагаются не только на верхней части базидии, но и на её сторонах; у некоторых грибов базидиоспоры сидячие.

Плодовые тела грибов этой группы – подземные, полуподземные и наземные – очень разнообразны по форме и размерам; они могут иметь форму шара, яйца, клубня, цилиндра, могут быть грушевидными, или иметь ножку с головкой, шляпкой или утолщением наверху. К моменту созревания и выброса спор могут принимать самые причудливые очертания звезды, кубка, лопастей, неправильной формы решётки и т. д.

Размеры плодовых тел также отличаются разнообразием: у одних они мелкие, 2-3 мм, у других – крупные, достигают нескольких десятков сантиметров в диаметре; последние к тому же характеризуются большим весом.

Плодовые тела снаружи имеют покров, называемый *перидием*. У низкоорганизованных форм, развивающих плодовые тела под землёй, перидий может иметь простое строение или отсутствует вовсе. У других грибов, также развивающих плодовые тела под землёй, перидий двух-многослойный, причём поверхностные слои такого перидия часто превращаются в студенистую желеобразную массу, защищающую плодовое тело от высыхания и других неблагоприятных факторов внешней среды.

У гастеромицетов с наземными плодовыми телами перидий может быть простым, но достаточно большой толщины. Наземные плодовые тела других грибов имеют двойной перидий: наружный – *экзо-* и внутренний – *эндоперидий*. При созревании плодовых тел экзоперидий, состоящий из шипиков, бородавочек, чешуек, растрескивается и чаще опадает. У представителей рода земляные звёзды экзоперидий растрескивается на несколько лопастей, которые отгибаются в стороны или вниз под плодовое тело.

Эндоперидий может быть тонким, перепончатым, бумагообразным, гладким или волосистым, служит для защиты споровой массы во

время её развития. После созревания спор он разрывается, растрескивается или открывается на вершине отверстием, которое может находиться на особом выросте – *перистоме*. У некоторых грибов на вершине эндоперидия появляется несколько отверстий.

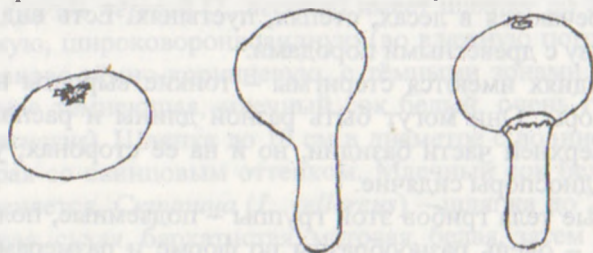


Рис. 99. Типы плодовых тел гастеромицетов:
1 – сидячие; 2 – с ложной ножкой; 3 – с настоящей ножкой

Плодовые тела некоторых гастеромицетов развиваются непосредственно на мицелии и называются сидячими, у других плодовые тела имеют не настоящую ножку, т. к. она образуется или из-за разрастания перидия, сростания ризоморф, разрастания стерильной части плодового тела (например, у дождевиков). Плодовые тела других гастеромицетов формируют настоящую ножку, представляющую собой разросшуюся центральную часть плодового тела – *колонки*, или *колумельлы* (рис. 99). Форма и размеры ножек могут быть различными: короткими, удлинёнными, коническими, цилиндрическими.

Внутренняя часть плодового тела называется *глебой*. Она состоит из стерильных базидиеносных гиф и камер, которые могут быть закрытыми и сообщающимися друг с другом. Установлено 4 основных типа развития глебы: лакунарный, кораллоидный, многошляпочный и одношляпочный (рис. 100).



Рис. 100. Типы глебы гастеромицетов:
1 – лакунарный; 2 – кораллоидный; 3 – многошляпочный; 4 – одношляпочный.

У некоторых гастеромицетов (пор. гнездовковые – *Nidulariales*) глеба распадается на небольшие округлые самостоятельные участки, одетые собственной оболочкой, – *перидиоли*, прикрепляющиеся к внутренней стенке перидия белым шнуром, или канатиком (*фуникулюсом*).

Бесплодная ткань между полостями называется *трамой*, которая в зрелости у одних грибов вся сохраняется, у других – в большей своей части разрушается, и от неё остаются только некоторые волокнистые гифы – *капиллиций*. Нити капиллиция могут быть разветвлёнными; у других грибов среди нитей выражен главный стволик, от которого отходят боковые нити первого, второго, третьего порядков. У некоторых грибов гифы капиллиция переплетены, образуют скопления и при отрыве плодового тела от грибницы переносятся ветром как своеобразные перекаати-поле, высевая споры. У некоторых гастеромицетов капиллиций отсутствует.

Капиллиции разрыхляют споровую массу и, таким образом, способствуют рассеиванию спор. Разрыхление споровой массы происходит из-за сокращения или удлинения нитей капиллиция в зависимости от уменьшения или увеличения влажности. У некоторых грибов (*ложнодождевик* – *Scleroderma*) трамы при созревании плодового тела сохраняются. В этом случае внутреннее содержимое зрелого плодового тела остаётся плотным, мясистым и на разрезе имеет мраморный рисунок от чередующихся камер с тёмными базидиоспорами, и более светлых трам между ними (рис. 101).

Гимений состоит из слоя базидий. У низших представителей гастеромицетов базидии размещаются на стенках камер глебы без какого-либо порядка; у других грибов базидии размещаются пучками или равномерно распределяются по всей лакуне, не образуя, однако, правильного гимения. У высокоразвитых гастеромицетов правильный гимений покрывает всю поверхность стенок камер глебы. У некоторых грибов в гимении кроме базидий формируются цистиды.

Базидиоспоры развиваются на вершине базидии или на стеригмах или они сидячие. Из-за различной длины стеригм у некоторых грибов споры образуются на разной высоте. На базидии образуется по 4 споры, но у некоторых – 2, у третьих – 4-8; есть представители, у которых на базидиях формируется по 8-14 спор. Базидиоспоры у большинства тёмные, и поэтому глеба, вначале белая, по мере созревания базидиоспор изменяет окраску (например, у дождевика, имеющего народное название «*дедушкин табак*»). Распространение спор у большинства

происходит при помощи ветра, а у некоторых – при помощи насекомых, которые прилетают на своеобразный сильный запах.

Встречаются гастеромицеты всюду: на пустырях, выгонах, в лесу, на гниющей древесине. Большого практического значения не имеют. Разные авторы делят их на различное количество порядков.

Порядок ложнодождевиковые – *Sclerodermatales*

Плодовые тела наземные, сидячие, с ложной ножкой. Глеба не разделена на камеры, сначала белая, потом черноватая с белыми прожилками, жестковатая. Споры шаровидные, сидячие, или с короткими стеригмами.

Семейство склеродермовые – *Sclerodermataceae*. Плодовые тела наземные, или выступающие из почвы, шаровидные, клубневидные. Перидий твёрдый, плотный, открывается лопастями или разрушается. Представителем является ложнодождевик лимонно-жёлтый – *Scleroderma citrinum*. Встречается в лесах разного типа. Образует микоризу (рис. 101).

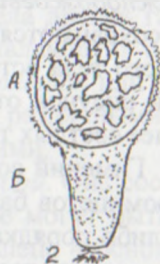


Рис. 101. Ложнодождевик лимонно-жёлтый (*Scleroderma citrinum*):

1 – внешний вид (видна глеба); 2 – базидия с базидиоспорами.

Рис. 102. Дождевик шиповатый (*Lycoperdon perlatum*):

1 – внешний вид; 2 – внутреннее строение: А – глеба, Б – бесплодный столбик.

Порядок дождевиковые – *Lycoperdales*

Плодовые тела наземные или наполовину выступающие из почвы, в молодом возрасте подземные. Перидий 1-4 слойный, открывающийся-

ся на вершине одним или несколькими отверстиями или разламывающийся.

Семейство дождевиковые – *Lycoperdaceae*. Плодовые тела сидячие или с ложной ножкой, разнообразные по форме. Основные роды – дождевик, головач, лангерманния, порховка. Род *дождевик* (*Lycoperdon*). В России произрастают около 20 видов. Наиболее часто встречается *дождевик шиловатый* (*L. perlatum*). Плодовое тело булавовидное, образуется на плотных белых шнурах, формируемых грибницей, находящейся в почве. Экзоперидий расположен группами в виде шипов, при этом один большой шип окружён группой более мелких. Глеба сначала однородная, затем образуются полосы, поверхность которых выстлана гимением. Молодые (белые) плодовые тела съедобны (рис. 102).



Рис. 103. Головач удлинённый (*Calvatia excipuliformis*)

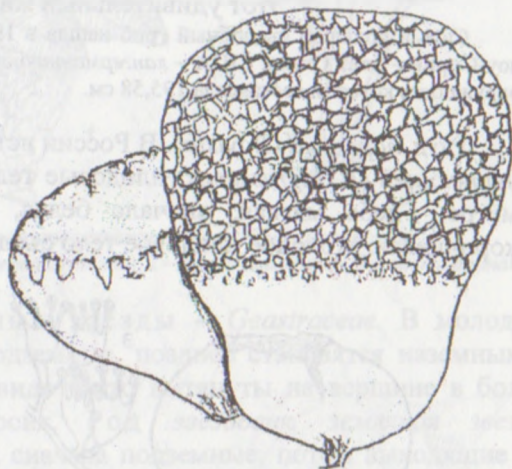


Рис. 104. Головач мешковидный (*C. utriformis*)

Род *головач, калъватия* (*Calvatia*). Плодовые тела различной величины и формы – широкие, шаровидные, приплюснутые, грушевидные, головчатые, с ножкой или без неё. Экзоперидий от толстого до тонкого, покрыт отрубевидными частицами, зёрнышками, бородавочками и т.д. Эндоперидий тонкий, нежный. Глеба постепенно или сразу после разрушения перидия выпадает на почву. В России встречаются 7 видов, наиболее часто встречаются два. *Головач мешковидный* (*C. utriformis*). Имеет крупные плодовые тела, позднее от него остаётся

только стерильное основание, очень стойкое, не изменяющееся даже при разных изменениях погоды, становящееся блестящим. Встречается в лесах, на выгонах, вдоль дорог (рис. 104). *Головач удлинённый* (*S. excipuliformis*). Плодовые тела булабовидные, с длинной цилиндрической ложной ножкой (рис. 103).

Род *лангерманния* (*Langermannia*). Плодовые тела шаровидные, очень крупные (до 50 см в диаметре). Род включает всего 1 вид – *лангерманнию гигантскую* (*Langermannia gigantea*). Гриб имеет плодовые тела до 50 см в поперечнике, с толстым корневидным тяжом у основания. Экзоперидий очень тонкий, мягкий, ломкий, как и эндоперидий. Глеба сначала белая, потом темнеющая. Молодое плодовое тело съедобное.

Этот удивительный мир грибов...

Самый большой съедобный гриб нашла в 1988 году Марсия Уоллгрэн из Йеллоу-Спринг, штат Огайо, США – *лангерманнию гигантскую* (*Langermannia gigantea*), окружность которой составляла 195,58 см.

Род *порховка* (*Bovista*). В России встречается 5 видов. У *порховки чернеющей* (*B. nigrescens*) плодовые тела шаровидные, 2-8 см в диаметре. Глеба мягкая, вначале белая, в зрелом виде пурпурово-коричневая. Молодое плодовое тело съедобное (рис. 105).

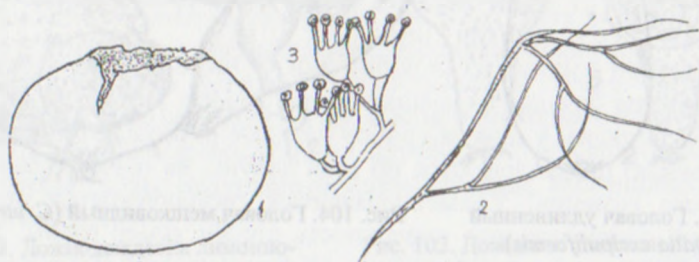


Рис. 105. Порховка, бовиста (*Bovista nigrescens*):

1 – внешний вид гриба (натуральная величина); 2 – капиллиций; 3 – участок гимения с базидиями и базидиоспорами

Семейство тулостомовые – *Tulostomataceae*. Плодовые тела сначала подземные, затем наземные, с ножкой. Глеба порошкообразная. Род *тулостома* (*Tulostoma*) включает в основном степные виды. После разрыва экзоперидия плодовое тело быстро развивается ножка с головкой наверху. Ножка деревянистая, плотная, полая, во много раз превышает диаметр спороносной части и достигает 30-42 см высоты,

что способствует лучшему рассеиванию спор на открытых пространствах. *Тулостома зимняя* (*T. brumale*) имеет ножку 3-6 см и головку диаметром до 4 см. Видовое название получила потому, что её деревянистые плодовые тела сохраняют свою форму всю зиму до следующей весны. Несъедобна (рис. 106).

Род *феллориния* (*Phellorinia*). Один из видов этого рода — *феллориния шишковатая* (*Phellorinia strobilina*) внесён в Красную книгу СССР. Плодовое тело её похоже на друзы кристаллов какого-то минерала (рис. 106). Растёт в пустынях.

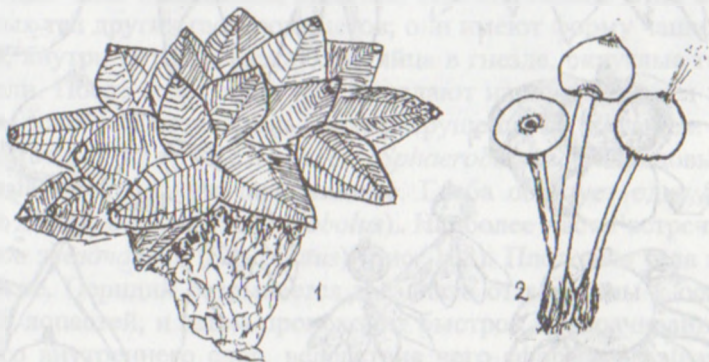


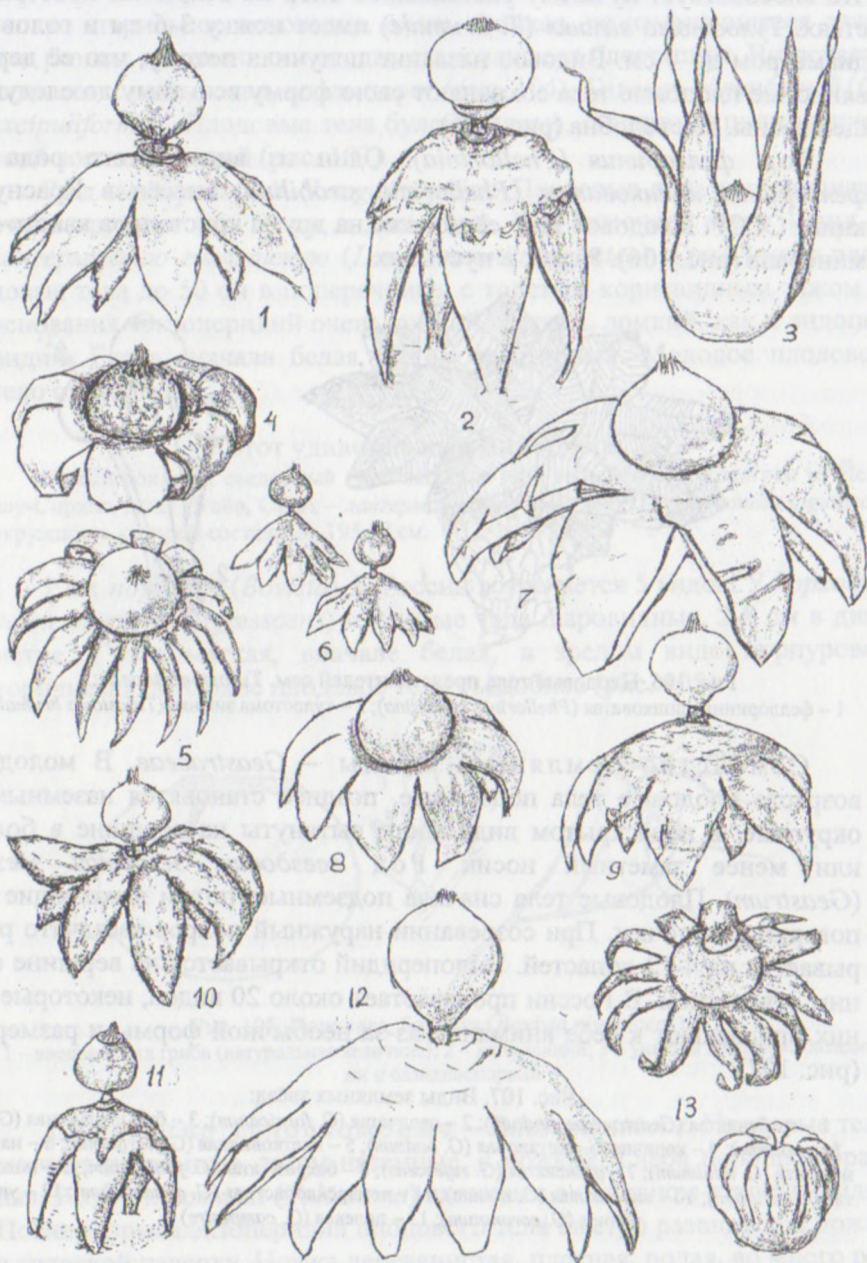
Рис. 106. Плодовые тела представителей сем. *Tulostomataceae*:

1 — феллориния шишковатая (*Phellorinia strobilina*); 2 — тулостома зимняя (*Tulostoma brumale*)

Семейство земляные звёзды — *Geastraceae*. В молодом возрасте плодовые тела подземные, позднее становятся наземными, округлые, в нераскрытом виде часто вытянуты на вершине в более или менее заметный носик. Род *звездовик*, *земляная звезда* (*Geastrum*). Плодовые тела сначала подземные, потом выходящие на поверхность почвы. При созревании наружный покров звёздчато разрывается на 4-12 лопастей. Эндоперидий открывается на вершине одним отверстием. В России произрастает около 20 видов, некоторые из них привлекают к себе внимание из-за необычной формы и размеров (рис. 107).

Рис. 107. Виды земляных звёзд:

1 — гребенчатая (*Geastrum pectinatum*); 2 — сводчатая (*G. fornicatum*); 3 — бутылковидная (*G. lageniforme*); 4 — коричнево-каштановая (*G. badius*); 5 — цветковидная (*G. floriforme*); 6 — наименьшая (*G. minimum*); 7 — рыжеватая (*G. rufescens*); 8 — бахромчатая (*G. fimbriatum*); 9 — полосатая (*G. striatum*); 10 — карликовая (*G. nanum*); 11 — четырёхлопастная (*G. quadrifidum*); 12 — увенчанная (*G. coronatum*); 13 — полевая (*G. campestre*)



Этот удивительный мир грибов...

Зрелые сухие плодовые тела дождевиков и порховок использовались североамериканскими индейцами и некоторыми африканскими племенами на охоте. При подходе к зверю они даже в неподвижном воздухе тропического леса или саванны умели определить еле заметное движение воздуха по направлению полёта лёгких спор дождевиков, чтобы подобраться к зверю с подветренной стороны.

Порядок гнездовковые – *Nidulariales*

Плодовые тела небольшие, сидячие, обычно сильно отличаются от плодовых тел других гастеромицетов; они имеют форму чаши, кубка, бокала, внутри которых лежат, как яйца в гнезде, округлые тельца – перидиоли. После созревания они выпадают из плодовых тел целиком, споры освобождаются лишь после разрушения их оболочек.

Семейство сфероболовые – *Sphaerobolaceae*. Плодовые тела наземные, приплюснуто-шаровидные. Глеба образует одну перидиюлю. Род *сфероболус* (*Sphaerobolus*). Наиболее часто встречается *сфероболус звёздчатый* (*S. stellatus*) (рис. 108). Плодовые тела этого гриба мелкие. Перидий разрывается звёздчато от вершины к основанию на 5-8 лопастей, и затем происходит быстрое выворачивание наизнанку его внутреннего слоя, вследствие чего сформировавшаяся к этому времени перидиюля получает сильный толчок и выбрасывается.



Рис. 108. Сфероболус (*Sphaerobolus*):
1 – плодовое тело; 2 – стадии отбрасывания перидиоли

Семейство нидуляриевые – *Nidulariaceae*. Плодовые тела наземные, без ножки, с почти шаровидным или кубковидным, твёрдым, 1-4 слойным перидием (рис. 109). Род *гнездовка* (*Nidularia*). Плодовые тела ко времени созревания перидиол кубковидные. Перидиоли лежат свободно, без фуникулюса. Часто встречается *гнездовка*

выполненная (*N. farcata*). Род *циатус*, или *бокальчик* (*Cyathus*). Перидиоли прикрепляются к стенке перидия фуникулюсом. Наиболее распространён *циатус полосатый* (*C. striatus*).



Рис. 109. Плодовые тела представителей порядка гнездовковых (*Nidulariales*): 1 – бокальчик полосатый (*Cyathus striatus*); 2 – бокальчик Олла (*C. olla*); 3 – круцибуллум гладкий (*Crucibulum laeve*)

Род *круцибулум* (*Crucibulum*). Представители рода – лигнофилы. Плодовые тела цилиндрические, сидячие, покрытые однослойным перидием. В плодовых телах формируются линзовидные перидиоли, которые прикрепляются белым шнуром к стенкам перидия. *Круцибулум гладкий* (*C. laeve*) часто образует большие группы плодовых тел на гнилых досках, пнях (рис. 109).

Порядок весёлковые, фаллюсовые – *Phallales*

Молодые плодовые тела шаровидные; к моменту созревания спор перидий вскрывается и из плодового тела выходит *рецептакул*, несущий спороносную глебу. Представители порядка часто имеют неприятный запах, связанный с разложением глебы.

Род *весёлка* (*Phallus*). *Весёлка обыкновенная* (*P. impudicus*) встречается в лиственных лесах, имеет шаровидное плодовое тело в виде круглого куриного яйца. Из этого плодового тела после разрыва перидия выдвигается *рецептакул* на 10-30 см и выносит глебу, которая имеет вид ячеистой шляпки (рис. 110). Последняя быстро расплывается в чёрно-зелёную слизь, содержащую споры. Гриб легко обнаруживается по гнилостному запаху падали. Молодое плодовое тело съедобно. Внутренний слизистый слой оболочки используется в народной медицине под названием «земляное масло» для лечения подагры и ревматизма.

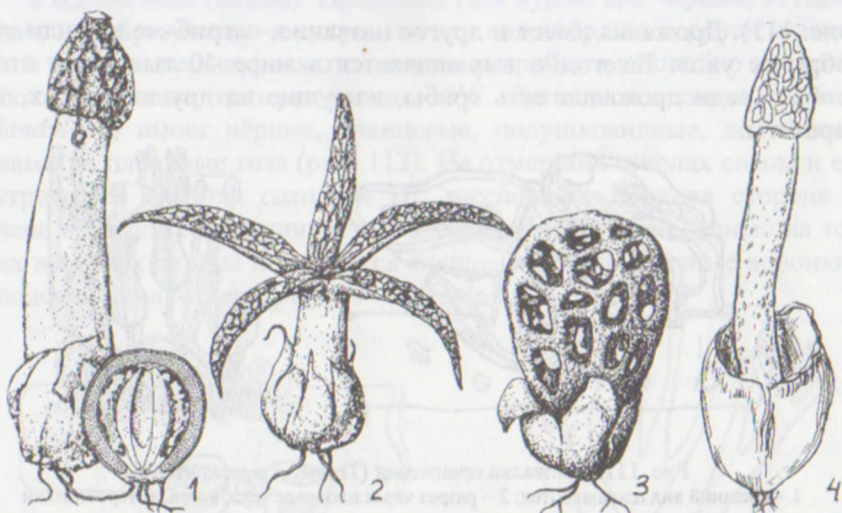


Рис. 110. Плодовые тела представителей пор. фаллюсовые (*Phallales*): 1 – всеёлка обыкновенная (*Phallus impadicus*); 2 – цветохвостник Аргера (*Anthurus archeri*); 3 – решёточник красный (*Ceathrus rubra*); 3 – мутинус собачий (*Mutinus caninus*)

К этому порядку относятся очень красивые грибы, имеющие название «грибы-цветы». Они имеют причудливые формы плодовых тел и контрастные краски рецептакула, глебы, индусия. К ним относятся (рис. 110) *цветохвостник* (*Anthurus*), *решёточник* (*Clathrus*), *мутинус* (*Mutinus*). Некоторые из них внесены в Красную книгу СССР и РФ.

Подкласс Гетеробазидиомицеты – *Heterobasidiomycetidae*

Представители подкласса формируют многоклеточную, часто с очень крупными стеригмами базидию, разделённую на 2 части: нижнюю (расширенную) – гипобазидию и верхнюю – эпибазидию. Последняя состоит из 2-4 частей, она отделена от гипобазидии перегородкой. Такая базидия называется гетеробазидией (рис. 57). У некоторых грибов базидия неразделённая.

Плодовые тела гетеробазидиомицетов чаще студенистые, реже – сухие, имеющие вид корочек, подушечек, кораллов и т. д.; грибы ведут сапрофитный образ жизни. Род *дрожалка* (*Tremella*). Плодовые тела студенистые, ярких окрасок: жёлтые, оранжевые, красно-коричневые, волнистые, распластанные или лопатные; появляются на сухих веточках лиственных пород поздно осенью, зимним грибом

(рис. 111). Дрожалка имеет и другое название – «гриб-желе», или «серебряное ухо». Ежегодно выращивается в мире 40 тыс. тонн этого гриба. Среди дрожалок есть грибы, живущие на других грибах, т.е. паразиты.



Рис. 111. Дрожалка оранжевая (*Tremella mesenterica*):

1 – внешний вид плодовых тел; 2 – разрез через плодовое тело, видны гетеробазидии

Род *аурикулярия* (*Auricularia*). На отмерших ветвях бузины развивается *аурикулярия уховидная* (*A. auricula*). Плодовые тела крупные, студенистые, напоминают ушную раковину человека (рис. 112). Сапрофит. На ослабленных фруктовых деревьях встречается *аурикулярия оранжевая* (*A. mesenterica*). История искусственного выращивания съедобных грибов начинается в странах Дальнего Востока. Первыми такими грибами была аурикулярия. Начало их культивирования в Китае и в Корее относят к 600 г.г. н.э. В Японии до настоящего времени они являются излюбленными грибами и известны под названием «иудино ухо».

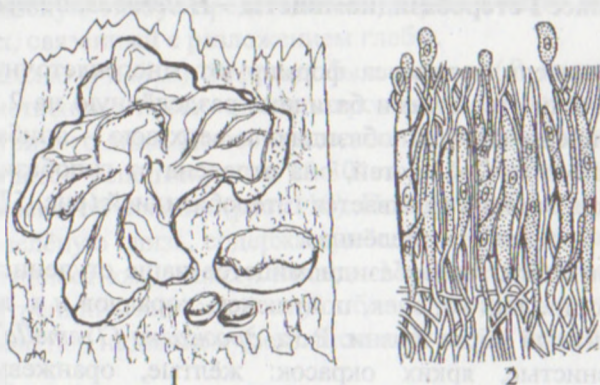


Рис. 112. Аурикулярия уховидная (*Auricularia auricula*):

1 – внешний вид; 2 – разрез через плодовое тело (видны гетеробазидии)

Род *эксидия* (*Exidia*). Плодовые тела бурые или чёрные, студенистые, приобретающие в сухую погоду вид твёрдых корочек; появляются поздно осенью, являются зимними грибами, спокойно выдерживают понижение температуры до -10°C . *Эксидия железистая* (*Exidia glandulosa*) имеет чёрные, глянцевые, подушковидные, до 10 см в диаметре плодовые тела (рис. 113). На отмерших стволах сосны и ели встречается *эксидия сахарная* (*E. saccharina*). Верхняя сторона её очень волнистая и морщинистая, коричневая. Поздней осенью на тонких веточках берёзы появляются изящные полупрозрачные воронки – плодовые тела *эксидии рецизы* – *E. recisa*.

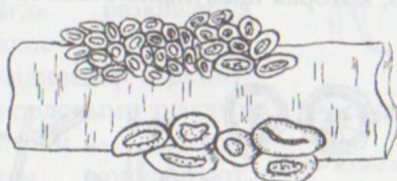


Рис. 113. *Эксидия железистая*
(*Exidia glandulosa*).

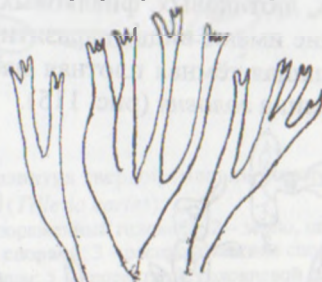


Рис. 114. *Калоцера вискоза*
(*Calocera viscosa*)

Из представителей этой группы грибов, имеющих неразделённую базидию, можно назвать *калоцеру вискоза* – *Calocera viscosa* (рис. 114).

Эволюция гетеробазидиомицетов шла в направлении усложнения плодовых тел от распростёртых по субстрату до кустовидно разветвлённых и даже замкнутых плодовых тел. Что касается филогенетических связей этой группы грибов, то большинством микологов признаётся филогенетическая близость агариковых грибов и гастеромицетов.

Исходной группой базидиомицетов, по мнению некоторых учёных, являются зигомицеты, т.к. у тех и других отсутствуют в цикле развития подвижные стадии. По другой точке зрения, базидиальные грибы связывают по происхождению с примитивными сумчатыми.

КЛАСС СКЛЕРОБАЗИДИОМИЦЕТЫ – *SCLEROBASIDIOMYCETES*, или ТЕЛОБАЗИДИОМИЦЕТЫ – *TELIOBASIDIOMYCETES*

Класс включает грибы, у которых базидия вырастает из толсто-стенной покоящейся клетки – телиоспоры, или телейтоспоры. Плодовых тел эти грибы не образуют из-за паразитического образа жизни.

Неблагоприятные условия, в том числе и зимовка, гриб переносит в виде телеитоспор. В классе выделяются 2 порядка: головнёвые (*Ustilaginales*) и ржавчинные (*Uredinales*) – все паразитические грибы.

Порядок головнёвые – *Ustilaginales*

Представители порядка вызывают заболевания растений различных семейств: злаковых, осоковых, лилейных, гречишных, гвоздичных, лютиковых, фиалковых, астровых и др., однако практическое значение имеют виды, паразитирующие на злаках, на которых образуется пылящая тёмная плотная масса спор, которая послужила основой для термина *головня* (рис. 115).

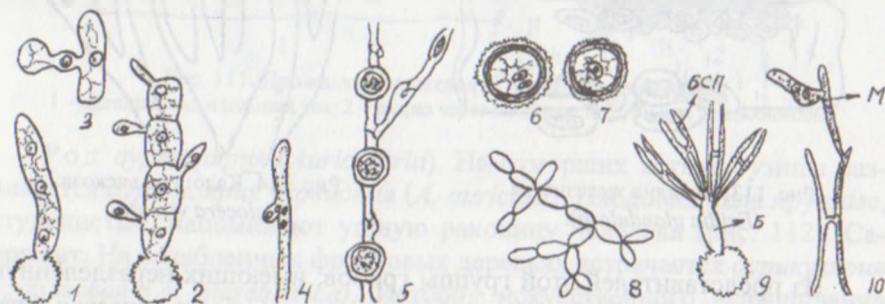


Рис. 115. Головнёвые грибы:

1 – прорастание головнёвой споры; 2 – образование базидии; 3 – копуляция базидиоспор; 4 – дикарионтический мицелий; 5 – образование головнёвых спор; 6 – дикарионтическая головнёвая спора; 7 – диплоидная головнёвая спора; 8 – почкующиеся конидии; 9 – базидия (б) с копулирующими базидиоспорами (бсп); 10 – образование дикарионтического мицелия (м)

Известно около 340 видов головнёвых грибов, различающихся местом инфекции. Чаще всего заражается проросток, возникающий из семени. В других случаях, более редких, заражается молодая завязь в момент цветения, и тогда мицелий проникает в семя, где и зимует. Третий способ заражения заключается в том, что заражается любая часть растения (лист, стебель, части соцветия и др.), но обязательно в молодом возрасте, пока ткани растения не прекратили своего развития.

Примером грибов, у которых заражается проросток, является *твёрдая*, или *вопячая*, *головня* пшеницы (*Tilletia caries*). Заражение растения происходит при прорастании семян (рис. 116). Телиоспора (головнёвая спора) прорастает в почве. Перед прорастанием го-

ловнёвой споры два её ядра сливаются, а затем образовавшееся диплоидное ядро редукционно делится и образуются гаплоидные ядра; каждое из ядер переходит в развивающиеся базидиоспоры. На базидии всегда развивается равное количество базидиоспор с разными половыми знаками — «+» и «-», которые затем копулируют, цитоплазма сливается, а ядра нет, образуется дикарионтиче-

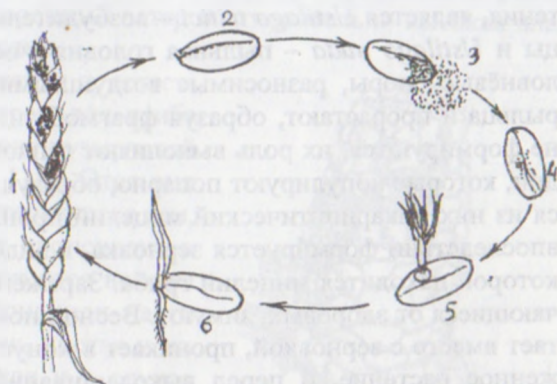


Рис. 116. Схема развития твердой головни пшеницы (*Tilletia caries*):

1 — колос пшеницы, пораженный головней; 2 — зерно, наполненное головневыми спорами; 3 — распространение спор; 4 — спора на зерне пшеницы; 5 — прорастание головневой споры с образованием базидиоспор (n); 6 — внедрение мицелия гриба ($n + n$) в проросток пшеницы

ский мицелий, который и внедряется сначала в ткани проростка, а затем в конус нарастания. Мицелий растёт вместе с растением, пронизывает узлы и междоузлия, но заметного угнетения растения не вызывает. Ко времени образования колоса мицелий гриба, используя питательные вещества тканей разрастается, разрушает их содержимое и распадается на отдельные клетки, одевающиеся тёмной оболочкой — хламидиоспоры, называемые головнёвыми спорами. В каждой головнёвой споре находится два ядра. Эти споры сохраняются на поверхности зерна, нередко в почве, на таре, соломе, мякине, т.е. зимуют, а весной снова прорастают в базидии с базидиоспорами.

В фазе молочной спелости поражённые зёрна придают всему колосу чуть фиолетовый оттенок. Позже разница в окраске сглаживается, но в силу того, что поражённое зерно имеет более округлую форму, по сравнению со здоровыми зёрнами, толщина колоса увеличивается, он остаётся прямостоячим и не поникает, как здоровые экземпляры. Оболочка зерна сначала не разрушается. По такому же типу происходит развитие головни проса (*Sphacelotheca panici miliacei*), овса (*Ustilago avenae*), ячменя (*Ustilago hordei*).

Примером головнёвых грибов, у которых телиоспоры для дальнейшего развития должны попасть на рыльце цветков питающих рас-

тения, является *Ustilago tritici* – возбудитель пыльной головни пшеницы и *Ustilago nuda* – пыльная головня ячменя. Телиоспоры, или головнёвые споры, разносимые воздушными течениями, попадают на рыльца и прорастают, образуя фрагмобазидии. На них базидиоспоры не формируются, их роль выполняют гаплоидные клетки фрагмобазидии, которые копулируют попарно, образуя дикарионы. Образующийся из них дикарионтический мицелий проникает в завязь, из которой впоследствии формируется зерновка, в эндосперме, зародыше, щитке которой находится мицелий гриба. Заражённые зёрна, почти не отличающиеся от здоровых, зимуют. Весной покоящийся мицелий прорастает вместе с зерновкой, проникает в конус нарастания, образуя зараженное растение, и перед выколашиванием распадается на распыляющиеся головнёвые споры (рис. 117). Протравливание посевного материала фунгицидами с целью уничтожения данного вида гриба абсолютно неэффективно, т.к. инфекция находится в тканях зерновки, т.е. внутри неё. Поэтому пригодным способом здесь является термическая обработка посевного материала, которая проводится путём выдерживания семян в течение четырёх часов в воде при $t=28-32^{\circ}$, а затем 7-8 минут в воде с температурой $52-53^{\circ}$. Такая температура убивает тронувшийся в рост мицелий и не убивает зародыш. В последнее время для борьбы с этой головнёй используют фтористый натрий, раствор которого проникает в зерновку и убивает мицелий внутри ее.



Рис. 117. Развитие гриба – возбудителя пыльной головни пшеницы (*Ustilago tritici*): 1 – головнёвый колос с головнёвыми спорами; 2 – перенос спор на цветущий колос; 3 – головнёвые споры на рыльце цветка; 4 – зерновка пшеницы, заражённая мицелием; 5 – мицелий в зародыше зерновки; 6 – прорастание семени и грибицы

Экологические особенности пыльной головни изучены достаточно хорошо. Минимальная температура для прорастания спор $5-11^{\circ}$,

оптимальная 23-30°, максимальная 30-35°. Распространению инфекции в поле способствует умеренный ветер и относительно высокая влажность воздуха (но не дождь).

Третий способ заражения и, естественно, развитие характерен для гриба *Ustilago zaeae* – возбудителя пузырчатой головни кукурузы (рис. 118). Этот вид головнёвого гриба характеризуется тем, что поражение растения происходит в любых его частях: поражаются всходы кукурузы, отдельные зёрна или части початка, метёлка, початок, листья и их влагалища. Заражение, как и в случае выше перечисленных видов грибов, вызывается дикариотическим мицелием. Он формируется из перезимовавших головнёвых спор, из которых вырастает базидия с четырьмя базидиоспорами. Последние переносятся с почвы ветром на те или иные органы растений кукурузы, где споры разных половых знаков копулируют. После внедрения мицелия в ткань растения он разрастается из-за выделяемых грибом ростовых веществ, образуются желваки и вздутия. Сначала эти новообразования серебристо-белые, затем темнеют из-за просвечивающей споровой массы, потом подсыхают и растрескиваются с освобождением спор. Меры борьбы сводятся к уничтожению головнёвых опухолей до их растрескивания, тщательной уборке остатков кукурузы на полях, севообороту.

Головнёвые грибы разделяются на два семейства: устиляговые (*Ustilaginaceae*) и тиллециевые (*Tilletiaceae*). У представителей первого семейства базидия с перегородками, т.е. четырёхклеточная. Базидиоспоры развиваются по бокам базидии. К этому семейству относятся грибы из рода *устиляго* (*Ustilago*). Известно около 400 видов этого рода. Представители семейства тиллециевых имеют одноклеточную базидию, базидиоспоры развиваются на её конце. Основной род *тиллеция* (*Tilletia*). Споры грибов этого рода часто имеют селёдочный запах.

Из описанных трёх типов развития головнёвых грибов можно сделать следующие выводы. Во-первых, паразитизм головнёвых гри-

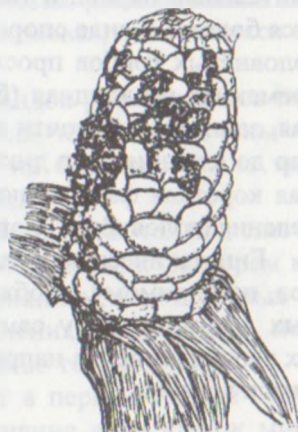


Рис. 118. Головня кукурузы (*Ustilago zaeae*)

бов достиг высокого совершенства, т.к. зараженное растение долго не погибает от присутствия гриба, продолжает вегетировать достаточно длительный период и только в конце жизненного цикла обнаруживается болезнь в виде спороношений гриба. Во-вторых, в цикле развития головнёвых грибов прослеживается смена трёх ядерных фаз: кратковременная гаплоидная (базидиоспоры), дикарионтическая – длительная, занимающая почти весь цикл развития – от копуляции базидиоспор до слияния ядер дикариона в головнёвой споре; диплоидная – самая короткая фаза, включающая диплоидное ядро до редукционного деления (головнёвая спора).

Гипотетическую предковую форму современных головнёвых грибов, по-видимому, необходимо искать среди примитивных сапрофитных аскомицетов, у самых истоков возникновения базидиомицетов. Их эволюция шла в направлении совершенствования отношений паразита и хозяина.

Порядок ржавчинные – *Uredinales*

Ржавчинные грибы – облигатные (обязательные) паразиты, развивающиеся только на живом растении, а стало быть при наличии образующихся в нём продуктов ассимиляции. Встречаются ржавчинные грибы повсеместно. По степени своей вредоносности она может быть сравнима с головнёй, но характер вредоносности её другой. Для неё характерно то, что растение (прежде всего злаки) часто восприимчиво к ней в течение всей своей жизни. Кроме того, ржавчина поражает вегетативные органы растений, что приводит к избыточной транспирации, усыханию части листьев, ослаблению процесса ассимиляции, понижению активности ферментов. Всё это влечёт за собой уменьшение величины урожая, что объясняется понижением количества зёрен в колосе, веса зерновок.

Насчитывается около 5000 ржавчинных грибов. Мицелий ржавчинных грибов распространяется по межклетникам тканей зараженных растений, в клетках которых можно под микроскопом увидеть гаустории. Мицелий содержит капли масла, окрашенные в оранжевый цвет пигментом, близким к каротину, из-за чего болезни растений получили общее название *ржавчины*, за ржавую окраску некоторых спороношений.

Для ржавчинных грибов характерно то, что в их цикле развития появляются несколько следующих друг за другом спороношений, за-

канчивающихся образованием покоящихся спор, называемых телейтоспорами, или телиоспорами, которые после периода покоя прорастают в четырёхклеточную базидию. У многих ржавчинников спороношения развиваются на двух растениях-хозяевах, относящихся к различным семействам.

Наиболее распространённый из всех видов ржавчинников на злаках – возбудитель стеблевой, линейной, или чёрной ржавчины – *пукциния* (*Puccinia graminis*). Паразитирует на барбарисе и на многих хлебных, кормовых и дикорастущих злаках.

Заложившиеся в конце лета телейтоспоры остаются под снегом на зиму. Этот тип спороношений весьма требователен к факторам внешней среды: они должны находиться под влиянием всех обычных условий погоды, испытывая действие увлажнения, подсыхания, мороза, оттаивания. Всё это способствует дозреванию телейтоспор.

Прорастание телейтоспор происходит в первые тёплые весенние дни. Перед этим сначала происходит слияние ядер клеток мицелия (кариогамия), а затем редукционное деление. Образовавшиеся гаплоидные ядра попадают в каждую клетку базидии, впоследствии каждая из них формирует базидиоспору – маленькую тонкостенную клетку. Каждая из четырёх базидиоспор сидит на тонкой стеригме. Базидиоспоры опадают со стеригм, переносятся ветром на листья барабариса, прорастают в межклетниках листа в мицелий с гаусториями гриба. Гифы гриба состоят из одноядерных клеток с оранжевыми каплями масла, из-за чего на листе появляются оранжевые пятна. На таком мицелии образуются два погружённых в ткань спороношения гриба: на верхней стороне листа – *пикниды* (или *спермогонии*), на нижней – *эцидии* (рис. 119). Пикниды имеют кувшинообразную форму; в их полость от стенок вырастают короткие конидионосцы, отчленяющие конидии, называемые *пикноспорами*, или спермациями. Наружу из пикниды высовывается пучок гиф и выделяется пахучая сахаристая жидкость, в которую погружены пикноспоры. Эта жидкость привлекает насекомых, которые на брюшке, лапках переносят пикноспоры из одной пикниды в другую. Новых заражений они не дают, но играют большую роль в формировании дикарионтического мицелия, а, следовательно, и к половому процессу, и к образованию базидий. Как отмечалось выше, на базидии образуется четыре споры с разными половыми знаками – «+» и «-». Каждая спора может прорасти только в гаплоидный мицелий определённого полового знака, клетки которого не могут сливаться друг с другом. Слияние возможно только в случае

попадания «+» спор в пикниду со спорами противоположного знака. Попад в пикниду, спора прорастает в гаплоидный мицелий, срастается

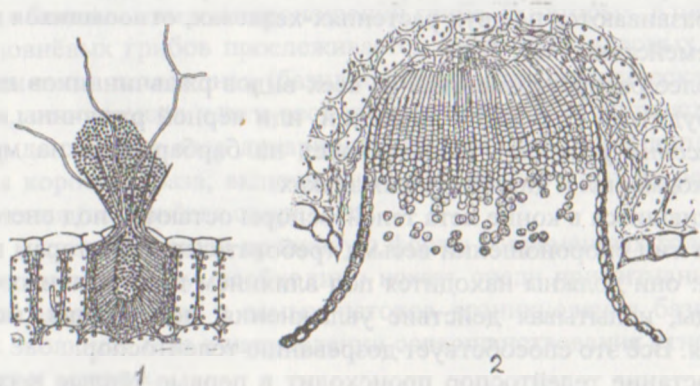


Рис. 119. Спороношения линейной ржавчины (*Puccinia graminis*) на листьях барбариса:

1 – пикнида с пикноспорами; 2 – эцидий с эцидиоспорами

с гифами со знаком «-»; образуется дикарионтический мицелий, дающий начало дикарионтическим гифам, на которых развивается следующее спороношение – эцидиальное, представленное эцидиоспорами. Эцидий залагается в глубине листа в виде клубка гиф, дифференцируется сначала на 2 части. Одна из них, обращённая к нижнему эпидермису – стерильная, состоит из крупных пузыревидных клеток. Другая часть – плодущая, сложена из гиф, богатых цитоплазмой. Гифы этой плодущей части двуждерные, т.к. образовались после слияния цитоплазмы спор, несущих «+» и «-» знаки. Они начинают отчленять округлые, двуждерные эцидиоспоры, или весенние споры, которые для дальнейшего развития должны попасть на листья и стебли злаков. Здесь весенние споры прорастают с образованием межклеточного дикарионтического мицелия с гаусториями. На таком мицелии через 5-7 дней развиваются многочисленные уредоспоры – летние споры (рис. 120). Каждая уредоспора сидит на ножке, она одноклеточная, двуждерная. При созревании уредоспоры изнутри давят на эпидермис, он разрывается, образуются хорошо заметные невооружённым глазом ржавые линейные полосы. Окраска уредоспор объясняется присутствием в спорах масла. Разносимые воздушными течениями, уредоспоры вызывают новые заражения злаков; за лето образуется до 10 поко-

лений уредоспор. Уредоспоры сохраняют свою жизнеспособность даже при очень низкой температуре: они могут находиться при -29 и даже -40° в продолжении 40-45 дней.

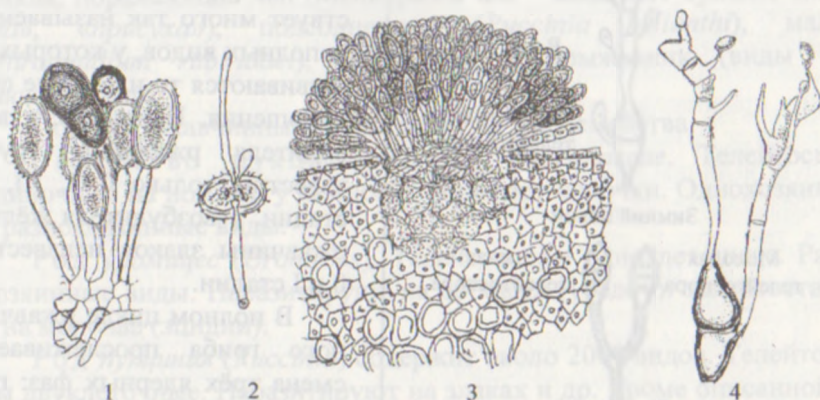


Рис. 120. Линейная ржавчина (*Puccinia graminis*):

1 – кучки уредоспор с двумя телейтоспорами; 2 – прорастание уредоспоры; 3 – телейтоспора; 4 – прорастание телейтоспоры

Разрывы эпидермиса злака приводят к сильной транспирации, усыханию части листьев, ослаблению процесса ассимиляции. По мере истощения растения на том же дикарионтическом мицелии возникают новые спороношения – *телейтоспоры*, или зимние споры, сидящие на ножках и состоящие из двух двуядерных клеток с толстой тёмно-бурой оболочкой (рис. 119). На злаках скопления телейтоспор видны в виде чёрных продолговатых линий на листьях и стеблях. Они остаются под снегом на зиму, где зимуют, созревают и прорастают весной. Перед прорастанием в клетках телейтоспор происходит слияние ядер дикарионов; образовавшиеся диплоидные ядра делятся редукционно, и из каждой клетки вырастает четырёхклеточная фрагмобазидия и на каждой из них – по одной гаплоидной одноядерной базидиоспоре. Базидиоспоры тотчас отбрасываются, подхватываются воздушными токами и расселяются, заражают листья барбариса, образуя в них гаплоидный мицелий, и цикл развития повторяется.

Таким образом, в полном цикле развития хлебной линейной ржавчины проявляются пять типов спороношений, сменяющих друг друга и обозначаемые знаками: пикноспоры (0), эцидиоспоры (I), уре



Рис. 121. Схема развития линейной ржавчины

доспоры (II), телейтоспоры (III), базидоспоры (IV), т.е. *Puccinia graminis* пример полной формы. Однако существует много так называемых неполных видов, у которых не развиваются те или иные спороношения. Например, у возбудителя ржавчины груши известны только 0, I, III, IV стадии, у возбудителя жёлтой ржавчины злаков неизвестны 0 и I стадии.

В полном цикле ржавчинного гриба прослеживается смена трёх ядерных фаз: гаплоидной (базидоспоры, гаплоидный мицелий с пикнидами и зачатками эцидиев на листьях барбариса), дикариотической — длительной (эцидоспоры, мицелий на злаке, уредоспоры, телейтоспоры до слияния их ядер), диплоидная — самая короткая в виде телейтоспор (после кариогамии до редукционного деления диплоидного ядра) (рис. 121).

Весь цикл развития *Puccinia graminis* был впервые выяснен в результате кропотливых исследований заболеваний пшеницы микологом А. де Бари в 1865 г. Он установил, что пикниды и эцидии образуются на барбарисе, а уредо- и телейтоспороношения — на злаках. Развитие разных стадий ржавчинных грибов на различных растениях носит название *разнохозяйности*. При разнохозяйности удлиняется время развития гриба, что важно в тех случаях, когда одно из питающих растений быстро заканчивает вегетацию и гриб не успевает пройти на нём все стадии развития. Однако есть виды ржавчинных грибов, все стадии развития кото-

рых проходят на одном и том же растении. Такие грибы называют *однохозяйинными*, которые, по мнению некоторых учёных, более прогрессивны в эволюционном отношении. К ним относятся ржавчинные грибы, поражающие лён (*Melampsora lini* – вызывает болезнь «мухо-сед», «присуха»), подсолнечник (*Puccinia helianthi*), малину (*Phragmidium rubi-idaei*), смородину и крыжовник (виды рода *Puccinia*) и др.

Порядок ржавчинные грибы делят на два семейства.

Семейство пукциниеые – *Pucciniaceae*. Телейтоспоры одиночные на ножках, у немногих образуют цепочки. Однохозяйинные и разнохозяйинные виды.

Род *уромицес* (*Uromyces*). Телейтоспоры одноклеточные. Разнохозяйинные виды. Паразитируют на бобовых (уредо- и телейтостадии) и на молочае (эцидии).

Род *пукциния* (*Puccinia*) содержит около 2000 видов. Телейтоспоры двуклеточные. Паразитируют на злаках и др. Кроме описанной линейной ржавчины (*Puccinia graminis*) широко распространены ещё другие виды: бурая ржавчина ржи (*P. dispersma*), образующая эцидии на некоторых представителях семейства бурачниковых; бурая ржавчина пшеницы (*P. recondite f.sp. tritici*), образующая эцидии в Европе на листьях василистника (сем. лютиковые); корончатая ржавчина овса (*P. coronifera*), образующая эцидии на крушине; ржавчина подсолнечника (*P. helianthi*) – однохозяйинный ржавчинник.

Род *фрагмидиум* (*Phragmidium*). Телейтоспоры из трёх и более клеток. Однохозяйинные грибы. Паразитируют на малине, ежевике, розах и др.

Семейство мелампсоровые – *Melampsoraceae*. Телейтоспоры без ножек. Чаще разнохозяйинные виды. Эцидии развиваются на хвойных, уредо- и телейтоспоры – на представителях двудольных.

Род *хризомикса* (*Chrysomyxa*). Представители рода вызывают ржавчину хвой ели (*Ch. ledi*), уредо- и телейтоспороношения которой развиваются на багульнике. Ржавчину хвой ели вызывает также *Ch. abietis* – однохозяйинный вид.

Ржавчину хвой сосны вызывает ржавчинник из рода *колеоспориум* (*Coleosporium*) – гриб, имеющий полный цикл развития. Эцидиальные спороношения развиваются на сосне, уредо- и телейтоспороношения – на мать-и-мачехе (*C. tussilaginis*), на осоте (*C. sonchiarvensis*), на колокольчике – *C. campanulae*.

КЛАСС ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ, или НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ – *DEUTEROMYCETES*

Наряду с аскомицетами и базидиомицетами несовершенные грибы представляют один из крупнейших самостоятельных классов грибов, включающий около 30% всех известных грибов. Из морфологических признаков, характеризующих грибы этого класса, прежде всего, следует назвать наличие членистого мицелия, т.е. такого, который присущ высшим грибам – сумчатым и базидиальным. В то же время от представителей названных классов несовершенные грибы отличаются тем, что у них редуцирован половой процесс, размножаются грибы только бесполом путём – при помощи спор бесполого размножения – конидий.

В прошлом несовершенные грибы микологи рассматривали как искусственную группу, объединяющую высшие грибы на основе выше приведённых признаков. Предполагали, что по мере расширения знаний об этих грибах будут получены сведения об их половом размножении и, таким образом, в зависимости от его способа и типов спор полового размножения (аскоспоры и базидиоспоры) эти грибы займут соответствующее место в системе аскомицетов или базидиомицетов. В процессе изучения многих несовершенных грибов действительно у некоторых грибов были обнаружены их плодовые тела и споры, позволившие установить их систематическую принадлежность на основе совершенной стадии. Однако для большинства представителей связь с совершенными стадиями не установлена.

В настоящее время большинство микологов считает эту группу стоящей на достигнутой в результате утраты полового процесса ступени эволюционного развития сумчатых грибов, направленного в сторону совершенствования размножения грибов этой группы с помощью конидий.

Редукция полового процесса неоднократно прослеживалась в разных группах сумчатых грибов (эвросциевые, гипокрейные, некоторые гелосциевые и др.), она происходила независимо и одновременно в разных группах аскомицетов.

Несмотря на отсутствие типичного полового процесса, в их цикле развития происходит смена ядерных фаз, имеет место обмен генетической информацией.

Половой процесс у этой группы грибов заменён парасексуальным циклом. Он представляет собой процесс, при котором плазмогамия,

кариогамия и мейоз происходит в любой вегетативной гифе мицелия, а не в специализированных половых органах или в определённой стадии жизненного цикла.

Явление парасексуального цикла было открыто у *Aspergillus nidulans*. Основными этапами парасексуального цикла являются гетерокариоз, слияние разнокачественных ядер и последующая рекомбинация участков хромосом при митозе.

Под гетерокариозом понимают существование в вегетативных клетках мицелия многих генетически различных ядер. Впервые гетерокариоз был обнаружен ещё в 1932 г. у гриба *Botrytis cinerea*, затем гетерокарионы были получены у других грибов. Возникновение гетерокарионов можно объяснить миграцией ядер из гиф одного мицелия в гифы другого при помощи анастомозов. После слияния ядер и образования диплоидного ядра (гомозиготного и гетерозиготного) имеет место митотический кроссинговер, обмен гомологическими участками хромосом, в результате чего происходит перераспределение признаков во вновь образующихся ядрах.

Парасексуальный цикл исследован не только у несовершенных грибов, но также и у базидиальных грибов.

Классификация несовершенных грибов основана на их конидиальных спороношениях; она удобна для чисто классификационных целей, позволяя довольно легко определять их, но является совершенно искусственной, т.е. не отражающей их филогенетические отношения, и даже часто противоречит им. Нередко конидиальные стадии разных видов одного рода сумчатых грибов относятся не только к разным семействам и даже к разным порядкам несовершенных грибов. Например, у одного вида сумчатых грибов может быть несколько конидиальных спороношений, которые относятся к разным семействам и даже порядкам искусственной системы несовершенных грибов. Так, у рода *микосферелла* (*Mycosphaerella*) известны спороношения типа *рамулярия* (*Ramularia*), *церкоспора* (*Cercospora*), *септория* (*Sep-toria*) и другие. И, наоборот, виды несовершенных грибов, относящиеся в системе к одному роду, могут быть конидиальными стадиями грибов, относящихся к разным порядкам (например, из пиреномицетов и из дискомицетов).

Мицелий грибов из этого рода может видоизменяться, образуя склероции, оидиоподобные образования и др., служащие для накопления питательных веществ и перенесения неблагоприятных условий (рис. 122).

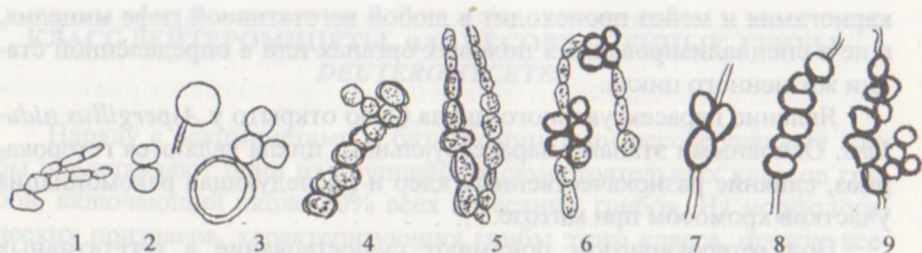


Рис. 122. Видоизменения мицелия грибов из рода вертицилла (*Verticill*).

1,2,3 – оидиоподобные образования; 4,5 – мицелий с толстостенными гифами и с микросклероциями (6); 7,8,9 – микросклероции

Конидии несовершенных грибов разнообразны по строению. Они могут быть одноклеточными или с различным числом перегородок, иметь самую разнообразную форму. Образуются конидии или из превращений мицелия, или в результате фрагментации конидиеносцев.

Несовершенные грибы широко распространены в природе во всех районах земного шара. Одни являются сапрофитами, составляют большую часть почвенных грибов; другие, поселяясь на пищевых продуктах, вызывают их порчу, третьи паразитируют на высших растениях, вызывают заболевания животных и человека. Очень опасны виды грибов, которые развиваются на зерне и других продуктах и выделяют токсины. Некоторые несовершенные грибы – продуценты биологически активных веществ.

Из искусственных систем несовершенных грибов наибольшим распространением пользуется система итальянского миколога П. Саккардо. В ней несовершенные грибы делятся на 3 порядка: гифомицеты (*Hyphomycetales*), мелянкониевые (*Melanconiales*), сферопсидные (*Sphaeropsidales*). Внутри порядков подразделения на семейства и роды основаны на окраске мицелия, пикнид, спор, на форме конидиеносцев и конидий, количестве клеток в конидиях и т. д.

Порядок гифомицеты – *Hyphomycetales*

Очень большой по числу видов порядок. У представителей порядка образуются либо одиночные конидиеносцы, либо они образуют коремии или же спородохии (подушечки).

Представители порядка широко распространены в природе; в водной среде они участвуют в разложении органических остатков расти-

тельного происхождения. Среди гифомицетов есть многочисленные паразиты растений, вызывающие их заболевание. Род *фузариум* (*Fusarium*). Грибы этого рода имеют два типа конидий – макро- и микроконидии. У основания конидий имеется ножка, или конидии без ножки. Макроконидии многоклеточные, с 3-5 перегородками, чаще веретеновидные, серповидные, реже – ланцетные. Микроконидии одноклеточные. Они образуются на поверхности светлоокрашенных подушечек (спородохиях), образованных конидиеносцами (рис. 123). Фузариум – большой род с трудно разграничиваемыми сапрофитными и паразитными видами, вызывающими болезни – *фузариозы* растений (гниль корней, семян, плодов, а также увядание); известны фузариумы, паразитирующие на насекомых, а также вызывающие микозы человека (дерматиты) и теплокровных животных. В северных районах возделывания хлебных злаков широко распространена «снежная плесень», приводящая к выпреванию хлебов. Часто страдают от этих грибов и проростки древесных растений (рис. 124). Некоторые виды фузариума ядовиты и вызывают симптомы, сходные с опьянением при употреблении поражённых ими растений в пищу («пьяный хлеб»).

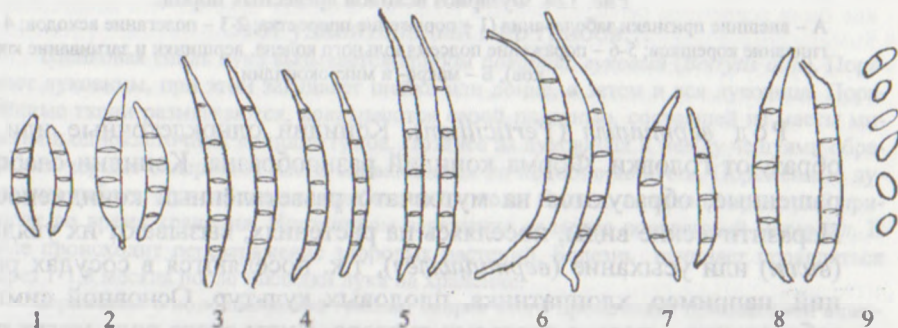


Рис. 123. Макро (1-8)- и микроконидии (9) представителей рода *Fusarium*:
 1 – *F. solani*; 2 – *F. culmorum*; 3 – *F. equiseti*; 4 – *F. herbarum*; 5 – *F. avenaceum*; 6 – *F. scirpi*;
 7 – *F. oxysporum*; 8 – *F. buharicum*; 9 – микроконидии.

Этот удивительный мир грибов...

Всходы древесных пород обладают различной устойчивостью к фузариозу, которая связана с тем, что у всходов одних пород стебельки одревесневают в возрасте двух недель (жёлтая акация, или карагана, клён остролистный и др.), а у других пород это происходит в возрасте двух месяцев (из хвойных – у ели, сосны, лиственницы, из лиственных – у липы и др.). Всходы с одревесневшими стебельками не поражаются фузариозом. Скорость распространения грибницы фузариумов в почве составляет в

среднем 1-2 см в сутки. При благоприятных условиях для развития гриба поражение всходов может достигать 100%.

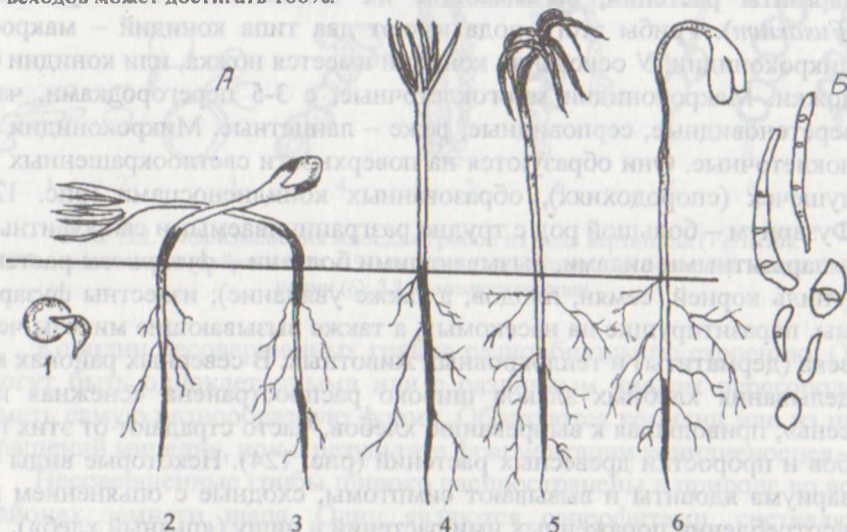


Рис. 124. Фузариоз всходов древесных пород:

А – внешние признаки заболевания (1 – поражение проростка; 2-3 – полегание всходов; 4 – загнивание корешков; 5-6 – поражение подсемядольного колена, верхинки и загнивание корешков), Б – макро- и микроконидии

Род *вертицилл* (*Verticillium*). Конидии одноклеточные или они образуют головки. Форма конидий разнообразна. Конидии слабо окрашенные, образуются на мутовчато разветвлённых конидиеносцах. Паразитические виды, поселяясь на растениях, вызывают их увядание (*вилт*) или усыхание (*вертициллёз*), т.к. поселяются в сосудах растений, например, хлопчатника, плодовых культур. Основным симптомом заболевания – потеря листьями тургора. Виды этого рода могут поселяться на других грибах (сыроежках, свинушках, лисичках), на коре деревьев, на пнях. Для перенесения неблагоприятных условий образуют микросклероции, оидии. *Verticillium dahliae* поражает клён, крона приобретает «ажурный» вид, а затем усыхает. Гриб вызывает полное отмирание корней.

Род *ботритис* (*Botrytis*). Конидиеносцы разветвлённые, несущие на концах ветвей группы одноклеточных бесцветных или слегка окрашенных конидий. Гриб паразитирует на растениях. *Botrytis серый* (*B. cinerea*) – многоядный паразит – возбудитель серой гнили многих растений: винограда, земляники (при высокой влажности от

этого гриба гибнет до 40-50% её урожая), сахарной свёклы и капусты (во время хранения), конопли, пионов, гладиолусов, лука огородного и т. д. Живёт на растительных остатках (рис. 125).



Рис. 125. Дейтеромицеты – паразиты растений:

1 – серая гниль земляники (*Botrytis cinerea*), 2 – шейковая гниль лука (*Botrytis allii*), 3 – аскохитоз гороха (*Ascochyta pisi*), 4 – фомоз моркови (*Phoma rostrupii*)

Этот удивительный мир грибов...

Шейковая гниль лука вызывается грибом *ботритис луковый* (*Botrytis allii*). Поражает луковицы, при этом загнивает шейка или донце, а затем и вся луковица. Поражённые ткани размягчаются, покрываются серой плесенью, состоящей из массы мицелия и одноклеточных конидий гриба. Позднее на луковицах и между чешуями образуются чёрные склероции, часто сливающиеся на подобие корочки. Поражённые луковицы гибнут. Лук заражается грибом ещё в поле. Однако основной вред гриб приносит во время хранения. Источником заражения является посадочный материал. В поле происходит перезаражение здоровых растений. Болезнь начинает проявляться через 1-1,5 месяца после закладки лука на хранение.

Заражение в поле шейковой гнилью скорее всего происходит при высокой влажности почвы, во влажную погоду и на тяжёлых суглинистых почвах, при наличии механических повреждений; оно возможно также в результате попадания мицелия в луковицу из оснований срезанных листьев.

Род *кандида* (*Candida*). Клетки гриба почкуются с образованием ложного мицелия с конидиями. Возбудителем молочницы у грудных детей и других заболсваний (во всех возрастах) слизистых оболочек и кожи, носящих общее название *кандидомикозов*, является *C. albicans*. Благоприятными условиями для проявления болезни является общее истощение организма или же искусственный дисбактериоз.

Род *альтернария* (*Alternaria*). Конидии многоклеточные, тёмные, различной формы (чаще яйцевидные). Известно 100 видов этого рода,

наиболее распространены 25, которые имеют практическое значение, например, *альтернария паслёновая* (*A. solani*) – паразит клубней картофеля; *альтернария капустная* (*A. brassicae*) поражает семена капусты. Многие виды рода – сапрофиты. Культура гриба используется в борьбе с повиликой в питомниках древесных культур. Опрыскивание поражённых растений приводит к гибели повилики.

Род *аспергилл* (*Aspergillus*) и род *пеницилл* (*Penicillium*), описанные среди аскомицетов, также помещаются среди несовершенных грибов, т.к. у большинства их видов неизвестен половой процесс и сумчатые спороношения.

В поисках истины...

В 1929 г. профессор Александр Флеминг в лаборатории одного из лондонских госпиталей занимался выращиванием болезнетворных стафилококков в чашках Петри. С ним произошёл неприятный случай. Культура стафилококка была испорчена голубой плесенью: случайно занесённые воздухом споры гриба развились в чашке Петри и помешали росту микроорганизмов. Профессор Флеминг не выбросил испорченную чашку, а, наоборот, заинтересовался этим случаем, т.к. колонии стафилококков были испорчены необыкновенным образом. Флеминг заметил, что вокруг новой плесени обозначился светлый ореол чистого агара, т.е. стафилококк исчез, растворился, его росту препятствовало какое-то вещество, выделяемое плесенью в толщу питательного студня. В последующем плесень была определена как *пенициллиум заметный* (*Penicillium notatum*), а выделяемое ею вещество было названо пенициллином. Началась эра антибиотиков. Первый очищенный пенициллин был получен микробиологом Х. Флори и химиком Д. Чейном. Он губительно действовал на патогенные микроорганизмы в разведении 1:50000000 раз. Пенициллин был взят на вооружение медицины и блестяще себя оправдал.

Среди гифомицетов есть и хищные грибы. Они выделяют на поверхности гиф липкое вещество, к которому прилипают простейшие, коловратки, мелкие насекомые и другие животные. Более 50 видов несовершенных грибов ловят нематод с помощью ловчих аппаратов (рис. 15). Некоторые ловчие аппараты лишены клейкого вещества и действуют механически. Так, у некоторых грибов образуется ловчий аппарат в виде сжимающегося кольца. Когда червь проползает по их внутренней поверхности, эти кольца сжимаются как аркан. Стимуляция стенки грибной клетки вызывает внутри неё выделение количества осмотически активного вещества, что приводит к поглощению клеткой воды и повышению её тургора. Если жертва поймана, гифы прорастают внутрь её тела и переваривают его. Тело жертвы представляет для них только пищу, а не среду обитания.

Этот удивительный мир грибов...

В начале 18 в. Джонатан Свифт – автор известного произведения «Путешествия Гулливера» (1726г.) и одновременно автор едкой политической сатиры написал глубокие по смыслу поэтические строки:

«Натуралистами открыты
У паразитов паразиты,
И обнаружил микроскоп,
Что на клопе бывает клоп,
Питающийся паразитом;
На нём другой – ad infinitum» (т.е. до бесконечности – авт.).

И он оказался прав. Впервые наблюдения о грибах-хищниках провёл ботаник, директор Франкфуртского ботанического сада Георг Фрезениус – школьный учитель Антона де Бари. Впоследствии М.С. Воронин сделал превосходные рисунки гриба *Arctobotris oligospora*. Однако механизм действия этих грибов был раскрыт позднее. Вот как описывает деятельность этих грибов английский ученый К.Л. Даддингтон в своей книге «Хищные грибы – друзья человека» (М., 1959): «Стоит жертве случайно прикоснуться к этому слепому, безногому, беззубому хищнику, как он мгновенно (в одну десятую секунды!) сжимает ее в своем смертельном объятии. И нет ей никакого спасения! Если она, будучи физически сильнее хищного гриба, в отчаянных конвульсиях даже оторвет от хищника его удавку и уползет в сторону, все равно конец один: удавка-эта живая часть хищного гриба будет быстро расти на теле жертвы, внедряться в ее тело и своими присосками «высосет» его внутренности и оставит лишь оболочку».

В настоящее время эти удивительные грибы изучены не только как интересный в теоретическом отношении материал, но и как практически важный объект для борьбы с нематодами.

Порядок меланкониевые – *Melanconiales*

У представителей порядка конидиоспоры собраны вместе на плоском, выпуклом или вогнутом основании, называемом *ложем*. Группа насчитывает 120 родов и 1000 видов, многие из них паразиты, вызывающие *пятнистость* и *антракноз*, характеризующийся часто появлением глубоких язв и ран на плодах, ветвях, стеблях. Конидии этих грибов бывают либо светлыми, либо они окрашены в тёмные тона (рис. 126).

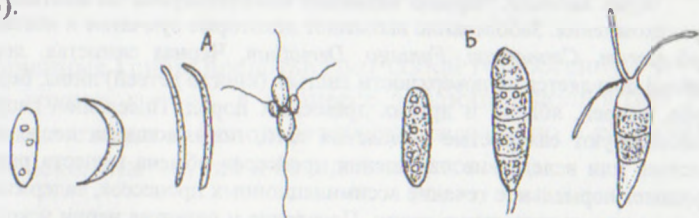


Рис. 126. Конидии меланкониевых грибов: А – бесцветные, Б – темноокрашенные

Род *меланконий* (*Melanconium*). В местах спороношений гриба конидии образуют обильный чёрный налёт – «чёрную пыль». Пятнистость листьев вызывают также другие грибы: *марсонина* (*Marsonina*), *церкоспора* (*Cercospora*), *глеоспорий* (*Gleosporium*) (рис. 127).

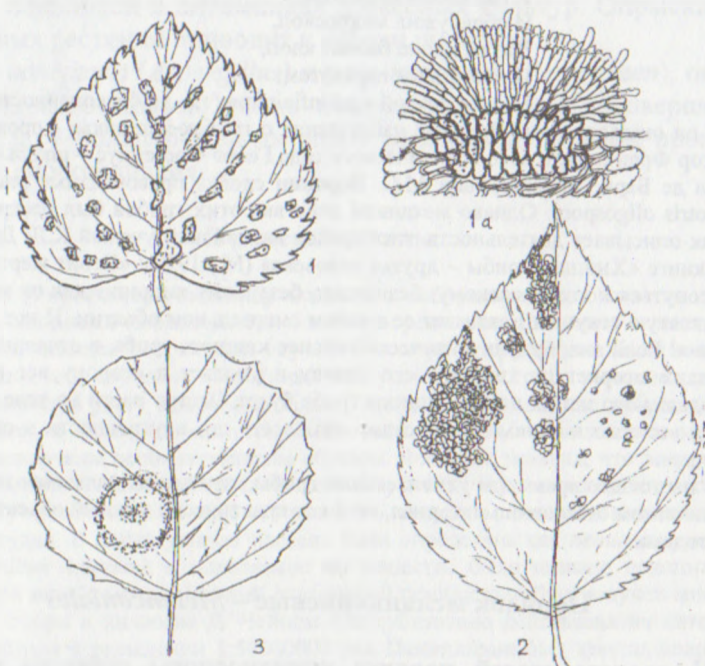


Рис. 127. Пятнистость листьев:

- 1 – бурая пятнистость листьев липы (*Cercospora miscorosa*); 1а – конидионосы с конидиями;
 2 – бурая пятнистость листьев тополя (*Marssonia populi*); 3 – серая пятнистость листьев осины
 (*Gleosporium tremulae*)

Этот удивительный мир грибов...

Чёрнь листьев. Чёрнью называют появляющуюся на листьях плёнку грибного происхождения. Заболевание вызывают некоторые сумчатые и несовершенные грибы: *Apiosporum*, *Capnodium*, *Fumago*, *Dematium*. Чёрная сажистая, легко стирающаяся плёнка появляется на поверхности листьев (иногда ветвей) липы, берёзы, ивы, тополя, дуба, спиреи, яблони и других древесных пород. Поселению сапрофитных грибов способствуют сахаристые выделения тлей, появляющиеся после повреждения ими листьев или вследствие нарушения процессов обмена веществ растений. Чёрнь затрудняет нормальное течение ассимиляционных процессов, задерживая доступ воздуха и света в растительные ткани. Появление и развитие черни ускоряется в условиях высокой влажности и сильного затенения. Заболевание протекает особенно интенсивно при засушливой жаркой погоде.

Порядок сферопсидальные – *Sphaeropsidales*

У представителей порядка конидии развиваются в пикнидах, часто имеющих вид едва заметных светлых или тёмных шариков. Конидии одноклетные, двухклетные и многоклетные. Порядок насчитывает 750 родов и около 6000 видов. Представители порядка живут как сапрофиты и паразиты. Многие вызывают болезни, появляющиеся в виде пятен на листьях, некрозов тканей, усыхания поражённых органов, махровости цветков и появления *ведьминых мётел*. Большинство грибов рода *фомы* (*Phoma*) вызывают болезни – *фомозы* (например, фомы свёклы, моркови – рис. 125); представители рода *фомопсис* (*Phomopsis*) – болезни цитрусов, баклажан; *цитоспора* (*Citospora*) вызывает усыхание косточковых пород – *цитоспороз*, *аскохита* (*Ascochyta*) – *аскохитоз* (например, гороха) и другие (рис. 125).

Род *септория* (*Septoria*). Большой род (свыше 1000 паразитных видов) грибов, паразитирующих на груше, томатах и др. Все виды септориевых грибов обладают определённым ритмом развития и могут вегетировать с ранней весны до поздней осени.

Этот удивительный мир грибов...

При несоблюдении правил хранения древесины теряется ее естественная окраска. Под действием деревоокрашивающих грибов на торцах появляются пятна, а на боковых поверхностях пятна и полосы, окрашенные в разные цвета и оттенки. В группу грибов, окрашивающих древесину, входят представители различных классов и семейств. Среди них имеются виды базидиальных, сумчатых и несовершенных грибов, причём последние преобладают и по количеству видов занимают первое место. Эта разнородная группа грибов приспособилась к определённым экологическим условиям. Одни грибы, поселяясь на заболони свежесрубленного дерева, вызывают *синеву древесины*, например, синеву хвойных пород, которая приводит к снижению сопротивления древесины ударному изгибу. Другие грибы вызывают *желтизну древесины*, третьи придают древесине либо малиновый, либо коричневый оттенки. Деревоокрашивающие грибы постепенно сменяются грибами второго комплекса поражения древесины, в состав которого входят грибы, разрушающие древесину и вызывающие ее медленное гниение.

Несовершенные грибы представляют собой гетерогенную по происхождению группу грибов, в процессе эволюции полностью утратившие половые стадии и филогенетически связанную с различными группами как аскомицетов, так и базидиомицетов.

ЛИШАЙНИКИ – *LICHENES*

Лихенология: зарождение, становление, развитие

Лихенология – наука, изучающая лишайники. Первые описания лишайников, как и грибов, встречаются у Теофраста.

В 16 веке «немецкие отцы ботаники» – *Брунфельс О.* (1470-1534), *Бок И.* (1498 – 1544), *Фукс Л.* (1501 – 1566) описывали лишайники в числе лекарственных растений как «древесные» мхи. Французский ботаник *Турнефор Ж.* (1656-1708) объединил под именем лишайников (*Lichen*) около 40 представителей различных групп споровых растений, включив в эту группу, кроме лишайников, папоротники, торфяные мхи и печеночники. Линней все известные лишайники отнес к одному роду *Lichen* и в своей системе поместил их среди водорослей.

Основателем лихенологии как самостоятельной науки считается шведский ученый *Ахариус Е.* (1757-1819), который изучил внешний вид лишайников и создал их классификацию на основе морфологических признаков.

Немецкий ботаник *Вальрот В.* (1792-1857) установил, что тело лишайника состоит из бесцветных нитей (гиф) и зеленых клеток, которые он назвал *гонидиями*, относя их к органам размножения. Эти представления в лихенологии удерживались до второй половины 19 века, когда *Швенденер С.* (1829-1919) – немецкий ботаник – открыл двойственную природу лишайников (1868), из которой следовало, что лишайник состоит из двух компонентов: гриба и водоросли, хотя наблюдения в этом направлении ранее проводились де Бари (1866), французским ученым *Борне Э.* (1873), немецким ученым *Шталем Э.* (1874), русскими учеными А.С. Фаминцыным и О.В. Баранецким (1867).

Микроскопическое строение лишайников одним из первых стал применять французский ученый *Тюлян Р.* (1815-1885); он изучал строение слоевищ лишайников и прорастание спор.

Описания наблюдений над размножением лишайников при помощи участков слоевищ, соредиев и спор произвел немецкий ботаник *Мейер Г.* (1782-1856).

Изучением химизма лишайников, преимущественно лишайниковых кислот, в начале 20 века занимались немецкие ученые *Цонф Ф.* (1846-1919), *Гессе О.* (1835-1917) и *Леттау Г.* (1878-1951).

Приоритет в разработке научной классификации (1922-1934) принадлежит австрийскому лихенологу *Цальбрукнеру А.* (1860-1938).

Заметный след в лихенологии оставили русские ученые. Известно, что в русском языке лишайники до 60-х годов 19 века назывались лишаями (народное название) по сходству с кожной болезнью того же названия – коростой, распространяющейся от центра к периферии. Русские медики и ботаники *Вейс Л.И.* (умер в 1869 г.) и *Горяинов П.Ф.* (1796-1865) называли лишайники *ягелями*. Современное название «лишайники» было предложено в 1860 году русским ботаником *А.Н. Бекетовым* (1825-1902).

Русские лихенологи до 20 в. занимались преимущественно изучением видового состава лишайников. В дальнейшем, хотя флористические работы и преобладали, появились исследования систематики и экологии лишайников и взаимоотношения гриба и водоросли в талломах лишайников. В научном мире широко известны первые определители лишайников России, изданные *А.А. Еленкиным* (1906-1911), определители *Н.С. Голубковой*, *А.В. Домбровской*, *Окснера А.Н.* изданные во второй половине 20 века, определитель *Шустова М.В.* (2006).

Взаимоотношения гриба и водоросли в лишайнике

Лишайники – своеобразная группа симбиотических организмов, морфологическую основу тела которых образует гриб – гетеротрофный микобионт (чаще грибы из класса аскомицеты). Автотрофным компонентом лишайников, т. е. фикобионтом являются роды зеленых водорослей или цианей. Автотрофные компоненты лишайников защищены от экстремальных воздействий среды грибными симбионтами.

Существуют три точки зрения о характере взаимоотношений симбионтов в лишайнике: 1) паразитизм гриба на водоросли, 2) взаимоотношения между «хозяином» и «подчиненным», 3) мутуалистический симбиоз.

Первая точка зрения основывается на тех наблюдениях, которые показывают, что гриб у некоторых лишайников образует гаустории, проникающие в клетки водорослей и приводящие к их гибели. Однако доказано, что гриб может питаться сапрофитно, употребляя отмершие клетки и продукты их обмена. Такие взаимоотношения Еленкин назвал *эндопаразитосапрофитизмом*.

Согласно второй точке зрения гриб играет главенствующую роль хозяйина, создающего условия для жизни водоросли; гриб использует органические вещества, создаваемые водорослью очень умеренно, не мешая жизнедеятельности фикобионта.

Сторонники мутуалистического симбиоза между компонентами считают, что фикобионт и микобионт находятся в гармонических отношениях, приносящих обоим компонентам взаимную выгоду: водоросль доставляет единому организму органические соединения, а гриб — воду и минеральные вещества.

В настоящее время большинство ученых склоняется к такому мнению, что отношения между компонентами зависят от меняющихся условий внешней среды, когда в едином организме преобладает то один, то другой симбионт.

Компоненты лишайников

В составе лишайников обнаружено около 20 000 грибов различной морфологии. И относятся, в основном, к сумчатым гребам — пиреномицетам и дискомицетам. Лишь у некоторых тропических и субтропических видов гриб принадлежит к базидиомицетам. Микобионт представлен тонкими простыми или ветвящимися многоклеточными гифами с двуслойной оболочкой; некоторые гифы имеют толстую оболочку, которая способна разбухать от присутствия воды. В оболочках гиф присутствуют пигменты, придающие лишайникам иногда очень яркую окраску (особенно лишайникам, живущим в горах при ярком освещении). Гифы характеризуются верхушечным ростом. Переплетаясь, они создают ложную ткань (плектенхим), которая и составляет основную массу слоевищ лишайников.

Фикобионты лишайников представлены 26-28 родами фотосинтезирующих организмов. Наиболее часто встречаются зеленые водоросли требуксия, трентеполия, хлорелла и как одноклеточные так и нитчатые цианобактерии хроококк, носток, анабена, являющиеся автотрофными компонентами.

Компоненты лишайников по многим признакам отличаются от свободноживущих грибов и водорослей. Прежде всего это относится к водорослям, которые значительно изменены по сравнению со свободноживущими представителями. Так, в слоевищах лишайников уменьшается количество питательных веществ, увеличиваются размеры клеток, колониальные нитчатые представители часто распадаются на

отдельные клетки, почти не развивается слизистое окружение вокруг клеток и нитей.

Распространение лишайников

Лишайники чрезвычайно широко распространены в природе; они обитают по всему миру от пустынь до Арктики на почве, стволах деревьев, скалах, на заборах и т.д. Некоторые из них очень малы, почти не видны невооруженным глазом; другие, например, «олений мох» покрывают огромные площади сплошным ковром. Некоторые виды живут в воде. Лишайники первыми поселяются на каменистых субстратах, их почвообразовательная деятельность велика на голых скалах, ими подготавливается почва для биологической сукцессии одних лишайников другими и поселения сосудистых растений в этих районах. Виды лишайников, у которых автотрофный симбионт представлен цианобактерией, имеют особое значение, т. к. связывают свободный азот в почве.

Лишайники часто смешивают со мхами, о чем свидетельствуют такие названия лишайников как олений мох, исландск-ий мох. Однако главным отличительным признаком лишайников является отсутствие расчленения тела на стебель и листья, а также отсутствие у большинства лишайников зеленой окраски.

Морфология слоевища лишайников

Вегетативное тело лишайников представлено слоевищем. Различают три основных морфологических типа слоевищ лишайников: *накипной, или корковый, листоватый и кустистый*, между которыми встречаются переходные формы (рис. 128). Наиболее простые лишайники – накипные. Они имеют вид зернышек, бугорков, корочек, порошкообразного налета, плотно срастающихся с субстратом, как бы прикипающих к нему. Такие налеты называются *лепрозными*. Лепрозные слоевища чаще всего бывают желтоватого или зеленовато-белого цвета, нередко покрывают большие поверхности скал или стволов деревьев.

Листоватые лишайники имеют вид довольно крупных пластинок, распростертых по субстрату чешуек, розеток и прикрепляющихся к нему при помощи пучков грибных гиф, называемых *ризинами*. Характерной особенностью листоватого слоевища является его дорсовен-

тральное строение, при котором верхняя поверхность отличается по строению и окраске от нижней.



Рис. 128. Талломы лишайников:
1 – корковый; 2 – листоватый (с апотециями); 3 – кустистый (бокальчатый);
4 – кустистый (сильноразветвленный)

Наиболее организованный тип слоевища кустистый. В этом случае лишайники имеют вид вертикальных палочек или кустиков, прикрепленных своим основанием к почве или к коре дерева и свисающих с него вниз. Слоевища кустистых лишайников чрезвычайно разнообразны по форме и размерам. Так, длина одного из эпифитных лишайников – *уснеи длинной* (*Usnea longissima*), свисающей в виде бороды с ветвей лиственниц и кедров в таежных лесах, составляет 7 – 8 м.

Анатомическое строение слоевища лишайников

По анатомическому строению лишайники делятся на 2 группы: *гомеомерные* и *гетеромерные*. Гомеомерные более примитивные. У них грибные и фотосинтезирующие компоненты расположены по всей толще лишайника более или менее равномерно. При гетеромерном строении на поперечном разрезе лишайника отчетливо видны слои. У примитивных форм и некоторых листоватых лишайников их три: *коровой слой*, *слой водорослей* и *сердцевина* (рис. 129). У большинства листоватых лишайников и кустистых форм различают четыре слоя: верхний *коровой слой*, *слой водорослей*, *сердцевину* и нижний *коровой слой*. Каждый из слоев выполняет ту или иную функцию и имеет определенное строение. Коровой слой состоит из плотно пе-

реплетенных грибных нитей, служит защитную (напр. от чрезмерного освещения) и укрепляющую функцию (рис. 130).



Рис. 129. Вертикальный разрез гомеомерного слоевища



Рис. 130. Вертикальный разрез гетеромерного слоевища:

1 – верхняя и нижняя кора; 2 – гонидалиальный слой (слой водорослей); 3 – сердцевина; 4 – ризины

В зоне водорослей осуществляются процессы фотосинтеза, поэтому этот слой размещается непосредственно под верхним коровым слоем. Грибные гифы расположены рыхло. Под слоем водорослей расположена сердцевина. Ее основная функция проведение воздуха к клеткам водорослей, поэтому в сердцевине грибные гифы расположены рыхло. У большинства листоватых лишайников присутствует нижняя кора, отсутствующая у накипных.

Размножение лишайников

Лишайники размножаются вегетативно – частями слоевища, с помощью специальных образований – *соредий* и *изидий* (рис 131), или половым путем. Для многих лишайников характерно исключительно вегетативное размножение кусочками слоевища, которые отламываются особенно в сухую погоду в результате воздействия животных, человека и других факторов внешней среды. Попав в новые местообитания, они образуют новые слоевища.

Соредии – мелкие клубочки, состоящие из одной или нескольких клеточек водорослей, окруженных гифами гриба. Они в большом количестве образуются в зоне водорослей, после созревания давят на коровый слой, который разрывается и соредии выступают наружу. Они образуют порошистую массу на поверхности лишайников, которая разносится ветром и, оказавшись в благоприятных условиях, прорастают в новое слоевище.

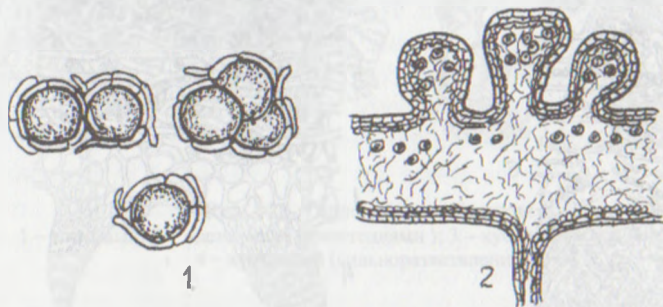


Рис. 131. Соредии (1). Изидии (2)

Изидии имеют вид бородавочек, зернышек, маленьких листочков, образующих выросты на верхней поверхности слоевища. Изидии также состоят из водорослей и грибных гиф, но в отличие от соредий, всегда снаружи покрыты коровым слоем. Оторванные изидии в благоприятных условиях разрастаются в новые слоевища. Изидии встречаются реже, чем соредии.

Перед половым размножением микобионт формирует сначала половые органы. В результате полового процесса образуются плодовые тела, чаще апотеции, имеющие вид дисков. В апотециях формируются сумки – это сумчатые лишайники. Лишь у небольшой группы лишайников споры образуются на базидиях. Споры, выпадая из сумок, образуют мицелий. Дальнейшее развитие этого мицелия и образование слоевища лишайника происходит в том случае, если его гифы встречают водоросль, соответствующую данному виду лишайника, и окружают ее. Так начинается формирование слоевища лишайников.

Условия жизни лишайников

Лишайники растут очень медленно. Это прежде всего относится к накипным лишайникам, их прирост меньше 1 мм в год. Намного бы-

стрее растут листоватые и кустистые формы – до 1–3 см в год. Медленный рост слоевища лишайников является причиной того, что они не могут конкурировать с быстро растущими цветковыми растениями и мхами и заселяют такие экологические ниши, где условия существования слишком суровы для других растений (каменистые породы, почву, кору деревьев, а также стекло, кожу, железо и т.д.). По отношению к субстрату среди лишайников различают несколько основных экологических групп: *эпилитные лишайники* – живущие на поверхности горных пород, *эпифитные* – растущие на коре деревьев и кустарников, *эпиксильные* – обитающие на гниющей древесине, *эпигейные* – растущие на поверхности почвы, *эпифильные* – развивающиеся на хвое и листьях растений, *эпифриофитные* – обитающие на дерновинках мхов.

Лишайники очень чувствительны к свету: отсутствие или недостаточность его препятствует их развитию. В то же время среди лишайников встречаются и тенелюбивые виды. Избыток света не препятствует развитию лишайников, а вызывает у них некоторые морфологические и анатомические изменения; у некоторых из них появляются формы с более узкими лопастями и развивается более толстая, темноокрашенная кора.

Потребность в воде колеблется у лишайников в широких пределах; одни из них способны использовать влагу воздуха, абсорбируя водяной пар даже из очень сухого воздуха, а другие (*амфибические*, или водные) – живут по берегам морей, рек, озер, на камнях и валунах в горных речках.

Лишайники проявляют удивительную устойчивость как к очень высокой, так и низкой температуре. В условиях пустынь лишайники легко переносят нагревание до +50, +60 °С, в полярных районах они выдерживают температуру -40, -50 °С и даже ниже.

Воздействие антропогенного фактора губительно для лишайников. Обеднение лишайниковой растительности происходит из-за вырубki лесов, изменения природных ландшафтов, загрязнения атмосферы дымом, гарью, копотью. Некоторые из них абсолютно не выносят городских условий, другие живут только в городах и населенных пунктах, это свойство лишайников используется для оценки степени загрязненности окружающей среды, особенно атмосферного воздуха. На этой основе развивается особое направление индикационной экологии – *лихеноиндикация*, которая позволила выделять в пределах городов лишайниковые пустыни.

Поселяясь первыми на субстратах, не пригодных для поселения других растений — на скалах, горных отвалах, лишайники постепенно разрушают их. В результате их жизнедеятельности, как пионеров растительности, подготавливается почва для постепенной сукцессии одних лишайников другими и поселения сосудистых растений.

Лишайники тундр служат основным кормом северных оленей: *кладония оленья* (*Cladonia rangiferina*), *кладония лесная* (*Cladonia sylvatica*), *кладония приальпийская* (*Cladonia alpestris*), имеющие общее название *олений мох* (рис. 128, 4).

Вещества, получаемые из видов рода *эверния* (*Evernia*) используются в парфюмерной промышленности. Многие лишайники содержат антибиотические вещества (противовоспалительный препарат «Бинан»). *Цетрария исландская* (*Cetraria islandica*) используется в народной медицине.

Некоторые лишайники съедобны; так *аспицилия съедобная* (*Aspicilia esculenta*), известная среди народов, живущих в пустынях Среднего Востока, под названием *лишайниковая манна*.

Классификация лишайников основывается на характере плодоношения микобионта (класс сумчатые и класс базидиальные), его онтогенеза, строения сумок и морфологических особенностей слоевищ. Фикобионт большой роли в систематике лишайников не играет.

Список литературы

- Базилевская, Н. А. Краткая история ботаники / Н. А. Базилевская, И. П. Белоконь, А. А. Щербаква. — М.: Наука. — 1968. — 310 с.
- Васильков, Б. П. Съедобные и ядовитые грибы средней полосы европейской части СССР: определитель / Б. П. Васильков. — М.-Л.: Изд-во АН СССР. — 1948. — 144 с.
- Гарибова, Л. В. Современные представления о филогенезе и систематике низших грибов / Л. В. Гарибова // В сб. «Проблемы филогении низших растений». — М.: Наука. — 1974. — С. 46-51.
- Гоби Х. Обзорение системы грибов / Х. Гоби. — Пг, 1916.
- Головин П. Н. Принципы систематики низших грибов / П. Н. Головин // Тр. ВИЗР, вып. 23, 1, 1964.
- Голубкова Н. С. Определитель лишайников средней полосы Европейской части СССР. — М.; Л.: Изд-во «Наука». — 1966. — 255 с.
- Горбунова, Н. П. Малый практикум по низшим растениям: учеб. пособие для студентов-биологов ун-тов / Н. П. Горбунов и др. — М.: Высш. школа. — 1976. — 216 с.
- Горленко, М. В. Внутривидовая изменчивость грибов / М. В. Горленко // В сб. «Проблемы филогении низших растений». — М.: Наука. — 1974. — С. 37-42.
- Горленко, М. В. Грибы СССР / М. В. Горленко, М. А. Бондарцева, Л. В. Гарибова, И. И. Сидорова, Т. Г. Сизова. — М.: Мысль. — 1980. — 303 с.
- Горленко, М. В. Курс низших растений: учебник для студентов ун-тов / М. В. Горленко, Л. Л. Великанов, Л. В. Гарибова, Н. П. Горбунова. — М.: Высш. школа. — 1981. — 504 с.
- Даддингтон, К. Л. Хищные грибы — друзья человека / К. Л. Даддингтон // Пер. с англ. — М., 1959.
- Жизнь растений. Т. 2. Грибы. — М.: Просвещение. — 1976. — 479 с.
- Журавлёв, И. И. Болезни лесных деревьев и кустарников / И. И. Журавлёв, Р. А. Крайгауз, В. Г. Яковлев. — М.: Лесная промышленность. — 1974. — 160 с.
- Зеров, Д. К. Основные направления эволюции грибных организмов / Д. К. Зеров, М. Н. Зерова // Украинский бот. журн., 25, №5. — 1968.
- Зерова, М. Н. Питання класифікації асковіїх грибів / М. Н. Зерова // Укр. бот. журн., 21, 1. — 1964.
- Иваненко, Е. Ф. Биохимия витаминов / Е. Ф. Иваненко. — Киев: Высш. школа. — 1970. — 210 с.
- Каракулин, Б. П. О новых принципах классификации сумчатых грибов / Б. П. Каракулин // Сов. Ботаника, 4. — 1941.
- Каратыгин, И. В. Вопросы эволюции и филогении головневых грибов / И. В. Каратыгин // В сб. «Проблемы филогении низших растений». М.: Наука. — 1974. — С. 61-71.
- Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Т. 2. / Главная ред. коллегия: А. М. Бородин, А. Г. Банников, В. Е. Соколов и др. — Изд. 2-е, перераб. и доп. — М.: Лесн. пром-сть. — 1984. — 480 с.
- Курсанов, Л. И. Микология / Л. И. Курсанов. — М.: Учпедгиз. — 1940.
- Лебедева, Л. А. Определитель шляпочных грибов / Л. А. Лебедева. — М.-Л., 1949. — С. 520-521.
- Литвинов, М. А. О критериях вида у Chitridiales / М. А. Литвинов // В сб. «Проблема вида в ботанике», т. 1. — М.-Л.: Изд-во АН СССР. — 1958.

- Любарский, Л. В. Дереворазрушающие грибы Дальнего Востока / Л. В. Любарский, Л. Н. Васильева. – Новосибирск: Наука. – 1975. – 164 с.
- Миркин, Б. М. Современная наука о растительности: учебник / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ. – М.: Логос. – 2001. – 264 с.
- Николаева, Т. Л. Флора споровых растений СССР. Т. 4. Ежевиковые грибы / Т. Л. Николаева. – М.-Л.: Изд-во АН СССР. – 1961. – 433 с.
- Новости систематики низших растений. Т. 38. Сб. статей / Под ред. М.П. Андреева. – СПб.: изд-во С.-Петерб. ун-та. – 2005. – 380 с.
- Окснер, А.Н. Определитель лишайников СССР: Морфология, систематика и географическое распространение. Вып.2. Л.: Наука, 1974. – 283 с.
- Определитель лишайников СССР. Л.: Наука, 1971. Вып.1, – 412 с.; 1975. Вып.3. – 275 с.; 1977. Вып.4. – 344 с.; 1978. Вып.5. – 305 с.
- Пармасто, Э. Х. Определитель рогатиковых грибов СССР сем. Clavariaceae / Э. Х. Пармасто. – М.-Л.: Наука. – 1965. – 166 с.
- Пармасто, Э. Х. Основные вопросы систематики порядка Aphilophorales / Э. Х. Пармасто // Микология и фитопатология, 3, №4. – М.: Наука. – 1969.
- Парнес, В. А. Антон де Бари (1831-1888) / В. А. Парнес. – М.: Наука. – 1972. – 192 с.
- Парнес, В. А. Михаил Степанович Воронин (1838 - 1903) / В. А. Парнес. – М.: Наука. – 1976. – 184 с.
- Потебня, А. А. К истории развития некоторых аскомицетов / А. А. Потебня. – Харьков, 1908.
- Прохоров, В. П. Весенние и осенние дискомицеты: школьный определитель / В. П. Прохоров, Л. П. Теплова. – Чебоксары: Чуваш. кн. изд-во. – 1982. – 32 с.
- Прохоров, В. П. Копротрофные дискомицеты России и сопредельных стран (видовое разнообразие, экология, география и таксономия): автореферат на соискание учёной степени доктора биологических наук / В. П. Прохоров. – М., 1925. – 38 с.
- Сидорова, И. И. О некоторых подходах к установлению филогенетических связей несовершенных грибов / И. И. Сидорова // В сб. «Проблемы филогении низших растений». М.: Наука. – 1974. – С. 72-78.
- Сизова, Т. П. К вопросу о систематике и филогении слизевиков (Mucorphyta) / Т. П. Сизова // В сб. «Проблемы филогении низших растений». – М.: Наука. – 1974. – С. 42-46.
- Современные проблемы микологии, альгологии и фитопатологии / Сб. статей. – М., 1998.
- Сосин, П. Е. Определитель гастеромицетов СССР / П. Е. Сосин. – Л.: Наука. – 1973. – 162 с.
- Томилин, Б. А. Вопросы таксономии пиреномицетов / Б. А. Томилин // Микология и фитопатология, 1,1. – 1967.
- Томилин, Б. А. Вопросы филогении асколокулярных грибов / Б. А. Томилин // В сб. «Проблемы филогении низших растений». – М.: Наука. – 1974. – С. 57-61.
- Тычинин, В. А. Базидиальные грибы (макромицеты) Удмуртии: учебное пособие / В. А. Тычинин. – Удмуртия: УГУ. – 1985. – 104 с.
- Шустов, М.В. Лишайники Приволжской возвышенности. – М.: Наука. – 2006. – 239 с.
- Ячевский, А. А. К филогенетике грибов / А. А. Ячевский // В кн. «Юбилейный сборник, посвященный И.П. Бородину». – Л., 1927.

- Ainsworth G. S. and Sussmann A. S. *The Fungi*. – London, 1965-68.
- Alexopoulos C. J. *Introductory mycology* / C. J. Alexopoulos. – London, 1964.
- Alexopoulos C. J. *Einführung in die Mycologie* / C. J. Alexopoulos. – Stuttgart, 1966.
- Bary de A. *Die Mycetozen (Schleimpilze)*. Ein Beitrag zur Kenntnis der niedersten Organismen. – Leipzig, 1884.
- Bary de A. *Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozen und Bakterien*. – Leipzig, 1881.
- Bessey E. *Morphology and taxonomy of fungi* / E. Bessey. – Philadelphia - Toronto, 1950.
- Claussen P. *Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten, *Pyronema confluens**. Zschr. f. Botan. 4, 1912.
- Esser K. und Kuenen R. *Genetik der Pilze*. – Berlin und Heiderberg, 1965.
- Fischer E. *Ascomycetes*: in Engler und Prantl. – Die natürlichen Pflanzenfamilien, V. 1. Leipzig, s.1, 1897.
- Fischer E. *Gastromyceteae*. In: A. Engler-Prantl. *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Bd. 7a, Leipzig. 1933.
- Fitzpatrick H. M. *The lower fungi. Phycomyces*. N.Y., 1930.
- Fries E. M. *Systema Mycologicum*. – 1821.
- Fuckel L. *Symbolae Mycological* / L. Fuckel // *Jahrb. Nassuisch. Vereins. Naturkunde*, 23, 1869.
- Gäumann E. A. *Die Pilze, Grundzüge ihrer Entwicklungs- geschichte und Morphologie*. E. A. Gäumann. – Basel, 1949.
- Gäumann E. A. *The fungi* / E. A. Gäumann. – N.Y., 1952.
- Gäumann E. A. *Die Pilze* / E. A. Gäumann. Basel, Stuttgart, 1964.
- Gray W. D. and Alexopoulos G. J. *Biologi of the Myxomycetes*. – N.Y., 1968.
- Harley J. A. *The Biologi of Mykorrhiza* / J. A. Harley. – London, 1959.
- Hawker I. E. *Fungi* / I. E. Hawker. – London, 1966.
- Henning, M. *Handbuch für Pilzfreunde* / M. Henning. – Band 2. – Jena: Fischer. – 1971. – 467 pp.
- Ingold C. T. *The Biology of Fungi*. – London, 1961.
- Kreisel H. *Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze* / H. Kreisel. – Jena, 1969.
- Lindau G. *Pyrenomycetinae* / G. Lindau // In «Engler und Prantl. *Die natürlichen Pflanzenfamilien*». Bd. 1. – Leipzig, 1897. – S. 1.
- Linder D. H. *Evolution of the basidiomycetes and its relation to the terminology of the basidium*. – Mycologia, 1940.
- Lister A. L. *Monograph of Mycetoza*. – London, 1925.
- Lobanov N. W. *Mykotrophie der Holzpflanzen*. – 1960.
- Lutrell E. S. *Taxonomy of the Pyrenomyces* / E. S. Lutrell. – Univ. Missouri Stud., 24, 3, 1951.
- Lutrell E. S. *Classification of the Loculoascomycetes* / E. S. Lutrell. – *Phytopatologi*, 55, 8, 1965.
- Moreau F. *Les champignons*, t. 2 / F. Moreau. – Paris, 1953.
- Müller E., Arx J. A. *Die Gattungen der Didymosporen Pyrenomyces*. – *Beiträge zur Kryptogon. Fl. der Schweiz.*, 11,2, 1962.
- Müller E. und Löffler W. *Mycologie*. – Stuttgart, 1971.

- Nannfeldt J. A. Studien über die Morphologie und Suestematic der nichtlichenisierten inoperculaten Discomyceten. – Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsaliensis, ser. 4,8, 1932.
- Pilat A. (Red.) Gasteromycetes in Flora CSR, B. Svaz. 1. Praha, 1958.
- Pilat A. Houby Československa. ACADEMIA, Praha, 1969.
- Saccardo P. A. Sylloge Fungorum, vv 1.–25. Patavii, 1882-1931.
- Singer R. The Agaricus in modern Taxonomy. – Weinheim, 1962.
- Sparrow F. K. Interrelationships and phylogeny of the aquatic Phycomycetes / F. K. Sparrow // Mycologia, 50, №6. – 1958.
- Strasburger, E. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen / E. Strasburger, F. Noll, A. F. W. Schimper. – Jena: Fischer. – 1971. – 842 pp.
- Talbot P. H. Fossilized pre-patouillardian taxonomy. – Taxon, 17, 6.
- Walker J. C. Plant Pathologi / J. C. Walker. – London, 1969.

Оглавление

Микология: зарождение, становление, развитие	3
Систематика и эволюция грибов	5
Размножение и онтогенез грибов	9
Физиологические и биохимические исследования грибов	11
Изучение микоризы	12
Развитие отечественной практической микологии.	
Изучение микофлоры	12
НАДЦАРСТВО ЯДЕРНЫХ ОРГАНИЗМОВ	16
ЦАРСТВО ГРИБЫ	16
ОТДЕЛ СЛИЗЕВИКИ	17
КЛАСС МИКСОГАСТРОВЫЕ	19
КЛАСС ПЛАЗМОДИОФОРОВЫЕ	21
ОТДЕЛ НАСТОЯЩИЕ ГРИБЫ	24
Строение мицелия грибов	24
Видоизменения мицелия	24
Строение клетки	30
Размножение грибов	31
Питание грибов	35
Экологические группы грибов	35
Практическое значение грибов	36
Классификация грибов	37
КЛАСС ХИТРИДИОМИЦЕТЫ	37
Порядок хитридиевые	38
Порядок бластокладиевые	42
Порядок моноблефаридовые	43
КЛАСС ООМИЦЕТЫ	45
Порядок сапролегниевые	45
Порядок пероноспорные	47
КЛАСС ЗИГОМИЦЕТЫ	50
Порядок мукоровые	51
Порядок энтомофторовые	54
КЛАСС АСКОМИЦЕТЫ	55
Подкласс ГЕМИАСКОМИЦЕТЫ	61
Порядок первично сумчатые	61
Порядок плектасковые	67
Порядок тафриновые	70
Группа порядков пиреномицеты	73
Порядок эризифовые	73
Порядок спорыньевые	76
Группа порядков дискомицеты	78

Порядок гелоциевые	81
Порядок фацидиевые	86
Порядок пецицевые	87
Порядок трюфелевые	94
Подкласс локулоаскомицеты	95
Порядок дотидеальные	95
КЛАСС БАЗИДИОМИЦЕТЫ	96
Порядок экзобазидиальные	99
Порядок афиллофоровые	109
ТРУТОВЫЕ ГРИБЫ	114
Порядок агариковые, или пластинниковые	122
Группа порядков гастеромицеты	134
Порядок ложнодождевиковые	138
Порядок дождевиковые	138
Порядок гнездовковые	143
Порядок весёлковые, фаллюсовые	144
Подкласс Гетеробазидиомицеты	145
КЛАСС СКЛЕРОБАЗИДИОМИЦЕТЫ	147
Порядок головнёвые	148
Порядок ржавчинные	152
КЛАСС ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ	158
Порядок гифомицеты	160
Порядок меланкониевые	165
Порядок сферопсидальные	167
ЛИШАЙНИКИ	168
Лихенология: зарождение, становление, развитие	168
Взаимоотношения гриба и водоросли в лишайнике	169
Компоненты лишайников	170
Распространение лишайников	171
Морфология слоевища лишайников	171
Анатомическое строение слоевища лишайников	172
Размножение лишайников	173
Условия жизни лишайников	174
Значение лишайников	176
Список литературы	177

Для заметок

Издательство «Лань»

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ

Учреждение культуры

Получено в печать 22.09.2008.
Формат 60x90/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Тираж 100 экз. Заказ № 122.
Физ. лиц. к. 11.31. Тираж 100 экз. Заказ № 122.

Отпечатано в типографии «Новое Время»
423014, г. Рабочее, ул. Коммунальная, 200.
Тел. (8332) 41-57 98.

	Порядок гелиоспоровые	81
IV	Порядок фитидиальные	86
	Порядок пеллициальные	87
	Порядок профузные	98
	Подкласс докучаевоподобные	93
	Порядок реткудиальные	85
KL	КЛАСС БАЗИДИОМИЦЕТЫ	96
V	Порядок хемобазидиальные	99
VI	Порядок аридофоровые	109
	ТРЕТЬЕЕ КЛАСС	114
	Порядок эвасиновые, или пластинчатые	122
	Группа паразитов гистериомицеты	134
	Порядок дождевые	138
	Порядок дождевые	138
	Порядок гелиоспоровые	149
	Порядок асбланные, фаллоидные	148
KL	КЛАСС СКЛЕРОБАЦИДИОМИЦЕТЫ	148
	Порядок головчатые	148
	Порядок разветвленные	152
KL	КЛАСС ДИТЕРОМИЦЕТЫ	158
	Порядок гарфовые	160
	Порядок беловолосые	163
	Порядок сферосадковые	167
LI	КЛАСС ЛИШАЙНИКИ	168
	Лишайниковые, паразитные, лишайниковые	168
	Валикоподобные гриба	169
	Компоненты лишайников	176
	Разнообразие лишайников	176
	Морфология слоевищ	177
	Анатомическое строение слоевища лишайников	172
	Размножение лишайников	173
	Условия жизни лишайников	174
	Значение лишайников	176
Список литературы		177

Людмила Петровна Теплова

СЛИЗЕВИКИ. ГРИБЫ. ЛИШАЙНИКИ

Учебное пособие

Подписано в печать 22.09.2008.
 Формат 60x84/16. Бумага офсетная.
 Печать оперативная. Гарнитура Таймс.
 Физ. печ. л. 11,5. Тираж 100 экз. Заказ № 122.

Отпечатано в типографии «Новое Время».
 428034, г.Чебоксары, ул.Мичмана Павлова, 50/1.
 Тел.: (8352) 41-27 98.

