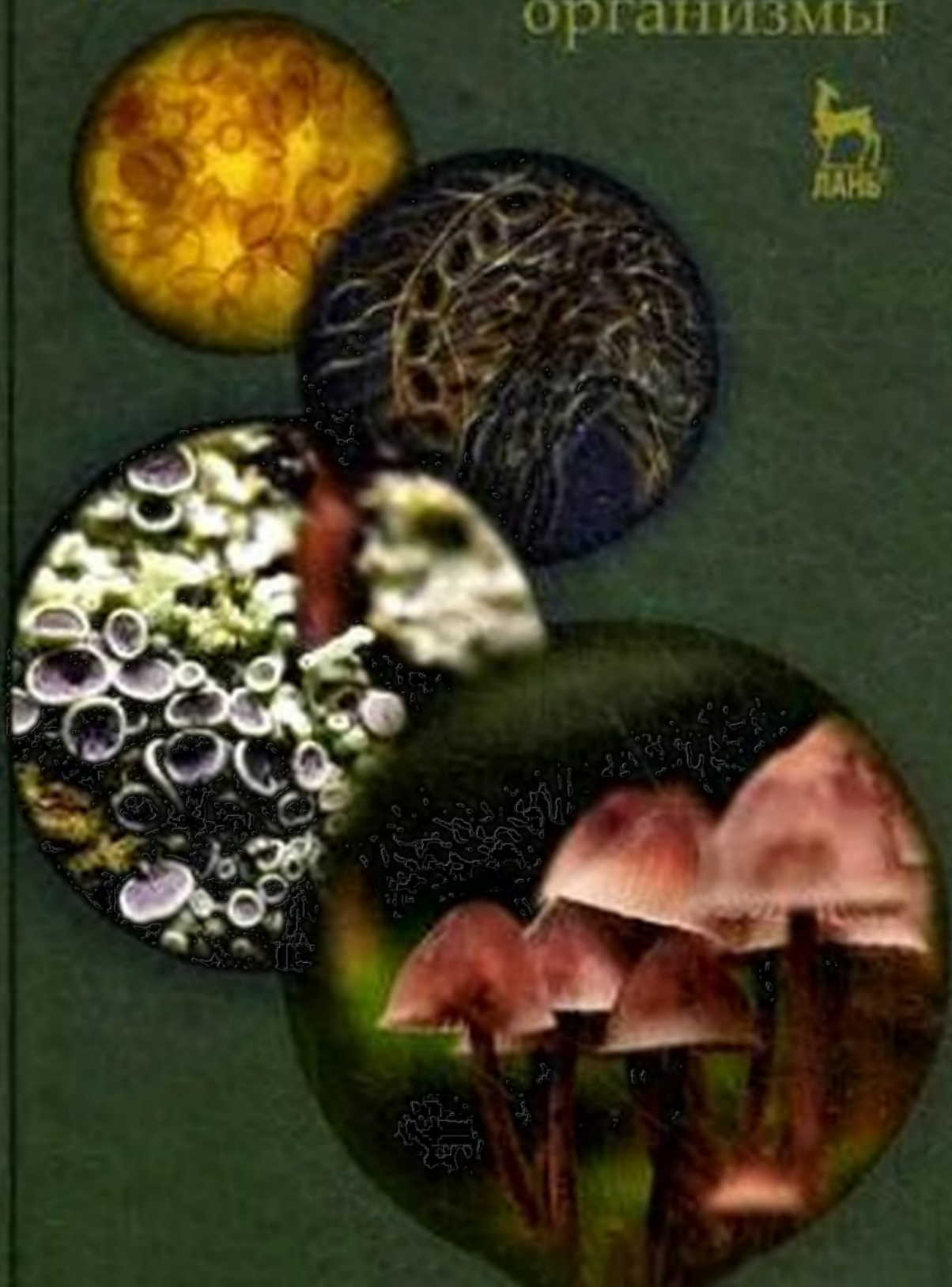


Л. Г. Переведенцева

# МИКОЛОГИЯ

грибы и грибоподобные  
организмы



Л. Г. ПЕРЕВЕДЕНЦЕВА

# МИКОЛОГИЯ

## ГРИБЫ И ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

Издание второе,  
исправленное и дополненное

**ДОПУЩЕНО**

*Учебно-методическим объединением  
по классическому университетскому образованию  
в качестве учебника для студентов, обучающихся  
по направлению 020200 — «Биология»  
и специальности 020204 — «Ботаника»*



• САНКТ-ПЕТЕРБУРГ •  
• МОСКВА • КРАСНОДАР •  
2012

ББК 28.591я73

П 27

**Переведенцева Л. Г.**

**П 27** Микология: грибы и грибоподобные организмы: Учебник. 2-е изд., испр. и доп. — СПб.: Издательство «Лань», 2012. — 272 с.: ил. — (Учебники для вузов. Специальная литература).

**ISBN 978-5-8114-1292-1**

В учебнике изложены основы современной систематики, биологии и экологии грибов и грибоподобных организмов. Обсуждаются вопросы становления и развития микологии как науки, происхождение и место грибов в системе органического мира. Уделяется внимание характеристике эколого-трофических групп грибов и их значению в природе и жизни человека.

Учебник предназначен для студентов и преподавателей классических и педагогических университетов, сельскохозяйственных, лесохозяйственных и медицинских вузов при изучении курсов и спецкурсов по микологии, экологии грибов, ботанике. Учебник будет полезен преподавателям средних школ, лицеев, гимназий.

**ББК 28.591я73**

**Рецензенты:**

*Е. М. ШКАРАБА* — кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники Пермского государственного педагогического университета; *Л. В. ГАРИБОВА* — доктор биологических наук, профессор кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова.

**Обложка**

*Е. А. ВЛАСОВА*

*Охраняется законом РФ об авторском праве.  
Воспроизведение всей книги или любой ее части  
запрещается без письменного разрешения издателя.  
Любые попытки нарушения закона  
будут преследоваться в судебном порядке.*

© Издательство «Лань», 2012

© Л. Г. Переведенцева, 2012

© Издательство «Лань»,

художественное оформление, 2012

---

---

## ПРЕДИСЛОВИЕ

**И**сследованием грибов занимается наука микология. В последние годы появилось значительное количество новых данных, многие вопросы, особенно касающиеся систематики грибов, циклов развития, трактуются по-новому. Однако на лекциях и лабораторных занятиях нет возможности осветить весь материал, предусматриваемый программой. В связи с этим возникла необходимость в публикации учебника «Микология: грибы и грибоподобные организмы». В предлагаемом издании рассматриваются морфологические особенности, систематика, экология, практическое использование представителей грибов и грибоподобных организмов. Учебник будет способствовать освоению студентами довольно сложного материала о грибах, позволит ориентироваться им в научной, научно-популярной литературе, в массе информации, имеющейся в Интернете.

В учебнике представлено довольно много иллюстраций из отечественной и зарубежной литературы. После названия рисунка в квадратных скобках указан номер используемого источника по прилагаемому списку литературы.

Учебник рассчитан на студентов, изучающих спецкурс «Микология», курсы «Экология грибов», «Ботаника». Изложенные материалы будут интересны студентам, изучающим микологию в рамках общеобразовательного курса ботаники, а также преподавателям вузов и школ.

В тексте материал дифференцирован на основной и дополнительный: основной материал изложен обычным шрифтом; дополнительная информация напечатана более мелким шрифтом.

Все замечания по материалам учебника «Микология: грибы и грибоподобные организмы» будут с благодарностью приняты автором и учтены в дальнейшем.

---

---

## СТАНОВЛЕНИЕ И РАЗВИТИЕ МИКОЛОГИИ КАК НАУКИ

**Г**рибы — обширная группа организмов, включающая около 70...120 тыс. видов. Это лишь незначительная часть предполагаемого их количества. Так, еще Э. М. Фриз (1794–1878) считал грибы самой многочисленной группой растительных организмов. В настоящее время Д. Хоуксворт предполагает, что существует около 1,5 млн видов грибов.

Шляпочные грибы известны человеку с глубокой древности. В своих трудах упоминали о некоторых съедобных (шампиньоны, трюфели) и ядовитых грибах такие известные ученые, как Аристотель (IV в. до н. э.), Теофраст (III в. до н. э.), Диоскорид (I в.). Плиний-младший (I в.) обратил внимание на обилие трутовиков на стволах деревьев и причислил эти организмы к грибам. Первые попытки классификации грибов принадлежат именно ему. Он делил все грибы на съедобные и ядовитые. В Риме среди съедобных ценился цезарский гриб. Римляне были хорошо осведомлены о ядовитых свойствах грибов и умело использовали их для устранения неугодных им людей. Предположительно, ядовитые грибы стали причиной смерти римского императора Клавдия, французского короля Карла VI, Папы Римского Клементя VII.

Грибам поклонялись племена ацтеков, о чем говорят находки каменных статуэток грибов (рис. 1). Наскальные изображения людей-грибов также свидетельствуют о поклонении им народов, населявших Сибирь.



Рис. 1  
Каменные статуэтки грибов [77]

Однако сведений об истинной природе грибов, их биологии не было. Возникновение грибов после дождей связывали с ударами молнии. Появление грибов на листьях растений объясняли влиянием росы или продуктов выделения растений.

В истории становления микологии как науки выделяют несколько этапов. **Первый этап**, продолжающийся до середины XIX в., связан с накоплением материала, описанием новых видов, попытками их классификации. Первые научные данные о грибах относятся ко второй половине XVI в. В этот период натуралист К. Клузиус (1526–1609), используя собственные сборы и материалы других исследователей, составил первую систематическую сводку о грибах. Бесценна его коллекция, состоящая из 221 акварельного рисунка грибов, известная под названием Кодекс Клузиуса (хранится в библиотеке Лейденского университета в Голландии).

Обычно грибы изучались попутно с другими организмами. Первым специалистом в области микологии считают итальянского ученого П. Микели. Совершенствуя оптические приборы, он сделал открытие (1729), согласно которому грибы образуются в процессе прорастания мельчайших крупинок, названных позднее спорами. В результате грибы были причислены к царству растений. Так был развеян миф о загадочном возникновении шляпочных грибов. Знаменитый ученый К. Линней (1707–1778) внес свой вклад и в развитие микологии. Вначале он относил грибы к царству животных, обнаружив некоторое их сходство с полипами. Впоследствии он определил их в XXIV класс своей знаменитой системы, куда также были включены водоросли. Попытка Линнея систематизировать организмы способствовала возникновению новой науки о грибах — микологии. Большая работа по обобщению данных о грибах была проделана Х. Линком (1767–1850).

Впоследствии, опираясь на накопленный материал по грибам, голландский исследователь Х. Г. Пирсон (1755–1836) и шведский ученый Э. М. Фриз (1794–1878) предприняли попытку систематизировать грибы. Эти ученые стали основоположниками систематики грибов, являясь представителями различных течений. Так, Пирсон стремился к формированию естественной группировки грибов, следуя воззрениям Ламарка. Фриз большое значение придавал анатомическим методам исследований, вслед за Линнеем придерживаясь создания искусственной системы. Фриз предложил выделить грибы в самостоятельное царство. Эта идея в то время не нашла широкого распространения и была поддержана впоследствии лишь некоторыми учеными: Кохардом (1939), Б. М. Козо-Полянским (1947) и др. Многие виды и роды, установленные этими учеными, сохранились до сих пор в микологической номенклатуре.

В первой половине XIX в. активно ведутся исследования с целью выявления микобиоты различных регионов, параллельно изучаются филогения грибов, их строение, цитология. Большое значение приобретают исследования паразитических грибов. Этот период знаменуется дея-

тельностью таких ученых, как А. И. Корда (1809–1849), Г. Л. Рабенгорст (1806–1881), И. М. Барклей (1803–1889), М. К. Кук (1825–1914).

Грибы в России изучались сначала путешественниками. Даже у Линнея есть публикации (1737, 1792) о нахождении в России 155 видов грибов. Первые значительные микологические работы относятся к 1750 г. и связаны с деятельностью С. П. Крашенинникова (1713–1755). Им был составлен список, включающий 430 видов грибов, собранных в окрестностях Петербурга. К 1836 г. Н. А. Вейнман (1782–1868) описал 1123 вида грибов, произрастающих в России. Этому знаменитого ученого по заслугам считают первым русским микологом.

**Второй этап** характеризуется подъемом в развитии микологии (со второй половины до конца XIX в.). Изучаются онтогенез и филогенез у грибов, исследуются циклы развития, особенно паразитических видов. В это время закладываются научные основы фитопатологии — науки о болезнях растений. Взоры микологов устремляются на исследование не только макроскопических, но и микроскопических грибов. Этот период связан с работами выдающихся ученых — братьев Тюлан во Франции, А. де Бари (1831–1888) в Германии. Так, Л. Тюлан (1815–1885) установил, что явление **плеоморфизма** характерно для всех групп грибов. Плеоморфизм — наличие различных последовательных спороношений в сложном жизненном цикле грибов. Это открытие является одним из самых крупных в микологии. До этого многие стадии спороношения одного и того же вида принимали за разные виды. А. де Бари является основоположником экспериментальной микологии и по праву считается отцом микологии. Он был автором первой филогенетической классификации грибов, основанной на признании их происхождения от водорослей. Ботанический институт в Страсбурге становится центром микологических исследований. Огромной заслугой А. де Бари явилось создание большой школы микологов и фитопатологов, среди которых было много русских ученых. Изучение видового разнообразия грибов в этот период не потеряло актуальности, исследования

проводятся в различных уголках земного шара. Накопленный материал был обобщен П. Саккардо (1845–1920), который описал все известные к этому времени виды грибов земного шара. В 25 томах были представлены сведения о 74 323 видах. Большая роль в развитии микологии принадлежит О. Брефельду (1839–1925), разработавшему методы получения чистых культур грибов.

В России Л. С. Ценковский (1822–1887) заложил основы изучения морфологии и циклов развития грибов и миксомицетов, его работы по этим вопросам считаются классическими. По отзывам современников, Л. С. Ценковский постепенно открывал перед наукой замечательный мир микроорганизмов. Он создал научные школы ботаников и бактериологов.

Интересы М. С. Воронина (1838–1903), ученика де Бари, касались различных сторон микологии, его многочисленные работы связаны с изучением сложных явлений в жизни грибов. Он занимался исследованием капустной килы, ржавчины подсолнечника, биологии микоризных грибов. Появление большинства его работ вызвано практическими потребностями сельского хозяйства. М. С. Воронина по праву считают отцом русской микологии и основателем русской фитопатологии.

Третий этап в развитии микологии характеризуется развитием физиологии и биохимии грибов (конец XIX — середина XX в.). На грибы обращают внимание не только микологи, но и физиологи растений, изучавшие у них различные физиологические процессы (дыхание, брожение, метаболизм). Многие исследования носят экологический характер, так как в ходе их выяснялось влияние факторов среды на онтогенез грибов (Г. Клебс и др.). С развитием техники появляется возможность изучения клетки грибов, ее химического состава. С этой целью П. Данжаром, Р. Гернером, П. Клауссеном применялся цитологический метод. Большое внимание уделяется исследованию биологических особенностей патогенных грибов, возбудителей болезней у растений, животных и человека.

В России в этот период развиваются практически все известные направления микологии. Систематик и морфо-

лог Н. В. Сорокин (1846–1909) известен своими работами в области изучения паразитических грибов растений и животных. Возникшие благодаря ему научные направления в области микробиологии развивались в опытах Ф. М. Каменского (1851–1912), впервые описавшего мицелий гриба на корнях растений (микориза); Ф. М. Породько (1877–1948), получившего за работу по изучению изменения бродильной активности дрожжей в зависимости от усиленного питания пептоном степень кандидата наук по окончании университета; И. Л. Сербинова (1872–1925), автора учебника «Общая микробиология» (1916), который изучал бактериальные болезни растений, строение и биологию хитридиевых грибов, описал новые виды фитопатогенных бактерий и грибов.

Выдающийся ученый А. А. Ячевский (1863–1932) исследовал видовое разнообразие грибов, а также ржавчинные и мучнисто-росяные грибы, бактериальные и вирусные болезни растений. Основные его труды посвящены систематике и филогении грибов. Он является автором первого на русском языке определителя грибов (1897). Известна большая организаторская деятельность А. А. Ячевского. В 1902 г. в Петербурге им создана Центральная ботаническая станция, в 1907-м — Бюро по микологии и фитопатологии при Министерстве сельского хозяйства, отдел микологии и фитопатологии (впоследствии лаборатория микологии им. А. А. Ячевского) при Институте опытной агрохимии. Под руководством А. А. Ячевского регулярно издавался сборник «Материалы по микологии и фитопатологии». Являясь профессором высших учебных заведений в Петербурге, он был известен своей активной просветительской деятельностью.

В. А. Траншель (1868–1941) занимался в основном изучением биологии ржавчинных грибов, которые были собраны им лично или входили в многочисленные коллекции. Он предложил метод исследования разнохозяйности ржавчинных грибов, ныне используемый во всем мире.

Л. И. Курсанов (1877–1954) исследовал морфологию и цитологию грибов, главным образом ржавчинных, взаимоотношения паразитных грибов и растений-хозяев.

Им был внедрен цитологический метод в микологию. Его учебник «Микология» до настоящего времени популярен среди микологов.

Н. А. Наумов (1888–1959), ученик А. А. Ячевского, продолжил исследование микобиоты различных регионов, в особенности европейской части СССР, Средней Азии, Алтая, Дальнего Востока. Основные его работы посвящены систематике мукооровых грибов, им описано около 200 новых видов. Известны исследования ученого по фитопатологии, посвященные явлениям и проблемам паразитизма, иммунитета, фузариоза и ржавчины хлебных злаков, килы капусты. Много времени Н. А. Наумов уделял педагогической работе как профессор ленинградских высших учебных заведений. Им было написано большое количество учебников и учебных пособий, переведенных на разные языки.

Известнейший русский миколог А. С. Бондарцев (1877–1968) проводил микологические и фитопатологические исследования в различных районах СССР, опубликовал руководство «Грибные болезни культурных растений и меры борьбы с ними», долгое время бывшее единственным учебником по фитопатологии. Широко известен его фундаментальный труд «Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа».

В XX в. микологические исследования во всех указанных направлениях осуществляются плеядой ученых и научными коллективами всех отделений Российской академии наук и высших учебных заведений. Статьи по микологии публикуются главным образом в журналах «Микология и фитопатология» (с 1967) и «Новости систематики низших растений» (с 1964 г.).

Во второй половине XX в. благодаря работам Р. Уиттейкера (1969) и А. Л. Тахтаджяна (1970) грибы рассматриваются в ранге царства во всех современных системах. В этот период начинает складываться новый, **четвертый, этап** в развитии микологии, связанный с изучением генетики грибов. Именно потребности человеческого общества стимулировали развитие нового направления микологии: грибы, продуцирующие разнообразные биологически ак-

тивные вещества — ферменты, антибиотики, фитогормоны, становятся популярны как объекты биотехнологии. Американские ученые, лауреаты Нобелевской премии Д. Бидл (1903–1989) и Э. Тейтем (1909–1975), открыв биохимические мутанты у сумчатого гриба *Neurospora crassa*, заложили основы биохимической генетики. Развитие этого направления шло от решения вопросов прикладного характера, связанных с селекцией грибов, используемых в биотехнологии, до выяснения вопросов теоретической микологии. В частности, поднимаются проблемы систематики грибов, филогении, изучения вида в онтогенезе и на популяционном уровне, его экологических особенностей. В последнее время становится популярной молекулярная систематика, или **геносистематика**, в основе которой лежит сравнение ДНК исследуемых организмов, что позволяет сопоставлять генотипы, а не фенотипы. На основе генного анализа в настоящее время пересмотру подвергаются все системы живых организмов, в том числе грибов.

---

---

# СИСТЕМАТИКА И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ГРИБОВ

**Систематика** — наука о разнообразии организмов и их взаимоотношениях друг с другом. Систематика грибов является одним из основных разделов микологии. *Задачи систематики* — описание, определение видов и их классификация, восстановление путей эволюционного развития грибов.

Системы могут быть искусственными, естественными и филогенетическими. В **искусственных системах** объединение видов осуществлялось на основе одного или немногих общих морфологических признаков. Такие системы не всегда отражали генетические связи между группами организмов. Венцом искусственных систем явилась система органического мира, созданная К. Линнеем. В ней грибы и некоторые другие организмы были отнесены к XXIV классу под названием «хаос». **Естественные системы** основаны на сходстве большого количества признаков (не только морфологических). На основе естественных создаются **филогенетические системы**, в которых отражаются эволюционные связи между организмами.

Грибы чрезвычайно трудно систематизировать по ряду причин.

1. У грибов, в отличие от высших растений, невелико разнообразие морфологических признаков. Особенно это касается вегетативной части таллома. Имея перед собой лишь мицелий гриба, трудно установить его принадлежность даже к отделу. Например, у сумчатых и базидиаль-

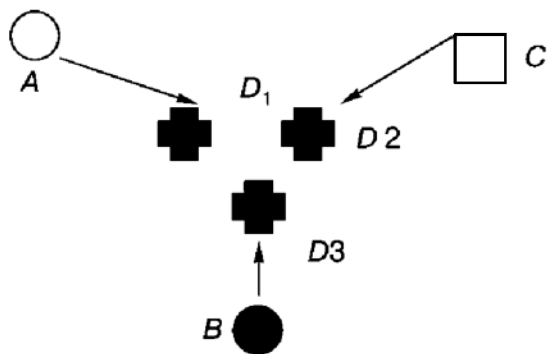


Рис. 2

Конвергентное сходство грибов

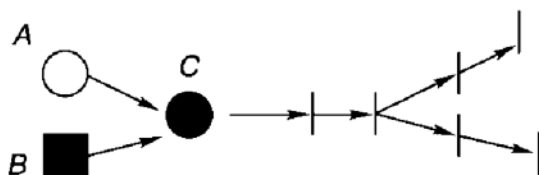


Рис. 3

Упрощенная схема симгенеза [9]

ных грибов мицелий с перегородками. Различие же их лишь в том, что у базидиальных грибов обычно (но не всегда) над перегородкой образуется вырост — **пряжка**.

2. Грибы часто обладают одинаковым строением в силу **конвергентного сходства**, обусловленного, например, паразитическим образом жизни. На схеме (рис. 2) показано, что виды *A*, *B*, *C* в онтогенезе имеют похожие стадии развития:  $D_1$ ,  $D_2$ ,  $D_3$ .

3. Грибы имеют особый тип эволюционного процесса (**симгенез**). В результате этого процесса объединяются геномы организмов ( $A + B$ ), относящихся даже к разным царствам. Новый организм (*C*) дает начало новой эволюционной линии (рис. 3).

4. По грибам существует мало палеомикологических материалов. Так как споры грибов довольно устойчивы к факторам внешней среды, то спорово-пыльцевой анализ широко используется в палеомикологии. Имеются отпечатки растений с паразитическими грибами, а также окремненные остатки шляпочных и трутовых грибов.

## МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ГРИБОВ

На разных этапах развития систематики грибов преобладали определенные методы их изучения, что было обусловлено уровнем знаний и развитием техники.

1. До XX в. наиболее распространенным методом построения классификационных систем был сравнительно-морфологический.

2. Позднее большое значение приобретает онтогенетический подход, что особенно важно для выявления разных стадий развития одного вида в ходе онтогенеза, особенно сумчатых грибов.

3. В последнее время развивается ультраструктурный подход. При классификации грибов учитывается строение крист митохондрий, наличие сформированных диктиосом, строение жгутикового аппарата, порового аппарата септ.

4. Знание различий биохимического состава грибов применяется в хемотаксономии. При этом учитываются состав полисахаридов клеточной стенки, путь синтеза лизина и др.

5. С 1990-х гг. при построении систем используется молекулярная систематика (геносистематика), основанная на выяснении нуклеотидной последовательности определенных генов. Методы геносистематики имеют как положительные, так и отрицательные черты. Положительным является то, что они объективны, воспроизводимы, на молекулярном уровне редко возникает конвергенция, что позволяет проверить гипотезы филогенетических связей. Отрицательной оказывается тенденция судить об эволюции организмов по результатам исследования эволюции отдельных генов (18 S и 28 S РНК).

## НОМЕНКЛАТУРА И ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ КАТЕГОРИИ ГРИБОВ

В названиях грибов, как и в названиях других организмов, используется бинарная номенклатура, предложенная К. Линнеем. Основной единицей в систематике является вид. Каждый вид имеет научное название, состоящее из двух слов, обозначающих родовую принадлежность и видовой эпитет. Кроме того, нередко существуют народные названия, которых у организма может быть множество, что часто приводит к путанице. Например, *Leccinum scabrum* (Bull.: Fr.) S. F. Gray (первое слово — род, а все вместе — вид) — обабок обыкновенный. По-русски этот гриб называется березовик, подберезовик, обабок. После

названия вида следуют сокращенные фамилии авторов. В скобках указан автор, который впервые обнаружил видовое название гриба. За скобками приводится автор, который произвел изменения и предложил данную комбинацию видового и родового названия. Существует Международный кодекс ботанической номенклатуры (МКБН), в котором детально разработаны правила наименования растений и грибов.

Таксоны выше рода имеют названия с унифицированным окончанием, по которым можно определить принадлежность вида к тому или иному таксономическому рангу. Например, обабок обыкновенный (подберезовик) в системе таксонов будет выглядеть следующим образом (табл. 1).

Кроме перечисленных основных таксономических рангов (вид, род, семейство, порядок, класс, отдел, царство), в сложных системах используются такие категории, как подцарство, подотдел, подкласс, подпорядок, подсемейство, подрод. У вида могут быть разновидности (*Varietas*), формы (*Forma*).

При необходимости царства объединяют в надцарства (империи), отделы — в надотделы, классы — в надклассы и т. д.

Таблица 1

Таксономическая характеристика  
*Leccinum scabrum* (Bull: Fr.) S. F. Gray

Название таксона		Единое окончание для таксона	Название таксона
русское	латинское		
Царство	<i>Regnum</i>	—	<i>Fungi</i>
Отдел	<i>Divisio</i>	<i>...mycota</i>	<i>Basidiomycota</i>
Класс	<i>Classis</i>	<i>...mycetes</i>	<i>Basidiomycetes</i>
Порядок	<i>Ordo</i>	<i>...ales</i>	<i>Boletales</i>
Семейство	<i>Familia</i>	<i>...aceae</i>	<i>Boletaceae</i>
Род	<i>Genus</i>	—	<i>Leccinum</i>
Вид	<i>Species</i>	—	<i>L. scabrum</i> (Bull.: Fr.) S. F. Gray

---

---

## МЕСТО ГРИБОВ В СИСТЕМЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Практически все живые организмы можно разделить по структурно-морфологическому строению на две группы (надцарства, империи): прокариоты (доядерные) и эукариоты (ядерные).

**Прокариоты** (*Procaryota*) не имеют ядерной оболочки, хромосом. Настоящий половой процесс (мейоз) и митоз отсутствуют. Нет пластид, митохондрий, эндоплазматической сети, телец Гольджи, микротрубочек. В клеточной стенке может быть глюкопептид **муреин**. Жгутиков чаще всего нет либо они устроены просто. Пищевых вакуолей нет, но имеются газовые вакуоли. Многие могут фиксировать атмосферный азот, дыхание анаэробное и аэробное, чувствительны к антибиотикам, но устойчивы к облучению. К прокариотам относятся бактерии, актиномицеты, цианобактерии (сине-зеленые водоросли). Все остальные организмы относятся к эукариотам.

**Эукариоты** (*Eucaryota*) имеют ядро, окруженное мембраной, генный материал находится в хромосомах, состоящих из нитей ДНК и белков. Имеются настоящий половой процесс, мейоз и митоз. В клетках могут быть пластиды, митохондрии, эндоплазматическая сеть, тельца Гольджи, микротрубочки, пищевые вакуоли. Жгутики сложного строения. Как правило, эукариоты не фиксируют атмосферный азот, являются аэробами или вторичными анаэробами. Не чувствительны к антибиотикам, но чувствительны к облучению.

Другой принцип классификации организмов — эколого-трофический. В соответствии с ним выделяют царства:

растения, животные, грибы. К растениям относятся **автотрофные** (фотосинтезирующие) **организмы**. В экосистемах они являются **продуцентами**. К животным относятся **зоотрофные организмы**, питающиеся другими организмами. Они составляют группу **консументов**. Для грибов характерно **осмотрофное питание** (поглощение веществ всем телом). Они являются **редуцентами**.

Примером реализации изложенного подхода при построении классификационных систем являются системы Р. Уиттекера (1969) — 2 надцарства, 5 царств, и А. Л. Тахтаджяна (1973, 1976) — 2 надцарства, 4 царства.

Система Р. Уиттекера, усовершенствованная Л. Маргелис (1983), показана в упрощенном варианте на рис. 4.

К прокариотам относится царство монеры — *Monera*. Эукариоты объединяют четыре царства: растения, животные, грибы, различающиеся способами питания (фототрофный, зоотрофный, осмотрофный), способами развития, и царство **протоктисты** (*Protoctista*), или протисты (*Protista*), где сосредоточены организмы простого строения, имеющие чаще всего жгутиковые стадии в цикле

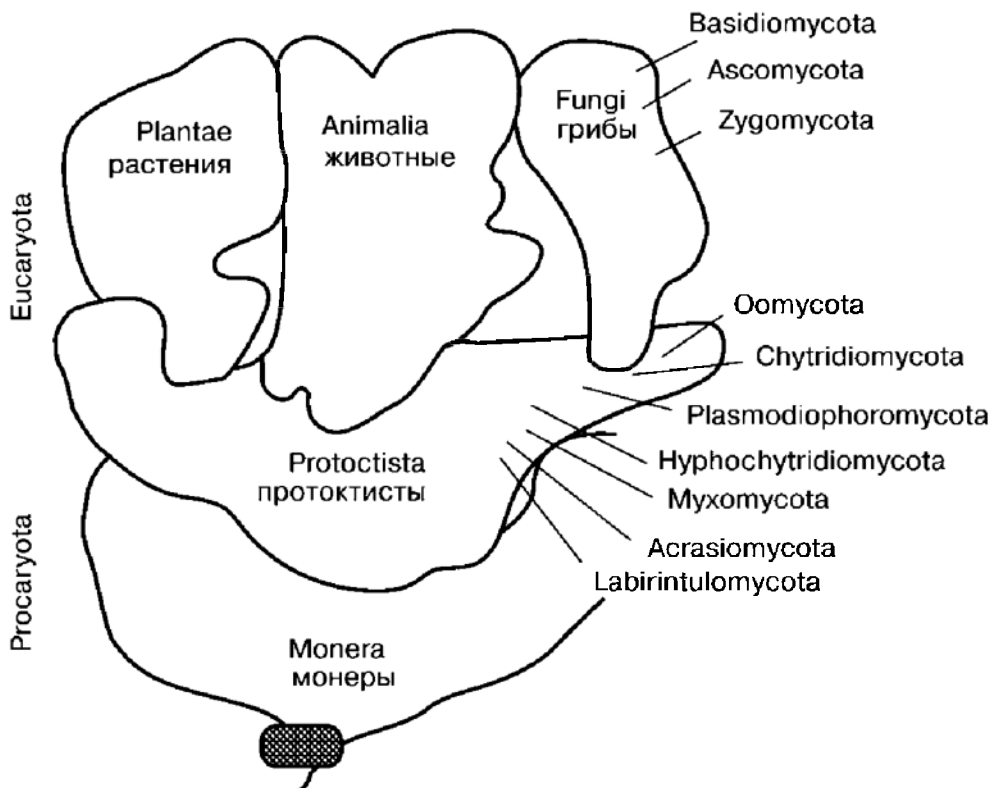


Рис. 4

Схема строения органического мира [42] (упрощенный вариант)

развития. Отраженные на схеме отделы организмов, относящиеся к протистам, ранее рассматривались в составе царства грибы. Некоторые из них (*Oomycota*, *Hyphochytridiomycota*, *Labirintulomycota*) имеют мицелиальные талломы, а также другие морфологические структуры, сходные с грибами. Поэтому их называют **грибоподобными протистами, грибоподобными организмами, псевдогрибами**. Таким образом, грибы (в традиционном понимании) рассредоточены в двух царствах (протисты и грибы).

В более поздних системах грибы входят в состав нескольких царств. Так, Т. Кавалье-Смит (1998) предложил систему органического мира, состоящую из двух надцарств и шести царств. Прокариоты содержат одно царство (*Bacteria*), а эукариоты распределены между пятью царствами (*Animalia*, *Protozoa*, *Fungi*, *Chromista*, *Plantae*). Организмы, ранее относившиеся к царству *Mycota* (грибы в традиционном понимании), входят в состав трех царств: *Fungi* (собственно грибы), *Chromista* (хромисты, куда включены и многие водоросли), *Protozoa* (простейшие животные). Разделение грибов по трем царствам основано на ряде признаков (состав клеточной стенки, путь синтеза лизина, подвижность в вегетативном состоянии, строение зооспор и гамет), что соответствует их происхождению по трем самостоятельным эволюционным линиям (более подробно эти вопросы будут освещены в соответствующих разделах).

1. Царство *Chromista* включает водоросли (бурые, желто-зеленые, золотистые, диатомовые), а также грибоподобные организмы — *Oomycota*, *Hyphochytridiomycota*, *Labirintulomycota*, для которых характерно наличие зооспор с двумя гетероконтными жгутиками, гладким и перистым (у гифохитридиомицетов — один перистый). В клеточной стенке чаще всего присутствует целлюлоза, синтез лизина идет по типу автотрофных организмов (у лабиринтуломицетов лизина нет), митохондрии в основном с трубчатыми кристами.

2. Царство *Protozoa* наряду с простейшими животными составляет группа миксомицетов (*Acrasiomycota*, *Dictyosteliomycota*, *Мухомycota*, *Plasmodiophoromycota*), имеющих вегетативную амебоидную стадию, зоотрофное

питание, в циклах развития — подвижные стадии (с двумя апикальными гладкими жгутиками), митохондрии в основном с трубчатыми кристами.

3. Царство *Fungi, Mycota* образуют грибы, не имеющие подвижных стадий (исключение — хитридиомицеты с одним гладким жгутиком). Основной компонент клеточной стенки — хитин, синтез лизина идет по типу животных, митохондрии с пластинчатыми кристами, диктиосомы отсутствуют.

Современные системы базируются в основном на данных молекулярной биологии, электронной микроскопии, биохимии. Количество надцарств (империй) и царств в этих системах значительно варьирует и достигает порой десятков. Особенностью указанных систем является то, что в состав даже одного царства входят растения (водоросли), животные (простейшие) и грибы.

Далее приведен сокращенный вариант классификации грибов, изложенный в Словаре грибов (9-е изд., 2001) ([www.indexfungorum.org](http://www.indexfungorum.org)) с некоторыми изменениями, принятыми в настоящем издании (табл. 2).

Таблица 2

## Система грибов и грибоподобных организмов

Царство	Отделы	Основные классы
<i>Protozoa</i> — простейшие животные	1. <i>Acrasiomycota</i> — акразиомицота	<i>Acrasiomycetes</i> — акразиомицеты
	2. <i>Dictyosteliomycota</i> — диктиостелиомицота	<i>Dictyosteliomycetes</i> — диктиостелиомицеты
	3. <i>Myxomycota</i> — миксомицота (слизевики)	1. <i>Myxomycetes</i> — миксомицеты
		2. <i>Protosteliomycetes</i> — протостелиомицеты
4. <i>Plasmodiophoromycota</i> — плазмодиофоромицота (паразитические слизевики)	<i>Plasmodiophoromycetes</i> — плазмодиофоромицеты	
<i>Chromista</i> — хромисты	1. <i>Hyphochytridiomycota</i> — гифохитридиомицота	<i>Hyphochytridiomycetes</i> — гифохитридиомицеты
	2. <i>Labyrinthulomycota</i> — лабиринтуломицота	<i>Labyrinthulomycetes</i> — лабиринтуломицеты
	3. <i>Oomycota</i> — оомицота	<i>Oomycetes</i> — оомицеты

Продолжение табл. 2

Царство	Отделы	Основные классы
<i>Fungi</i> , <i>Mycota</i> — грибы	1. <i>Ascomycota</i> — аскомикота (сумчатые грибы)	1. <i>Dothideomycetes</i> — дотидеомицеты
		2. <i>Eurotiomycetes</i> — эуроциомицеты
		3. <i>Laboulbeniomycetes</i> — лабульбе-ниомицеты
		4. <i>Leotiomycetes</i> — леоциомицеты
		5. <i>Orbiliomycetes</i> — орбилиомицеты
		6. <i>Pezizomycetes</i> — пезизомицеты
		7. <i>Saccharomycetes</i> — сахаромицеты
		8. <i>Schizosaccharomycetes</i> — схизосахаромицеты
		9. <i>Sordariomycetes</i> — сордариомицеты
		10. <i>Taphrinomycetes</i> — тафриномицеты
2. <i>Basidiomycota</i> — базидиомикота (базидиальные грибы)		1. <i>Agaricomycetes</i> — агарикомицеты
		2. <i>Dacrymycetes</i> — дакримицеты
		3. <i>Exobasidiomycetes</i> — экзобазидиомицеты
		4. <i>Tremellomycetes</i> — тремелломицеты
		5. <i>Urediniomycetes</i> — урединиомицеты, ржавчинные грибы
		6. <i>Ustilaginomycetes</i> — устилагиномицеты, головневые грибы
3. <i>Chytridiomycota</i> — хитридиомикота		1. <i>Chytridiomycetes</i> — хитридиомицеты
		2. <i>Monoblepharidiomycetes</i> — моноблефаридиомицеты
4. <i>Glomeromycota</i> — гломеромикота		<i>Glomeromycetes</i> — гломеромицеты
5. <i>Zygomycota</i> — зигомикота		1. <i>Trichomycetes</i> — трихомицеты
		2. <i>Zygomycetes</i> — зигомицеты
6. Группа анаморфные грибы, дейтеромицеты, несовершенные грибы, митогрибы		В Словаре грибов эти грибы не выделены в самостоятельную группу, но для удобства изучения материала мы сочли возможным их рассматривать отдельно
7. Лишайники, или лишенизированные грибы		В Словаре грибов лишайники находятся в отделах сумчатые и базидиальные грибы. Мы рассматриваем их как сборную группу

---

---

## ВРЕМЯ ПОЯВЛЕНИЯ ГРИБОВ

**Г**рибы появились на нашей планете около 1,3 млрд лет назад в **протерозойском эоне**. В строматолитах (кораллоподобные осадочные образования, карбонатные или кремниевые) этого периода обнаружены грибоподобные организмы, которые были похожи на дрожжи и мукоровые грибы. В целом палеонтологические свидетельства разнообразия грибов немногочисленны. Более устойчивы к воздействиям внешней среды споры грибов, поэтому спорово-пыльцевой анализ широко используется в палеомикологии.

В **фанерозойский эон (палеозойская эра)**, в верхнем докембрии, обитали водные грибы. В кембрии (около 600 млн лет назад) появляются хитридиевые грибы, а уже в **силуре** (около 430 млн лет назад) наблюдается переход грибов от водного образа жизни к наземному (см. рис. 5). В это время на растительных остатках в прибрежных зонах обитали слизистые оомикота, аско- и дейтеромикота.

В **девоне** (около 400 млн лет назад) эндофитные грибы рода *Glomites* обнаружены в окременелых тканях осевых органов риний. Наряду с симбиотическими у них были выражены патогенные свойства. Эндомикориза была широко распространена в раннем девоне. К этому времени относятся находки первых древних лишайников (цианолишайники). В девоне также получают развитие паразитические грибы и сапротрофы (аскомикота). Сумчатые грибы, таким образом, являются более древними в сравнении с базидиальными.

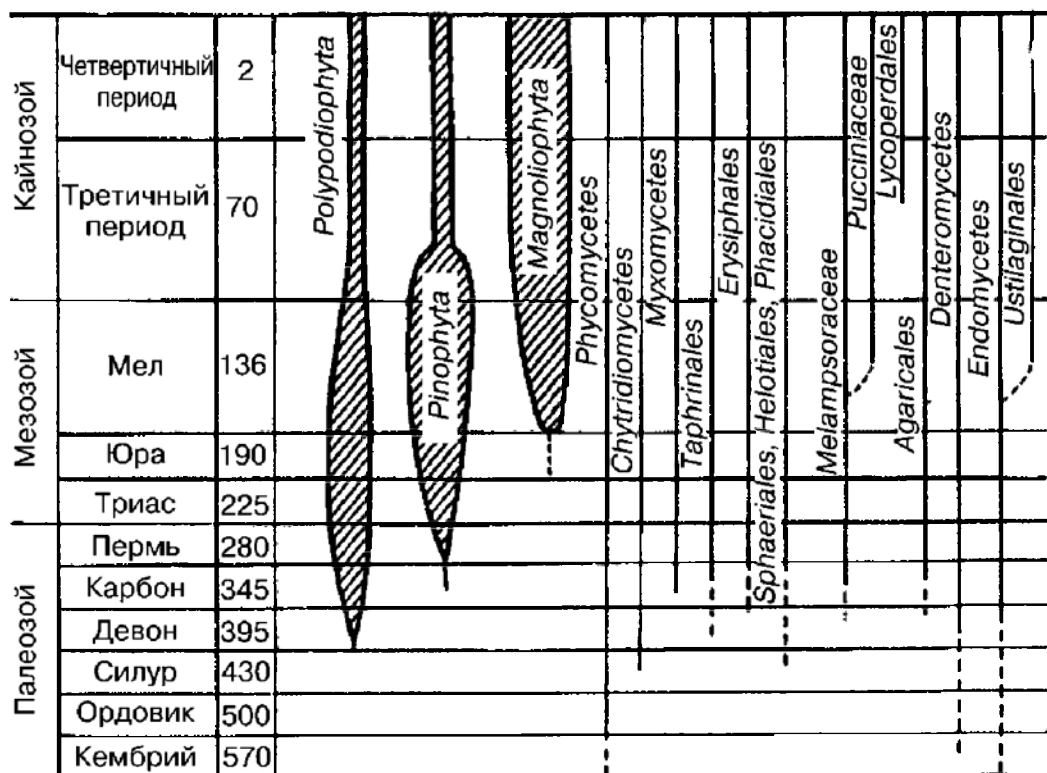


Рис. 5  
Время (млн лет) возникновения  
основных таксономических групп грибов [28]

Данные молекулярной генетики (анализ последовательностей 18 S РНК с использованием базы данных банка генов, число мутационных замен в ряде генов) подтвердили палеонтологические свидетельства о том, что дивергенция грибов произошла около 400 млн лет назад, когда появились наземные растения. В конце палеозойской эры (**пермский период**, 280 млн лет назад) палеонтологические находки говорят о наличии белой гнили растений, вызываемой обычно базидиальными грибами.

В мезозойскую эру (**триасовый период**, 225 млн лет назад) параллельно с развитием голосеменных растений возникает эктомикориза, образуемая агариковыми грибами.

Основное развитие микоризы приходится на меловой период (около 130 млн лет назад). В это же время обнаружены плодовые тела агариковых грибов. Имеются достоверные находки кремненных остатков агарикового гриба археомарасмиус (*Archaeomarasmius legetti*, 90...94 млн лет назад), похожего на современных представителей рода *Marasmius* (негниючник).

Таким образом, грибы являются одними из древнейших организмов на нашей планете. Уже в палеозойскую эру (девон, около 400 млн лет назад) появились основные группы грибов, трофически и топически связанных с растениями и животными. Их эволюция шла в основном параллельно с эволюцией растений (коэволюция). Грибы способствовали освоению растениями суши, их процветанию и развитию, что привело к многообразию растений и наземных экосистем.

### ГИПОТЕЗЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ГРИБОВ

Вопрос о происхождении грибов до сих пор окончательно не решен. Предполагают, что грибы возникли несколькими самостоятельными эволюционными линиями. К настоящему времени известно несколько гипотез происхождения грибов.

1. Происхождение от каких-то бесхлорофилльных амебообразных или жгутиконосных эукариот — зоофлагеллят. В результате приспособления к наземному образу жизни жгутики у многих видов были утрачены.

2. Предками некоторых отделов грибов являются водоросли (цианобактерии, бурые, красные и др.). Возможно, сумчатые грибы (а от них — базидиальные) произошли от безжгутиковых красных водорослей из класса *Florideophyceae*. У красных водорослей есть общие черты с сумчатыми грибами: строение пор — септ (перегородок между клетками), в оболочках некоторых водорослей обнаружен хитин, имеются сходные по химическому составу метаболиты. У багрянок во время митоза, как и у грибов, сохраняется ядерная оболочка (закрытый митоз). Достаточно много общего у красных водорослей и цианобактерий (прокариоты), в частности состав пигментов и некоторых других соединений. Поэтому согласно другой гипотезе (парафлоридейная гипотеза) сумчатые грибы и багрянки произошли от общего предка, но затем развивались независимо друг от друга.

Оомикота является самостоятельной эволюционной линией, берущей начало от форм, близких к золотистым или желто-зеленым водорослям.

3. Происхождение от **прокариотного организма**, близкого к *Eubacteria*. Фотосинтезирующая бактериальная клетка в результате совершенствования структур дала начало простейшей эукариотной клетке. Эволюция шла через промежуточный дрожжеподобный организм протомицес (*Protomyces*), давший начало развитию грибной клетки. Доказательством тому является примитивное строение клеток аскомицетных дрожжей: в них отсутствует аппарат Гольджи, а также пульсирующие вакуоли и жгутики. Митохондрии примитивные, геном минимальный (сравним лишь с геномом цианобактерий), химический состав клеточных стенок близок к прокариотам. Эта гипотеза подтверждается современными данными об ультраструктурном строении клеток прокариот и эукариот.

4. На основании изучения последовательностей малых субъединиц рибосомальной РНК в 1993 г. было высказано предположение о том, что предком животных и грибов был **единый прокариотный жгутиковый организм**. Принимая во внимание биохимические критерии, следует считать, что им являлись не пурпурные бактерии, а **актиномицеты**.

---

---

## ЦАРСТВО *Protozoa*

**Е**ще в конце XIX в. А. де Бари (1884) относил миксомицеты к царству животных, поскольку эти организмы обладают чертами животных и грибов. С животными их сближают зоотрофное питание, наличие вегетативной амебной стадии, присутствие в циклах развития подвижных стадий (с двумя апикальными гладкими жгутиками), строение митохондрий. В настоящее время во многих системах органического мира они включены в царство *Protozoa*. Из всего многообразия отделов охарактеризуем только два — *Mycetozoa* и *Plasmodiophoromycota*.

### ОТДЕЛ *Mycetozoa* (*Mycetozoa*). МИКСОМИКОТА, ИЛИ НАСТОЯЩИЕ СЛИЗЕВИКИ

Название слизевика связано с обликом вегетативного тела, представленного слизистым голым многоядерным протопластом — плазмодием, размеры которого могут быть микроскопическими либо макроскопическими, достигающими нескольких десятков сантиметров в диаметре. В состав плазмодия входит вода (до 75%), белки (около 30%), гликоген и пигменты, придающие яркую окраску (желтую, красную, фиолетовую и др.). Слизевикам с окрашенными плазмодиями необходим свет для нормального спороношения, так как некоторые пигменты играют роль фоторецепторов. В плазмодиях обнаруживают

пульсирующие вакуоли. Плазмодий способен к активному передвижению (переползанию) к источнику пищи, воды, света.

- Вегетативная стадия сменяется различными формами спороношений. Наиболее простой тип: весь плазмодий покрывается оболочкой и приобретает форму лепешки, подушечки. В других случаях образуются более сложные спороношения (шаровидные, цилиндрические, ветвистые и др.). Они могут быть сидячими или на ножках. Спорангий покрыт оболочкой, в ряде случаев содержащей целлюлозу и известь. Формирующиеся спороношения могут сливаться, образуя **эталий**, имеющий общую наружную оболочку. Внутри спороношений развиваются споры с многослойной оболочкой. Поверхность спор часто неровная: с шипиками, бородавками и т. п. У многих слизевиков внутри спороношения образуются из вытягивающихся и сливающихся вакуолей гигроскопические переплетающиеся полые или сплошные нити — **капиллиций**. При изменении влажности капиллиций способствует разрыхлению споровой массы и распространению спор. В эталиях эту же функцию выполняет **псевдокапиллиций**, состоящий из остатков слившихся спорангиев. Перед образованием спор идет редукционное деление.

- Гаплоидные споры могут прорасти в воде или на влажном субстрате. В первом случае из споры образуется 1...8 зооспор с одним или двумя гладкими неравными апикальными жгутиками. В отсутствие воды спора прорастает безжгутиковыми миксамебами, которые перемещаются с помощью выдвигающихся и втягивающихся псевдоподий. И зооспоры, и миксамебы могут попарно сливаться с образованием диплоидной клетки. Это явление считается половым процессом у миксомицетов. Далее в результате митотических делений увеличивается количество ядер и развивается диплоидный плазмодий.

- В циклах развития преобладает диплоидная стадия (диплонт).

- Питание происходит путем внутреннего переваривания частиц пищи. Источником питания могут быть бактерии, клетки водорослей, гифы грибов.

• Большинство миксомицетов являются космополитами. В основном это сапротрофы, обитающие в почве, на лесной подстилке и растительных остатках в лесных экосистемах. Реже их можно обнаружить на остатках животного происхождения. Наиболее активно споры образуются в летне-осенний период. Для развития плазмодия необходима высокая влажность субстрата, а для образования спор — более низкая. Поэтому миксомицеты чаще всего встречаются в лесах умеренного климата, чем в тропических.

• Доказано, что по происхождению это полифилетическая группа.

• **Классификация.** В отделе выделяют два класса — *Mухомycetes* (миксомицеты) и *Protosteliomycetes* (протостелиомицеты).

**Класс *Mухомycetes*** (некоторые порядки): *Liceales* (лицеальные), *Physarales* (физаральные), *Stemonitales* (стемонитальные), *Trichiales* (трихиальные).

В основе выделения порядков лежат особенности строения спорангия.

## ТИПЫ СПОРОНОШЕНИЙ

**Плазмодиокарп.** Наиболее простой тип спорофора. Весь плазмодий покрывается оболочкой и превращается в спорофор. Поэтому они всегда сидячие.

**Спорангий.** Плазмодий распадается на множество образований, формирующих дифференцированные спорангии, сидячие или состоящие из головки с ножкой.

**Эталии** образуются из ветвящихся плазмодиев. Спорангии сливаются, покрываются общей оболочкой.

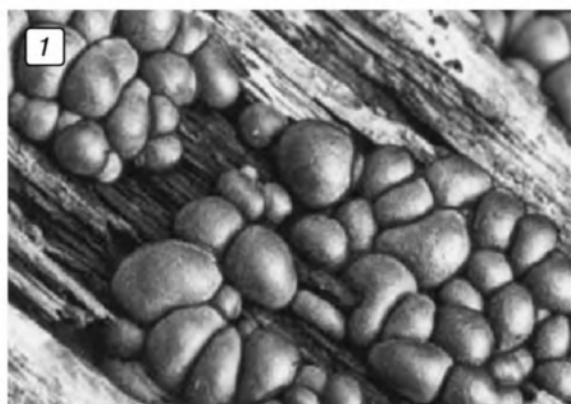
**Псевдоэталии.** Спорангии плотно прилегают друг к другу, но боковые стенки сохраняются, поэтому спорангии не теряют индивидуальности. Они могут быть сидячими и на ножках.

Между всеми типами спороношений имеются переходы.

### ПОРЯДОК *Liceales* (ЛИЦЕАЛЬНЫЕ)

Характерно наличие спороношений в виде спорангиев, эталиев. Настоящий капиллиций отсутствует, имеется псевдокапиллиций. Споры светлые или ярко окрашенные.

**Род *Lycogala*** (ликогала). *Lycogala epidendrum* (ликогала древесинная). Народное название гриба — волчье



2



3



Рис. 6  
*Lycogala epidendrum*  
(ликогала  
древесинная):

1 — эталии; 2 — зрелый эталий  
в разрезе; 3 — нити псевдока-  
пиллиция со спорами [34].

вымя. Встречается повсюду на пнях, древесных остатках. Плазмодий ярко окрашен, кораллово-красного цвета. Спороношение в виде эталиев с гладкой оболочкой красно-розового цвета. Содержимое эталиев такого же цвета, слизистое. По мере созревания эталии становятся буровато-серыми. Наверху образуется отверстие, через которое высыпаются споры, что напоминает маленькие дождевики (около 1 см в диаметре) (рис. 6).

### Порядок *Physarales* (физаральные)

К этому порядку относится наибольшее число видов. Спороношения в виде сидячих или на ножке спорангиев, эталиев. Развит капиллиций в виде трубочек различной формы. На поверхности оболочек спорангия, спор и капиллиция откладывается известь. Споры темные.

**Род *Physarum* (физарум).** Наиболее представлен по количеству видов. Широко распространен *Physarum cinereum* (физарум пепельный), встречающийся на опаде, иногда даже на живых травянистых растениях, растущих на газонах. Может вызывать угнетение растений. Плазмодий сначала белый, затем желтеет. Спорангии сидячие, перидий пепельно-серого цвета (рис. 7). Споры темные, почти черные. Группа спорангиев может покрываться общей оболочкой, не теряя своей индивидуальности, с образованием **плазмодиокарпа**.

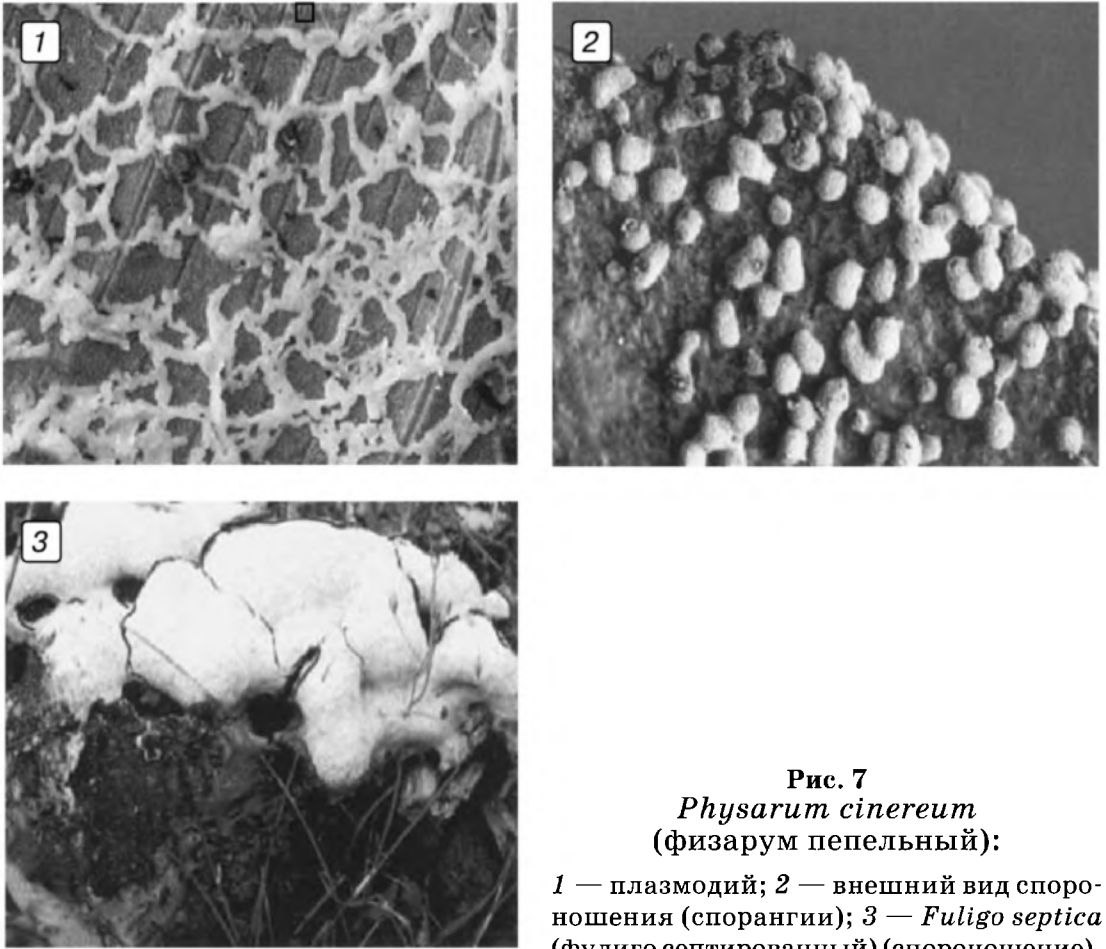


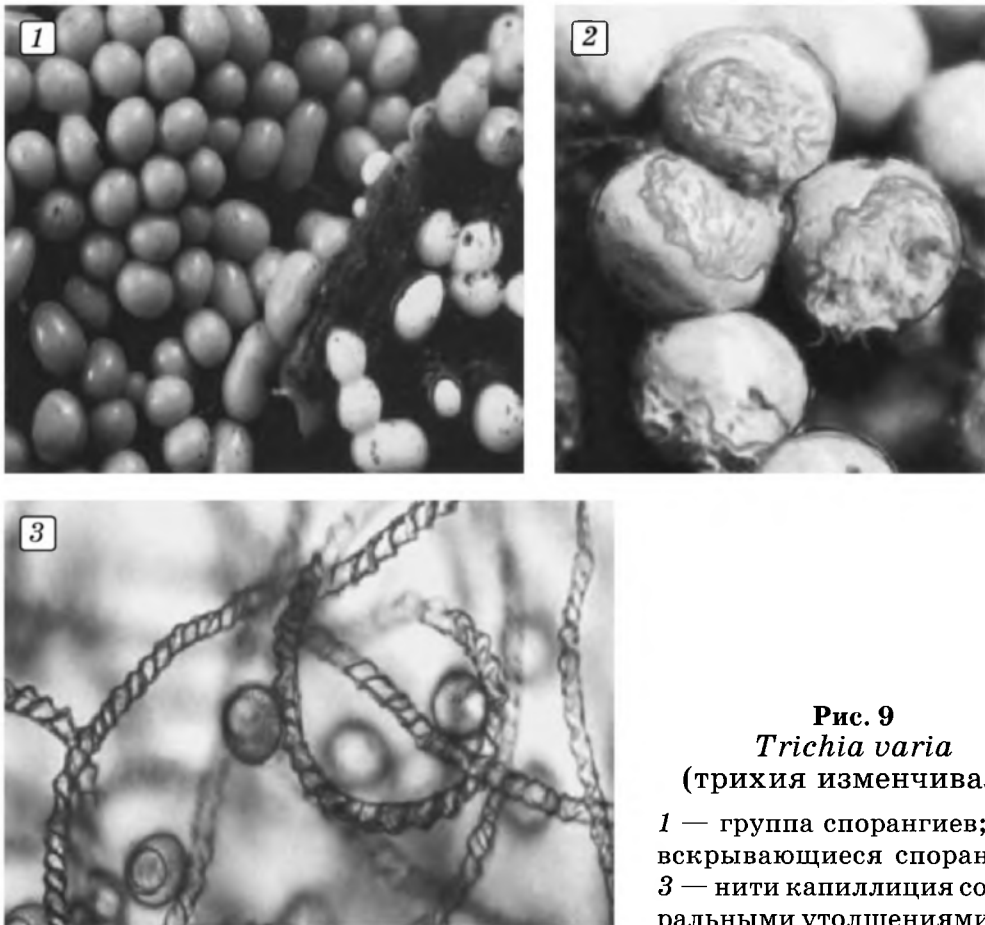
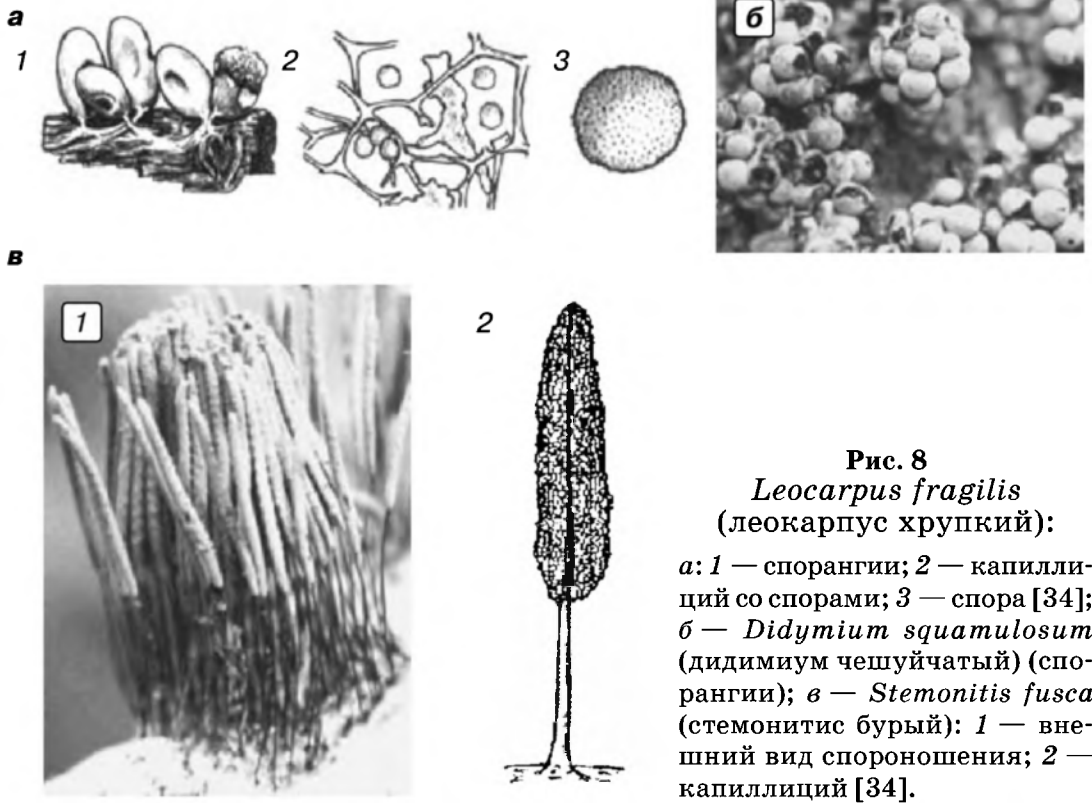
Рис. 7  
*Physarum cinereum*  
(физарум пепельный):

1 — плазмодий; 2 — внешний вид спороношения (спорангии); 3 — *Fuligo septica* (фулиго септированный) (спороношение).

**Род *Fuligo* (фулиго).** На территории России широко распространен *Fuligo septica* (фулиго септированный). Встречается на гниющих растительных остатках. Плазмодий желтого, бежевого, беловатого цвета. Спороношение чаще всего в виде сидячих эталий, более 1 см диаметром. Перидий содержит известь, поэтому очень хрупкий. Развит псевдокапиллиций (тоже с зернами извести). Споры темные, грязно-черные.

**Род *Leocarpus* (леокарпус).** Довольно часто встречается на мхах и живых травянистых растениях, на гнилых растительных остатках леокарпус хрупкий (*Leocarpus fragilis*). Его блестящие, коричневого цвета спорангии содержат темные споры. Перидий спорангия трехслойный, хрупкий. Наружный и внутренний слой — тонкие, а средний, обызвествленный, — толстый. Колонка отсутствует. Капиллиций состоит из плоских, расширенных в местах ветвления трубочек без извести (см. рис. 8а).

**Род *Didymium* (дидимиум)** (рис. 8б). Спорангии сидячие или на ножке, могут быть плазмодиокарпы. Споры черные. Перидий однослойный или двухслойный с включениями кристаллической извести. Капиллиций без извести. Встречается на гнилых растительных остатках, опаде, травянистых растениях.



### Порядок *Stemonitales* (стемонитальные)

Спороношение в виде отдельных спорангиев (часто на ножке) или эталий без извести. Развита капиллиций, также не содержащий извести. Споры темные.

Род *Stemonitis* (стемонитис). Плазмодий тонкий, прозрачный. Спорангии вытянутые, на ножке, которая образует внутри них колонку. Перидий быстро исчезает, обнажается капиллиций (без извести), похожий на ажурные перышки коричневого цвета. Встречается на гнилой древесине и других отмерших растительных остатках (рис. 8в).

### Порядок *Trichiales* (трихимальные)

Спорангии светлые, сидячие или на ножке. Развита капиллиций различного строения: нити со спиральными, кольчатыми утолщениями или без них, ветвящиеся или не ветвящиеся. Споры светлые, желтоватые.

Род *Trichia* (трихия) (рис. 9). Представителей рода можно обнаружить на гнилой древесине, коре живых деревьев. Чаще всего образуются спорангии, близко расположенные друг к другу. Они могут быть сидячими или на ножке.

## ОТДЕЛ *Plasmodiophoromycota* (ПЛАЗМОДИОФОРОМИКОТА, ИЛИ ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ СЛИЗЕВИКИ)

К отделу относятся облигатные внутриклеточные паразиты.

- Вегетативное тело в виде многоядерного протопласта, не способного к самостоятельному движению и находящегося внутри клетки растения-хозяина.

- Специальные спороношения не образуются. Зимующая стадия представлена спорами, образующимися при распаде внутриклеточного плазмодия. При наступлении благоприятных условий споры прорастают двужгутиковыми зооспорами. Жгутики гладкие, прикреплены к переднему концу, один из них длинный, другой — короткий.

- В жизненном цикле имеются две стадии: гаплоидная и диплоидная.

- Пораженные ткани разрастаются и формируют наросты неправильной формы на подземных органах растений.

• **Классификация.** Отдел включает один класс *Plasmodiophoromycetes* (плазмодиофоромицеты) (один порядок, одно семейство, 30 видов). Распространенные роды: *Plasmodiophora* (плазмодиофора), *Spongospora* (спонгоспора). Всего 30 видов.

### КЛАСС *Plasmodiophoromycetes* (ПЛАЗМОДИОФОРОМИЦЕТЫ)

#### Порядок *Plasmodiophorales* (плазмодиофоральные)

#### Семейство *Plasmodiophoraceae* (плазмодиофоровые) (*Plasmodiophora*, *Spongospora*)

**Род *Plasmodiophora* (плазмодиофора).** Наиболее известный представитель — *Plasmodiophora brassicae* (плазмодиофора капустная), поражающий корни растений из семейства крестоцветные. Заболевание известно под названием «кила капусты». Пораженные корни растения имеют уродливый вид, который придают им объемные опухоли (рис. 10, 1). Плазмодий паразита находится внутри клеток корня растения (рис. 10, 2). Под влиянием паразита нарушается синтез фенольных и индольных соединений в клетках растений, что приводит к увеличению размеров клеток (**гипертрофии**) и усиленному их делению (**гиперплазии**). Впоследствии пораженные корни загнивают. В клетках корня находятся многочисленные споры (рис. 10, 3). При заражении капустной рассады кочаны могут совсем не развиваться. У зараженных взрослых растений они недоразвиваются.

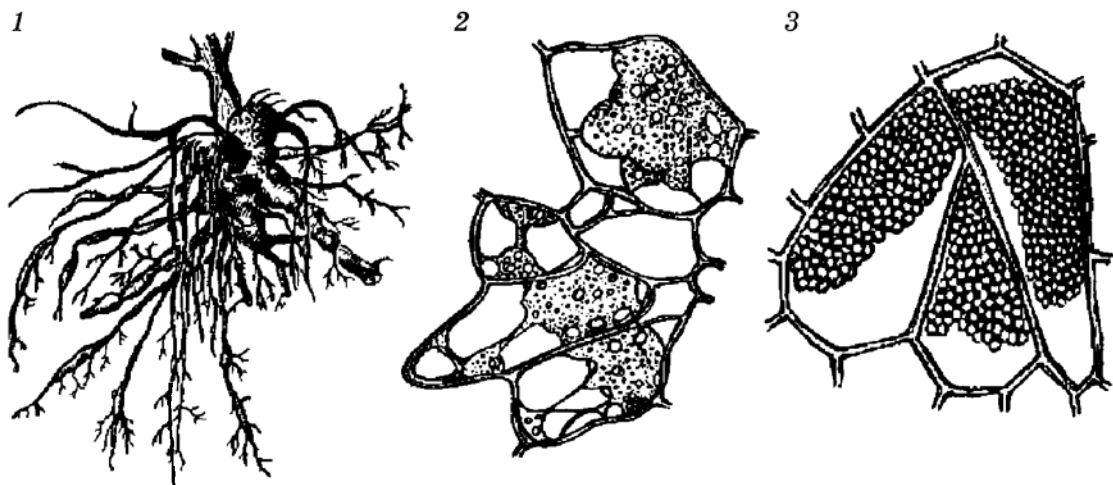


Рис. 10

*Plasmodiophora brassicae* (плазмодиофора капустная):

1 — внешний вид корней пораженного растения; 2 — клетки растения с плазмодием паразита; 3 — клетки растения с гаплоидными спорами паразита [34].

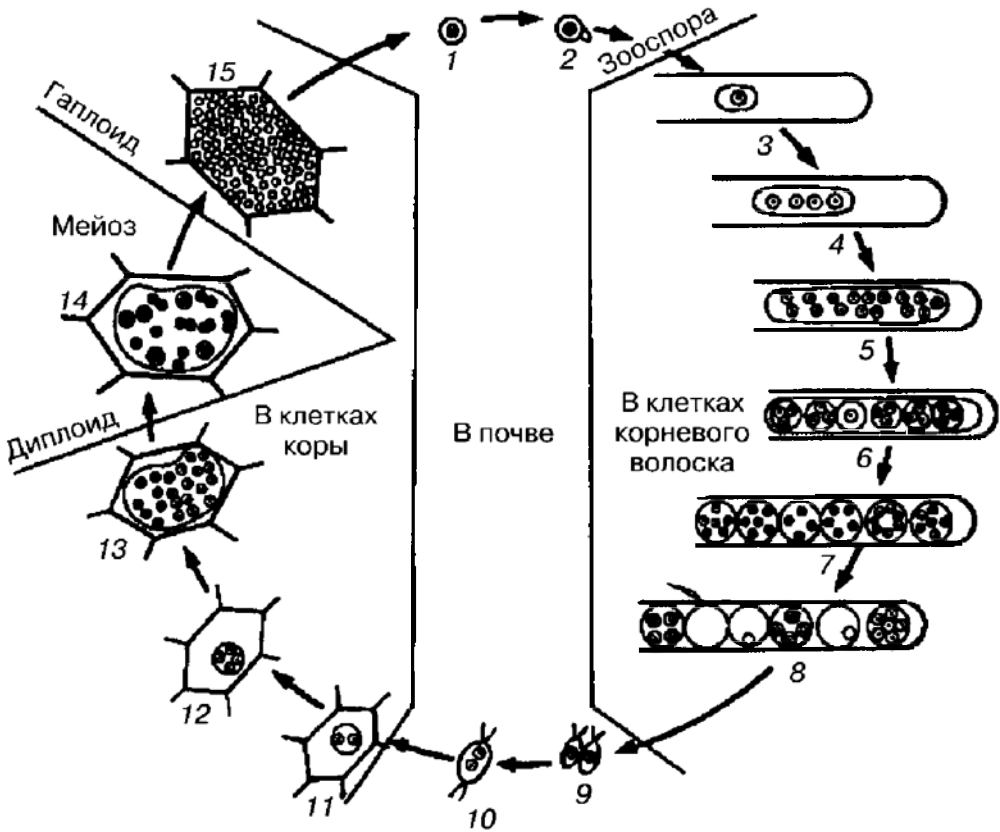


Рис. 11

Схема цикла развития *Plasmodiophora brassicae* (плазмодиофора капустная) [34]

В цикле развития различают несколько стадий, протекающих в корневых волосках, почве и клетках коры корня растения (рис. 11).

**Первичная стадия.** Протекает в почве и корневом волоске. Покоящиеся гаплоидные споры (рис. 11, 1), находящиеся в почве, прорастают первичными зооспорами (рис. 11, 2), имеющими два гладких жгутика разной длины на апикальном конце.

В корневом волоске ( $n$ ). Зооспоры достигают корневого волоска, теряют жгутики и прикрепляются к нему с помощью выроста в виде трубки. В ней находится «шип» из плотной плазмы, который прокалывает оболочку корневого волоска. Плотное прижатие «шипа» к поверхности волоска обусловлено образованием в бывшей зооспоре вакуоли. Цитоплазма переливается в корневой волосок через тонкий канал, ядра митотически делятся с образованием гаплоидного первичного плазмодия (рис. 11, 3...5). Затем плазмодий распадается на одноядерные фрагменты округлой формы (рис. 11, 6). Ядра в них делятся несколько раз митотически (рис. 11, 7). Содержимое распадается на 4...8 частей (по числу ядер), которые становятся вторичными зооспорами (или гаметами), выходящими из корневого волоска в почву (рис. 11, 8).

**Вторичная стадия.** Протекает в почве и клетках коры корня. Зооспоры, функционирующие как гаметы, попарно сливаются

(плазмोगамия), образуется двуядерная клетка, которая способна заражать корни растения (см. рис. 11, 9...10).

*В клетках коры корня.* В корнях растения ядра митотически делятся, развивается сначала двуядерный вторичный плазмодий (рис. 11, 11), а затем мощный вторичный многоядерный плазмодий (рис. 11, 12...13). Пораженные корни утолщаются.

На поздних стадиях развития болезни ядра плазмодия попарно сливаются (кариогамия), далее следует редукционное деление (рис. 11, 14), и плазмодий распадается на массу гаплоидных мелких круглых спор (мейоспоры) (рис. 11, 15).

*В почве.* Споры при гниении корней попадают в почву. Их распространению в почве способствуют животные (дождевые черви, насекомые), токи воды (дождь, полив), деятельность человека, например перенос земли со спорами на орудиях обработки почвы, и т. п.

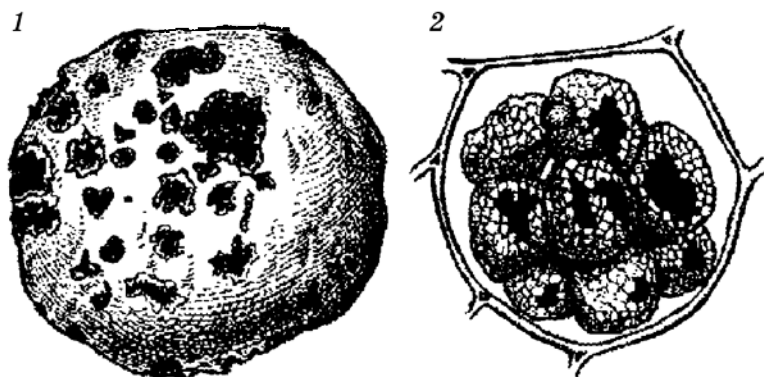
В почве споры могут годами сохраняться, не теряя способности к прорастанию. При благоприятных условиях и стимулирующем действии корневых выделений растений-хозяев споры прорастают.

Впервые капустную килу тщательно изучил М. С. Воронин (1878). Он установил причину заболевания, описал в главных чертах цикл развития паразита, предложил меры борьбы с ним, а также указал на его способность заражать другие растения из семейства крестоцветные. Этот гриб может поражать около 200 видов культурных и дикорастущих растений из семейства крестоцветные. Кислая реакция почвы способствует заражению, поэтому в борьбе с этим заболеванием производят ее известкование.

**Род *Spongospora* (спонгоспора).** *Spongospora solani* — спонгоспора картофельная. Является возбудителем порошистой парши клубней картофеля (рис. 12). Многоядерные плазмодии спонгоспоры развиваются в периферических клетках клубня. Затем плазмодий распадается на споры, плотно склеивающиеся в губчатые комочки. Пораженный клубень покрыт язвочками с коричневым порошистым содержимым, представленным скоплением этих комочков. Цикл развития похож на цикл развития *Plasmodiophora brassicae*. Иногда поражаются стебли и столоны. Кроме картофеля, поражаются томаты и другие растения семейства пасленовые.

Рис. 12  
*Spongospora solani*  
(спонгоспора  
картофельная),  
возбудитель  
порошистой парши  
картофеля:

1 — внешний вид пораженного клубня; 2 — комочки из спор в клетке клубня [34].



---

---

## ЦАРСТВО *Chromista* (ХРОМИСТА)

**К**роме водорослей (бурые, желто-зеленые, золотистые, диатомовые), к хромистам относятся грибоподобные организмы — *Oomycota*, *Hyphochytridiomycota*, *Labirintulomycota*, сочетающие в себе признаки растений и грибов. Предполагают, что они произошли от водорослей (отдел *Ochrophyta*) или гетероконтных бесцветных жгутиковых (флагеллят), утративших пигменты в связи с паразитическим образом жизни. Как и у водорослей (например, бурых), у них в циклах развития образуются зооспоры с двумя гетероконтными жгутиками, гладким и перистым (у гифохиридиомицетов — один перистый). В клеточной стенке чаще всего присутствует целлюлоза. Синтез лизина идет по типу автотрофных организмов (у лабиринтуломицетов лизина нет). Митохондрии в основном с трубчатыми кристами.

### ОТДЕЛ *Oomycota* (ООМИКОТА)

Отдел включает несколько сотен сапротрофных и паразитических видов, обитающих в воде, почве и наземной сфере. Некоторые виды являются высокоспециализированными паразитами наземных растений.

- Вегетативное тело в виде хорошо развитого несептированного мицелия с апикальным ростом.
- Состав клеточной оболочки специфичен, включает целлюлозу и глюканы, иногда хитин. Митохондрии

с трубчатыми кристами. В клетке присутствуют диктиосомы. Особенность обмена веществ — синтез лизина по типу растений. Оомикоты не синтезируют сахароспирты и стероиды, а также имеют ряд специфических ферментов, что подчеркивает уникальность этого отдела. Запасные вещества — миколаминарин,  $\beta$ -глюкан.

- Бесполое размножение осуществляется с помощью гетероконтных и гетероморфных двужгутиковых диплоидных зооспор (один жгутик перистый, направлен вперед, другой — гладкий, направлен назад), у наземных видов имеются конидии. Зооспоры образуются в зооспорангиях, которые могут функционировать неоднократно, так как внутри материнского зооспорангия могут формироваться новые зооспорангии.

- Половое размножение хорошо выражено. Половой процесс — своеобразная оогамия. Антеридии представляют собой цилиндрические выросты мицелия, располагающиеся под оогониями. Оогонии обычно образуются терминально. Содержимое антеридия не дифференцируется на гаметы, переливается в оогоний, имеющий одну или несколько яйцеклеток. В жизненном цикле преобладает диплоидная стадия. Мейоз гаметический.

По биологическим и экологическим особенностям оомикоты являются гетерогенным отделом, в котором:

- прослеживается переход от водного существования к наземному;
- происходит замена зооспор конидиями;
- усиливается зависимость от субстрата;
- наблюдается переход от облигатного сапротрофизма к облигатному паразитизму.

Некоторые оомицеты широко распространены, например представители порядка *Saprolegniales* (сапролегниевые) и порядка *Peronosporales* (пероноспоровые).

**Классификация.** В отделе выделяется один класс *Oomycetes* с несколькими порядками (4...9). Подразделение на порядки основано на особенностях бесполого размножения. Далее приведена характеристика наиболее распространенных порядков, семейств и родов.

### КЛАСС *Oomycetes* (ООМИЦЕТЫ)

Порядок *Myzocytiopsidales* (мизоцитиопсидальные), сем. *Ectrogellaceae* (эктрогелловые) (*Ectrogella* (эктрогелла)).

Порядок *Saprolegniales* (сапролегниальные), семейства *Saprolegniaceae* (сапролегниевые) (*Saprolegnia* (сапролегния), *Achlya* (ахлия)).

Порядок *Pythiales* (питиальные), семейства *Pythiaceae* (питиевые) (*Pythium* (питиум), *Phytophthora* (фитофтора)).

Порядок *Peronosporales* (пероноспоральные), семейства *Peronosporaceae* (пероноспоровые) (*Peronospora* (пероноспора), *Plasmopara* (плазмопара)).

#### Порядок *Myzocytiopsidales* (мизоцитиопсидальные)

Грибы этого порядка обитают в водной среде и отличаются примитивностью строения. В основном они паразитируют на водорослях — зеленых (десмидиевые), диатомовых, бурых, красных, а также на водных грибах.

#### Семейство *Ectrogellaceae* (эктрогелловые)

Род *Ectrogella* (эктрогелла) (рис. 13). Типичный представитель — *E. perforans* (эктрогелла перфорирующая). Таллом неразветвленный, трубчатый или округлый, имеет целлюлозную оболочку, развивается внутри клеток хозяина. При истощении пищевого ресурса таллом превращается в зооспорангий. Зооспоры с двумя жгутиками; вскоре они теряют их, покрываются оболочкой.

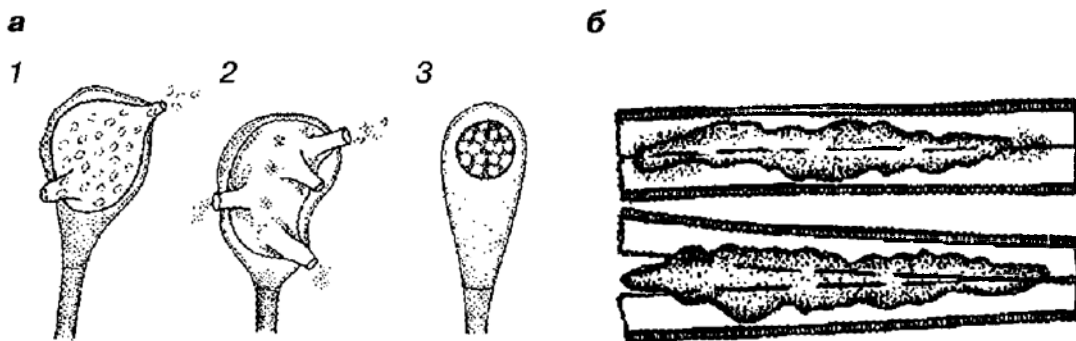


Рис. 13.  
Грибы рода *Ectrogella*

*Ectrogella perforans* (эктрогелла перфорирующая) (а) в клетках диатомовой водоросли ликмофоры. Видны зооспорангии (1, 2) и покоящиеся споры (3) [52]; *Ectrogella monostoma* (б) в клетках диатомовой водоросли синедры [62].

Вторичные зооспоры формируются не всегда. В результате полового процесса образуются зиготы в виде покоящихся спор. В основном паразитируют на морских диатомовых водорослях. Даже кремнеземный панцирь диатомовых водорослей не является препятствием для эктрогеллы. При массовом поражении диатомовых водорослей может погибнуть до 75% популяции.

ПОРЯДОК *Saprolegniales*  
(САПРОЛЕГНИАЛЬНЫЕ)

Представители этого порядка (около 100 видов) встречаются в пресных и морских водоемах как сапротрофы или паразиты водорослей, водных грибов, молоди и ослабленных рыб. Особенно велика опасность поражения рыб в загрязненных водоемах или при большой скученности рыб, например при их разведении. Многие представители известны более 200 лет.

Семейство *Saprolegniaceae*  
(сапролегНИЕВЫЕ)

СапролегНИЕВЫЕ грибы с хорошо развитым мицелием давно стали объектами различных экспериментов, связанных с выяснением условий, способствующих вегетативному росту, бесполому размножению, половому процессу. Грибы можно «выманить» из прудовой воды на трупы мух, куриный белок, куколки муравьев. Через несколько

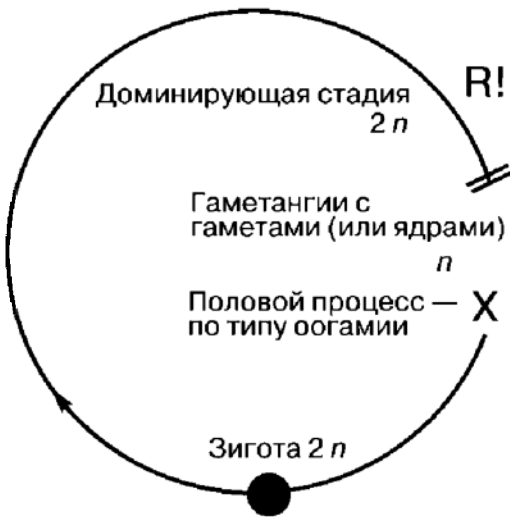


Рис. 14

Схема цикла развития грибов с доминирующей диплоидной стадией ( $n$ ,  $2n$ )

дней на этих субстратах появляется белый пушок, состоящий из гиф сапролегНИЕВЫХ грибов. Некоторые виды паразитируют на беспозвоночных животных, икре рыб, лягушек, на водорослях, корнях высших наземных растений. Могут вызывать заболевание рыб — сапролегНИОЗ.

Род *Saprolegnia* (сапролегНИЯ). Виды этого рода широко распространены в природе, паразитируют на мальках

рыб. В цикле развития наблюдаются два ядерных состояния ( $n$  и  $2n$ ). Преобладает диплоидная стадия, гаплоидны лишь гаметы (или ядра в антеридиях). Мейоз гаметический (рис. 14).

### Цикл развития *Saprolegnia* (сапролегния) (рис. 15)

**Бесполое размножение.** Пораженная рыба становится вялой, на ее теле появляется ватообразный пушистый мицелий (см. рис. 16а). На диплоидном мицелии образуются зооспорангии (рис. 16б) с грушевидными зооспорами, имеющими два гетероморфных (один — гладкий, другой — перистый) жгутика практически одинаковой длины, расположенных на переднем конце (*I расселительная стадия*). В оболочку пустого старого зооспорангия может вращать новый зооспорангий. Зооспоры выходят в воду, через некоторое время теряют жгутики, покрываются оболочкой и впадают в состояние покоя. Впоследствии протопласт покидает оболочку споры. Вновь образующаяся зооспора приобретает почковидную форму с двумя боковыми гетероморфными жгутиками (*II расселительная*

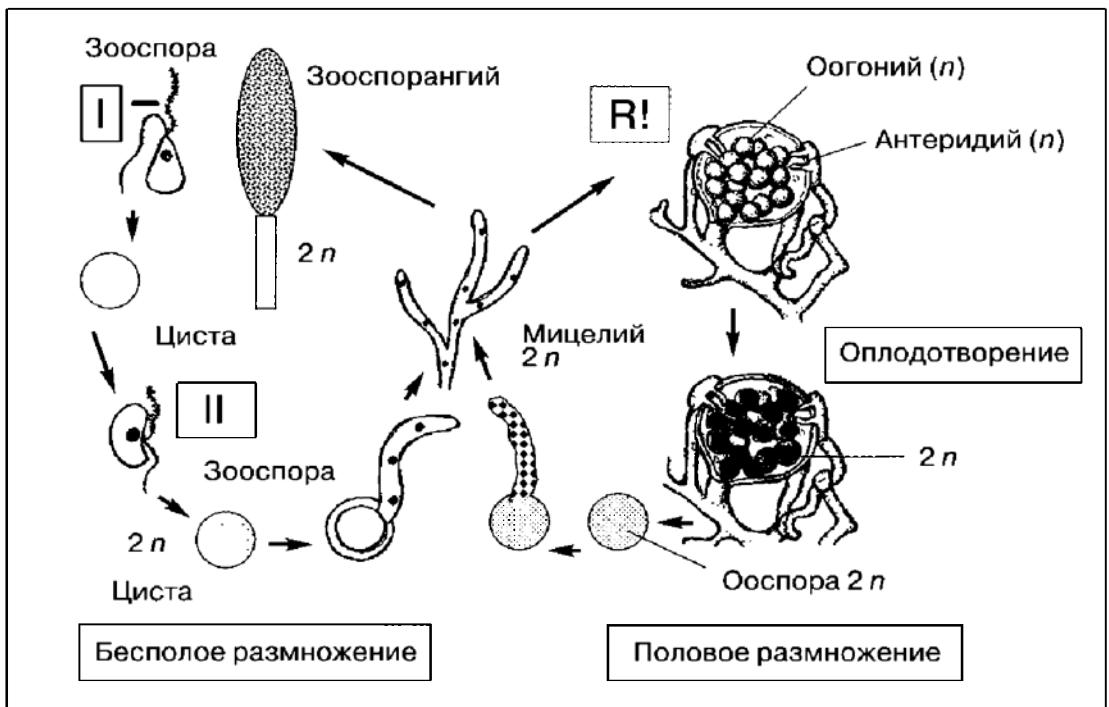


Рис. 15

Схема цикла развития *Saprolegnia* (сапролегния)

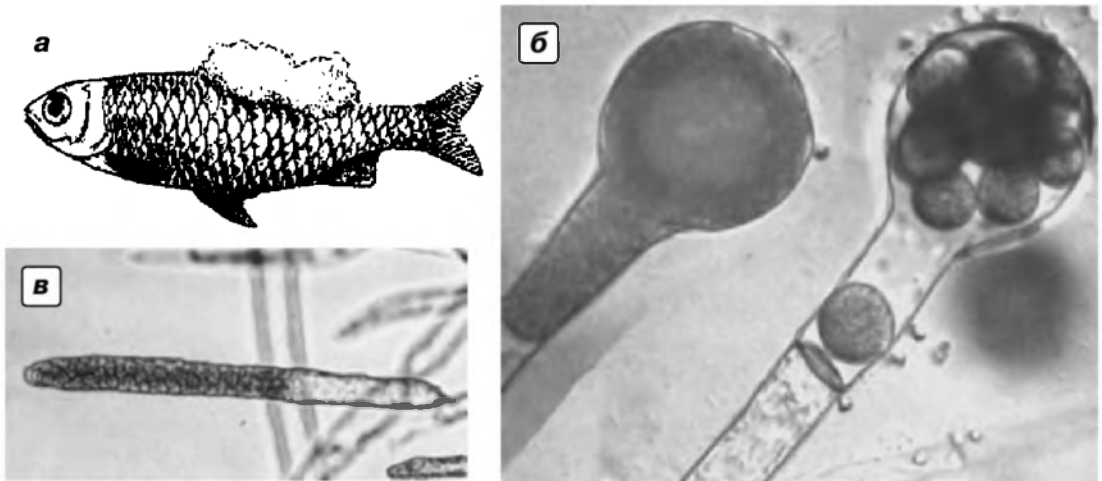


Рис. 16  
*Saprolegnia* (сапролегния):

а — внешний вид пораженной рыбы; б — зооспорангий; в — оогонии.

стадия). Наличие двух разных расселительных стадий, связанных со способностью зооспор впасть в состояние покоя, а затем вновь прорасти, называется **дипланетизм**. Поскольку споры могут самостоятельно передвигаться, способствуя расселению вида, их называют «**бродяжки**». Явление, при котором жгутики перемещаются с переднего конца на боковую сторону зооспор, именуется **диморфизм**.

Спора оседает на теле рыбы, жгутики втягиваются. Затем спора прорастает гифой. Растворяя клеточные оболочки, гифа внедряется в тело рыбы. Таким образом, в субстрате находятся тонкие ветвящиеся (ризоидальные) гифы, а основная масса мицелия в виде толстых и мало ветвящихся гиф развивается на поверхности.

**Половое размножение.** При половом размножении на диплоидном мицелии формируются органы полового размножения — оогонии и антеридии. Оогонии имеют шаровидную форму, отчленяются от гиф перегородкой (рис. 16в).

Антеридии обычно цилиндрической формы. Содержимое оогониев редуционно делится с образованием чаще всего нескольких гаплоидных яйцеклеток. Содержимое антеридиев делится *редуционно*, но гаметы не формируются, а образуются гаплоидные ядра (мейоз гаметический, смены поколений нет). Содержимое антеридиев переливается в оогоний, происходит оплодотворение. Зигота окружается двойной клеточной стенкой и превращается

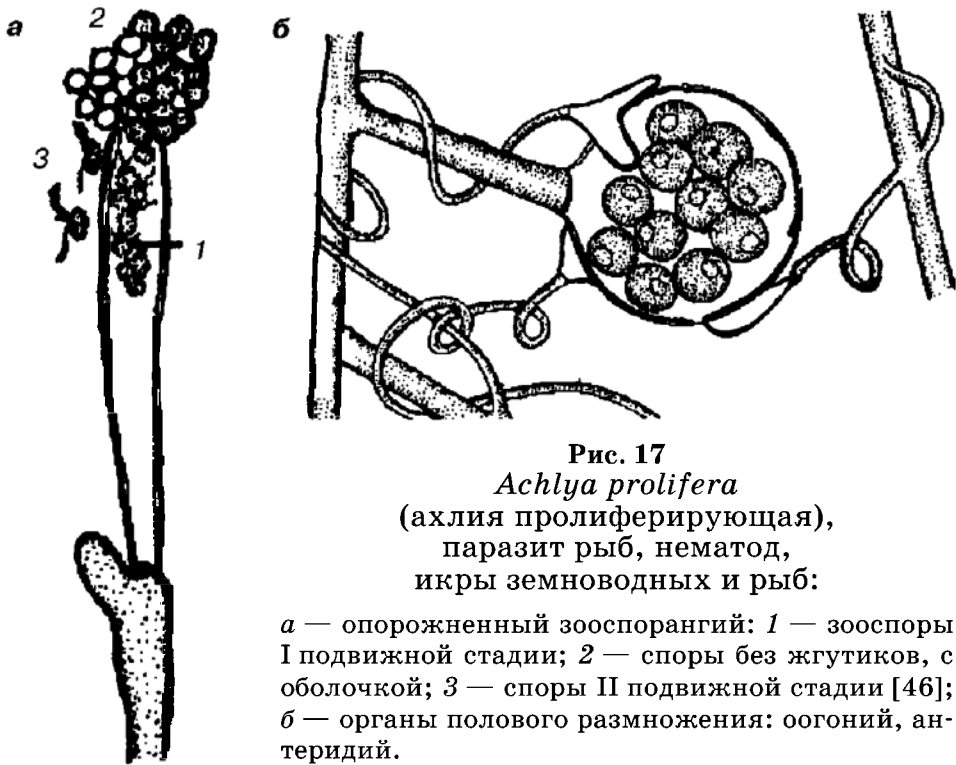


Рис. 17  
*Achlya proliferans*  
(ахлия пролиферирующая),  
паразит рыб, нематод,  
икры земноводных и рыб:

*а* — опорожненный зооспорангий: 1 — зооспоры I подвижной стадии; 2 — споры без жгутиков, с оболочкой; 3 — споры II подвижной стадии [46];  
*б* — органы полового размножения: оогоний, антеридий.

в ооспору. После периода покоя ооспора прорастает спорангием или гифами.

**Меры борьбы.** Содержание водоемов в аэрируемых условиях. Поддержание чистоты воды. Больным рыбам в аквариумах рекомендуют делать ванны с раствором поваренной соли, марганцовокислого калия, метиленовой сини, использовать фунгициды.

**Род *Achlya* (ахлия).** Грибы этого рода часто встречаются вместе с сапролегнией как паразиты икры и рыбы (рис. 17), имеют похожий цикл развития, но стадия зооспор грушевидной формы довольно кратковременна. Зооспоры уже на выходе из зооспорангия теряют жгутики и покрываются оболочкой. Новые зооспорангии образуются рядом со старыми (симподиально), в отличие от сапролегнии, у которой новые зооспорангии развиваются внутри старых зооспорангиев.

#### ПОРЯДОК *Pythiales* (ПИТИАЛЬНЫЕ)

Питиальные грибы широко распространены в природе и обнаружены на разных континентах. Занимают промежуточное положение между водными грибами порядков сапролегниальные и наземными паразитами высших растений из порядков пероноспоральные. К ним относятся сапротрофы и паразиты низших и высших растений.

Семейство *Pythiaceae*  
(питиевые)

**Род *Phytophthora* (фитофтора).** Грибы этого рода вызывают заболевание растений — **фитофтороз**. Из 58 видов фитофторы на территории бывшего Советского Союза зарегистрировано 20. Поражают до тысячи видов растений из различных семейств. Этот род уникален, так как в пределах его можно проследить эволюцию паразитизма, и близкие виды значительно различаются.

1. *Примитивные виды.* Обитают в почве, заселяя растительные остатки, а затем переходят на живые растения. Заражение происходит через ранки. Гриб выделяет токсины, поэтому ткани растения быстро отмирают. Для этих грибов вид растения-хозяина безразличен.

2. *Специализированные паразиты.* Заражение живых тканей происходит через устьица. Мицелий межклеточный, питание осуществляется с помощью гаусторий, грибы не выделяют токсины, поэтому клетки растения-хозяина долго остаются живыми. Гриб не возвращается в почву, поэтому зависит от растения-хозяина.

3. *Узкоспециализированные паразиты.* Гриб поражает лишь определенное семейство или даже род высших растений.

*Центр возникновения рода* — тропики и субтропики.

*Вредоносность фитофторозов* заключается в следующем:

- вызывают гибель отдельных растений, снижают качество плодов, поражают семенной материал;
- обуславливают нарушение физиологических процессов, раннее старение растений;
- симптомы заболевания проявляются не сразу, пораженные органы выглядят как пострадавшие от абиотических факторов (низкой или высокой температуры);
- в дальнейшем на фоне поражения фитофторой присоединяются грибные и бактериальные инфекции.

*Признаки фитофтороза.* Полегание сеянцев, вершинная гниль, язвы, трещины и т. д. Гниль сначала твердая, сухая, но потом присоединяется бактериальная инфекция и гниль переходит в мокрую.

*Phytophthora infestans* — наиболее известный гриб. Название вида, данное А. де Бари, звучит в переводе как «пожиратель растений инфекционный». Поражаемые растения — из семейства пасленовые, в том числе картофель. Массовое развитие этого гриба на картофеле во Фландрии, Франции, Голландии и Ирландии в 1845–1847 гг. связано с трагическими страницами истории человечества. Особенно пострадало население Ирландии, где основной пищей бедняков был картофель. Значительная часть населения этой страны была вынуждена эмигрировать, часть — умерла от голода (около 1 млн человек). В настоящее время ежегодные экономические потери от фитофтороза в мире превысили 3 млрд долларов. Ни один фитопатоген сегодня не наносит столь значительного ущерба.

Заболевание обнаруживается сначала на листьях картофеля, которые покрываются бурыми некротическими пятнами. С нижней стороны листьев заметен белый пушок (рис. 18, 1). Несептированный мицелий развивается межклеточно, а внутрь клеток отходят гаустории. Через устьица на нижней стороне листа вырастают спорангосцы,

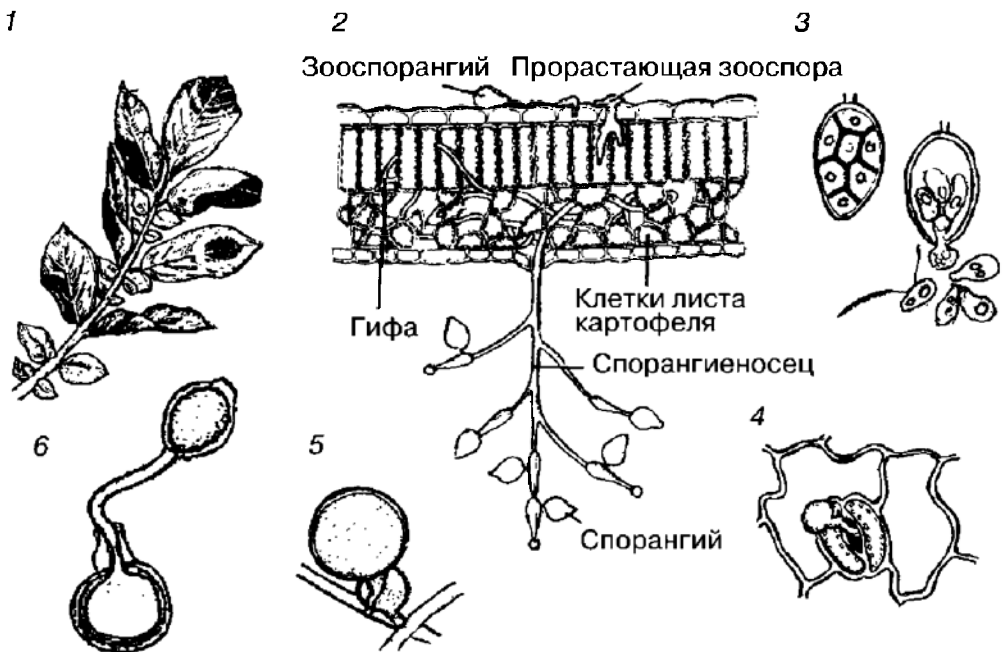


Рис. 18

Жизненный цикл *Phytophthora infestans* (фитофтора):

1 — внешний вид пораженного листа; 2 — спорангосцы с зооспорангиями (или конидиями); 3 — образование зооспор; 4 — внедрение в ткань листа через устьице; 5 — оогоний (вверху), прорастающий через антеридий (внизу); 6 — прорастающая ооспора с развивающимся спорангием [23, 46, 53].

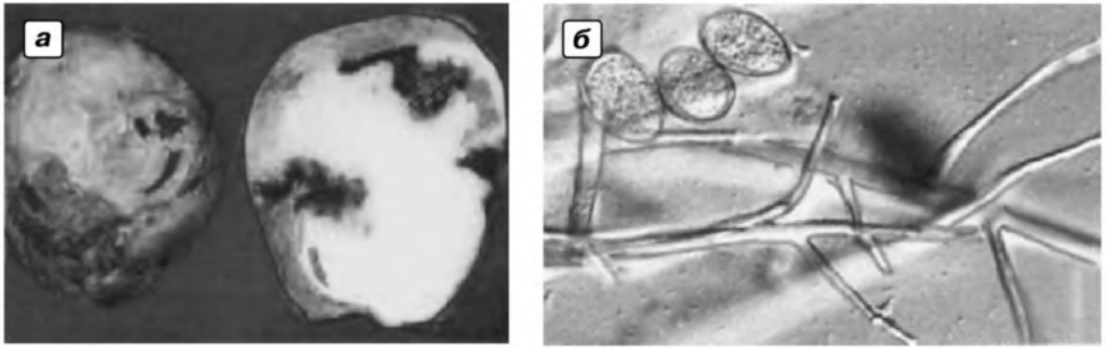


Рис. 19  
*Phytophthora infestans* (фитофтора):

*a* — пораженный клубень картофеля; *б* — спораносцы.

ветвящиеся симподиально (см. рис. 18, 2; рис. 19б). В зависимости от влажности воздуха они могут быть спорангиеносцами или конидиеносцами. Во влажную погоду грушевидные спорангии образуют несколько подвижных спор с двумя боковыми жгутиками (перистым и гладким) (рис. 18, 3). При сухой погоде спорангий целиком прорастает гифой как конидия. Заражение клубней происходит в почве в основном при уборке картофеля (рис. 19а).

Жизненный цикл может включать половую стадию развития (оогонии, антеридии, ооспоры) или протекать без нее. Половое размножение отмечается редко на зимующей ботве или клубнях. Для фитофторы характерен гетероталлизм. Оогонии и антеридии развиваются на концах соприкасающихся «женских» и «мужских» гиф. После мейоза гаметангии содержат по несколько гаплоидных ядер (мейоз гаметический!). Внутри оогония различают центральную одноядерную часть (**оосферу**) и постенную периплазму, содержащую много ядер, которые постепенно дегенерируют. Оогоний прорастает через антеридий (рис. 18, 5). Два ядра с разным половым знаком сначала объединяются, *не сливаясь*, а через некоторое время сливаются. После периода покоя зигота (**ооспора**) прорастает проростковой гифой, выходящей через ножку оогония и антеридий, образуя первичный спорангий (рис. 18, 6).

Долгое время считали, что в Европе у фитофторы не происходит половой процесс, он отмечается только на родине картофеля — в Мексике. Объясняется это тем, что

в первую волну миграции гриба в Европу проникли штаммы только с одним половым знаком. Поскольку для фитотрофы характерен гетероталлизм, половой процесс был невозможен. Сейчас наблюдается вторая волна миграции гриба. Мигрировали штаммы обоих типов спаривания («+» и «-»). Жизненный цикл гриба изменился, и половой процесс у фитотрофы выявлен и в Европе.

### Меры борьбы:

- опрыскивание бордосской жидкостью ( $\text{CuSO}_4$  + известь) и другими фунгицидами;
- селекция — выведение фитотрофоустойчивых сортов картофеля;
- соблюдение правил агротехники;
- увеличение мощности и повышение иммунитета растений с помощью плодородной органики и структурной почвы;
- использование естественных стимуляторов и микробных культур.

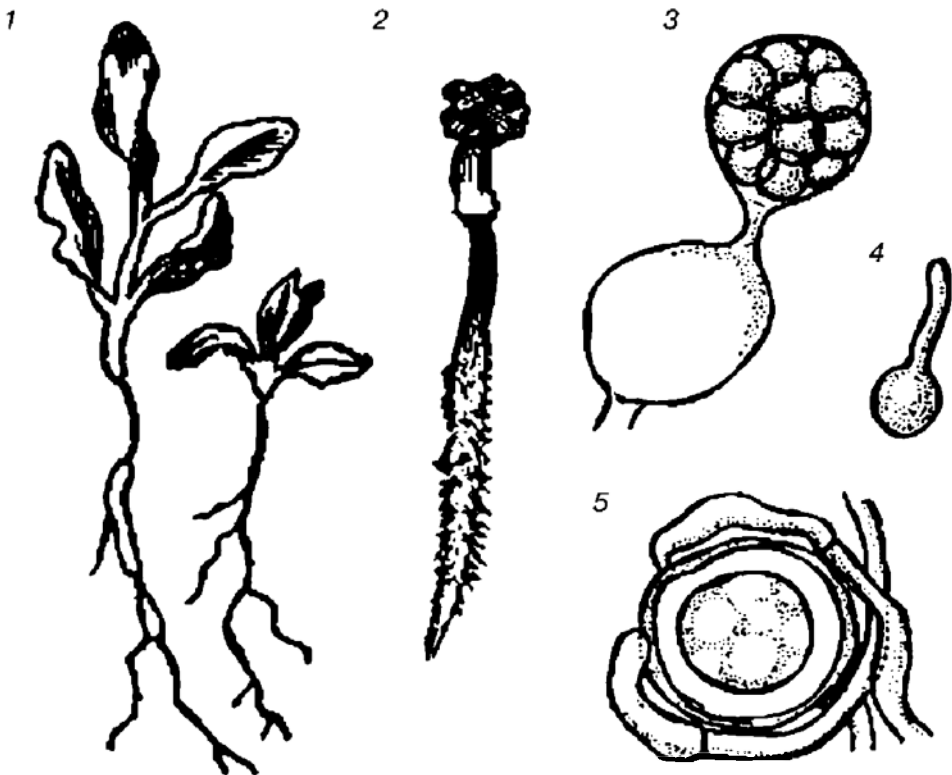


Рис. 20  
*Pythium debaryanum* (питиум):

1 — поражение проростков сахарной свеклы корневой гнилью; 2 — пораженный корень; 3 — выход зооспор из зооспорангия в пузырь; 4 — проросшая зооспора; 5 — оогоний с двумя антеридиями [23].

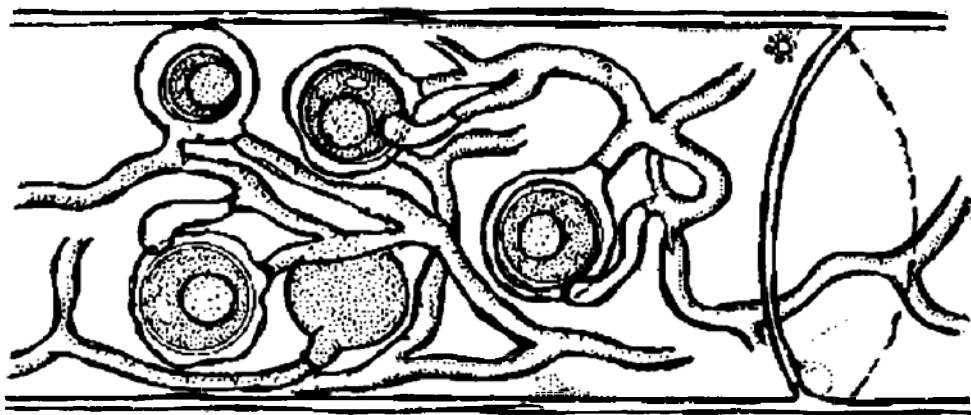


Рис. 21

*Pythium gracile* (питиум) в клетках зеленой водоросли спирогиры (гифы, оогонии и антеридии) [23]

Род *Pythium* (питиум). Грибы обитают в воде и почве, имеют тонкий паутинистый мицелий. Многие виды паразитируют на корнях всходов культурных растений, например сахарной свеклы. Пораженные участки буреют и загнивают, проростки погибают, так как гриб выделяет токсины, губительно действующие на клетки растения. В пораженных тканях образуются органы бесполого и полового размножения (см. рис. 20).

Некоторые грибы могут вызывать корневую гниль проростков у 80 видов высших растений (злаковые культуры, тыквенные, пасленовые, яблони, груши и др.). Другие представители этого рода паразитируют на спирогире (рис. 21), харе, кладофоре, вошерии, а также на красных водорослях (*Bangia*, *Porphyra*). Известно, что некоторые виды способны образовывать эндомикоризу.

#### ПОРЯДОК *Peronosporales* (ПЕРОНОСПОРАЛЬНЫЕ)

Грибы этого порядка характеризуют следующий этап приспособления к жизни на суше. У пероноспоральных можно отметить ряд приспособлений к наземному образу жизни:

- образование хламидоспор для перенесения неблагоприятных условий;
- формирование в оогониях одной ооспоры, поверхность которой неровная, с различными скульптурными образованиями;
- наличие у некоторых представителей глубинного оплодотворения, которое происходит в тканях растения-хозяина;

- длительное сохранение ооспор (зигот) в остатках пораженных растений и небыстрое их прорастание;
- формирование большого количества органов бесполого и полового размножения.

На конидиеносцах, органах бесполого размножения, образуется масса конидий, распространение которых может быть активным и пассивным.

1. Вращение конидиеносцев происходит вокруг своей оси (гигроскопический механизм), так как клеточная оболочка целлюлозная и обладает спиральной структурой. Конидии разбрасываются в результате возникновения центробежной силы (рис. 22).

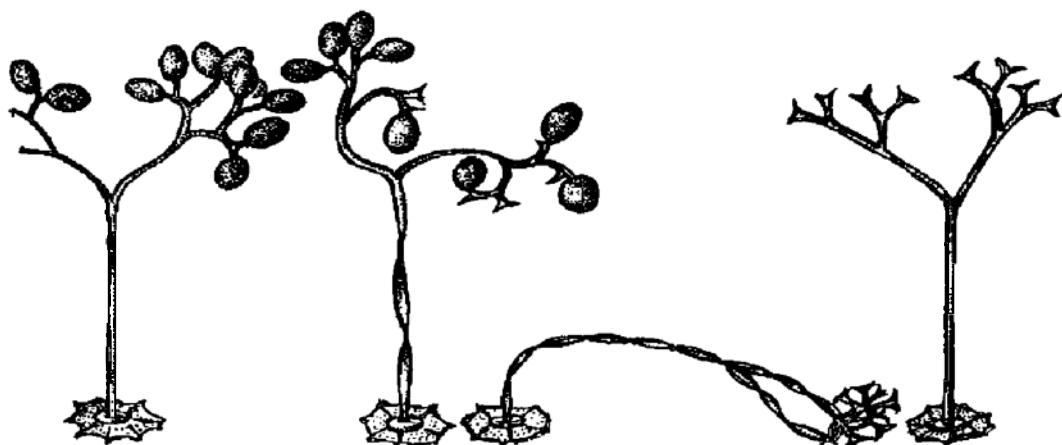


Рис. 22

Механизм разбрасывания конидий конидиеносцами *Peronospora tabacina* (пероноспора) [23]

2. Распространение человеком вместе с пораженными органами растений. В результате конидии находят на высоте 4000 м, а также в зоне вечных снегов и даже в пустынях. Массовое образование конидий наблюдается чаще весной или в начале лета.

### Семейство *Peronosporaceae* (пероноспоровые)

Наиболее крупное семейство. Для разграничения родов большое значение имеет строение органов бесполого размножения, конидиеносцев. Так, у рода плазмодара конидиеносцы ветвятся моноподиально, у рода пероноспора — дихотомически. Все виды этого семейства — наземные формы, облигатные паразиты. Большинство из

них заселяют листья, цветы, реже — корни. Внешне поражение выглядит в виде бурых пятен на листьях. С нижней стороны листа заметен пушок белого цвета. Так выглядит масса конидиеносцев с конидиями (бесполое спороношение), а мицелий развивается в межклетниках тканей растения, образуя гаустории, проникающие в клетки. Половое размножение происходит внутри тканей растения с образованием покоящейся зиготы (ооспоры), которая прорастает не всегда. Заболевания растений, пораженных пероноспоровыми грибами, называют ложной мучнистой росой, в отличие от «настоящей мучнистой росы», вызываемой сумчатыми грибами. Заражение растения происходит разными путями: через корневые волоски, устьица, эпидермальные клетки.

**Род *Plasmopara* (плазмопара).** Отличительная особенность представителей этого рода — моноподиальное ветвление конидиеносцев (рис. 23а). Спорангии находятся на заостренных в виде зубцов конечных веточках. Прорастают зооспорами либо функционируют как конидии (прорастают гифами). Зимует в виде покоящихся ооспор или мицелия с пузыревидными гаусториями. Поражаются растения из семейств зонтичные, лютиковые и др. Для зараженных растений характерна карликовость, появление «маслянистых» пятен вдоль жилок растений, а также об-

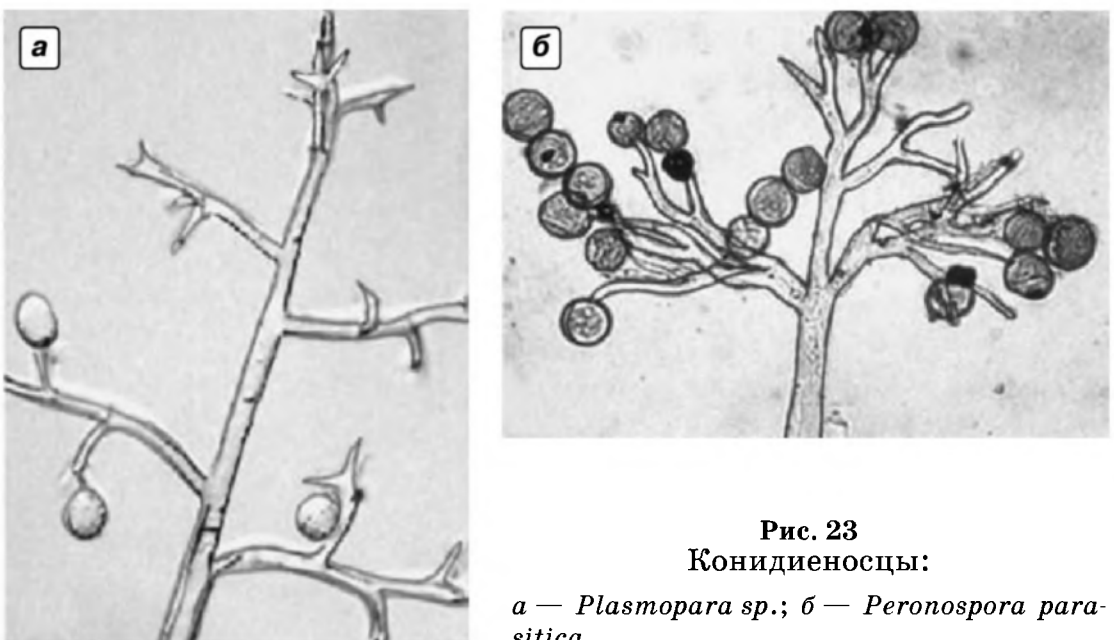


Рис. 23  
Конидиеносцы:

а — *Plasmopara* sp.; б — *Peronospora parasitica*.

разование белого налета. Как правило, пораженные растения погибают. Наиболее распространенные виды:

*P. viticola* паразитирует на виноградной лозе. Поражаются вегетативные органы и плоды винограда. Болезнь проявляется сначала на листьях в виде маслянистых желтоватых пятен, на которых впоследствии (с нижней стороны листа) образуются моноподиально ветвящиеся спороносцы со спорангиями. Во влажную погоду спорангии прорастают зооспорами. Гриб зимует на опавших листьях в виде ооспор. Болезнь была завезена в Европу из Северной Америки в XIX в.

*P. helianthi* поражает листья и стебли подсолнечника. Заболевание называется ложная мучнистая роса подсолнечника. Гриб был завезен в Европу из Северной Америки в XX в.

**Род *Peronospora* (пероноспора).** Насчитывает наибольшее количество видов, широко распространенных в природе. Характерная особенность — дихотомически ветвящиеся конидиеносцы (рис. 23б), на которых образуются конидии, прорастающие гифами. Оогонии и антеридии находятся внутри тканей растения, в результате полового процесса формируются покоящиеся ооспоры. Грибы этого рода поражают только травянистые растения, у которых появляются пятна, налеты, карликовость.

*Некоторые представители.* *P. tabacina* — пероноспора табака, вызывает заболевание ложная мучнистая роса табака. Гриб был обнаружен в 1850 г. в Австралии. В настоящее время встречается повсеместно. Заболевание скоротечно, особенно у проростков. Наносит большой экономический ущерб.

*P. farinosa* — пероноспора сахарной свеклы (ложная мучнистая роса сахарной свеклы). Поражаются листья, которые впоследствии деформируются (курчавость листьев).

*P. destructor* — пероноспора разрушающая. Паразитирует на луке репчатом (*Allium*) и других растениях. Пораженные листья и цветы деформируются, отстают в росте.

---

---

## ЦАРСТВО *Mycota*, *Fungi* (ГРИБЫ)

**К** царству *Fungi* относятся гетеротрофные организмы, обладающие осмотрофным типом питания и в основном не имеющие подвижных стадий в циклах развития. При этом обнаруживается ряд общих черт как с растениями, так и с животными. Сходство с растениями проявляется в первую очередь в морфологической характеристике. Не случайно грибы долгое время рассматривались в составе царства растений. Однако в обмене веществ у грибов прослеживаются черты гетеротрофного обмена, сходного с обменом животных. Также имеются специфические особенности.

### Отделы и группы грибов:

- отдел *Chytridiomycota* (хитридиомикота);
- отдел *Zygomycota* (зигомикота);
- отдел *Glomeromycota* (гломеромикота);
- отдел *Ascomycota* (аскомикота (сумчатые грибы));
- отдел *Basidiomycota* (базидиомикота (базидиальные грибы));
- группа анаморфные грибы, дейтеромицеты, несовершенные грибы, митогрибы;
- лишайники, или лишенизированные грибы.

### ХАРАКТЕРНЫЕ ПРИЗНАКИ ГРИБОВ

- Грибы представляют собой гетеротрофные организмы с осмотрофным типом питания. Питательные вещества поглощаются всей поверхностью мицелия, погруженного в субстрат. У грибов нет специальных структур,

приспособленных для питания. В качестве источников энергии грибы используют сложные органические полимерные соединения, имеющие большую молекулярную массу. Поэтому грибы обладают широким набором ферментов, выделяющихся в окружающую среду (**экзоферменты**) и разрушающих высокомолекулярные полимеры до мономеров, поступающих в клетку.

- Клетки грибов обладают высоким осмотическим давлением, что обеспечивает поступление воды с питательными веществами.

- Вегетативное тело в основном в виде разветвленного мицелия, обладающего неограниченным апикальным ростом. Так как основная масса мицелия погружена в субстрат (**субстратный мицелий**), для распространения спор органы размножения возвышаются над субстратом в воздушной среде (**воздушный мицелий**).

- Грибы обладают разнообразными способами полового и бесполого размножения, многие представители их обладают высокой энергией бесполого размножения. Содержат гетерогенный ядерный аппарат с набором хромосом « $2n$ », « $n$ », « $n + n$ » (дикарион).

- В циклах развития есть митоз и мейоз. Особенностью митоза (в отличие от растений и животных) является то, что в процессе деления ядерные мембраны не разрушаются. Такой митоз называется «закрытым».

- Отсутствуют подвижные стадии в циклах развития (исключение — хитридиомикоты с одним гладким жгутиком).

- Среди эукариотов клетка грибов является наиболее просто устроенной. Геном многих грибов по размеру не намного превышает геном бактерий, хотя и организован в хромосомах.

- У большинства выражена клеточная оболочка, содержащая хитин.

- Отсутствуют пластиды и диктиосомы.

- Митохондрии с пластинчатыми кристами.

- Запасной продукт — гликоген, а не крахмал.

- В обмене веществ присутствует мочевины — конечный продукт азотного обмена.

- Синтез аминокислоты лизина идет по типу синтеза у животных.
- Транспортные РНК, цитохромы имеют строение, сходное с их строением у животных.
- Меланин синтезируется в клетках на разных стадиях развития организма.

## СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ ГРИБОВ

Грибы отличаются от всех эукариотов наиболее простым строением клетки. Обычно она состоит из оболочки, протопласта, вакуолей. В состав протопласта входит цитоплазма и ядро. Цитоплазма содержит органоиды, находящиеся в гиалоплазме.

**Клеточная оболочка.** Ее свойства зависят от многих функций грибов, особенно тех, которые связаны с контактом грибной клетки с внешней средой. Состав клеточной оболочки изменяется при переходе из одной фазы роста в другую или зависит от типов роста — дрожжеподобный, гифальный и т. д.

Грибы отличаются разнообразным составом клеточной оболочки. Она может быть целлюлозно-хитиновой, хитиново-глюкановой. В ней имеются гетерополимеры, содержащие маннозу, глюкозу, галактозу. Один из основных компонентов клеточной оболочки — хитин (азотсодержащее, нерастворимое в крепких растворах щелочей вещество). Он составляет у некоторых грибов до 60% сухого веса оболочки. У грибов из отдела *Zygomycota* (мукоральные грибы) в клеточной оболочке обнаружен хитозан. Клеточная оболочка придает форму вегетативным клеткам гиф и органам размножения, ее поверхность является местом локализации некоторых ферментов. Она часто многослойна, устойчива к разрушению. По мере старения оболочка может кутинозироваться, инкрустироваться оксалатом кальция. Наружные слои оболочки могут ослизняться.

**Протопласт.** Это сферическое образование клетки, которому свойственны метаболические процессы и способность

к регенерации. От клеточной оболочки протопласт отделен плазмалеммой — мембраной, содержащей липиды и белки. Главная ее функция — регуляция поступления растворов из окружающей среды в клетку и наоборот. Поступление веществ может быть пассивным и активным, протекающим с затратами энергии в виде АТФ. В протопласте различают ядро и цитоплазму. В состав цитоплазмы входят разнообразные органоиды (митохондрии, эндоплазматическая сеть, рибосомы и др.), связанные гиалоплазмой. В ней формируются надмолекулярные агрегаты — *микрoфиламенты* и *микротрубочки*, обуславливающие цитоскелет клетки. У грибов большее значение имеют микрoфиламенты, у растений — микротрубочки. *Рибосомы* находятся в основном в цитоплазме. *Эндоплазматический ретикулум* выражен слабо. *Митохондрии* похожи на митохондрии растений, но кристы сплюснутые или тарелкообразные. *Диктиосомы* (тельца Гольджи), имеющие большое значение у растений в формировании клеточной стенки, практически не встречаются. Вместо диктиосом обнаруживаются скопления эндоплазматического ретикулума с небольшим количеством ламелл. Одной из особенностей протопласта клетки грибов является наличие около цитоплазматической мембраны губковидных электронно-прозрачных телец — *ломасом*, функции которых окончательно не выяснены.

**Ядро.** У большинства грибов оно обычно небольших размеров, окружено двойной мембраной, круглое, удлиненное, расположено либо в центре, либо у клеточной оболочки или перегородки. Клетки гиф содержат одно или несколько ядер. В ядре обычно находится одно ядрышко, но иногда оно отсутствует. Основная функция ядра — репликация ДНК и перенос генетической информации в цитоплазму через РНК. К особенностям ядерного аппарата грибов относится наличие дикарионов ( $n + n$ ), спаренных ядер в клетке после слияния цитоплазмы. Другая особенность ядер — способность передвигаться из одной клетки в другую.

Следует отметить некоторые особенности митоза. У большинства грибов митоз «закрытый» (без разрушения

ядерной оболочки), отсутствуют центриоли. Образование перегородки между разделившимися клетками не всегда происходит сразу после деления ядра, в результате чего могут образоваться многоядерные клетки.

**Вакуоли.** Отграничены от протопласта мембраной — тонопластом. В молодых клетках вакуоли мелкие. Впоследствии они сливаются, образуя крупную вакуоль. В вакуолях в коллоидном состоянии находятся полифосфаты, различные питательные вещества. У низкоорганизованных грибов и в зооспорах имеются особые пульсирующие вакуоли, способные сокращаться и вновь расширяться.

**Жгутики** имеются у представителей отдела хитридиомицота. Они способствуют передвижению зооспор и гамет. По строению отличаются от жгутиков бактерий, но похожи на жгутики простейших, гамет растений и многих животных. В центре находятся две одиночные, а по периферии — девять двойных фибрилл.

### ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ГРИБОВ

Состав химических элементов грибной клетки во многом похож на состав клетки растений и животных. Далее перечислены основные элементы, содержащиеся в грибах.

**Углерод.** Входит в состав органических соединений, образующих клеточную стенку, а также в состав цитоплазмы. В мицелии углерод составляет 40...60% сухого веса.

**Водород.** Структурный и функциональный элемент. Входит в состав всех органических соединений. В грибной клетке содержится 6...8% от веса сухого мицелия. Входит в состав свободной и связанной воды.

**Кислород.** Составляет 25...35% сухого веса мицелия. Входит в состав воды, углеводов, белков, жиров и других органических соединений.

**Азот.** Входит в состав белков. Грибы испытывают потребность в аммонийном или аминном (органическом) азоте. Некоторые виды способны усваивать газообразный аммиак (например, фузариумы). К фиксации атмосферного

азота способны аспергиллы, триходерма, некоторые базидиальные дереворазрушающие грибы.

**Сера.** Входит в состав серосодержащих аминокислот, таких как метионин, цистеин, ферментов, тиамина, биотина.

**Фосфор.** Является компонентом ДНК, РНК, АТФ. В спорах содержание фосфора выше, чем в мицелии. В молодом мицелии его больше, чем в старом. Источники фосфора — органические и минеральные соединения. Грибами используются фосфаты растворимые, а также нерастворимые, что определяет их роль в круговороте фосфора в природе.

**Железо.** Входит в состав ферментов, важных для метаболизма: цитохромов, цитохромоксидаз, каталазы и др.

Для грибов также необходимы такие элементы, как **магний** (сернокислый магний) и **калий** (хлористый калий). Для нормального развития грибов большое значение имеют **микроэлементы**: цинк (активирует ряд ферментов), медь, молибден, марганец, бор и др. Микроэлементы играют функциональную и структурную роль.

Многие грибы способны к накоплению отдельных элементов в количествах, превышающих их содержание в окружающей среде. Поэтому они могут выступать в роли индикаторов загрязнения окружающей среды.

Состав химических веществ, содержащихся в грибах, разнообразен и во многом сходен с составом их в растениях и животных. В основном это вода (60...90%), нуклеиновые кислоты, белки, углеводы, жиры. Органические кислоты (уксусная, масляная, молочная, фумаровая, яблочная, янтарная, лимонная и др.) могут быть в свободном состоянии и в виде солей. Имеются также пигменты, смолы, терпены (ароматические эфирные масла), токсины, витамины и неорганические соединения.

Вещества, являющиеся постоянными компонентами клетки, называются **первичными метаболитами**. Соединения, которые не являются постоянными компонентами, необходимыми для всех видов грибов, относятся к **вторичным метаболитам**. В их число входят пигменты, токсины, витамины и др.

### ПЕРВИЧНЫЕ МЕТАБОЛИТЫ

**Белки.** Это структурный компонент клетки, так как белки входят в состав мембран, микротрубочек и микрофиламентов. Кроме того, белки являются основным компонентом ферментов.

**Ферменты.** Клетки грибов характеризуются разнообразным набором ферментов. Особенно много таких окислительных ферментов, как лакказа, пируватоксидаза, цитохромоксидаза, пероксидаза, щелочная и кислая фосфатазы и др. Имеются экзо- и эндоферменты. Ферменты грибов воздействуют на какое-либо определенное вещество, поэтому они в грибной клетке действуют в определенной последовательности.

**Углеводы.** Могут быть в виде моносахаридов (глюкоза, манноза, галактоза и др.), дисахаридов (трегалоза) и полисахаридов. Полисахариды являются структурными компонентами оболочки. Прежде всего, это полимеры глюкозы — глюканы, целлюлоза (встречается в царстве *Fungi* очень редко). Полимеры маннозы — маннаны. В состав клеточной оболочки входят полимеры, связанные с белками (пептидоглюканы). Жесткость клеточной оболочке придает хитин (молекулы глюкозы + аминогруппы + остатки уксусной кислоты). У некоторых грибов есть хитозан (глюкоза + аминогруппы, без остатков уксусной кислоты).

**Запасные углеводы.** В цитоплазме грибной клетки можно обнаружить гранулы  $\alpha$ -глюкана, близкого к гликогену (животному крахмалу). Это субстрат высокого эндогенного дыхания. Верхушки гиф, где активно протекают процессы метаболизма, обычно лишены гликогена. Практически только у грибов обнаружено запасное вещество — дисахарид трегалоза (= микоза).

**Липиды** входят в состав мембран. Например, фосфолипиды. Липиды могут находиться в цитоплазме в виде жировых капель — липосом. Больше всего их обнаруживают в старых клетках.

### ВТОРИЧНЫЕ МЕТАБОЛИТЫ

**Пигменты.** Представлены каротиноидами, хинонами и меланинами. *Каротиноиды* участвуют в реакциях, свя-

занных с фототропизмом у грибов, в процессах размножения некоторых видов, выполняют защитную функцию. *Хиноны* имеют окраску от светло-желтой до почти черной. Окраска их изменчива, зависит от рН среды. Обладают антибиотическим действием. *Меланины* (темноокрашенные пигменты) откладываются в клеточной оболочке, повышая ее прочность, имеют определенное значение для почвообразовательных процессов.

**Токсины.** Многие вещества, продуцируемые грибами, являются токсичными для микроорганизмов (антибиотики), растений (фитотоксины), человека и животных (микотоксины). Для человека особенно опасны афлатоксины, продуцируемые, например, аспергиллом желтым, так как они обладают канцерогенным действием.

**Витамины** необходимы для роста и развития грибов. Некоторые виды способны их синтезировать в значительных количествах. В грибах довольно много витаминов В<sub>1</sub> (рибофлавин), РР. Содержание витамина С у большинства видов грибов ниже, чем у растений.

**Стимуляторы роста растений.** У сапротрофных и фитопатогенных грибов в процессе метаболизма образуются стимуляторы роста растений — ауксины и гиббереллины (гибберелла — сумчатый гриб).

## ВЕГЕТАТИВНОЕ ТЕЛО ГРИБОВ

Формы вегетативного тела грибов отличаются разнообразием, что связано с условиями обитания и образом жизни (см. рис. 24). У большинства видов вегетативное тело в виде мицелия.

**Голый протопласт.** Встречается у внутриклеточных паразитических грибов. Например, возбудитель черной ножки капустной рассады (*Olpidium brassicae*, отдел *Chytridiomycota*) в клетках растения-хозяина находится в виде многоядерного протопласта, не имеющего клеточной оболочки.

**Ризомицелий.** Это гифобразные выросты без собственных ядер у некоторых просто организованных грибов, вегетативное тело которых представляет собой комочек

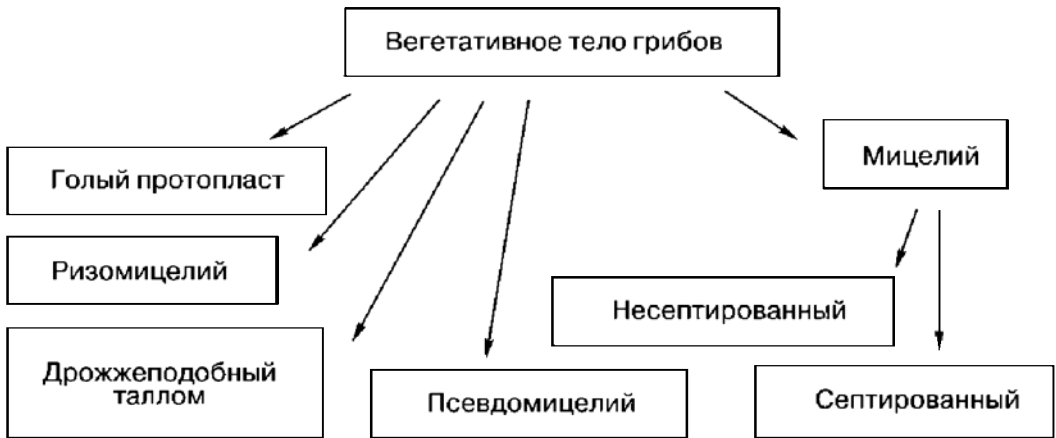


Рис. 24  
Формы вегетативного тела грибов

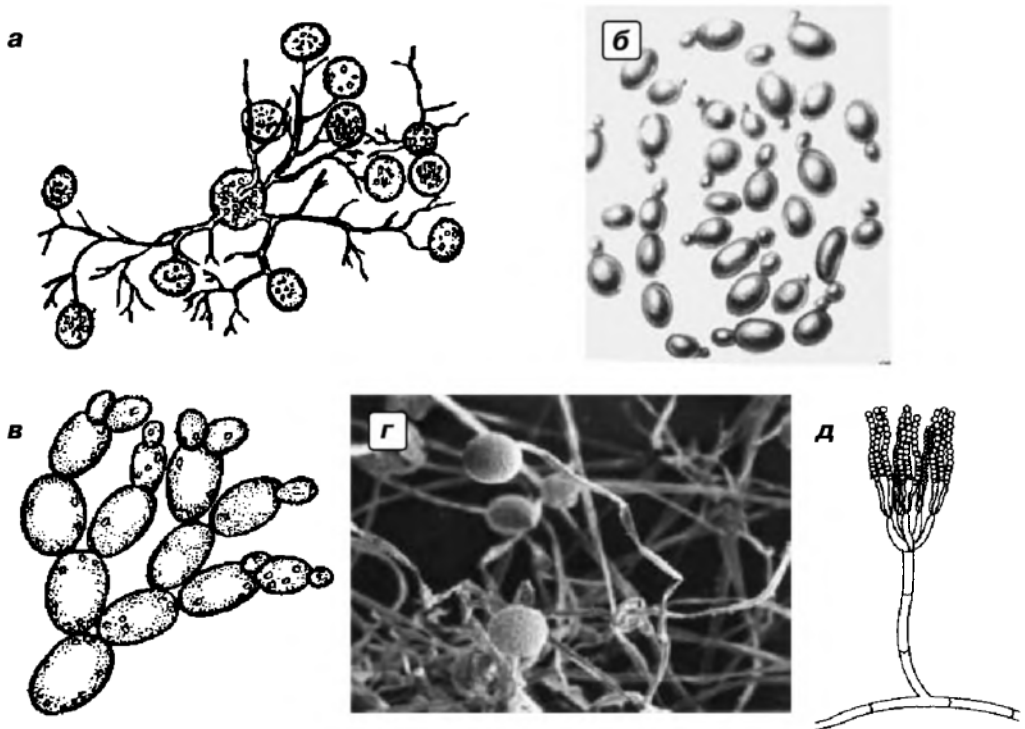


Рис. 25  
Разнообразие форм вегетативного тела грибов:

*a* — ризомицелий (полифаг эвгленовый (*Polyphagus euglenae*)); *б* — дрожжеподобный рост (*Saccharomyces* sp.); *в* — псевдомицелий (*Saccharomyces*); *г* — несептированный мицелий со спорангиями (*Mucor*); *д* — септированный мицелий (*Penicillium*) [34].

протопласта без оболочек или с клеточной оболочкой (рис. 25*a*). Например, полифаг эвгленовый (*Polyphagus euglenae*, отдел *Chytridiomycota*).

**Дрожжеподобный таллом.** Встречается у сумчатых и базидиальных грибов в виде клеток, которые почкуются (рис. 25*б*).

**Псевдомицелий** характерен для дрожжей и дрожжеподобных организмов. У них вегетативное тело представлено одиночными клетками, которые почкуются, и какое-то время дочерние клетки оказываются соединенными, что внешне напоминает мицелий (рис. 25в).

**Мицелий** — сложная система сплетения ветвящихся гиф с более или менее выраженной дифференциацией. При образовании плодовых тел и некоторых вегетативных структур гифы переплетаются довольно плотно и формируются ложная ткань — **плектенхима**. Настоящие же ткани у растений и животных развиваются в результате деления клеток в поперечном и продольном направлениях. Такие ткани встречаются у грибов крайне редко. Рост мицелия радиальный, чем и объясняется появление плодовых тел грибов по кругу (ведьмины кольца).

**Гифа.** Цилиндрическая трубка, имеющая 5...10 микрон в диаметре с апикальным ростом и способностью к ветвлению. Гифы могут иметь перегородки (**септы**). Гифы с септами называются *септированными*. Мицелий, образованный такими гифами, также называется септированным (рис. 25д). Гифы без септ и образующийся из них мицелий называются *несептированными* (рис. 25г). Несептированные гифы и мицелий характерны, например, для зигомицетов. Септированные гифы и мицелий свойственны сумчатым, базидиальным и анаморфным грибам.

Септы развиваются от стенки гифы к центру (у растений — наоборот, перегородка формируется от центра к периферии). В центре остаются поры, через которые осуществляется ток цитоплазмы. Количество пор у разных грибов варьирует. Их может быть много (*микропоровые септы*), но чаще всего имеется одно отверстие. В зависимости от толщины перегородки различают *простые септы* — перегородка становится тоньше по направлению к поре, и *долипоровые септы* — перегородка по направлению к поре утолщается (см. рис. 26).

Гифы одного представителя могут обладать свойствами одного пола. Тогда этот вид называется **гомоталличным**. Если гифы представителей одного и того же вида

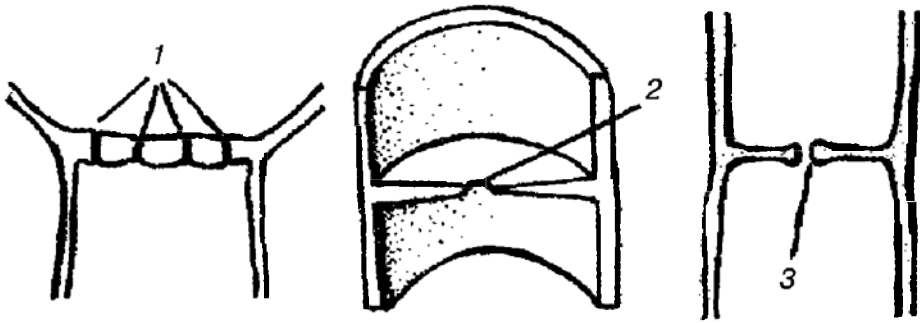


Рис. 26  
Типы септ:

1 — септа с микропорами; 2 — простая септа; 3 — долиповорая септа [46].

имеют свойства разных полов, обозначаемых знаками «+» и «-», то этот вид называется **гетероталличным**.

Скорость роста гиф у разных видов различна. К быстрорастущим грибам относятся, например, мукоральные грибы.

#### ВИДОИЗМЕНЕНИЯ МИЦЕЛИЯ

1. В зависимости от условий обитания и выполняемых функций мицелий может видоизменяться.

2. Вегетативное размножение, захват территории осуществляются с помощью **столонов, ризоморфов, мицелиальных тяжей**.

3. Закрепление в субстрате у некоторых видов происходит с помощью **ризоидов, аппрессорий**.

4. Для перенесения неблагоприятных условий у грибов образуются **склероции, хламидоспоры**.

Поглощение питательных веществ паразитическими грибами осуществляется с помощью **гаусторий**. У хищных грибов образуются **ловчие гифы**.

• **Столоны и ризоиды.** Столоны служат для захвата территории, способствуют распространению гриба, выглядят обычно в виде гиф, поднимающихся над субстратом. В месте соприкосновения столона и субстрата образуются ризоиды, внедряющиеся в субстрат и способствующие закреплению в нем. У грибов рода *Rhizopus* (ризопус) в этих участках формируются вертикально стоящие органы бесполого размножения — спорангиеносцы со спорангиями (рис. 27а).

• **Аппрессории.** Образуются при прорастании спор на концах проростковых гиф, способствуют удерживанию

гриба-паразита на поверхности поражаемых органов растений, так как плотно прилегают к кутикуле растения-хозяина, имеют плоскую, неправильную, разветвленную форму (рис. 27б). Если аппрессории имеют постоянную форму, закладываются регулярно, то они называются **гифоподиями**, которые являются диагностическим признаком для разграничения видов, родов и семейств.

• **Ризоморфы и мицелиальные тяжи** представляют собой линейно соединенные гифы в виде шнуров, которые бывают заметны невооруженным глазом. Эти структуры служат для расселения гриба, а также обеспечивают передвижение питательных веществ к месту образования плодовых тел.

Ризоморфы — обычно более мощные образования по сравнению с мицелиальными тяжами, имеют снаружи часто темную окраску. Внутренние гифы, более светлые, служат для проведения воды и питательных веществ, а наружные выполняют защитную функцию, обеспечивая грибам выживаемость при неблагоприятных условиях. Диаметр ризоморфов может достигать нескольких миллиметров,

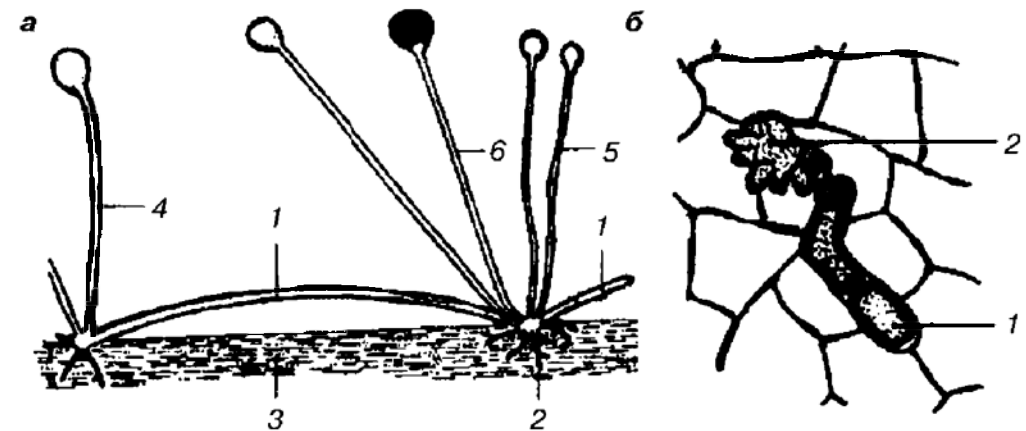
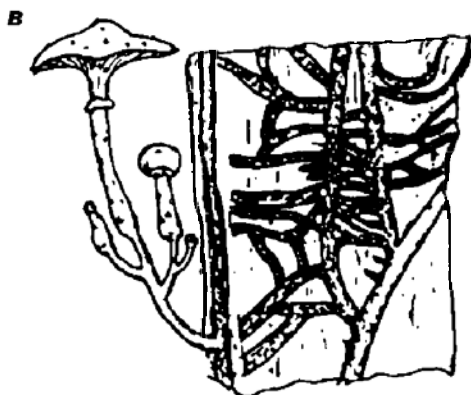


Рис. 27  
Видоизменения  
мицелия:



а — столоны и ризоиды у грибов рода *Rhizopus* (ризопус): 1 — столоны; 2 — ризоиды; 3 — субстрат; 4, 5 — молодые спорангии; 6 — зрелые спорангии [46]; б — прорастание споры (1) сумчатого гриба вентурии (*Venturia*) на листе яблони с образованием аппрессории (2) [46]; в — плодовые тела *Armillaria* sp. (опенок) с отходящими от них ризоморфами [33].

а длина — нескольких метров. Они свойственны базидиальным грибам, например опенку осеннему (см. рис. 27в).

• **Хламидоспоры** — клетки с утолщенной оболочкой, содержат жир и гликоген (рис. 28в). По месту образования могут быть терминальными и интеркалярными. Биологическое значение хламидоспор не совсем ясно. У некоторых представителей они образуются при старении либо формируются для перенесения неблагоприятных условий. При их прорастании развивается вегетативное тело.

• **Склероции** — плотные сплетения гиф грибов в виде особых тел. Наружные слои склероциев могут быть темноокрашенными (меланизированы). Размеры варьируют от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров. Служат для перенесения неблагоприятных условий и распространения. На них могут образовываться плодовые тела грибов (рис. 28г) или мицелиальные стромы (см. ниже) с плодовыми телами (рис. 28д). Склероции бывают

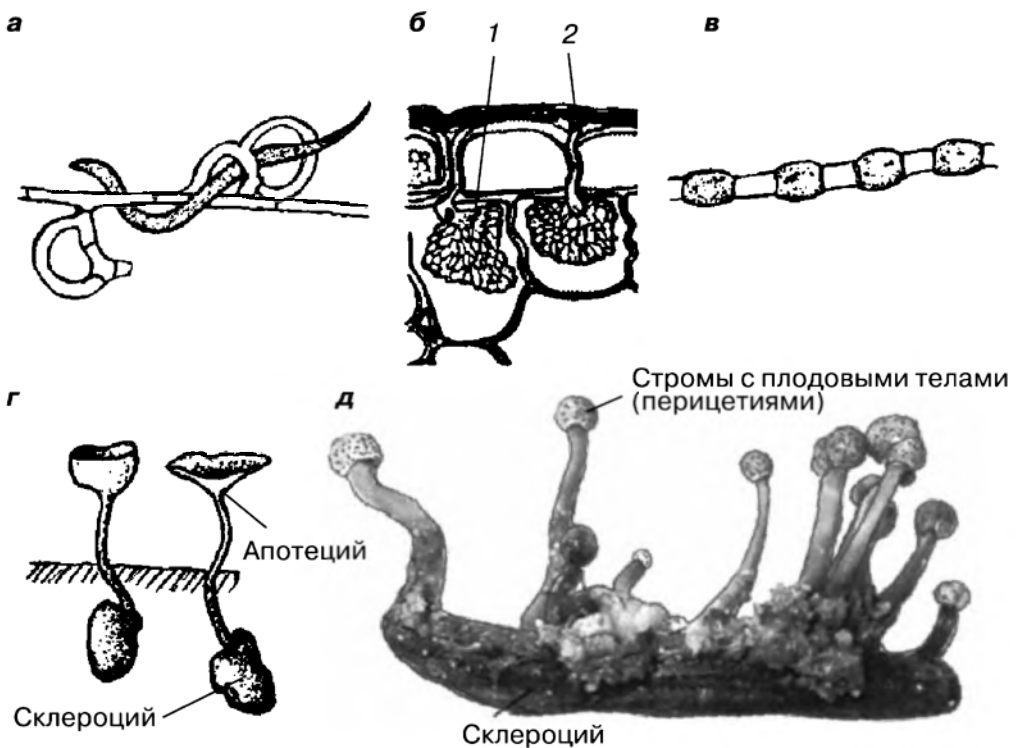


Рис. 28

Видоизменения мицелия:

а — ловчие кольца артроботриса (*Arthrobotrys*) [77]; б — инфекционные гифы (2) с гаусториями (1) в клетках растения-хозяина [46]; в — хламидоспоры [33]; г — склероций склеротинии клубненосной (*Sclerotinia tuberosa*), проросший плодовым телом — апотецием [75]; д — проросший склероций спорыньи пурпурной (*Claviceps purpurea*).

истинными и ложными. В образовании истинных склероциев принимают участие либо только гифы грибов, либо гифы грибов и ткани пораженного организма, в которых накапливается меланин и они мумифицируются. У таких склероциев наружный слой гиф плотный, с меланином, часто темного цвета. Внутренний слой рыхлый, светлой окраски, с запасом питательных веществ, служит для питания прорастающего склероция. Например, склероции спорыньи. У ложных склероциев все клетки (снаружи и внутри) одинаковые, в оболочке накапливается меланин.

• **Мицелиальные стромы** — сплетения гиф, внутри или на поверхности которых формируются плодовые тела грибов. Стромы могут быть однолетними и многолетними, разной консистенции и окраски.

• **Ловчие гифы.** Характерны для грибов-хищников. Гифы покрыты клейкими веществами, а также могут образовывать петли, клетки которых моментально реагируют на прикосновение. Нематоды и простейшие либо приклеиваются к таким гифам, либо попадают в ловчие кольца, в «плен». В их тело внедряются боковые гифы и внутри развиваются (рис. 28а).

• **Гаустории** — отростки гиф, внедряющиеся в клетки поражаемого растения. Функция — поглощение питательных веществ. Основная масса мицелия развивается в межклетниках (эндопаразиты) или на поверхности пораженных органов растений (эктопаразиты). Образование гаусториев осуществляется следующим образом: от аппрессориев или гифоподиев отходят инфекционные гифы, которые внедряются в клетку и разрастаются в ней, образуя гаустории (рис. 28б).

## РАЗМНОЖЕНИЕ ГРИБОВ

Любой элемент, способный дать начало новому мицелию, называется **пропагулой**, или **диаспорой**. Размножение у грибов бывает вегетативное, бесполое и половое.

### **Вегетативное размножение:**

- фрагментация мицелия, части которого в дальнейшем могут развиваться самостоятельно (наиболее простой способ);

- ризоморфы, мицелиальные тяжи, склероции, столоны;
- почкование;
- хламидоспоры;
- артроспоры, или оидии, — более тонкостенные, чем хламидоспоры, светло окрашенные образования, формирующиеся подобно хламидоспорам в результате расчленения гиф.

Некоторые ученые считают хламидоспоры и артроспоры вариантами бесполого размножения либо переходной формой от вегетативного к бесполому размножению.

**Бесполое размножение** осуществляется с помощью спор, которые распространяются водой, животными, насекомыми, токами воздуха. Они могут рассеиваться активно и пассивно на очень большие расстояния. Так, споры стеблевой ржавчины ржи находили за 1 тыс. км от источника заражения. Споры разнообразны по строению, способам образования, биологическому значению.

*По скорости прорастания* споры могут быть покоящиеся и **пропагативные**, служащие для быстрого размножения.

*По подвижности* споры подразделяются на подвижные и неподвижные. Подвижные споры (**зооспоры**) имеют жгутик. Обычно такие споры характерны для низкоорганизованных грибов. Неподвижные споры свойственны большинству грибов.

*По способу формирования* споры делятся на эндогенные (зооспоры, спорангиоспоры) и экзогенные (конидии).

**Эндогенные споры** образуются внутри вместилищ — спорангиев. Зооспоры развиваются в зооспорангиях, представляющих собой расширенный конец гифы, содержимое которой распадается на подвижные споры (рис. 29, 1).

Спорангиоспоры неподвижны, имеют плотную оболочку. Формируются они в спорангиях, которые часто образуются на концах вертикально стоящих гиф — **спорангиеносцах**. Имеются у грибов из отдела зигомикота (например, мукоровые грибы) (рис. 29, 2). Количество спор в спорангиях обычно исчисляется тысячами, но могут быть мелкие спорангии (**спорангиоли**) с небольшим количеством спор. Если спора в спорангиоли всего одна, то она

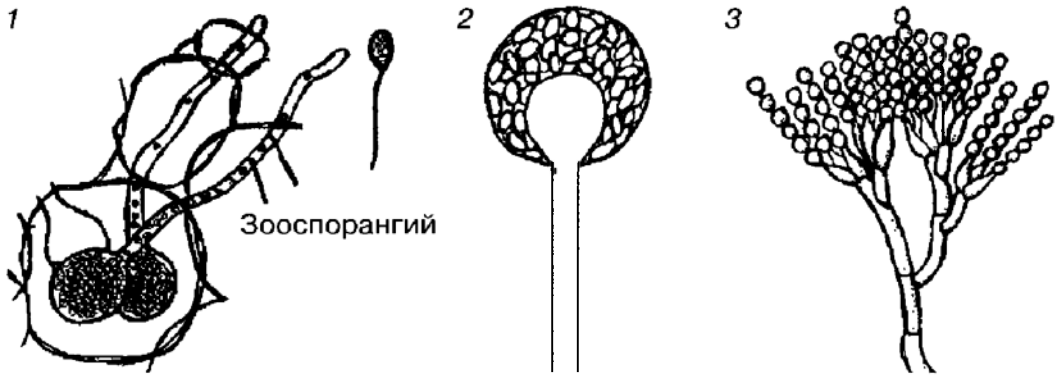


Рис. 29

Бесполое размножение грибов:

1 — зооспорангий; 2 — спорангиеносец со спорангием; 3 — конидиеносец с конидиями [34].

функционирует как экзогенная спора (конидия). Это подтверждает более позднее образование экзогенных спор в ходе эволюции в сравнении с эндогенными.

**Экзогенные неподвижные споры** (конидии) образуются наружно на специализированных гифах — **конидиеносцах**. Имеются во многих отделах, характеризуются большим разнообразием (рис. 29, 3).

Конидиеносцы могут быть одиночными или объединенными в группы (**конидиомы**), напоминающими плодовые тела сумчатых или базидиальных грибов. Чрезвычайно разнообразны конидии по способу образования: на вершине ветвящихся конидиеносцев; в результате фрагментации конидиеносцев; почкования и др. (разнообразие конидиом и способы образования конидий будут рассмотрены при характеристике группы анаморфных грибов).

Эволюция бесполого размножения заключается в изменении строения от более простого к более сложному, сопровождающемуся увеличением количества спор. Бесполое размножение играет важную роль в распространении грибов в природе, заселении субстрата и является одной из их отличительных черт.

**Половое размножение** связано с половым процессом, в результате которого образуется зигота. Вариантов полового процесса у грибов довольно много, поэтому остановимся на характеристике наиболее типичных.

**1. Гаметогамия.** Некоторые грибы, подобно водорослям, имеют в цикле развития гаметангии с формирующимися

гаметами. У них половое размножение происходит в виде изогамии (слияние подвижных одинаковых гамет), гетерогамии или анизогамии (слияние подвижных, но различных по размерам гамет). Типичная оогамия (слияние неподвижных женских гамет — яйцеклеток — с подвижными мужскими гаметами — сперматозоидами — или неподвижными спермациями) у грибов отсутствует. Гаметогамия свойственна низкоорганизованным группам грибов, например представителям из отдела *Chytridiomycota*. У высокоорганизованных грибов гаметогамия заменяется гаметангиогамией.

**2. Гаметангиогамия.** Название полового процесса отражает его специфику. Сливаются не гаметы, а гаметангии с недифференцированным на гаметы содержимым. Можно выделить два варианта этого процесса: а) собственно гаметангиогамия и б) зигогамия.

*Собственно гаметангиогамия* наблюдается у сумчатых грибов (рис. 30). На гаплоидном мицелии образуются женские половые органы — **аскогон** — и мужские половые органы — **антеридий**. Содержимое антеридия переливается в аскогон, цитоплазма сливается (**плазмогамия**), ядра соединяются попарно, образуя дикарион. Из женского



Рис. 30  
Гаметангиогамия у сумчатых грибов [53]

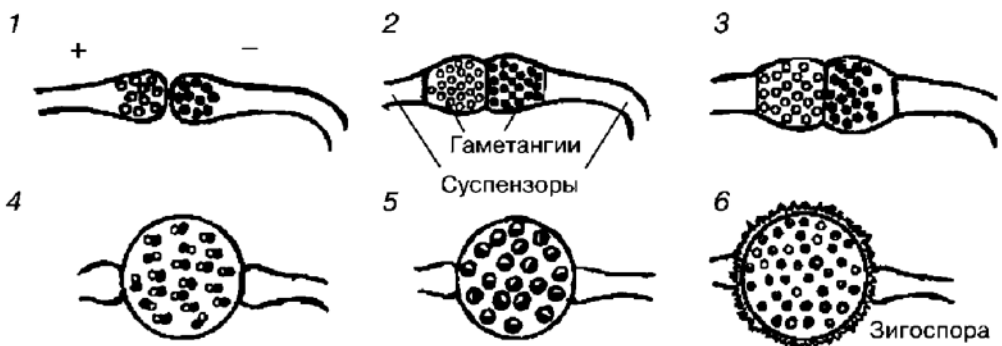


Рис. 31  
Последовательные стадии зигогамии (схема) [77]

гаметангия вырастают **аскогенные гифы** ( $n + n$ ), в которых впоследствии два ядра сливаются (**кариогамия**).

**Зигогамия.** Такой тип полового процесса свойствен зигомицетам. Концы нечленистого мицелия разных талломов (копуляционные гифы) соприкасаются (рис. 31, 1). Часть гиф с несколькими ядрами отчленяется перегородками. Эти отделившиеся участки функционируют как гаметангии (рис. 31, 2, 3). Содержимое сливается, включая ядра (рис. 31, 4, 5). Образуется зигоспора с толстой оболочкой (рис. 31, 6). Диплоидных ядер в зигоспоре может быть одно или несколько, но перед прорастанием остается обычно одно ядро.

**3. Соматогамия.** У грибов этот тип полового процесса является наиболее распространенным. Характеризуется слиянием соматических клеток.

Чаще всего соматогамия протекает как у базидиальных грибов (рис. 32). При этом половом процессе нет ни гамет, ни гаметангиев. Споры прорастают гаплоидным **первичным мицелием** (гетероталлизм).

Слияние цитоплазмы (**плазмогамия**) происходит раньше слияния ядер (**кариогамия**) и приводит к образованию дикариотического **вторичного мицелия**. Впоследствии гаплоидные ядра сливаются с образованием диплоидной клетки.

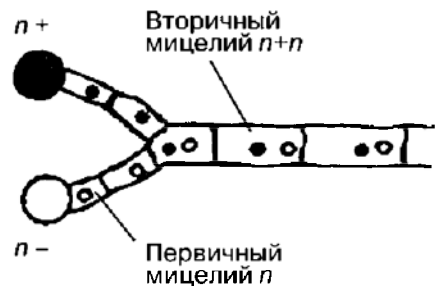


Рис. 32  
Соматогамия  
у базидиальных грибов

## РАЗМНОЖЕНИЕ АНАМОРФНЫХ ГРИБОВ

У анаморфных грибов (пеницилл, аспергилл и др.) типичный половой процесс чаще всего отсутствует. Его заменяет гетерокариоз и парасексуальный процесс.

**Гетерокариоз** характеризуется тем, что гаплоидные клетки мицелиев несовершенных грибов образуют **анастомозы** (перемычки, соединяющие расположенные рядом клетки) и сливаются. При этом цитоплазма сливается, а ядра не сливаются (см. рис. 33а). Обмена ядерным материалом не происходит, но дополняется генетическая

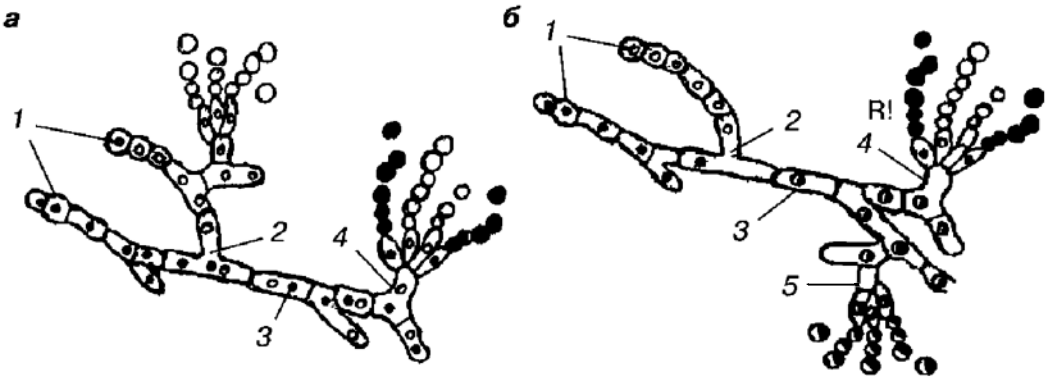


Рис. 33

Схемы гетерокариоза и парасексуального процесса у несовершенных грибов:

*a* — схема гетерокариоза у несовершенных грибов (*Penicillium*): 1 — гаплоидные родители; 2 — анастомоз; 3 — гетерокарион; 4 — расщепление гетерокариона с образованием гаплоидных конидий; *б* — схема парасексуального процесса у несовершенных грибов (*Penicillium*): 1 — гаплоидные родители; 2 — анастомоз; 3 — диплоидное ядро; 4 — мейоз и образование гаплоидного рекомбинанта; 5 — образование диплоидного рекомбинанта с диплоидными конидиями.

информация, в результате чего у грибов повышаются адаптивные возможности к меняющимся условиям среды.

**Парасексуальный процесс.** В этом процессе происходит слияние цитоплазмы и ядер (рис. 33б). Развивающийся мицелий становится диплоидным. В дальнейшем возможны следующие варианты:

- после редукционного деления формируется спороношение с гаплоидными конидиями (**гаплоидный рекомбинант**);
- конидии могут развиваться и без мейоза, путем митоза. В этом случае они будут диплоидными (**гетерозиготный диплоид**). Известны гомоталлические и гетероталлические виды.

**Типы спороношения** у грибов разнообразны. В жизненном цикле грибов половое спороношение и бесполое спороношение могут чередоваться. Причем у некоторых видов, например у ржавчинных грибов, может быть несколько типов бесполого спороношения. Явление существования нескольких типов спороношений в цикле развития гриба называется **плеоморфизмом**. У некоторых видов, например у большинства анаморфных грибов, присутствует только стадия бесполого размножения — анаморфа.

## ЦИКЛЫ РАЗВИТИЯ ГРИБОВ

Цикл развития, или жизненный цикл, — развитие грибов от какой-либо одной стадии до ее повторения (обычно рассматривают от зиготы до зиготы). Цикл развития, включающий все стадии развития, называется **полным**. Если в жизненном цикле отсутствуют какие-либо стадии, то он называется **неполным**. Такой тип часто наблюдается у ржавчинных грибов, паразитирующих на растениях в умеренных широтах с коротким вегетационным периодом.

Жизненные циклы грибов, относящихся даже к одному отделу, разнообразны и специфичны. Поэтому рассмотрим **основные циклы** развития грибов, которые можно разделить на две группы в зависимости от количества ядерных состояний.

**1. В цикле развития — два ядерных состояния ( $n, 2n$ ). Гаплонты, преобладает гаплоидная стадия (хитридиомикота, зигомикота).**

Вся жизнь организма протекает в гаплоидном состоянии. Диплоидна лишь зигота. Мейоз зиготический (рис. 34).

*Пример:* цикл развития *Mucor* (мукор), отдел *Zygomycota* (зигомикота).

**Бесполое размножение** осуществляется неподвижными эндогенными спорангиоспорами, образующимися в спорангиях (см. рис. 35).

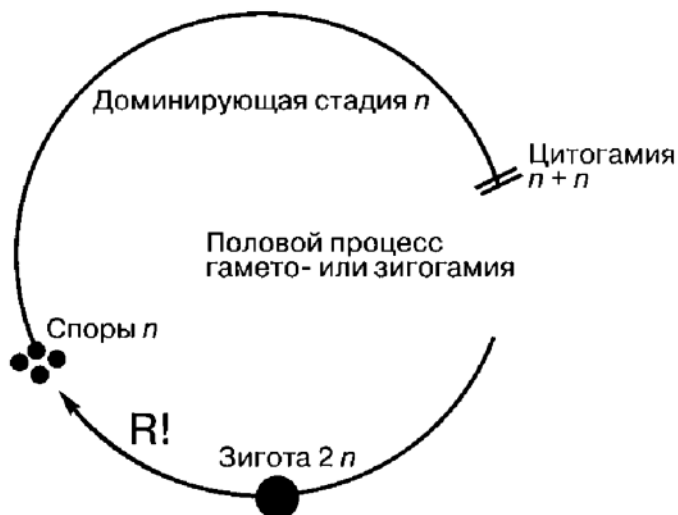


Рис. 34  
Схема цикла развития грибов  
с доминирующей гаплоидной стадией ( $n, 2n$ )

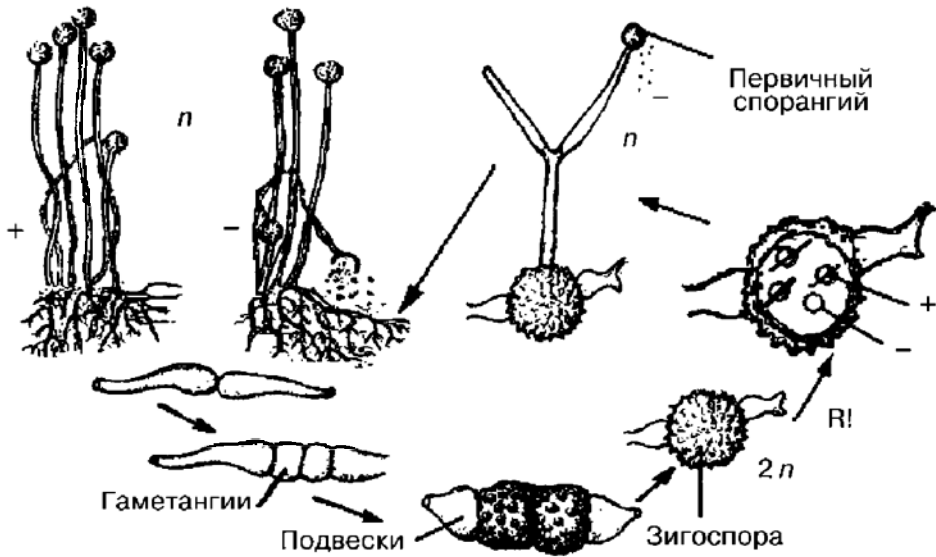


Рис. 35  
Схема цикла развития *Mucor* (муکور)

**Половое размножение (зигогамия)** начинается тогда, когда гифы гетероталлических мицелиев сталкиваются. Концы гиф вздуваются, апикальные части отделяются перегородкой от нечленистого мицелия и функционируют как гаметангии. Содержимое их сливается. Зигота одевается плотной оболочкой (зигоспора) и в таком виде находится в состоянии покоя длительное время. Остатки гиф (суспензоры) удерживают зигоспору на поверхности субстрата. После слияния цитоплазмы возможна кариогамия у одной или нескольких пар ядер. К моменту прорастания обычно остается лишь одно диплоидное ядро.

После периода покоя в зиготе происходит редукционное деление, в результате которого образуется 4 гаплоидных ядра с разными половыми знаками. Перед прорастанием 3 ядра отмирают, а оставшееся начинает делиться митозом с образованием первичного спорангия, все споры в котором имеют одинаковый половой знак «+» или «-».

**2. В циклах развития — три ядерных состояния ( $n$ ,  $2n$ ,  $n + n$ ).**

1) Циклы развития с преобладанием гаплоидной стадии (сумчатые грибы).

Большая часть жизненного цикла организма протекает в гаплоидном состоянии. Диплоидна лишь зигота. Дикариотическая стадия кратковременна. Мейоз зиготический (рис. 36).

*Пример:* цикл развития *Sphaerotheca* (сферотека, мучнистая роса крыжовника), отдел *Ascomycota* (аскомицота, сумчатые грибы).

Гриб паразитирует на вегетативных органах и плодах крыжовника, образуя белый налет, состоящий из поверхностного мицелия и неветвящихся конидиеносцев (рис. 37). Бесполое размножение осуществляется

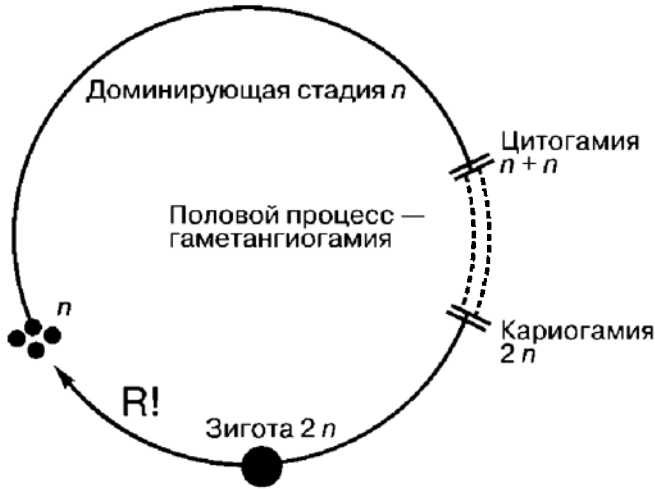


Рис. 36  
Схема цикла развития грибов с доминирующей гаплоидной стадией ( $n$ ,  $2n$ ,  $n + n$ )

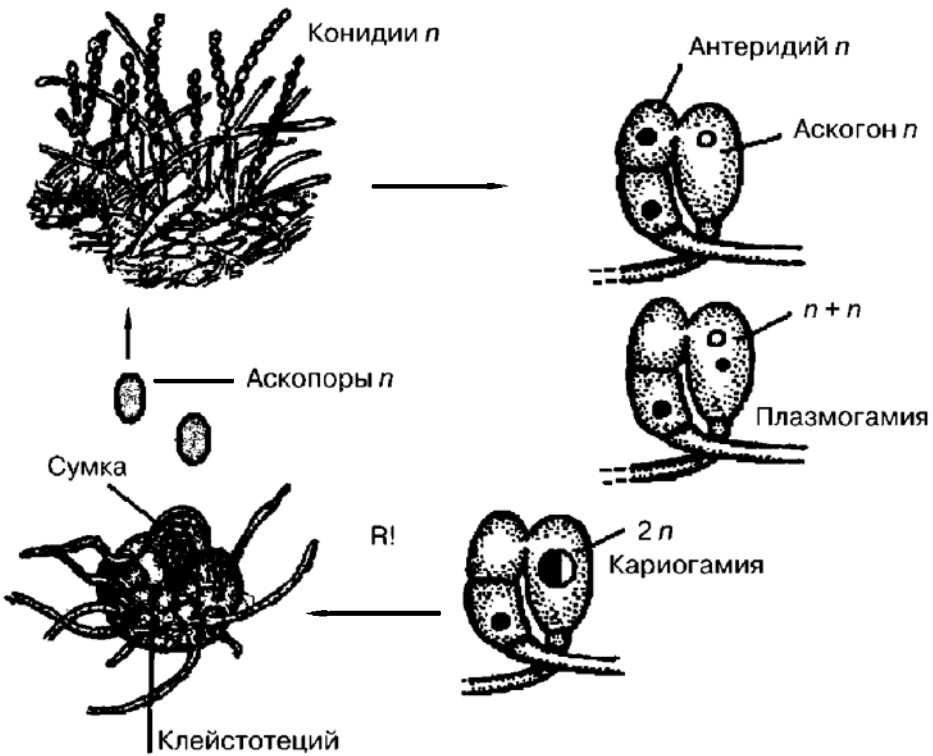


Рис. 37  
Схема цикла развития *Sphaerotheca* (сферотека)

конидиями, имеющими, как и септированный мицелий, гаплоидный набор хромосом.

В конце вегетации на мицелии образуются гаметангии: мужские антеридии и женские аскогоны. Сначала сливается цитоплазма гаметангиев (плазмогамия), а ядра не сливаются. Дикариотичная стадия непродолжительна. Далее следует кариогамия с образованием диплоидной зиготы. После редукционного деления формируется сумка (аск) с гаплоидными аскоспорами. Параллельно идет образование оболочек (перидия) плодового тела — клейстотеция. Сумка находится внутри него. Аскоспоры попадают на органы растений и прорастают гаплоидным мицелием.

2) Циклы развития с преобладанием дикариотичной стадии (базидиальные грибы).

Такой жизненный цикл характерен для большинства базидиальных грибов. В цикле развития преобладает дикариотичная стадия (рис. 38). Диплоидна лишь зигота, а гаплоидными являются базидиоспоры и развивающийся из них первичный мицелий. Гаметы и гаметангии не образуются, половой процесс у многих представителей — соматогамия. Плазмогамия значительно отдалена во времени от кариогамии.

*Пример:* цикл развития шляпочного гриба, отдел *Basidiomycota* (базидиомицота).

Шляпочные грибы имеют крупные плодовые тела, состоящие из шляпки и ножки. С нижней стороны шляпки

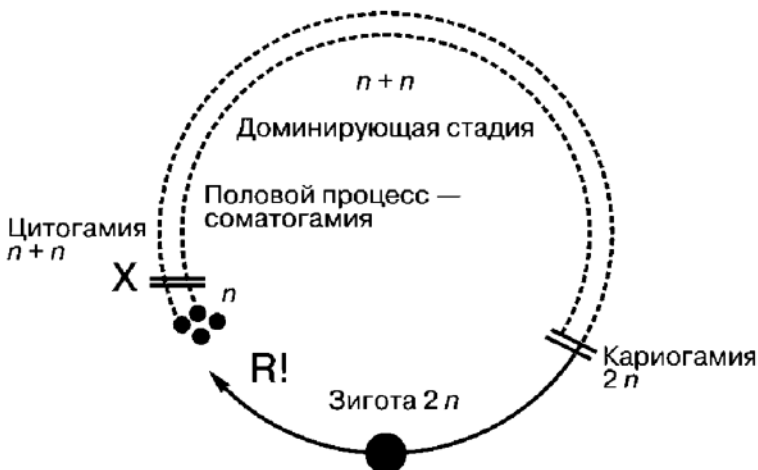


Рис. 38

Схема цикла развития грибов с доминирующей дикариотичной стадией ( $n$ ,  $2n$ ,  $n + n$ )

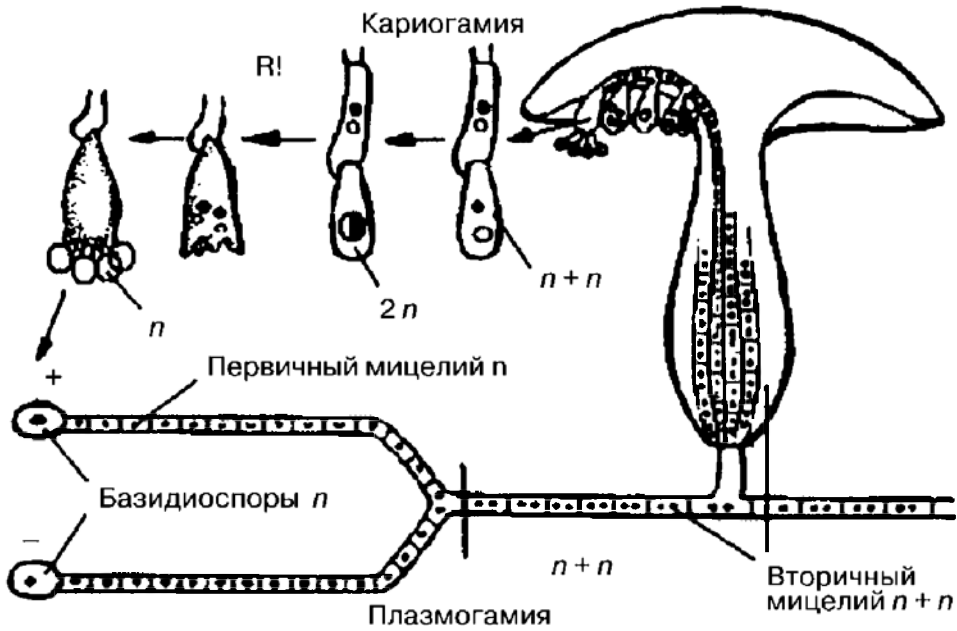


Рис. 39

Схема цикла развития шляпочного гриба

располагаются пластинки или трубочки, где находятся базидии с базидиоспорами ( $n$ ), которые падают на субстрат и прорастают гаплоидным первичным мицелием (рис. 39).

Гифы с разным половым знаком сталкиваются, при этом цитоплазма сливается (плазмогамия!), а ядра соединяются попарно ( $n + n$ ). Так формируется вторичный мицелий, на котором впоследствии развиваются плодовые тела.

На пластинках образуются одноклеточные булавовидные базидии, в которых ядра сливаются (кариогамия!). Затем идет редукционное деление, в результате которого образуются гаплоидные базидиоспоры.

## ПЛАН ХАРАКТЕРИСТИКИ ОТДЕЛОВ ГРИБОВ

1. Название отдела на русском и латинском языке.
2. Наличие мицелия и его строение, состав клеточной оболочки, запасные вещества.
3. Типы размножения и их особенности, наличие жгутиковых стадий в процессе размножения. Типы полового процесса.
4. Циклы развития.

5. Принципы классификации.

6. Среда обитания. Важнейшие экологические группы, их роль в природе.

7. Использование в народном хозяйстве.

### ОТДЕЛ *Chytridiomycota* (ХИТРИДИОМИКОТА)

Положение этого отдела в системе грибов спорно, но данные геносистематики подтверждают, что это наиболее древняя группа грибов, единственная, имеющая в жизненных циклах подвижные стадии, примитивно устроенный таллом.

• Вегетативное тело у большинства видов развито слабо. Чаще таллом одноклеточный, может быть с ризомицелием. У более высокоорганизованных (порядки моноблефаридальные — *Monoblepharidales*, бластокладиальные — *Blastocladales*) вегетативное тело в виде многоядерного разветвленного неклеточного мицелия. Клеточная оболочка хитиново-глюкановая.

• У большинства видов талломы с одним ядром в центральной части и без ядер в ризомицелии, но у некоторых представителей талломы многоядерные со специальными структурами — собирательными клетками.

• Бесполое размножение осуществляется с помощью зооспор, имеющих один гладкий бичевидный жгутик, прикрепленный к заднему концу споры. Оседая на субстрат, зооспоры теряют жгутики и разными способами превращаются в вегетативное тело гриба:

- у эндопаразитов содержимое зооспор переходит в клетку растения по специальному каналу;
- у эктопаразитов зооспоры покрываются оболочкой и остаются сверху, а внутрь клетки проникает ризомицелий;
- у сапротрофов тело образуется внутри и снаружи субстрата.

Зооспоры образуются в шаровидных или грушевидных зооспорангиях, из которых выходят через пору на конце выводковой трубки или через отверстие, открывающееся специальной крышечкой. У более примитивных организмов

одноклеточное вегетативное тело превращается в спорангий, у более высокоорганизованных видов спорангии образуются из части вегетативного тела.

- Характерно многообразие типов полового процесса (хотя у многих представителей половой процесс не является достоверным). Это может быть изогамия, гетерогамия, оогамия и даже соматогамия. Продукт полового размножения — покоящиеся зиготы, покрытые оболочкой.

- У ряда хитридиомицетов прослеживается два типа чередования бесполого и полового поколений (как у водорослей): изоморфная и гетероморфная смена генераций. В циклах развития преобладает гаплоидная стадия. У большинства видов — мейоз зиготический.

- Обитают в воде или во влажной наземной среде. Паразитируют на водорослях, цветковых растениях, низших животных и грибах. Некоторые виды могут быть сапротрофами.

- **Классификация.** Отдел включает один класс *Chytridiomycetes* (хитридиомицеты) (4...6-го порядков). Выделение порядков в настоящее время основано на ультраструктуре зооспор. Обращается внимание на такие признаки, как строение жгутикового аппарата, форма и расположение ядра, митохондрий, рибосом, липидных глобул и др.

#### КЛАСС *Chytridiomycetes* (ХИТРИДИОМИЦЕТЫ)

Порядок *Spizellomycetales* (спизелломицетальные), семейства *Olpidiaceae* (ольпидиевые) (*Olpidium*).

Порядок *Chytridiales* (хитридиальные), семейства *Synchytriaceae* (синхитриевые) (*Synchytrium* (синхитрий)), семейства *Chytridiaceae* (хитридиевые) (*Chytridium* (хитридий), *Polyphagus* (полифаг)).

Порядок *Blastocladales* (бластокладиальные).

Порядок *Monoblepharidales* (моноблефаридальные).

#### ПОРЯДОК *Spizellomycetales* (СПИЗЕЛЛОМИЦЕТАЛЬНЫЕ)

К порядку относятся паразитические грибы, реже — сапротрофы с примитивным строением тела в виде голого

протопласта или одной клетки. Бесполое размножение осуществляется с помощью одножгутиковых зооспор. Половой процесс не достоверен.

Семейство *Olpidiaceae*  
(ольпидиевые)

**Род *Olpidium* (ольпидий).** Грибы этого рода паразитируют на наземных растениях, поражают корни капусты, табака, клевера, льна, люцерны. Заражение опасно еще тем, что гриб переносит вирусы.

*Olpidium brassicae* (ольпидий капустный) имеет наибольшее значение среди других представителей порядка

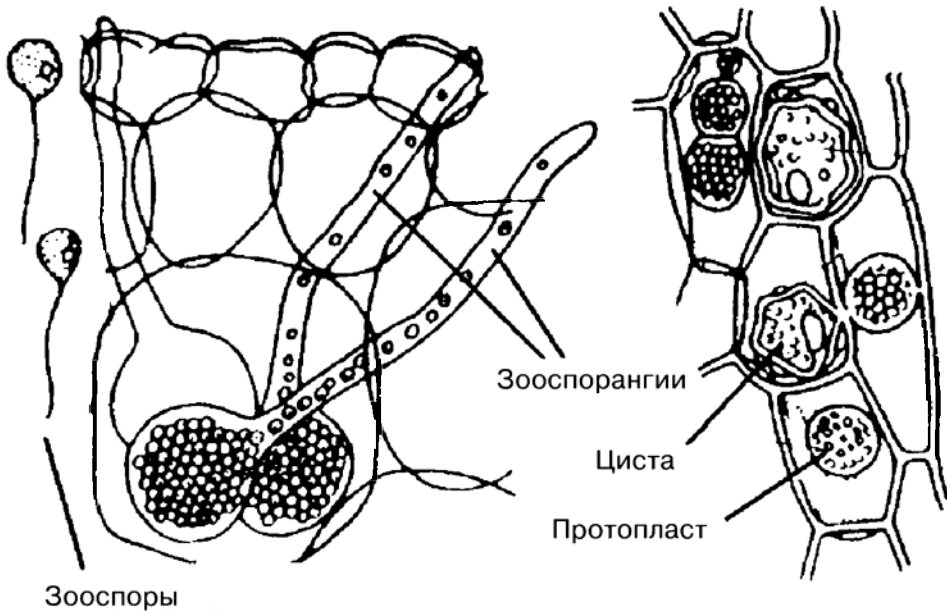


Рис. 40  
Ольпидий капустный  
(*Olpidium brassicae*) [34]

как возбудитель заболевания **черная ножка** капустной рассады. Заражение всходов происходит после появления семядолей в парниках при избыточной влажности. Стебель пораженного растения чернеет, загнивает, и оно погибает.

Одножгутиковые зооспоры, попав на эпидерму растения, теряют подвижность, их содержимое переливается в клетку, и гриб существует в виде протопласта (рис. 40). Далее протопласт превращается в зооспорангий. Поскольку гриб поселяется не только в клетках эпидермы, но и проникает в клетки первичной коры, зооспорангии имеют длинную выводковую трубку. Покоящаяся стадия — цисты звездчатой формы с толстой оболочкой (рис. 40).

#### *Меры борьбы:*

- в качестве профилактики важно поддерживать оптимальный режим полива, своевременно проводить рыхление и известкование почвы, не допускать загущенных посевов;
- для уменьшения количества влаги в верхних слоях почвы рекомендуется посыпать сухой песок;
- при наличии инфекции проводят замену почвы или ее дезинфекцию кипятком;
- вносят в почву триходермин, трихотецин, а при появлении всходов поливают почву фунгицидами (фундазол, ТМТД).

### ПОРЯДОК *Chytridiales* (ХИТРИДИАЛЬНЫЕ)

#### Семейство *Synchytriaceae* (синхитриевые)

**Род *Synchytrium* (синхитрий).** Особенность грибов этого рода: вместо одного зооспорангия развивается 5...9 спорангиев, собранных в сорусы. В местах поражения образуются галлы — вздутия клеток эпидермы. Грибы этого рода встречаются в природе, но могут поражать и культурные растения. Круг растений-хозяев очень широк. Известно, что в США синхитрий крупноспоровый (*Synchytrium macrosporum*) может поражать 767 видов растений из 509 родов, 141 семейства.

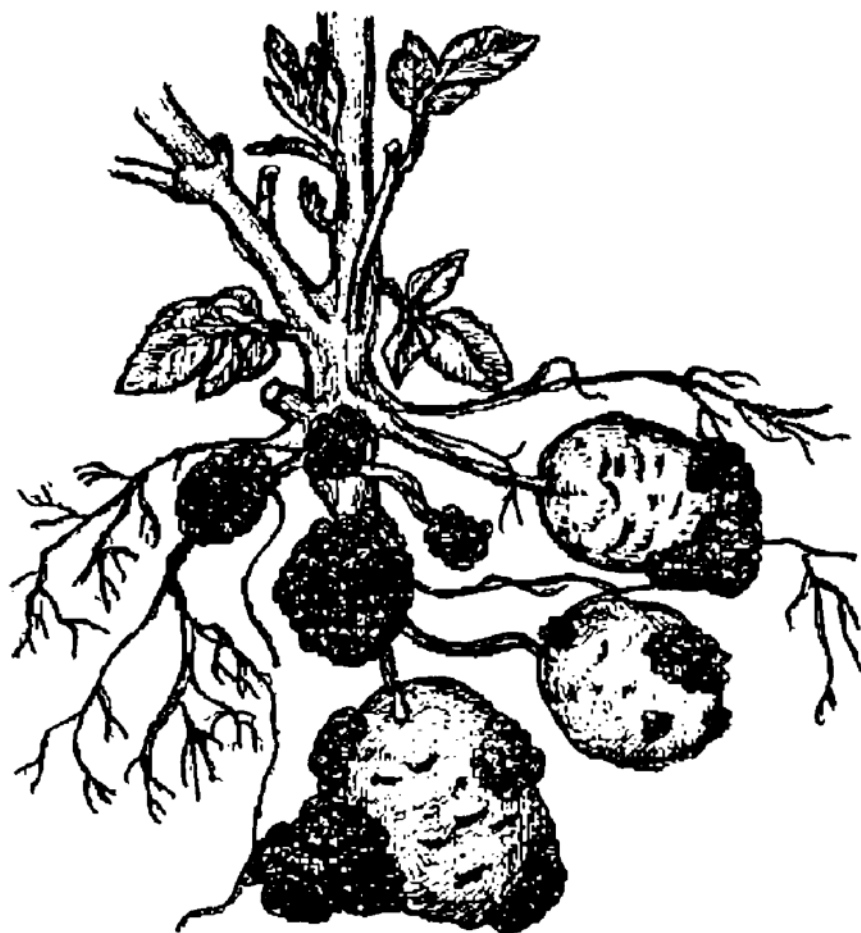


Рис. 41

Синхитрий (*Synchytrium endobioticum*).  
Внешний вид пораженного растения [34]

*Synchytrium endobioticum* (синхитрий) вызывает заболевание **рак картофеля** (рис. 41). Впервые этот гриб описан в Венгрии в 1896 г. Образование бугристых раковых наростов, напоминающих губку, начинается с глазков клубня картофеля. Гаплоидная зооспора, имеющая один жгутик, попадает на молодой клубень, содержимое ее переливается в клетку, которая начинает увеличиваться в размерах, стимулируя активное деление соседних клеток. Затем оболочки этих клеток одревесневают. Таким образом, клетка, содержащая гриб, находится в центре. Гриб внутри клетки растет, потом протопласт его одевается оболочкой и превращается в летнюю цисту, формирующую при прорастании сорусы из 5...9 зооспорангиев, содержащих примерно по 300 гаплоидных зооспор, которые могут снова поражать соседние клубни. Так происходит бесполое размножение.

Осенью протекает половой процесс. Подвижные **изогаметы**, которые невозможно отличить от зооспор, сливаются. Диплоидная подвижная зигота проникает в клубень и разрастается в покоящуюся цисту ( $2n$ ) с толстостенной одревесневшей оболочкой. Цисты могут сохраняться в почве до 20 лет. Перед ее прорастанием происходит редукционное деление с образованием гаплоидных зооспор. Недобор урожая может достигать 40...60%. Различают следующие формы: листовидную (происходит разрастание листочков глазков клубня), паршеобразную (образуются на клубне язвочки, корочки), гофрированную (сморщивание клубня). Заболевание усугубляется тем, что зооспоры могут быть переносчиками вирусов растений.

#### Меры борьбы:

- соблюдение карантина;
- наиболее действенная мера — выведение устойчивых сортов («Берлихинген», «Катюша», «Темп», «Фитофтороустойчивый»);
- обеззараживание почвы нитрофеном, хлорпикрином;
- соблюдение правил агротехники, ведение севооборотов.

#### Семейство *Chytridiaceae* (хитридиевые)

Род *Chytridium* (хитридиум). Грибы этого большого рода паразитируют на водорослях. Зооспора оседает на тело хозяина, образуется оболочка, внутрь клетки отходит ризомицелий, а сама зооспора увеличивается в размерах. Затем все тело превращается в зооспорангий, вскрывающийся крышечкой (рис. 42).

Род *Rhizophydium* (ризофидиум). Хорошо известен гриб *Rh. pollinis-pini*, развивающийся на попавшей в воду пыльце сосны (см. рис. 43). Зооспоры оседают на пыльце, одеваются оболочкой, а внутрь отходит ризомицелий, обеспечивающий питание гриба. Бывшая зооспора увеличивается в размерах, становится многоядерной и превращается в зооспорангий. Зооспоры покидают его через несколько отверстий.

Род *Polyphagus* (полифаг). На примере представителей этого рода прослеживается заметное развитие ризомицелия в ходе эволюции

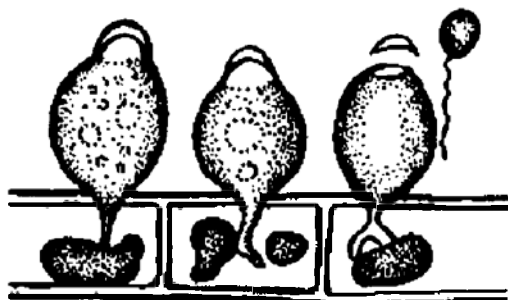


Рис. 42  
*Chytridium* на нитчатой водоросли [34]

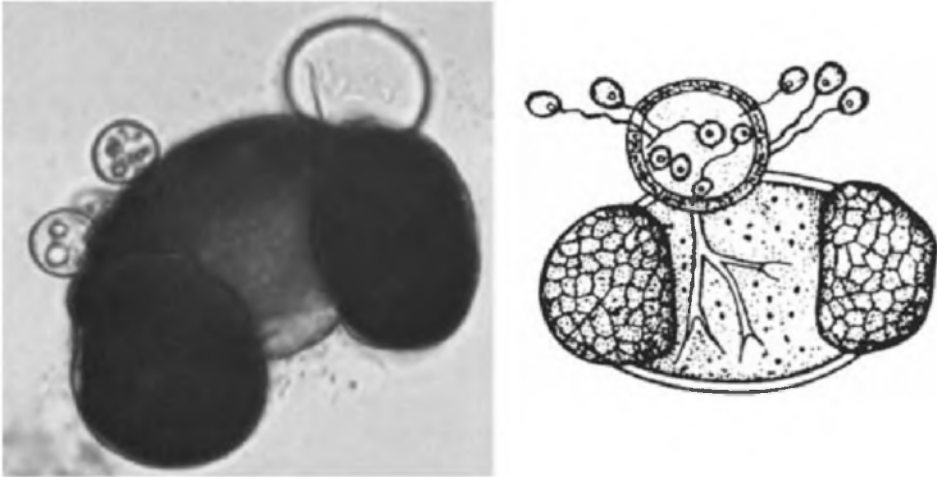


Рис. 43  
*Rhizophydium pollinis-pini* на пыльце сосны,  
фото и схематический рисунок [34]

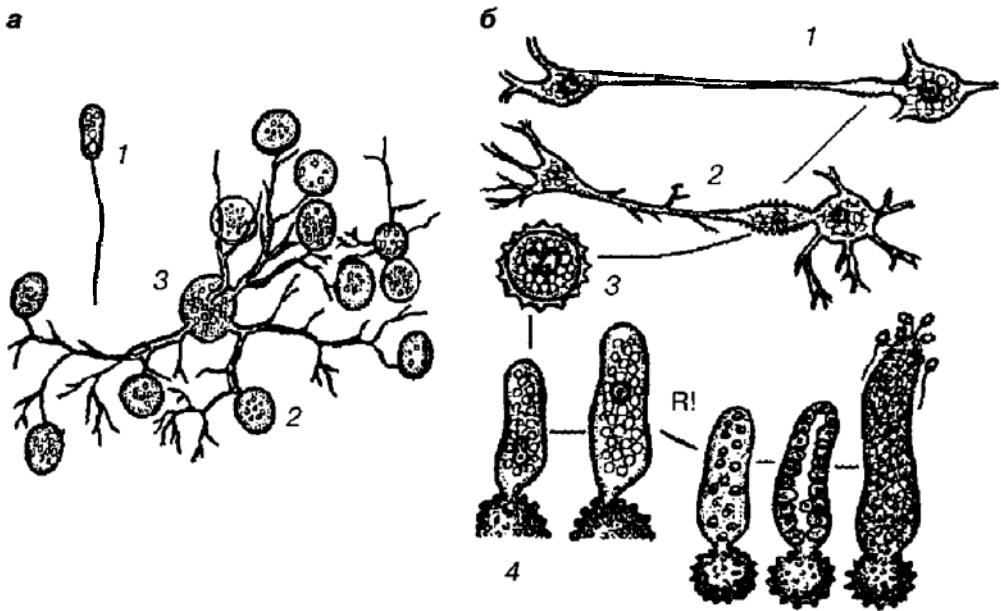


Рис. 44  
Полифаг эвгленовый (*Polyphagus euglenae*):

*a* — заражение эвглен: 1 — зооспора; 2 — пораженные эвглены и ризомицелий; 3 — тело бывшей зооспоры; *б* — половое размножение: 1, 2 — слияние мужской (слева) и женской (справа) особей; 3 — зигота; 4 — прорастание зиготы с образованием зооспорангия [23].

хитридиевых грибов. Полифаг эвгленовый (*P. euglenae*) паразитирует на эвглени зеленой (рис. 44*a*).

Бесполое размножение осуществляется следующим образом. Зооспора останавливается посреди колонии эвглен, и от нее как щупальца вырастает ризомицелий, захватывающий до 50 эвглен. Зооспора увеличивается в размерах, превращается в пузырь, от которого отпочковывается удлиненный зооспорангий, содержащий несколько сотен зооспор. Сам же таллом остается одноядерным.

При истощении субстрата наступает половой процесс (**соматогамия**). От меньшего экземпляра (мужского) по направлению к большему экземпляру (женскому) тянется длинный вырост, вздувающийся на конце в пузырь с шиповатой оболочкой (рис. 44б).

В пузырь перетекает содержимое обеих особей (плазмोगамия), *но ядра не сливаются*. Зигота отделяется перегородками и превращается в покоящуюся спору с двумя неслившимися ядрами.

После периода покоя зигота прорастает мешковидным зооспорангием с зооспорами. При этом в молодом спорангии происходит слияние ядер (кариогамия), затем наступает мейоз. Образовавшиеся гаплоидные ядра многократно делятся митотически, цитоплазма распадается на одноклеточные фрагменты, и образуются гаплоидные зооспоры.

### Порядок *Blastocladales* (бластокладиальные)

Малочисленная группа грибов, преимущественно сапротрофов, обитающих в воде на органических остатках или на влажной почве. Некоторые виды паразитируют на личинках комаров, москитов, водорослях или водных грибах.

Таллом может быть в виде голой плазматической массы либо в виде хорошо развитого мицелия. Бесполое размножение осуществляется одножгутиковыми зооспорами. Половой процесс — изогамия или гетерогамия. Циклы развития представляют большой интерес, так как у многих видов происходит смена поколений (изоморфная или гетероморфная), что напоминает жизненные циклы водорослей.

### Семейство *Blastocladiaceae* (бластокладиевые)

**Род *Allomyces***. Грибы-сапротрофы, обитают в воде на мертвых насекомых. Тело в виде прямостоячих ветвящихся гиф с ложными перегородками, прикрепляющихся к субстрату ризоидами. У видов этого рода наблюдается *изоморфная смена поколений*, в цикле развития образуется гаметофит и спорофит. Бесполое размножение осуществляется одножгутиковыми зооспорами ( $n$  и  $2n$ ). Половой процесс — гетерогамия. Мейоз спорический.

*Цикл развития* (см. рис. 45). На гаметофите образуются женские (бесцветные) и мужские (оранжевые) гаметангии с подвижными гаметами, различающимися размерами (женские крупнее, мужские — мельче).

Зигота, образующаяся в результате слияния гамет, прорастает в диплоидный мицелий (спорофит). На нем образуются зооспорангии и покоящиеся клетки коричневатого цвета, способные функционировать как зооспорангии, в которых происходит мейоз. В зооспорангиях формируются диплоидные зооспоры, прорастающие



Рис. 45

Цикл развития алломицеса (*Allomyces*) с изоморфной сменой поколений [9]

диплоидным мицелием (бесполое размножение). Из покоящихся клеток после мейоза выходят гаплоидные зооспоры, образующие гаметофит (бесполое размножение).

### Порядок *Monoblepharidales* (моноблефаридальные)

Включает примерно 20 видов. Грибы развиваются в пресной чистой воде на ветках, сучьях лиственных деревьев (могут быть и на хвойных) в виде сероватого или коричневатого пушка. Мицелий хорошо развит. Он может быть в виде тонких ризоидов, проникающих в субстрат, а также в виде длинных несептированных гиф, на которых образуются органы размножения. Гифы обычно выходят из-под покровной ткани стеблей растений через чечевички.

Бесполое размножение происходит одножгутиковыми зооспорами. Половой процесс — оогамия. Имеются оогонии и антеридии. Мужские половые клетки — сперматозоиды. Смена поколений отсутствует (гаплонты).

### ОТДЕЛ *Zygomycota* (ЗИГОМИКОТА)

Представители этого отдела имеют следующие особенности:

- мицелий обычно без перегородок, несептированный. Клеточная оболочка содержит хитин и хитозан, запасное вещество — гликоген;
- вегетативное размножение осуществляется частями таллома или с помощью специфических видоизменений

мицелия: столонов, ризоидов, аппрессорий, гаусторий, хламидоспор;

- бесполое размножение происходит с помощью эндогенных спор (спорангиеспор) и конидий. Спорангии могут быть различной формы. Наблюдается постепенный переход к конидиальному спороношению. У некоторых представителей имеются образования промежуточного типа между спорангиями и конидиями — **спорангиолы** (мелкие спорангии без колонки). В спорангиолах количество спор невелико (до 10), при неблагоприятных условиях их число сокращается до одной, и спорангиолы становятся похожими на конидии. У некоторых представителей вообще нет спорангиеспор, а есть только конидии;
- половой процесс — **зигогамия** — известен не у всех. В результате полового процесса образуется зигота — **зигоспора**. В жизненном цикле (см. стр. 69, 70) преобладает гаплоидная стадия. Может быть гетероталлизм и гомоталлизм. Подвижные стадии отсутствуют;
- большинство видов являются сапротрофами. Грибы часто вызывают порчу продуктов, кормов, разных материалов. Широко распространены в почве, участвуют в почвообразовательном процессе, накоплении гумуса в результате разложения различных органических остатков. Среди зигомицетов имеются экто- и эндосимбионты, «хищные» грибы и паразиты растений, животных, грибов. У человека и животных они могут вызывать заболевания (**мукоромикозы**). Многие виды используются в микробиологической промышленности, так как продуцируют различные ферменты, органические кислоты, каротиноиды.

При классификации важно учитывать типы структур, образующихся при вегетативном и бесполом размножении, ветвление воздушных гиф, строение зигоспор, состав клеточной стенки, степень септированности гиф и тонкое строение пор в перегородках.

**Классификация.** В отделе выделяют два класса: класс *Trichomycetes* (трихомицеты) и класс *Zygomycetes* (зигомицеты, 3...8-го порядков).

### КЛАСС *Trichomycetes* (ТРИХОМИЦЕТЫ)

Формальный таксон, не у всех представителей которого известны половые стадии. Имеет полифилетическое происхождение. Трихомицеты могут быть экто- и эндосимбионтами либо паразитами членистоногих или сапротрофами.

### КЛАСС *Zygomycetes* (ЗИГОМИЦЕТЫ)

К классу относится наибольшее число представителей. Признаки видов этого класса перечислены при характеристике отдела. Система зигомицетов претерпевает существенную перестройку в связи с новыми данными геносистематики и более детальным исследованием онтогенеза и филогенеза отдельных групп. Так, к порядку *Endogonales* причисляли ряд грибов, образующих эндомикоризы. Позднее их выделили в отдельный порядок — *Glomerales*. В настоящее время они вынесены в самостоятельный отдел *Glomeromycota* (гломеромикота), с одним классом — *Glomeromycetes* (гломеромицеты).

Далее приведена характеристика некоторых порядков, семейств, родов класса *Zygomycetes*.

Порядок *Mucorales* (мукоральные), семейство *Mucoraceae* (мукоровые) (*Mucor* (мукор), *Absidia* (абсидия), *Rhizopus* (ризопус) и др.); семейство *Pilobolaceae* (пилоболальные) (*Pilobolus* (пилоболлюс)).

Порядок *Endogonales* (эндогональные), семейство *Endogonaceae* (эндогоновые) (*Endogone* (эндогоне)).

Порядок *Entomophthorales* (энтомофторальные), семейство *Entomophthoraceae* (*Entomophthora*, возбудитель осенней болезни мух).

### ПОРЯДОК *Mucorales* (МУКОРАЛЬНЫЕ)

К порядку относятся виды с хорошо развитым несептированным мицелием. При старении в гифах иногда образуются перегородки. У некоторых видов может быть дрожжеподобный рост, встречается клеточный мицелий.

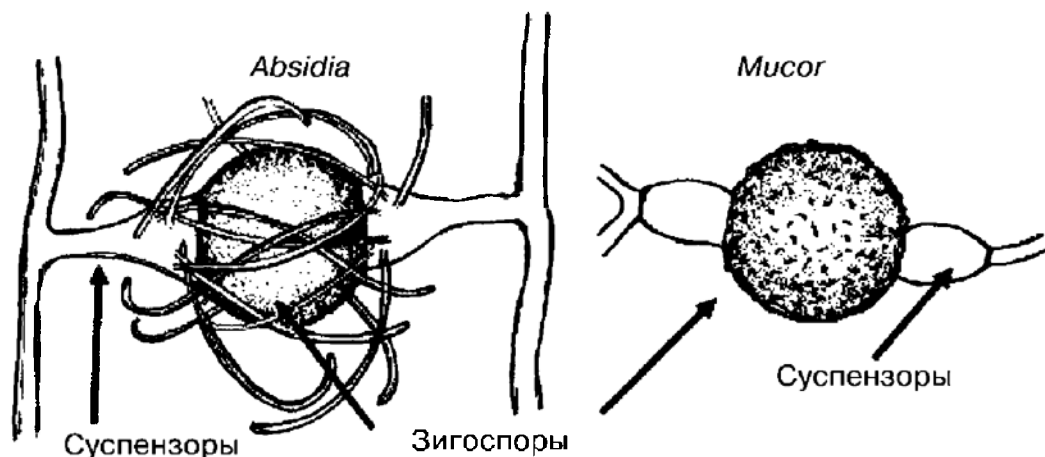


Рис. 46

Зигоспоры мукоральных грибов [34]

Бесполое размножение осуществляется неподвижными спорангиоспорами, заключенными в спорангиях на вертикально стоящих гифах — спорангиеносцах. В пределах порядка можно проследить постепенный переход от размножения спорами к размножению конидиями. Половой процесс — типичная зигогамия, завершающаяся образованием покоящейся зиготы — зигоспоры. Зигоспоры удерживаются на субстрате с помощью отходящих гиф (суспензоры, подвески) (рис. 46).

Иногда зигоспоры окружены гифами и формируют своеобразные плодовые тела. В основном сапротрофы, но могут быть и паразиты грибов, растений, животных и человека.

В основу классификации положены особенности бесполого размножения.

#### Семейство *Mucoraceae* (мукоровые)

Наиболее обширное семейство порядка (47 родов). В основном сапротрофы, но могут быть и паразиты. Многие виды характеризуются высокой ферментативной активностью, что используется человеком, особенно в странах азиатского континента.

**Род *Mucor* (мукор).** *M. mucedo* встречается в почве, на лошадином помете и вызывает порчу продуктов. Сначала гриб развивается в виде белого несептированного мицелия, заметного невооруженным глазом. Над поверхностью

мицелия вскоре поднимаются вертикальные гифы, будущие спорангиеносцы. Концы гиф расширяются, образуя спорангии шаровидной формы, в котором цитоплазма по периферии уплотняется и содержит много ядер. Центральная часть его остается менее плотной, не содержит ядер и превращается в колонку. Из содержимого периферической части формируются споры (митоспоры). После разрыва оболочки спорангия споры рассыпаются, а на спорангиеносце остается колонка с частью стенки спорангия — воротничком (рис. 47). Половое размножение возможно лишь при соприкосновении мицелиев с разным половым знаком («+» и «-»), так как вид является гетероталличным. Половой процесс — зигогамия. Цикл развития мукора был описан раньше (см. стр. 69, 70).

Некоторые виды мукора являются патогенными, например *M. pusillum* поражает центральную нервную систему, органы слуха человека, *M. racemosus* вызывает заболевания легких у птиц. Мукор зимний (*M. hiemalis*) используется для приготовления продуктов из соевого молока (процесс кодзи).

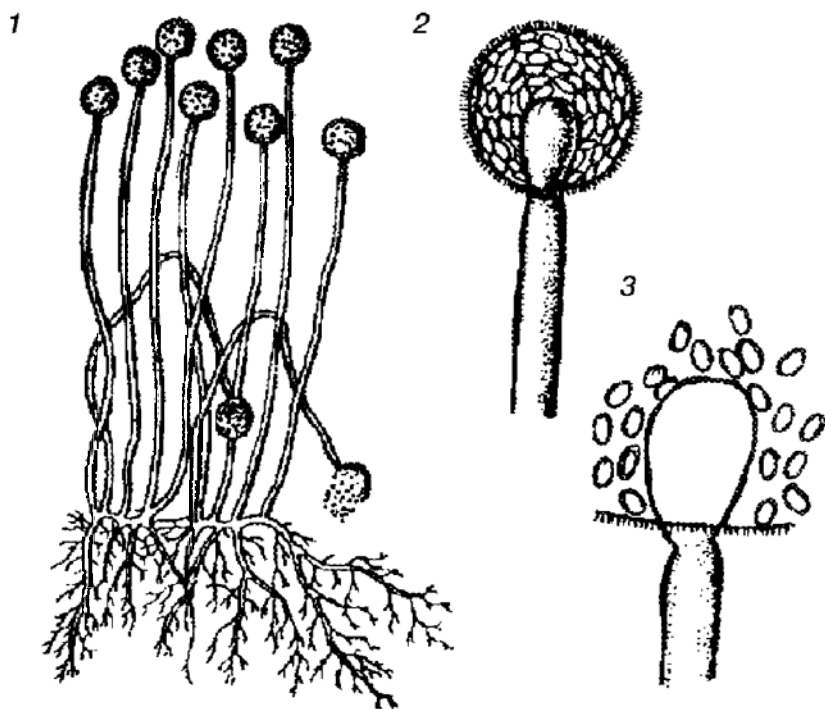


Рис. 47  
*Mucor* sp.:

1 — мицелий и спорангиеносцы со спорангиями; 2 — спорангий со спорами; 3 — колонка и споры [34].

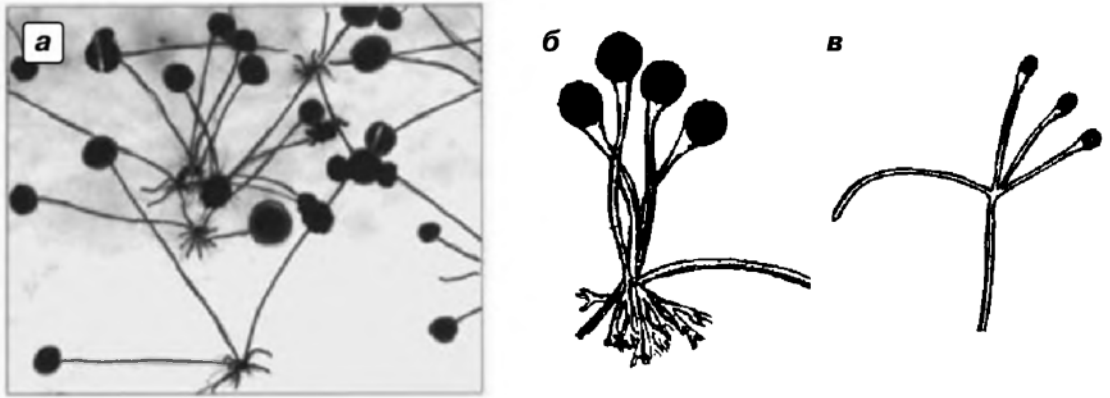


Рис. 48  
*Rhizopus* sp.:

*a* — внешний вид колонии; *б* — пучок спорангиеносцев со спорангиями, ризоидами и столонами; *в* — *Absidia glauca* [34].

**Род *Rhizopus* (ризопус).** Для него характерно наличие темноокрашенных спорангиеносцев. У многих видов есть столоны, позволяющие быстро освоить субстрат (рис. 48). Грибы этого рода чаще всего поселяются на продуктах питания и называются черная плесень или головчатая плесень, обладают ферментативной активностью, а также могут продуцировать органические кислоты. *R. oryzae* вызывает микоз теплокровных животных. Используется в производстве спирта и органических кислот. *R. nigricans* содержит пектинразрушающие ферменты, поэтому применяется для мацерация стеблей льна в текстильной промышленности.

**Род *Absidia* (абсидия).** Отличается от рода ризопус тем, что спорангиеносцы с грушевидными спорангиями отходят от середины дуги столона (рис. 48). *A. corymbifera* вызывает бронхомикоз человека, может поражать центральную нервную систему. *A. septata* — возбудитель легочных микозов, может поселяться в наружных слуховых проходах человека.

#### Семейство *Pilobolaceae* (пилоболусовые)

**Род *Pilobolus* (пилоболус).** Виды этого рода растут на навозе. Спорангий находится на своеобразном спорангиеносце, отходящем от вздутой клетки — трофоцисты. Верхушка спорангиеносца расширена в виде пузыря, имеющего в основании светочувствительное кольцо с каротиноидами (см. рис. 49).

На вершине спорангиеносца находится приплюснутый спорангий черного цвета со слизистым кольцом. Гриб обладает положи-

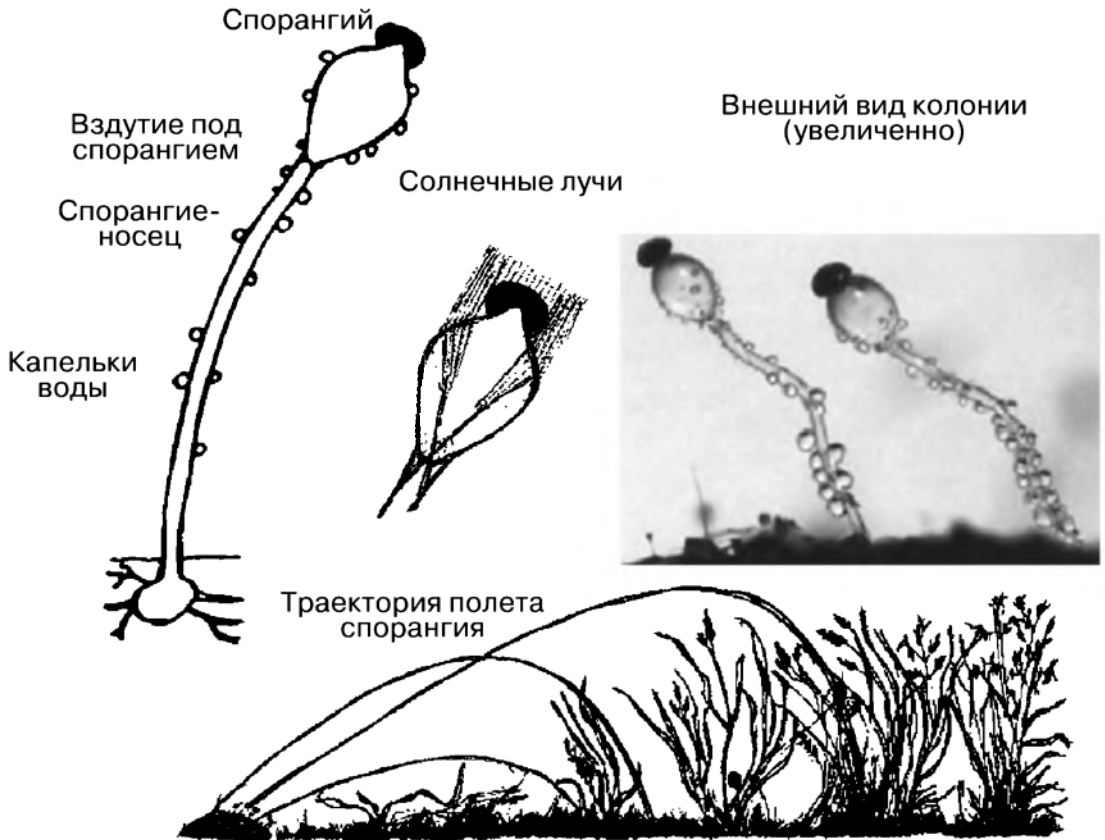


Рис. 49

Бесполое размножение *Pilobolus* (пилоболус) [53]

тельным фототропизмом. Под влиянием солнечных лучей в пузыре возникает давление, он взрывается и спорангий отлетает со скоростью примерно 50 км/ч на расстояние до 2 м. Попав на травянистые растения, спорангии приклеиваются к ним. Животные поедают эти растения, споры проходят через пищеварительный тракт и выделяются вместе с экскрементами. Затем споры прорастают.

В семействах *Thamniaceae*, *Cunninghamellaceae* наблюдается переход от спорангиев к спорангиолам (*Thamnidium*) и далее к конидиям (*Cunninghamella*).

**Род *Thamnidium*.** Виды этого рода поселяются на конском навозе. Вертикально стоящие спорангиеносцы несут на вершине крупный спорангий с колонкой и многочисленными спорами. На обильно ветвящихся боковых выростах спорангиеносцев образуются многочисленные спорангиоли (без колонки), содержащие 1...10 спор (рис. 50).

**Род *Cunninghamella*.** Грибы, относящиеся к роду, обитают на экскрементах животных или в почве. Бесполое размножение осуществляется односпоровыми, с шиповатой оболочкой спорангиолами (конидиями), образующимися на вздутых вершинах конидиеносцев (рис. 51). Спора, находящаяся внутри спорангиоли, имеет собственную толстостенную оболочку.

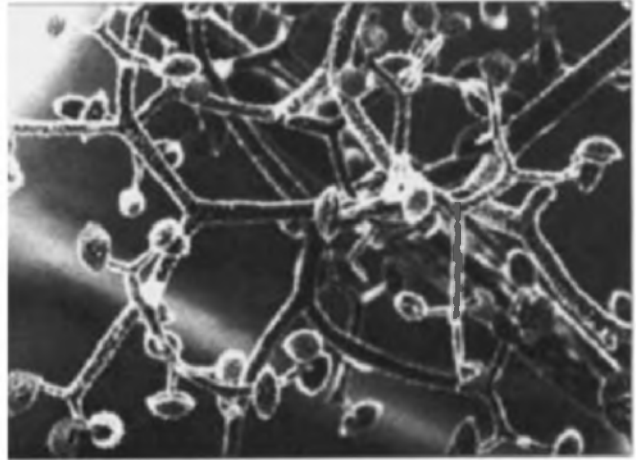
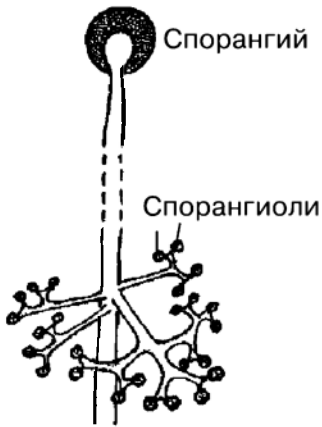


Рис. 50  
*Thamnidium elegans*



Рис. 51  
*Cunninghamella echinulata*

### Порядок *Endogonales* (эндогональные)

Сюда относятся сапротрофные грибы (род *Endogone* (эндогоне)), встречающиеся в почве на подземных органах растений, на древесном отпаде — мелких веточках. В отличие от остальных зигомикетов, споры развиваются в особых вместилищах клубневидной формы. Это могут быть и зигоспоры, формирующиеся в результате полового процесса. Ранее к этому порядку относили еще грибы, образующие арбускулярно-везикулярную эндомикоризу.

### Порядок *Entomophthorales* (энтомофторальные)

У представителей этого порядка на смену спорам появляются конидии. В основном это паразиты насекомых. Смерть насекомых наступает от нарушения циркуляции крови, воздействия токсинов

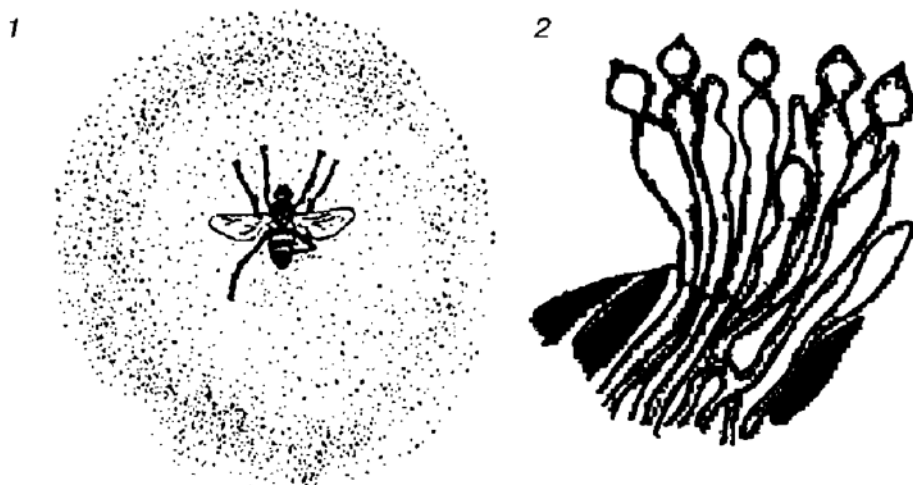


Рис. 52  
*Entomophthora muscae*:

1 — пораженная муха; 2 — конидиеносцы [33].

и ферментов. Одни виды паразитируют на растениях, другие могут быть патогенными для человека. Значительная часть грибов этого порядка — сапротрофы.

Род *Entomophthora*. *E. muscae* — энтомофтора мушиная. Вызывает у мух заболевание, которое носит название «осенняя болезнь». Развитие болезни идет очень быстро. Можно видеть мух, окруженных белым пушком на оконных стеклах (рис. 52).

Этот налет состоит из конидиеносцев с конидиями, которые могут отстреливаться, попадая на новую жертву. Из брюшка пораженного насекомого вырастают ризоиды, способствующие прикреплению насекомого к субстрату. Ткани насекомого разрушаются, и гриб заполняет все тело. Энтомофторовые грибы представляют интерес как биологический метод борьбы с вредными насекомыми. Например, *Entomophaga aulicae* паразитирует на сосновой совке. Виды этого рода поражают пядениц, листоверток, пилильщиков. Грибы рода *Zoophthora* поселяются на тлях, а грибы рода *Tarichium* поражают чешуекрылых.

### ОТДЕЛ *Glomeromycota* (ГЛОМЕРОМИКОТА)

Включает один класс — *Glomeromycetes* (гломеромицеты), четыре порядка (*Glomerales* (гломеральные) и др.). Это древняя группа грибов, появившихся 460...350 млн лет назад, что подтверждается палеонтологическими данными (ордовик, девон), а также результатами молекулярных исследований.

## КЛАСС *Glomeromycetes* (ГЛОМЕРОМИЦЕТЫ)

### Порядок *Glomerales* (гломеральные)

В порядке одно семейство *Glomeraceae* (гломеровые) (род *Glomus* (глобус)), в которое объединяют облигатные микоризные грибы, имеющие большое значение как эндосимбионты. Эндомикориза развита у 80% травянистых растений, а также возможна у некоторых деревьев и кустарников во взрослом состоянии и на ранних этапах развития из семени. Гифы грибов находятся в коре корня, идут по межклетникам и образуют терминальные или интеркалярные вздутия — везикулы (рис. 53). Гифы могут дихотомически

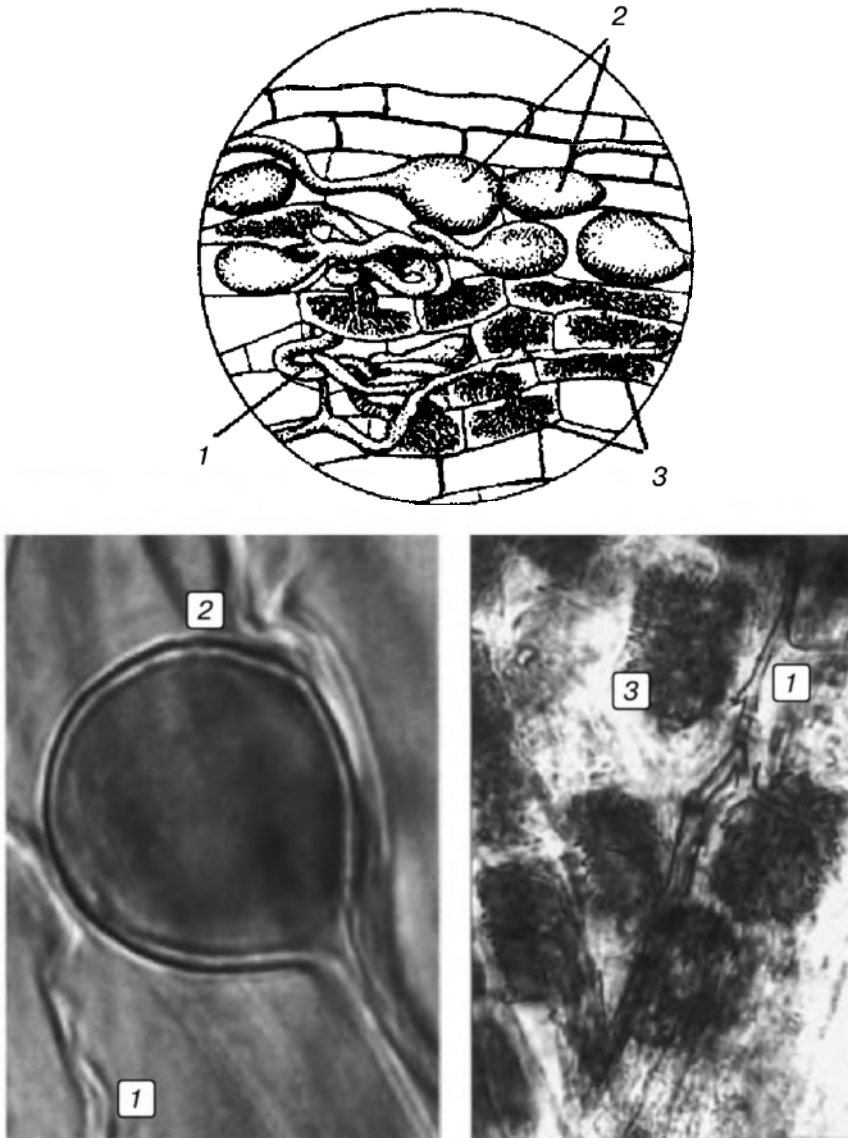


Рис. 53  
Гифы (1), везикулы (2) и арбускулы (3)  
в корнях травянистых растений

ветвиться с образованием арбускул (см. рис. 53). Такая микориза называется арбускулярно-везикулярной. В результате лизиса гриба в клетках растений остается зернистая масса.

Покоящиеся споры имеют сложное строение оболочки, состоящей из 6 слоев и содержащей хитин и целлюлозу. Споры располагаются чаще на поверхности корней растений одиночно или группами.

### ОТДЕЛ *Ascomycota* (АСКОМИКОТА), СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ

Самый большой отдел грибов. К нему относится 50... 75% всех их видов. Сюда причисляют и грибы, образующие симбиоз с водорослями (лишайники = лишенизированные грибы).

#### ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СУМЧАТЫХ ГРИБОВ

- Вегетативное тело представлено септированным мицелием с септами разного строения, центральной порой либо наблюдается дрожжеподобный рост. Типичные клеточные оболочки имеют две стенки, в состав которых входят хитин и глюканы. В дрожжеподобной фазе в клеточных стенках присутствуют маннаны.

- Вегетативное размножение происходит в основном в результате фрагментации мицелия или деления дрожжевых клеток.

- Бесполое размножение имеет большое значение для расселения сумчатых грибов, осуществляется с помощью конидий. Несовершенная (конидиальная) стадия развития называется **анаморфа**.

- Половой процесс — чаще всего гаметангиогамия: слияние содержимого гаметангиев, не дифференцированных на гаметы. Половой продукт — сумка с эндогенными спорами, образовавшимися в результате мейоза (мейоспоры). Преобладающая стадия —  $n$ , кратковременные стадии у подавляющего большинства видов —  $2n$  и  $n + n$ . У сумчатых грибов могут развиваться плодовые тела (**аскомы**) трех типов — **клейстотеций, перитеций, апотеций**. Эта стадия

полового спороношения является **телеоморфой** (совершенная стадия). Подвижные стадии отсутствуют.

- Значительная часть аскомицетов — сапротрофы, но довольно много грибов, паразитирующих на растениях, грибах, животных и человеке. Некоторые виды вступают в симбиоз с корнями растений (микоризные грибы). Особое место занимают лишенизированные грибы (лишайники). Распространены повсеместно, отличаются широкой экологической амплитудой.

- Интенсивно используются человеком в хозяйственной деятельности (производство дрожжей, антибиотиков). Некоторые виды съедобны (трюфели, сморчки, строчки).

### БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ (АНАМОРФА)

В циклах развития сумчатых грибов анаморфа играет огромную роль, обеспечивая их расселение. Особенно большое значение конидиальная стадия имеет для паразитических аскомицетов. Конидиеносцы, чаще всего простые, неветвящиеся, развиваются на поверхностном мицелии или в особых вместилищах — **пикнидах**. Анаморфа может настолько отличаться от телеоморфы, что ее описывали как самостоятельный вид. Например, конидиальная стадия спорыньи носит название **сфацелия**. И только при тщательном изучении онтогенеза грибов удалось объединить обе стадии развития в одном жизненном цикле спорыньи (см. стр. 111, рис. 69). Не случайно многие анаморфы аскомицетов имеют вторую «прописку» в группе анаморфных (несовершенных) грибов.

### ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ (ТЕЛЕОМОРФА)

Развитие телеоморфы проходит в две стадии: 1) образование гаметангиев на гаплоидном мицелии и протекание полового процесса (гаметангиогамия); 2) развитие сумки. В ряде случаев половой процесс может быть в виде соматогамии (слияние двух клеток мицелия с образованием дикариона) либо в виде **сперматизации**. При этом

процессе антеридии не образуются, а их роль выполняют мелкие мужские клетки, похожие на конидии (**спермации**), проникающие через трихогину в аскогон.

В типичном случае на гаплоидном мицелии образуются гаметангии. Женский гаметангий — **аскогон** — имеет расширенную нижнюю часть и вытянутую верхнюю — **трихогину**. После образования гаметангиев происходит половой процесс — гаметангиогамия (см. стр. 66), протекающая в несколько этапов.

1. Трихогина аскогона прикладывается к мужскому гаметангию — **антеридию**, содержимое которого перетекает в аскогон.

2. Мужские и женские ядра внутри аскогона попарно объединяются, *но не сливаются!*

3. Из аскогона вырастают **аскогенные гифы** (набор хромосом  $n + n$ ), верхушка которых впоследствии может загибаться крючком (рис. 54).

4. Ядра синхронно делятся, а два ядра, находящиеся на верхушке, отчлениваются двумя перегородками.

5. Ядра в верхушке гифы сливаются ( $2n$ ).

6. Затем происходит редукционное деление с образованием 4 гаплоидных ядер. Каждое ядро окружается частью плазменной массы и преобразуется в аскоспору. Так завершается формирование сумки с аскоспорами, которых может быть 4...8 (рис. 54). Обычно аскоспора окружена двойной мембраной и имеет стенку. Споры различаются размерами, поверхностью, цветом.

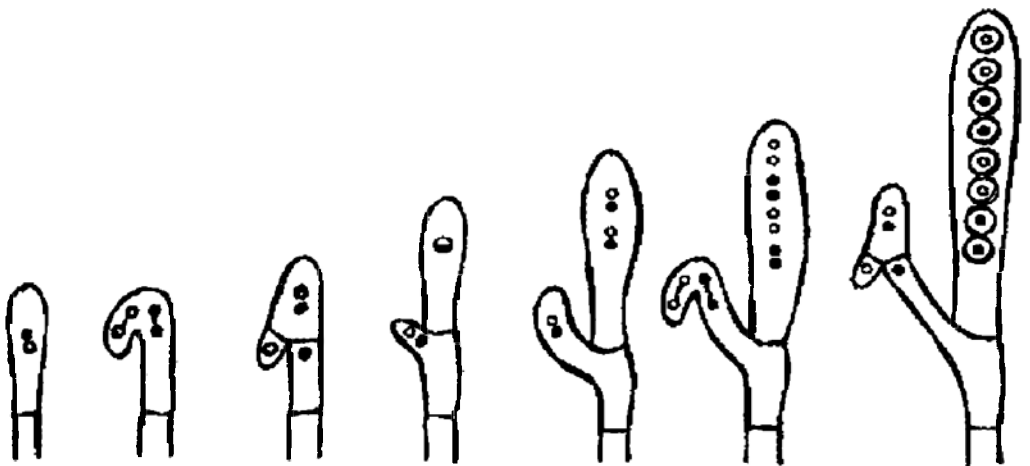


Рис. 54

Последовательные стадии развития сумки [77]

## ТИПЫ СУМОК И ИХ ФУНКЦИИ

Сумки образуются непосредственно на мицелии или же внутри плодовых тел (аском). У разных представителей сумки различаются строением, что является одним из важных систематических признаков. Сумки могут иметь разную форму (булавовидную, овальную, цилиндрическую и т. д.), содержать различное количество спор. В зависимости от строения оболочки различают два типа сумок: **прототуникатные** и **эутуникатные**. Последние в зависимости от количества слоев оболочки подразделяются на **унитуникатные** и **битуникатные**.

*Прототуникатные* сумки имеют нежную тонкую оболочку либо могут быть вообще без нее. Такие сумки характерны для плодовых тел почвенных или водных грибов (рис. 55, 4).

*Унитуникатные* сумки (рис. 55, 1...2) имеют одну оболочку, состоящую из двух не отделяющихся друг от друга слоев. Толщина оболочки и строение верхушки могут быть разными. Имеются приспособления для активного разбрасывания спор. Сумки более примитивного типа вскрываются трещиной, сумки более сложного строения — крышечкой.

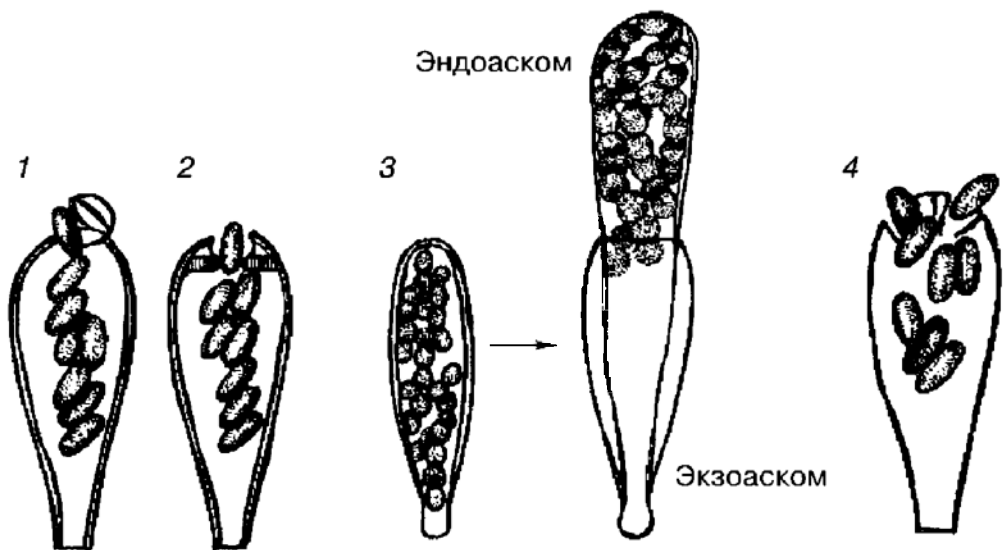


Рис. 55  
Типы сумок аскомицетов:

1 — унитуникатные, вскрываемые крышечкой; 2 — унитуникатные, вскрываемые трещиной; 3 — битуникатные; 4 — прототуникатные [77].

*Битуникатные* сумки имеют оболочку с двумя разделяющимися слоями (см. рис. 55, 3). Наружный слой называется **экзоаском (экзотуника)**, он неэластичен и может разрываться. Внутренний слой называется **эндоаском (эндотуника)**.

### ТИПЫ ПЛОДОВЫХ ТЕЛ (АСКОМ)

У сумчатых грибов различают настоящие плодовые тела (аскомы) и ложные (**аскостромы**). Выделяют три типа аском: **клејстотеций** (замкнутое плодовое тело), **перитеций** (полузамкнутое плодовое тело с выводным отверстием на вершине) и **апотеций** (открытое плодовое тело).

**Клейстотеций** — закрытое плодовое тело, внутри которого находятся сумки со спорами (рис. 56). Сложно устроенные клейстотеции снаружи имеют оболочку (перидий), поверхность которой неровная. Он удерживается на субстрате также за счет придатков (подвесок) различной формы, что имеет диагностический характер. В полости клейстотеция находятся одна или несколько сумок, соединенных в основании пучком. У просто организованных клейстотециев полости нет, а овальные сумки расположены беспорядочно

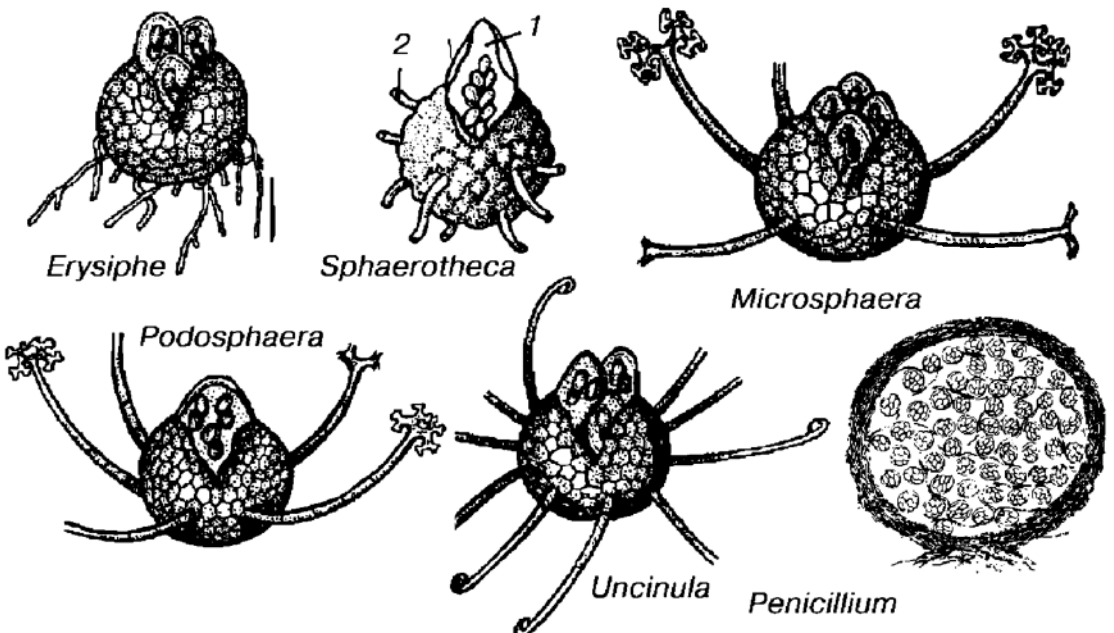


Рис. 56

Разнообразие клейстотециев у сумчатых грибов:

1 — сумки; 2 — подвески [77].

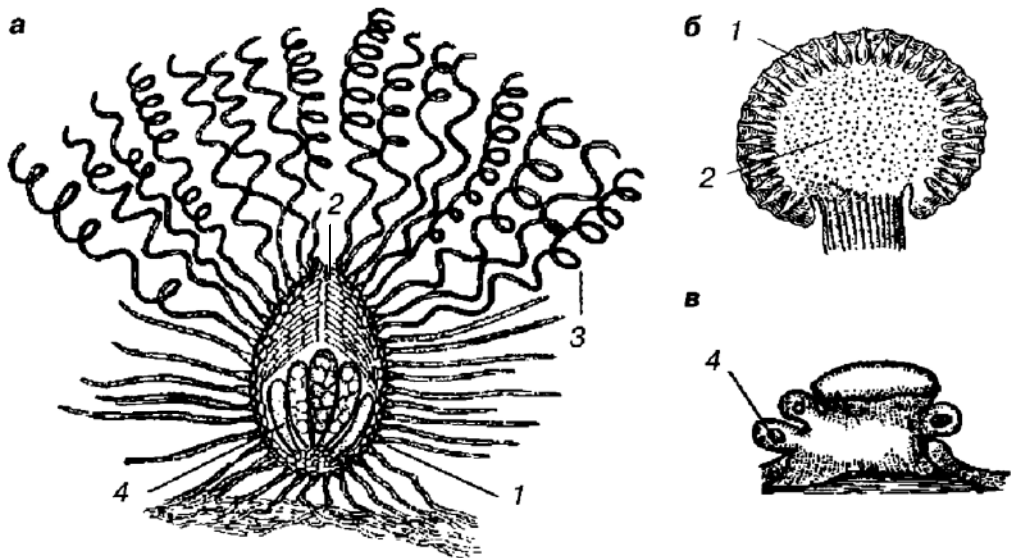


Рис. 57  
Типы перитециев:

*a* — строение перитеция хетомиума (*Chaetomium uniporum*): 1 — стенка (перидий); 2 — выводное отверстие; 3 — волоски; 4 — сумки [46];  
*б* — перитеции спорыньи (*Claviceps purpurea*) (1), погруженные в строму (2) [46];  
*в* — перитеции нектрии (*Nectria cinnabarina*), погруженные в строму основанием (4) [34].

(например, *Penicillium*) (рис. 56). Споры высвобождаются после разрушения перидия.

**Перитеций** — полузамкнутое плодовое тело. Форма его может быть округлой, шаровидной или кувшиновидной с отверстием на вершине. Перитеции отличаются большим разнообразием. Рассмотрим некоторые примеры.

Перитеции, находящиеся на поверхности субстрата, имеют наружную стенку — перидий (рис. 57*a*). Сумки и стерильные клетки (**парафизы**) располагаются внутри плодового тела. Перидий может быть светлым, темным или ярко окрашенным. Поверхность варьирует от гладкой до бугорчатой, бывает с волосками, щетинками. Споры высвобождаются через выводное отверстие на верхушке перитеция.

Перитеции могут быть погружены в специальное сплетение вегетативных гиф — **строму**. У таких перитециев перидий отсутствует. При этом перитеции могут быть погружены лишь частично, основанием, а большая часть перитециев возвышается над стромой, например у нектрии (*Nectria*, рис. 57*в*). В другом случае перитеции полностью погружены в строму, например у спорыньи (*Claviceps*, рис. 57*б*).

**Апотеций** — открытое плодовое тело, наиболее совершенный тип аском, чаще всего блюдцевидной, чашевидной формы (рис. 58а, г), разнообразной окраски (красной, оранжевой, желтой, коричневой и др.). Поверхность апотеция выстлана гимением, плодоносящим слоем, состоящим из сумок и парафиз — бесплодных гиф, которые иногда могут ветвиться. Парафизы выполняют защитную функцию, так как могут смыкаться верхушками над развивающимися сумками, образуя **эпитеций**.

В зависимости от способа развития различают три типа апотециев: *открытый* (гимений открыт с самого начала развития апотеция); *полуоткрытый* (сначала апотеций закрыт, а к моменту созревания аскоспор он открывается); *закрытый* (апотеции всегда замкнутые, что характерно для подземных форм).

Размеры апотециев сильно варьируют от микроскопических до макроскопических. У некоторых грибов апотеции имеют ножку и приподняты над субстратом (рис. 58б, в),

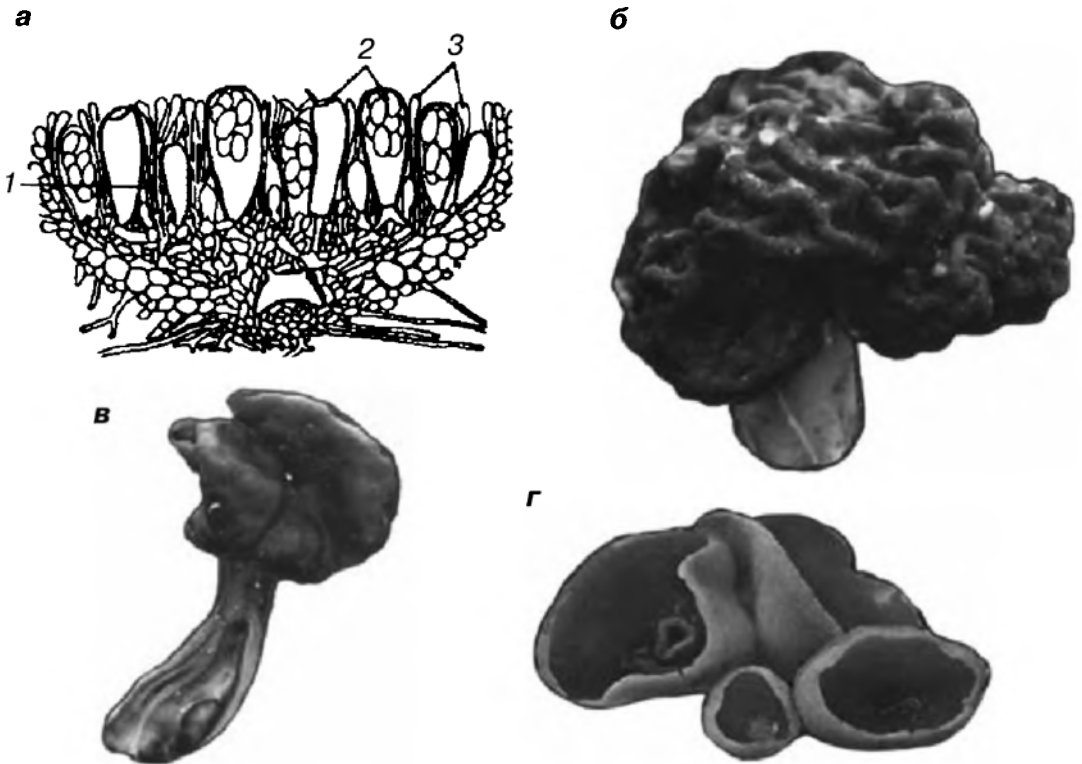


Рис. 58  
Типы апотециев:

а — строение апотеция: 1 — гимений; 2 — сумки; 3 — парафизы [46]; разнообразие апотециев: б — строчок обыкновенный (*Gyromitra esculenta*); в — лопастиковый ямчатый (*Helvella lacunosa*); г — алеврия оранжевая (*Aleuria aurantia*).

у других же образуются подземные апотеции (например, трюфель).

**Аскостромы.** В стромах, выполненных ложной тканью (плектенхимой), происходит сначала образование гаметангиев, затем половой процесс, развитие сумок. В этих участках плектенхима раздвигается, образуется полость — локула с сумками. Впоследствии над локулой «ткань» стромы разрушается, образуется отверстие. Внешне у многих видов это образование похоже на перитеций и называется **псевдотеций**.

### КЛАССИФИКАЦИЯ

Систематика этого отдела очень противоречива на уровне практически всех таксонов.

1-й вариант. Царство *Mycota* (грибы), отдел *Ascomycota* (аскомикота, сумчатые грибы).

2-й вариант. Царство *Mycota* (грибы), надотдел *Dicaryomycota* (дикариомикота), отделы *Ascomycota* (аскомикота), *Basidiomycota* (базидиомикота). Сумчатые (*Ascomycota*) и базидиальные (*Basidiomycota*) грибы имеют общее происхождение, поэтому у них много общих черт (наличие дикариотической стадии, септированный мицелий, отсутствие подвижных стадий в развитии, образование плодовых тел, клеточная стенка хитино-глюкановая и др.). Поэтому рядом авторов эти два отдела объединены в надотдел *Dicaryomycota* (дикариомикота).

**Классы.** Количество и объем классов различны. Д. Хоуксворт в восьмом издании Словаря Дж. Эйнсворта и Г. Р. Бисби (Hawksworth et al., 1995) считает вполне уместным в настоящее время не выделять классы, а расположить все порядки по алфавиту. В девятом издании Словаря [74] учитываются данные молекулярной геносистематики и выделяются несколько классов, некоторые из которых приведены далее.

Мы рассматриваем сумчатые грибы в ранге отдела *Ascomycota* царства *Mycota* (см. 1-й вариант), включающего ряд классов, в том числе:

- класс *Saccharomycetes* (сахаромицеты). Порядок *Saccharomycetales* (сахаромицетальные);

- класс *Schizosaccharomycetes* (схизосахаромицеты). Порядок *Schizosaccharomycetales* (схизосахаромицетальные);
- класс *Taphrinomycetes* (тафриномицеты). Порядок *Taphrinales* (тафринальные);
- класс *Eurotiomycetes* (эуроциомицеты, плектомицеты). Порядки *Eurotiales* (эуроциальные) и др.;
- класс *Sordariomycetes* (сордариомицеты). Порядки *Hypocreales* (гипокреальные) и др.;
- класс *Leotiomycetes* (леоциомицеты). Порядки *Erysiphales* (эризифальные), *Helotiales* (гелоциальные), *Rhytismatales* (ритизматальные) и др.;
- класс *Pezizomycetes* (пезизомицеты). Порядок *Pezizales* (пезизальные).

### КЛАСС *Saccharomycetes* (САХАРОМИЦЕТЫ)

#### ПОРЯДОК *Saccharomycetales* (*Endomycetales*) (САХАРОМИЦЕТАЛЬНЫЕ (ЭНДОМИЦЕТЫ))

К порядку относятся грибы, обладающие дрожжеподобным ростом. Если клетки долго не разъединяются, то формируется псевдомицелий. Клеточная стенка маннано-во-глюкановая.

Вегетативное размножение осуществляется почкованием.

Половое размножение — гаметангиогамия, происходит в виде копуляции содержимого гаметангиев, в роли которых выступают соматические клетки. Ядра сливаются одновременно с цитоплазмой, образуется диплоидная клетка, а дикариофаза отсутствует. Дальнейшее развитие диплоидной клетки и образование сумок с аскоспорами будет рассмотрено ниже, так как жизненные циклы у представителей этого класса различны. Аскомы не образуются.

Грибы играют большую роль в природе как сапротрофы. В хозяйственной деятельности человека используются пекарские, винные и пивные дрожжи. Широко распространены в природе, поселяются на разных субстратах, содержащих сахара: плодах, раненых побегах древесных растений. Некоторые виды могут обитать в почве.

К порядку относят также грибы, у которых отсутствует телеоморфа. Анаморфная стадия (например, формальный род кандиды (*Candida*)) будет рассмотрен при характеристике анаморфных грибов.

Семейство *Saccharomycetaceae*  
(сахаромицетовые)

**Род *Saccharomyces* (сахаромицес).** Вегетативное размножение осуществляется рубчиковым почкованием (рис. 59). На материнской клетке образуется выпячивание, оно увеличивается, затем отделяется от материнской клетки перегородкой, после чего возможен отрыв дочерней клетки. На месте отпочковавшейся клетки остается рубчик. Поэтому на материнской клетке имеется собственный рубчик, а также рубчики от дочерних клеток. По количеству таких рубчиков можно определить число образовавшихся дочерних клеток.

К роду относятся виды, как встречающиеся в природе, так и «культурные», разводимые человеком, например *S. cerevisiae* (пекарские дрожжи). Дрожжи используются человеком в хлебопечении, виноделии с глубокой древности, так как способны сбраживать сахара с образованием спирта. В настоящее время получены сотни рас дрожжей.

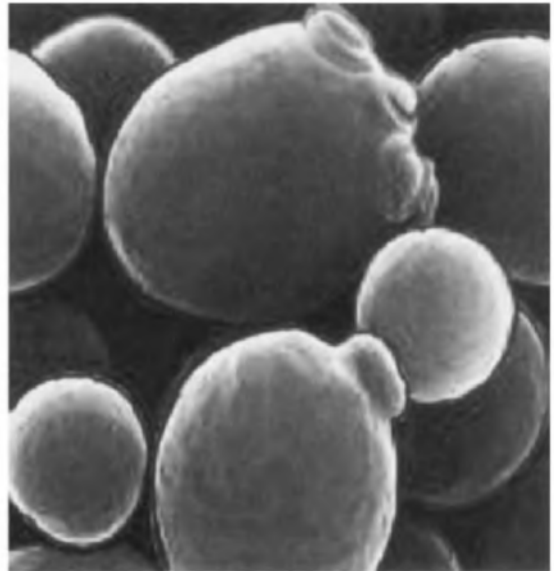
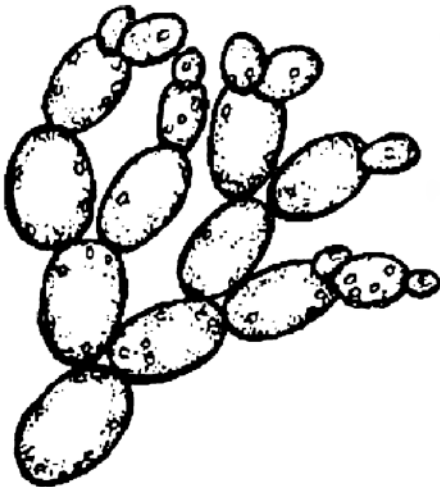


Рис. 59

Почкующиеся дрожжи рода *Saccharomyces*

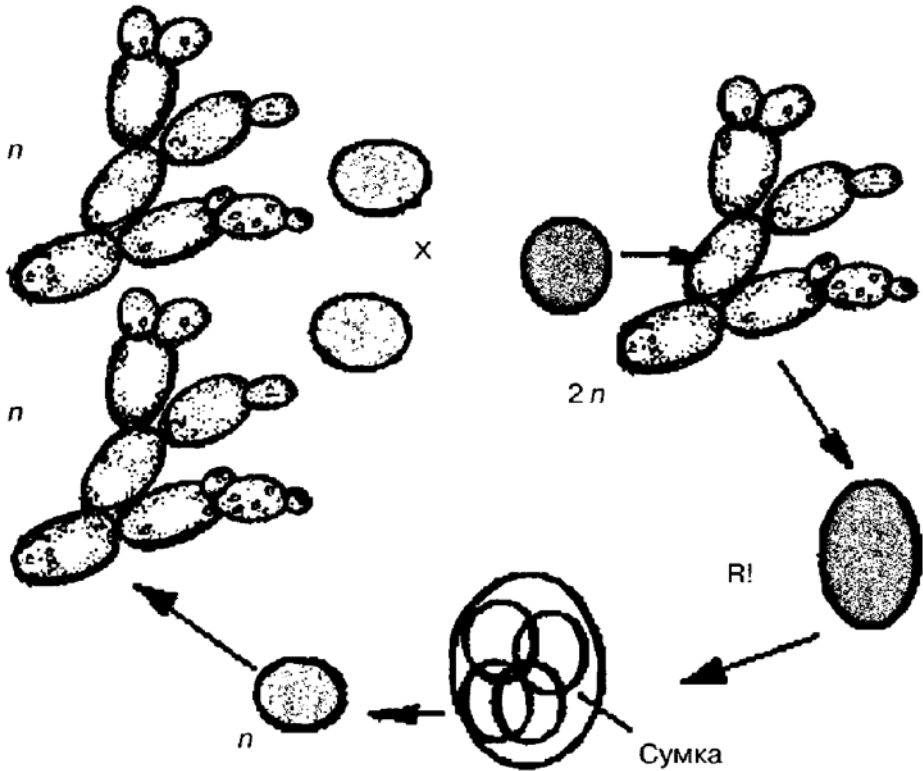


Рис. 60

Цикл развития пекарских дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae*)

У пекарских дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae*), существующих только в культуре (в природных субстратах отсутствуют), цикл развития — гапло-диплобионтный (рис. 60). Вид гетероталличен. После слияния содержимого гаплоидных гаметангиев образуются диплоидные клетки, которые начинают почковаться (диплоидные дрожжи). По размерам они несколько крупнее гаплоидных клеток. Впоследствии диплоидная клетка может превратиться в сумку, в которой происходит редукционное деление с образованием четырех гаплоидных аскоспор, дающих начало гаплоидным клеткам. Таким образом, часть жизненного цикла проходит в гаплоидном, другая часть цикла развития — в диплоидном состоянии.

#### Семейство *Saccharomycodaceae* (сахаромикодовые)

**Род *Saccharomyces* (сахаромикодес).** Представитель рода — дрожжи Людвига (*S. ludwigii*). В жизненном цикле преобладает диплоидная стадия (диплобионтный уровень). Гаплоидны только аскоспоры, которые могут

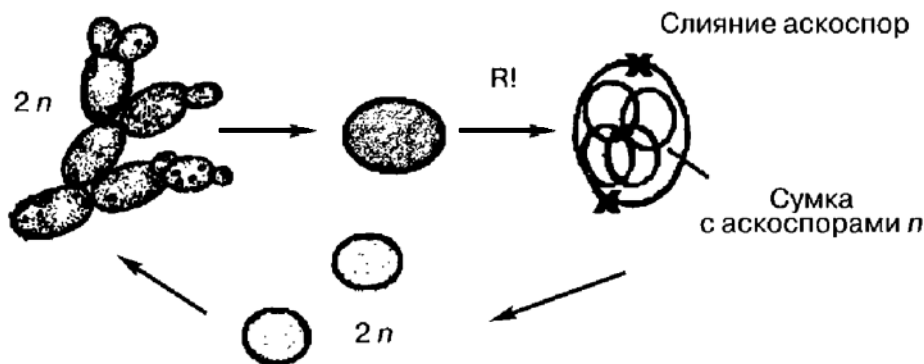


Рис. 61

Цикл развития грибов рода *Saccharomyces*

сливаться уже в сумках (рис. 61). Вегетативное размножение происходит только в диплоидной стадии.

### КЛАСС *Schizosaccharomycetes* (СХИЗОСАХАРОМИЦЕТЫ)

#### ПОРЯДОК *Schizosaccharomycetales* (СХИЗОСАХАРОМИЦЕТАЛЬНЫЕ)

##### Семейство *Schizosaccharomycetaceae* (схизосахаромицетовые)

Род *Schizosaccharomyces* (схизосахаромицес). Для грибов этого рода характерен гаплобионтный уровень развития. Диплоидна только зигота. После редукционного деления в сумках развиваются гаплоидные аскоспоры. Грибы используются для изготовления спиртных напитков в тропических странах.

### КЛАСС *Taphrinomycetes* (ТАФРИНОМИЦЕТЫ)

#### ПОРЯДОК *Taphrinales* (ТАФРИНАЛЬНЫЕ)

##### Семейство *Taphrinaceae* (тафриновые)

К семейству относятся паразитические грибы, поселяющиеся на листьях, ветвях, плодах. Внедрение паразита приводит к неравномерному делению клеток пораженного органа и его разрастанию, деформации.

Особенность видов этого порядка заключается в том, что в цикле развития *преобладает дикариотическая стадия!* Плодовые тела отсутствуют.

**Род *Taphrina* (тафрина).** Рассмотрим жизненный цикл на примере тафрины деформирующей (*Taphrina deformans*), которая вызывает курчавость листьев персика и миндаля (рис. 62).

1. Аскоспоры ( $n$ ) зимуют в трещинах коры деревьев или в почках растений, весной начинают почковаться с образованием большого количества клеток (рис. 63, 1).

2. Далее происходит слияние аскоспор или клеток, образовавшихся в результате их почкования. Иногда после деления ядра не образуется новая клетка, поэтому она становится двуядерной, но ядра не сливаются ( $n + n$ ) (рис. 63, 2).

3. Дикариотические клетки почкуются, поражая весной молодые листья. Дальнейшее развитие паразитического гриба происходит под кутикулой листьев, клетки которых начинают неравномерно делиться. Листья становятся сморщенными (гофрированными), приобретают розовую, а затем бурую окраску (рис. 63, 3).

4. Ядра дикариона сливаются с образованием диплоидной клетки. Эта клетка делится, и появляются две диплоидные клетки (рис. 63, 4...5). Нижняя становится клеткой-ножкой и впоследствии дегенерирует, а верхняя клетка развивается в материнскую клетку сумки.



Рис. 62

Внешний вид побега, пораженного *Taphrina deformans*

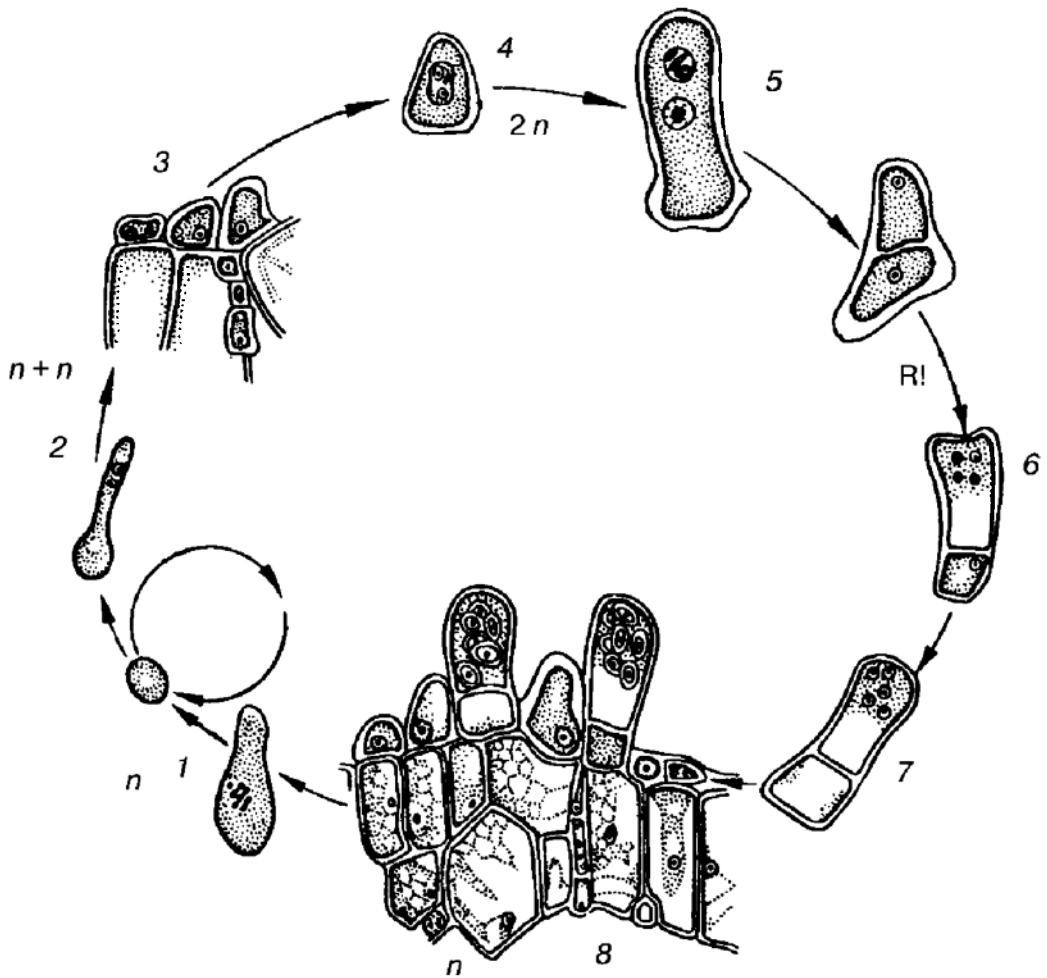


Рис. 63  
Цикл развития тафрины деформирующей  
(*Taphrina deformans*):

1 — почкование аскоспор; 2 — партеногенез и дикариотизация; 3 — дикариотический мицелий в растении; 4 — слияние ядер дикариона; 5 — деление диплоидного ядра и образование материнской клетки сумки; 6, 7, 8 — развитие сумки с гаплоидными аскоспорами [34].

5. Ядро материнской клетки сумки ( $2n$ ) подвергается редукционному делению, и формируется сумка с гаплоидными аскоспорами (рис. 63, 6...8). Созревшие сумки прорывают кутикулу листа, покрывая всю поверхность. Сумки вскрываются трещиной, и споры разносятся на другие деревья.

Другие представители этого рода наносят значительный ущерб садоводству и парковому хозяйству. Так, побеги березы бородавчатой страдают от поражения *T. betulina*, в результате которого в кронах образуются «ведьмины метлы», достигающие в диаметре до 3 м. На одной березе их может быть до 25 (см. рис. 64).



Рис. 64  
«Ведьмины метлы» в кроне березы —  
результат поражения *Taphrina betulina*

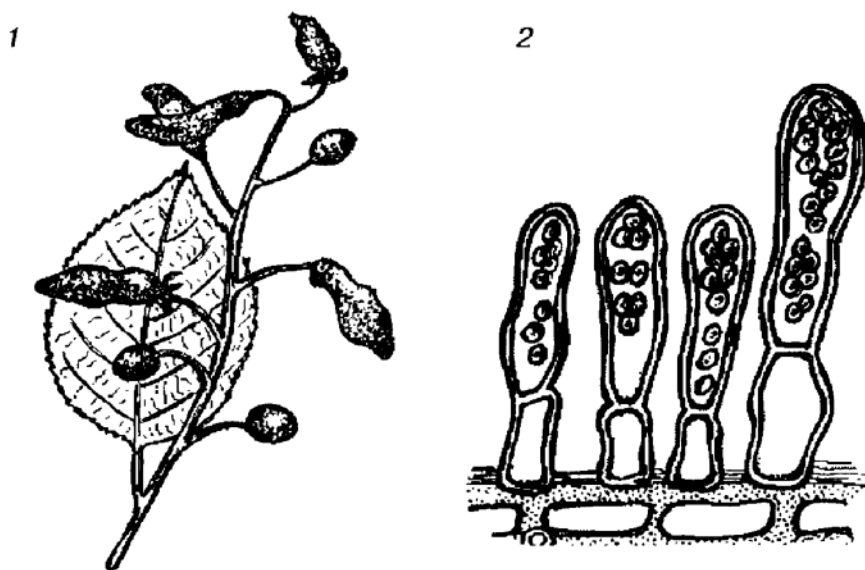


Рис. 65  
Поражение черемухи тафриной черемуховой (*Taphrina padi*):  
1 — внешний вид пораженных плодов; 2 — слой сумок на поверхности плода [34].

Тафрина сливовая (*T. pruni*) и тафрина черемуховая (*T. padi*) поражают околоплодник молодых плодов сливы и черемухи. В результате поражения околоплодник разрастается и образуются «дутые плоды», поверхность которых покрыта беловатым налетом, представляющим собой слой сумок со спорами (рис. 65). Под влиянием гриба у сливы и черемухи может появляться махровость цветков, утолщение тычинок.

**Меры борьбы** с тафриновыми грибами чрезвычайно сложны, так как мицелий многолетний, зимует в тканях растения, почках. Рекомендуется замазывать раны на растениях садовой замазкой во избежание проникновения инфекции, удалять пораженные побеги. Также используют фунгициды. С этой целью ранней весной и поздней осенью опрыскивают растения 4% -ной бордосской жидкостью, 0,75% -ным медным купоросом.

### КЛАСС *Eurotiomycetes* (ЭУРОЦИОМИЦЕТЫ, ПЛЕКТОМИЦЕТЫ)

Грибы, относящиеся к классу, имеют плодовые тела клейстотеции чаще всего с беспорядочно расположенными прототуникатными сумками. Аскоспоры освобождаются пассивно.

### ПОРЯДОК *Eurotiales* (ЭУРОЦИАЛЬНЫЕ)

Грибы этого порядка широко распространены, имеют многоклеточный мицелий. Размножаются в основном вегетативно (фрагментация) или бесполом путем. Стадия бесполого размножения (анаморфа) представлена конидиями (рис. 66а). Анаморфы эуроциевых грибов относятся

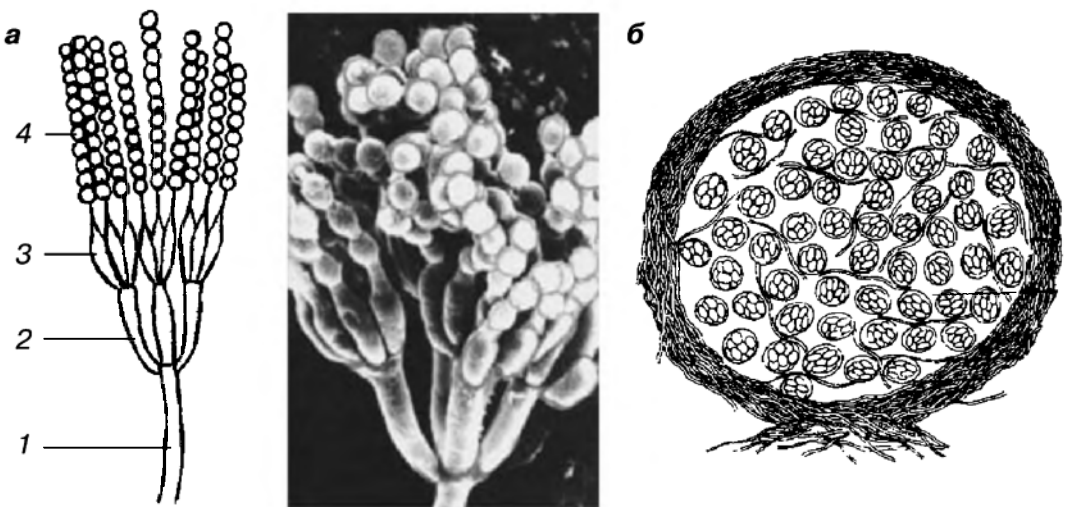


Рис. 66

Анаморфы и телеоморфа эуроциевых грибов:

а — *Talaromyces helicus* (таларомицес), конидиальная форма (*Penicillium*): 1 — конидиеносец; 2 — метулы; 3 — фиалиды; 4 — цепочки конидий [46]; б — клейстотеций с прототуникатными сумками [46].

к группе анаморфных (несовершенных) грибов и будут рассмотрены позднее. Половое размножение встречается редко. Стадия полового размножения (телеоморфа) — клейстотеций с прототуникатными сумками, расположенными беспорядочно (см. рис. 66б). Характерно образование склероциев, видимых даже без микроскопа. Грибы играют важную роль в природе как сапротрофы, паразиты, микоризообразователи. Нашли они применение в медицине как продуценты антибиотиков (пенициллин), аминокислот, витаминов группы В, ферментов, органических кислот. Их широко используют в пищевой промышленности, например, для изготовления «голубых» сыров (камамбер, бри, рокфор).

Семейство *Trichosomaceae*  
(трихокомовые)

**Род *Talaromyces* (таларомицес).** *T. helicus* обитает в почве, сапротроф. Конидиальное спороношение (анаморфа) типа *Penicillium* (рис. 66) представлено септированным конидиеносцем, на котором находятся мутовки веточек (метул) с цепочками конидий, отчлениющихся от конидиогенных клеток — **фиалид**. В результате полового процесса образуются прототуникатные сумки, бес-

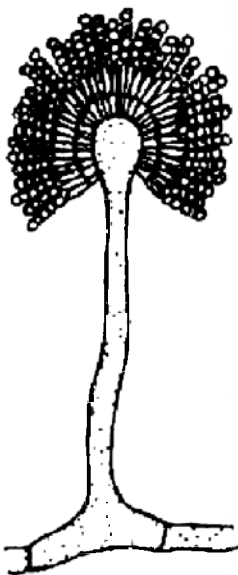


Рис. 67  
Анаморфа типа *Aspergillus* (аспергилл)

порядочно расположенные в клейстотеции. Плодовое тело снаружи покрыто перидием. Впоследствии перидий и сумки разрушаются и аскоспоры пассивно освобождаются.

Род *Eurotium* (эуроциум) и род *Emericella* (эмерицелла) образуют анаморфу типа *Aspergillus* (аспергилл). Телеоморфа в виде клейстотециев желтого цвета. Анаморфа отличается неветвящимся несептированным конидиеносцем с Т-образным основанием. На верхушке конидиеносец раздувается в пузырь, несущий фиалиды с цепочками конидий (рис. 67).

*Aspergillus oryzae* (аспергилл рисовый) используется в процессе кодзи (койя). Субстратом служит соевое молоко, которое осаждается сульфатом магния до творожистой массы (тофу), которую подсушивают, формируют кубики (софу) и заражают грибами. Получается основа для приготовления соевого соуса. Эти грибы используют также в производстве рисовой водки (саке), для осветления соков, снятия шерсти со шкур животных в кожевенной промышленности.

Некоторые паразитические аспергиллы могут поселяться в легких человека, вызывая аспергиллез легких, протекающий как псевдотуберкулез. Аспергилл желтый (*Aspergillus flavus*) выделяет канцерогенные вещества **афлатоксины**, очень стойкие, накапливающиеся в организме животных и человека.

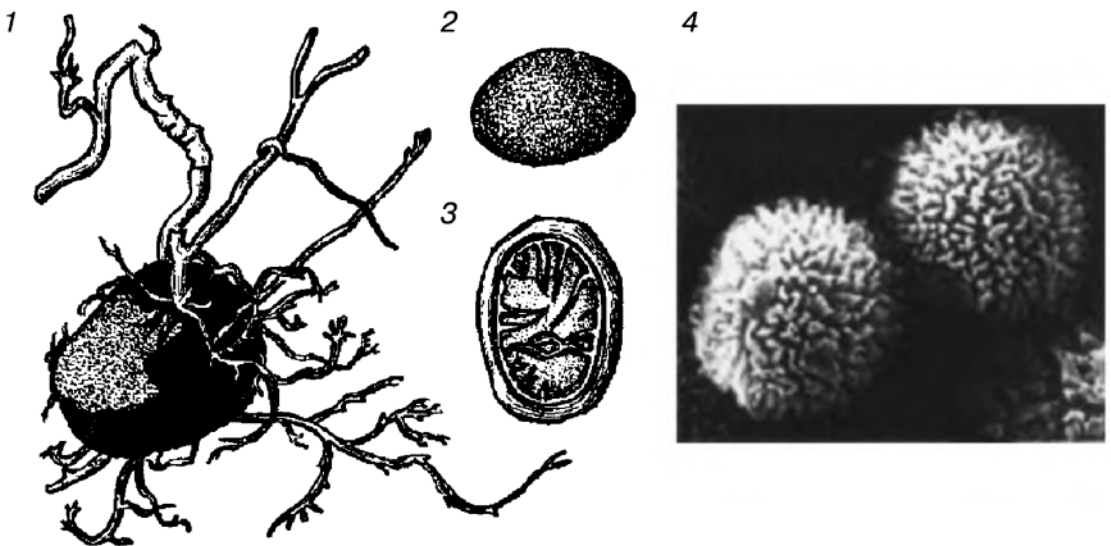


Рис. 68

*Elaphomyces granulatus* (элафомицес зернистый):

1 — клейстотеций среди корней растений; 2 — клейстотеций; 3 — разрез клейстотеция; 4 — споры [23].

Семейство *Elaphomycetaceae*  
(элафомицетовые)

Род *Elaphomyces* — олений трюфель, образует микоризу с лиственными деревьями. Для него характерны подземные клейстотеции клубневидной формы диаметром до 5 см с твердой, бугристой поверхностью оранжевого цвета. Внутри находятся ослизняющиеся сумки с шаровидными, толстостенными аскоспорами черного цвета (см. рис. 68). Плодовые тела имеют острый запах, их охотно поедают олени, лоси, но для человека они несъедобны. На оленьих трюфелях паразитирует сумчатый гриб кордицепс (*Cordyceps*).

КЛАСС *Sordariomycetes*  
(СОРДАРИОМИЦЕТЫ)

Плодовые тела перитеции, которые в той или иной степени погружены в строму, состоящую из гиф (строматические перитеции). Большое значение для распространения грибов имеет конидиальная стадия. В основном это паразитические грибы на высших растениях, водорослях и трубчатых грибах, но некоторые виды могут быть сапротрофами. Обитают во всех зонах земного шара, более широко представлены в тропиках.

ПОРЯДОК *Hypocreales*  
(ГИПОКРЕАЛЬНЫЕ)

Для грибов, относящихся к порядку, характерно наличие плодовых тел — перитециев, имеющих яркую или светлую окраску с довольно мягкими покровами (перидием). Перитеции могут быть свободными (*Chaetomium*) либо частично (*Nectria*) или полностью погруженными в стромы (*Claviceps*, см. рис. 57).

Большую роль в распространении видов играет бесполое размножение (анаморфа). У многих видов анаморфа составляет значительную часть жизненного цикла и входит в состав группы анаморфных грибов под самостоятельными названиями. Например, у спорыньи пурпурной (*Claviceps purpurea*) анаморфа называется сфацелия (*Sphacelia*); у нектрии киноварно-красной (*Nectria cinnabarina*) анаморфа — туберкулярия обыкновенная (*Tuberularia vulgaris*).

Семейство *Clavicipitaceae*  
(спорыньевые)

**Род *Claviceps* (спорынья).** К этому роду причислены паразитические грибы, встречающиеся на культурных и дикорастущих злаках.

*C. purpurea* (спорынья пурпурная) — паразит злаков. Широкую известность получило заболевание ржи посевной. В период цветения злаков аскоспоры попадают на рыльце пестика, внедряются в завязь и разрастаются септированным гаплоидным мицелием. Вскоре обнаруживается анаморфа гриба, называемая **сфацилия** (*Sphacelia*) (рис. 69). В это время гриб выделяет сладковатую жидкость (**медвяную росу**), что привлекает насекомых, переносящих конидии на другие растения. Происходит массовое поражение здоровых растений. Впоследствии мицелий формирует темноокрашенный **склероций**. Зимует гриб в виде склероция. Весной он прорастает розовато-фиолетовыми головчатыми **stromами** на ножках. Вstromах происходит половой процесс **гаметангиогамия**, развиваются многочисленные

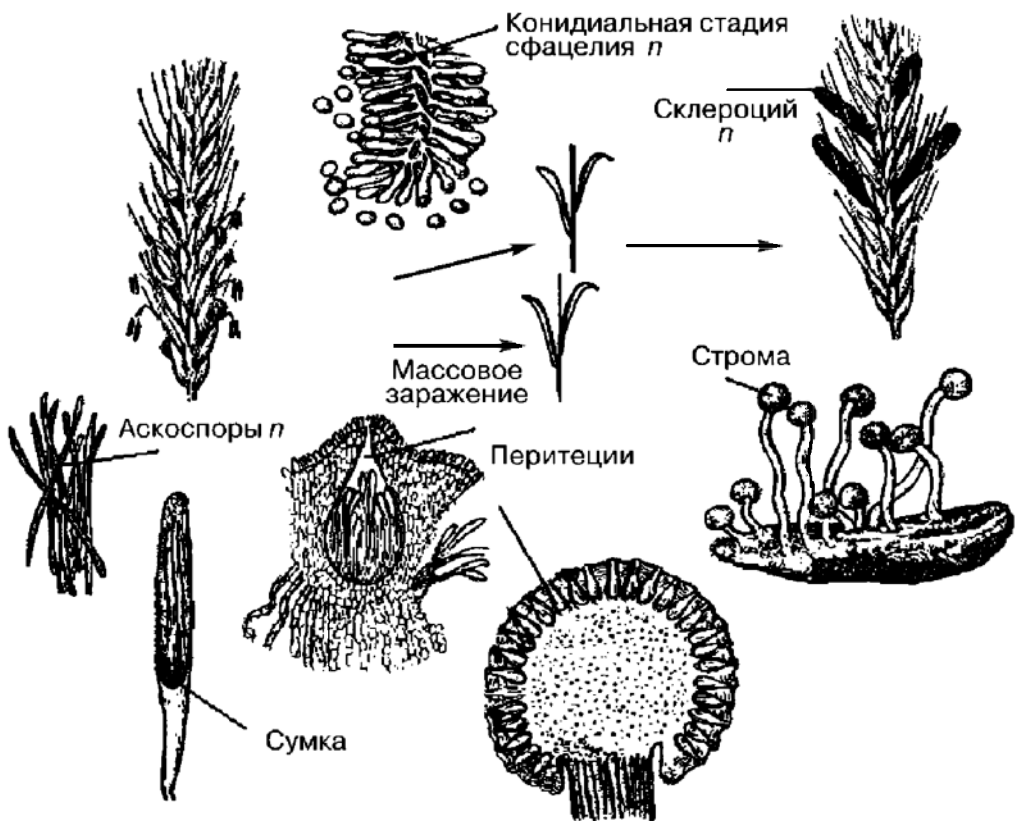


Рис. 69

Цикл развития спорыньи пурпурной (*Claviceps purpurea*)

плодовые тела перитеции с вытянутыми сумками, в которых находятся нитевидные аскоспоры. Их развитие приурочено к срокам цветения растения-хозяина.

В прежние годы склероции спорыньи при обмолоте зерна попадали в муку, которая оказывалась токсичной и вызывала у людей отравление (эрготизм), проявлявшееся в виде приступов, похожих на приступы эпилепсии («злые корчи»), или в виде аллергических реакций с появлением багровых пятен на теле («антонов огонь»). В некоторых случаях исход был летальным. Токсины спорыньи при хранении разрушаются, поэтому мука через некоторое время становилась безвредной. «Медвяная роса» также токсична, она вызывает отравление насекомых, в частности пчел. Современные методы сортировки позволяют отделить склероции от зерна, поэтому они не попадают в муку. В настоящее время спорынью даже культивируют с целью получения склероциев, содержащих алкалоиды, используемые в медицине с XVI в.

**Род *Cordyceps* (кордицепс).** Грибы паразитируют на насекомых и плодовых телах макроскопических грибов.

*Cordyceps militaris* (кордицепс военный) паразитирует на куколках и личинках насекомых, зимующих в почве. К осени все тело насекомого заполняется мицелием, превращается в псевдосклероций и прорастает стромами оранжевого цвета, содержащими перитеции (рис. 70).

*Cordyceps capitata* (кордицепс головчатый) паразитирует на подземных плодовых телах (клеистотециях) оленьего трюфеля (*Elaphomyces*). Стромы головчатые, оливково-коричневого цвета, на желтой ножке (рис. 70). Кордицепс китайский (*C. sinensis*) популярен в настоящее время как лекарственный гриб.

**Род *Epiclhoe* (эпихлоэ).** Наиболее распространенный вид — *E. festucae*, возбудитель чехловидной болезни многолетних злаков. Заболевание носит такое название, потому что стромы в виде чехла окружают стебель. Сначала на поверхности стромы развивается конидиальная стадия. Конидии мелкие, одноклеточные. В конце лета строма утолщается, приобретает оранжевую окраску. В ней образуются плодовые тела — перитеции (рис. 71). Причем перитеции развиваются только на стеблях цветоносных побегов. Заболевание наносит ущерб лишь в семеноводстве.

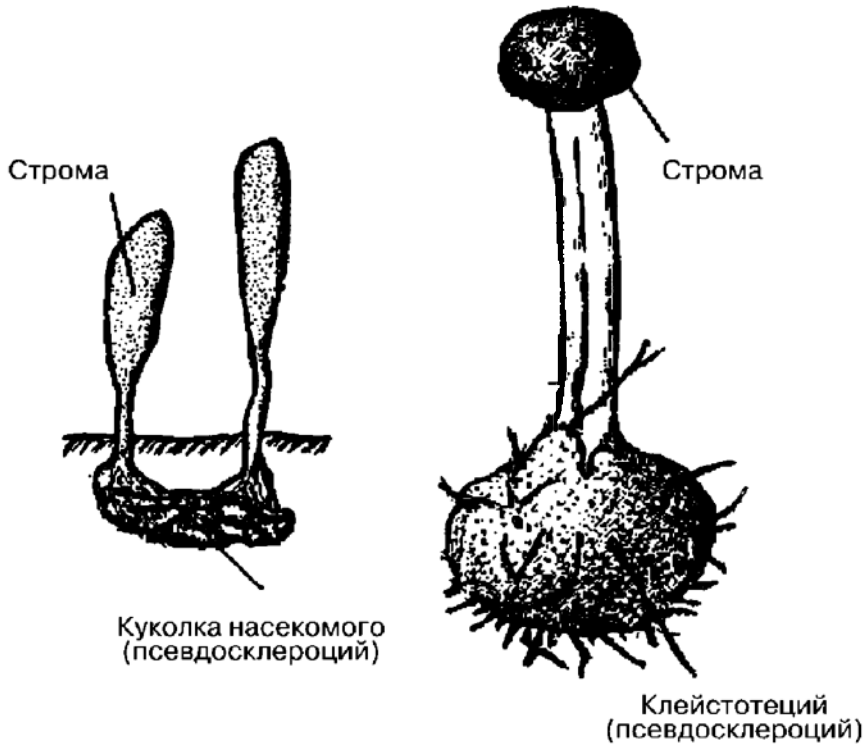


Рис. 70  
Грибы рода *Cordyceps*:

1 — *C. militaris* (кордицепс военный) [75]; 2 — *C. capitata* (кордицепс головчатый) [23].

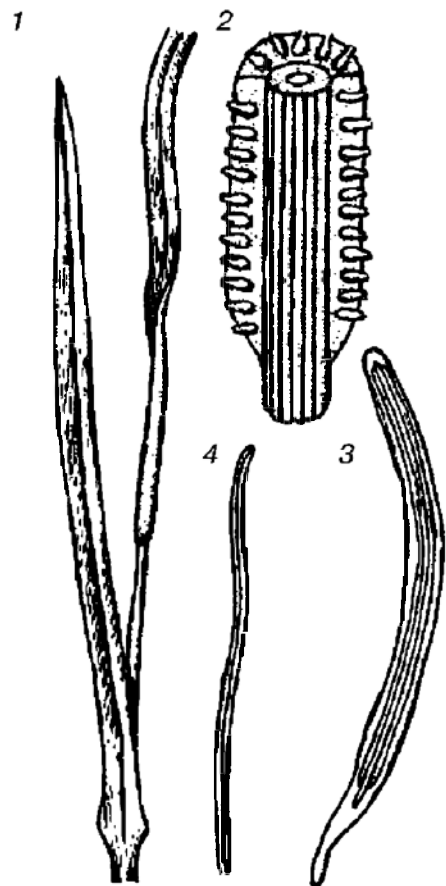


Рис. 71  
*Epichloe festucae*:

1 — внешний вид пораженного растения; 2 — продольный разрез через строму с перитециями; 3 — сумка с аскоспорами; 4 — аскоспора [34].

Семейство *Nectriaceae*  
(нектриевые)

Род *Nectria* (нектрия). *Nectria cinnabarina* (нектрия киноварно-красная) встречается повсеместно как сапротроф или раневой паразит. Наносит ущерб растениям в городских насаждениях и лесопитомниках. На отмерших ветвях древесных растений и кустарников из-под покровной ткани появляются оранжево-розовые подушечки — стромы с поверхностным конидиальным спороношением, которое называется туберкулярия обыкновенная (*Tubercularia vulgaris*). Конидиеносцы простые или слабо ветвящиеся, конидии распространяются каплями дождя. Осенью по краю тех же стром или рядом с ними образуются плодовые тела — перитеции, которые погружены в строму лишь основанием. Стромы при этом меняют облик и выглядят как маленькие зернистые красные подушечки (рис. 72).

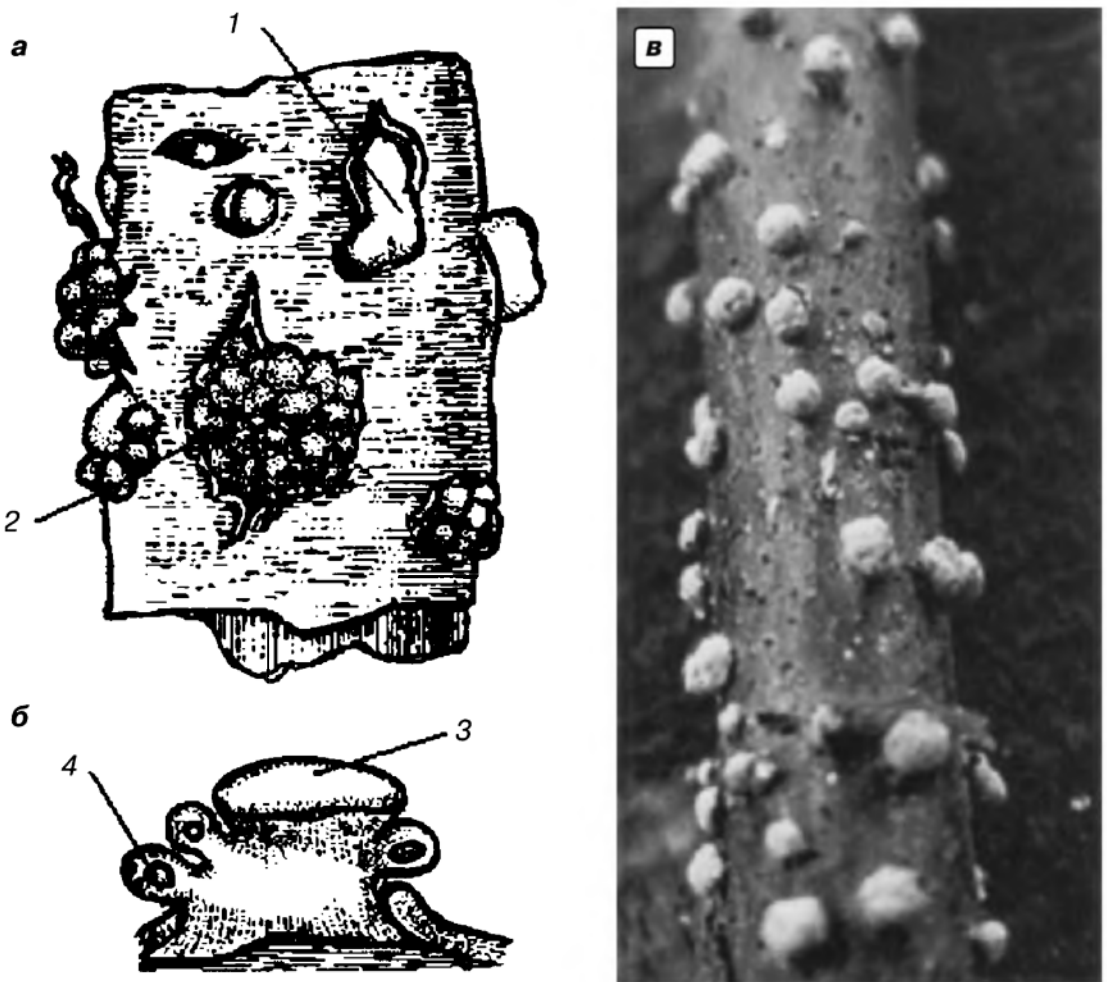


Рис. 72

*Nectria cinnabarina* (нектрия киноварно-красная):

а, в — внешний вид с конидиальными стромами (1) и перитециями (2); б — разрез через строму (3) с перитециями (4) [34].

Род *Gibberella* (гибберелла). Сапротрофы или паразиты растений. Развита конидиальная стадия, известная под названием фузариум (*Fusarium*). Конидии бывают двух видов — микроконидии и макроконидии серповидно изогнутой формы. На отмерших частях растений развиваются перитеции, которые образуются на субстрате или погружены в строму темно-синего цвета. В пораженных органах растений грибы выделяют ростовые вещества **гиббереллины**, что приводит к аномальному удлинению междоузлий. Растения становятся бледными и гибнут. Заболевание риса, сахарного тростника, кукурузы, сорго в Японии, Индии носит название баканэ, или болезнь дурных побегов. В настоящее время гиббереллины получают при культивировании гриба в промышленных масштабах, используют в сельском хозяйстве как биостимулятор.

Семейство *Hypocreaceae*  
(гипокрейнные)

Род *Hypocrea* (гипокрея). Виды этого рода обитают как сапротрофы на растительных остатках, старых плодовых телах трутовиков, но могут быть и паразитами. В цикле развития имеются сумчатая и конидиальная (*Trichoderma*) стадии. Конидиальная стадия часто преобладает над сумчатой. На старых плодовых телах трутовиков развивается сумчатая стадия гипокреи подушковидной (*Hypocrea pulvinata*) в виде светло-желтых подушковидных стром с перитециями. Другой вид — гипокрея рыжая (*Hypocrea rufa*). Сумчатая стадия развивается на древесине, коре, сухой траве. Практическое значение имеет анаморфа под названием триходерма зеленая (*Trichoderma viride*). В природе она встречается в почве, на растительных остатках, материалах, содержащих целлюлозу. В промышленных масштабах ее культивируют для получения фермента целлюлазы.

КЛАСС *Leotiomycetes*  
(ЛЕОЦИОМИЦЕТЫ)

Объем класса принимается рядом авторов по-разному.

1. По данным геносистематики к леоциомицетам близки эризифомицеты (мучнисто-росяные грибы), поэтому их рассматривают в ранге порядка *Erysiphales* (эризифальные) в пределах класса *Leotiomycetes* (леоциомицеты).

2. Поскольку тип плодовых тел у эризифальных — клейстотеции, а у леоциомицетов — апотеции, некоторые авторы выделяют их в самостоятельный класс — *Erysiphomycetes* (эризифомицеты).

Мы придерживаемся первого варианта. К классу *Leotiomycetes* (леоциомицеты) относятся порядки *Erysiphales* (эризифальные), *Helotiales* (гелоциальные), *Rhizismatales* (ритизматальные) и др.

ПОРЯДОК *Erysiphales*  
(ЭРИЗИФАЛЬНЫЕ)

Плодовые тела — клейстотеции с двухслойным перидием и унитарными сумками. Количество сумок варьирует. Аскоспоры освобождаются активно. Мицелий чаще всего поверхностный. Внутрь клеток эпидермы или мезофилла листа отходят гаустории. Пораженные части растений как бы обсыпаны белой мукой, отсюда и название этих паразитических грибов — мучнисто-росяные. Бесполое размножение осуществляется конидиями, одиночными или в виде цепочки, расположенными на неветвящихся конидиеносцах.

Семейство *Erysiphaceae*  
(эризифовые)

Разделение на роды основано на различии строения анаморф, количества придатков у плодовых тел, числа сумок. Так, клейстотеции родов *Sphaerotheca* (сферотека), *Podosphaera* (подосфера) имеют одну сумку со спорами, *Erysiphe graminis* (эризифе злаковая) — три сумки. Плодовые тела эризифе снабжены неразветвленными придатками, у плодовых тел подосферы, микросферы (*Microsphaera*) придатки разветвлены. У клейстотециев унцинулы ивовый (*Uncinula salicis*), унцинулы кленовой (*U. aceris*) придатки крючковидные или спирально закрученные, у микросферы сирени (*Microsphaera syringae*) придатки многократно разветвлены дихотомически (рис. 73).

Пораженные органы растений заметны невооруженным глазом. При увеличении можно увидеть переплетающиеся гифы септированного мицелия, от которого отчленяются неветвящиеся конидиеносцы с цепочками конидий (рис. 74). В местах соединения конидий есть центральная пора, поэтому конидии не разъединяются. При созревании их пора закрывается, и цепочка конидий

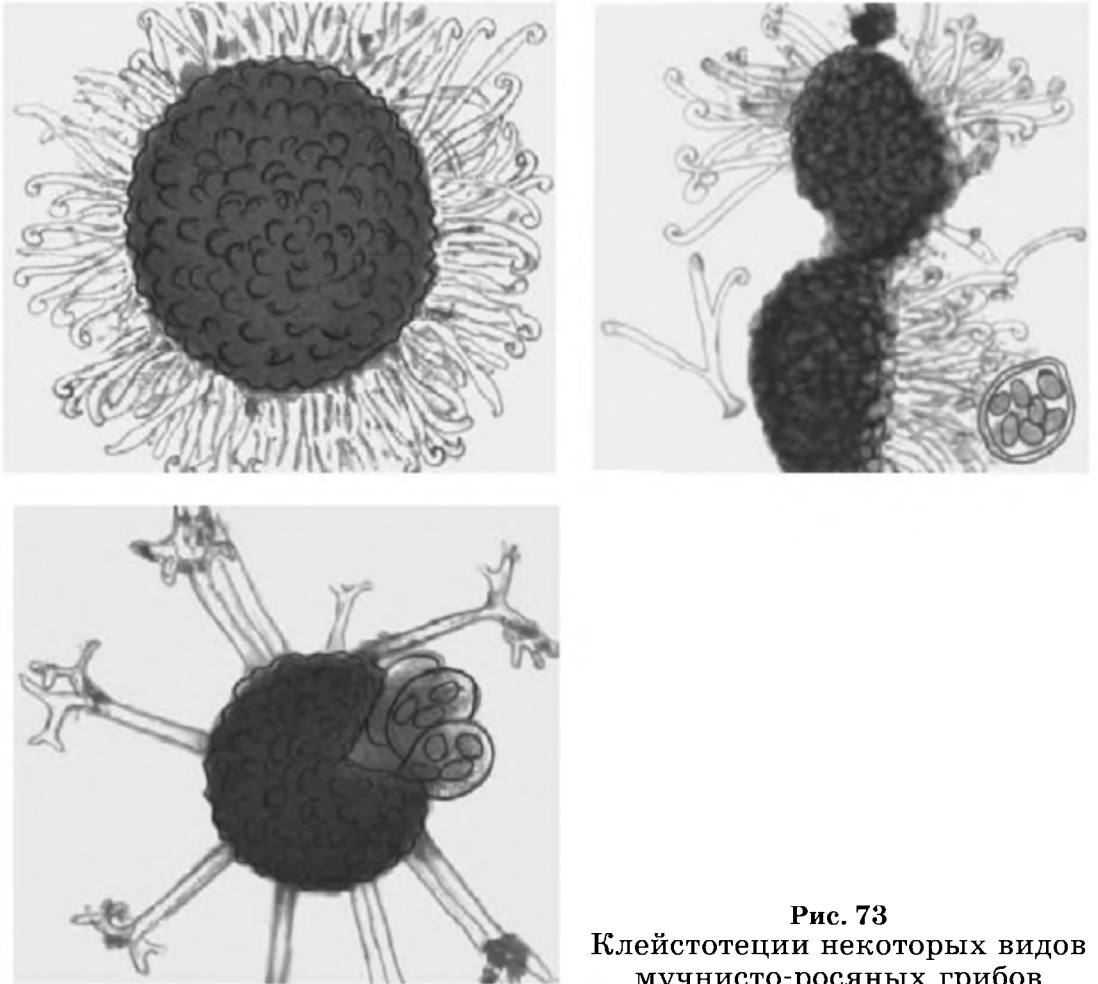


Рис. 73  
Клейстотеции некоторых видов  
мучнисто-росяных грибов

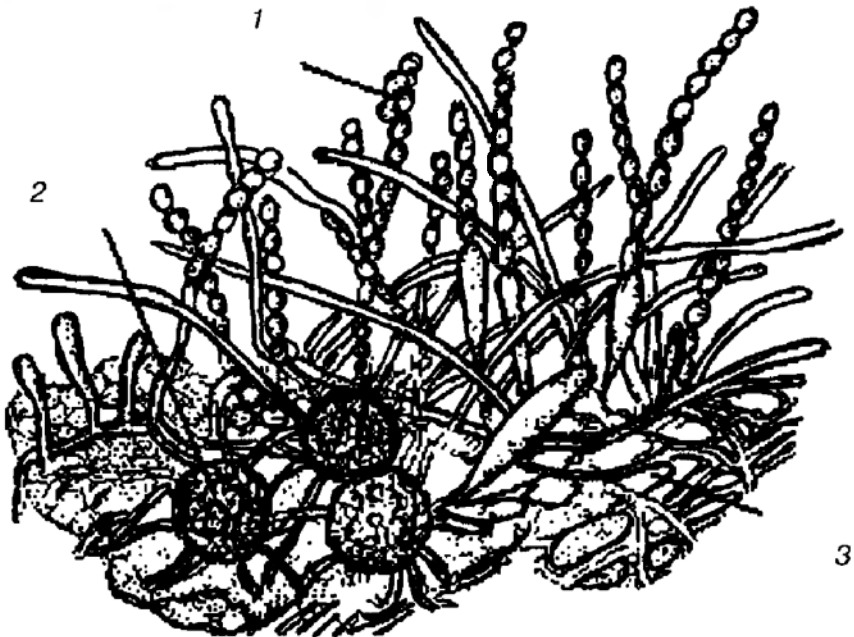


Рис. 74  
Лист растения, пораженный мучнистой росой:  
1 — цепочка конидий; 2 — клейстотеций; 3 — мицелий.

распадается на отдельные клетки, которые способны к прорастанию даже в сухую погоду. Поглощение грибом питательных веществ осуществляется через гаустории, внедряющиеся в ткани растений.

Телеоморфа (клејстотеций) развивается на старом мицелии. Сначала формируются аскогоны (без трихогины) и антеридии. Содержимое антеридия перетекает в аскогон, ядра объединяются ( $n + n$ ), затем сливаются ( $2n$ ), и клетка превращается в сумку, в которой после редукционного деления созревают гаплоидные аскоспоры. Если в клејстотеции образуется несколько сумок, то сначала развиваются аскогенные гифы, а на них уже формируются сумки. Параллельно происходит образование перидия клејстотеция. Внутренние слои перидия состоят из тонкостенных клеток и идут на питание развивающихся сумок. Наружные слои сформированы толстостенными клетками, выполняющими защитную функцию. Они также образуют придатки, имеющие определенную форму для каждого рода. Впоследствии при разрушении плодового

Таблица 3

Отличие ложной мучнистой росы от настоящей мучнистой росы

Сравниваемые показатели	Ложная мучнистая роса	Настоящая мучнистая роса
Отдел	<i>Oomycota</i>	<i>Ascomycota</i>
Роды	<i>Plasmopara, Peronospora, Phytophthora</i> и др.	<i>Sphaerotheca, Podospaera, Erysiphe</i> и др.
Строение мицелия	Несептированный	Септированный
Местонахождение мицелия	Между клетками растения-хозяина (межклеточный)	На поверхности органов растений (внутри отходят гаустории)
Бесполое размножение	Зооспоры, конидии	Конидии
Строение конидиеносцев	Разветвленные	Неразветвленные
Половой процесс	Оогамия	Гаметангиогамия
Плодовые тела	Отсутствуют	Клејстотеции
Зимующая стадия	Ооспоры, мицелий	Клејстотеции, иногда мицелий

тела и сумок аскоспоры отстреливаются на расстояние до 2 см и переносятся ветром. Наиболее распространенные заболевания растений: **мучнистая роса злаков, яблони, сирени, дуба, крыжовника и тополей.**

**Меры борьбы с мучнисто-росяными грибами:** сжигание осенью старой листвы, опрыскивание препаратами против грибов (**фунгициды**).

Поражение растений настоящей мучнистой росой внешне похоже на поражение ложной мучнистой росой, но имеются существенные различия (табл. 3).

#### ПОРЯДОК *Helotiales* (ГЕЛОЦИАЛЬНЫЕ)

Плодовые тела — апотеции, чаще всего небольших размеров. В большинстве случаев сумки вскрываются трещиной, аскоспоры освобождаются активно. Конидиальная стадия хорошо развита, может преобладать в цикле развития (телеоморфа практически отсутствует). Конидиеносцы неразветвленные.

В основном сапротрофами, участвующими в разложении растительных остатков, могут быть паразиты растений и хищные грибы. Далее приведена характеристика наиболее экономически значимых семейств.

#### Семейство *Sclerotiniaceae* (склеротиниевые)

Род ***Monilinia* (монилиния)**. Наиболее распространенный вид — **монилиния фруктовая (*Monilinia fructigena*)**. Паразитирует на плодах растений из семейства розоцветные, вызывает плодовую гниль яблок и груш. Сумчатая стадия в виде апотециев встречается крайне редко. Чаще всего гриб заметен в стадии анаморфы (***Monilia***). На плодах с поврежденной кожицей появляются концентрические круги подушечек с конидиями (см. рис. 75).

Плоды, оставшиеся на дереве, превращаются в полые **псевдосклероции**. Снаружи и внутри они покрыты черной корой. После перезимовки псевдосклероции снова прорастают конидиями (редко апотециями). В распространении инфекции принимает участие яблоневая плодоярка, жук-казарка. Жук питается пораженными плодами, к его лапкам, брюшку приклеиваются конидии, которые он переносит на здоровые плоды, куда откладывает яйца. Конидии гриба прорастают вместе с развитием личинок, питающихся пораженной мякотью плодов.

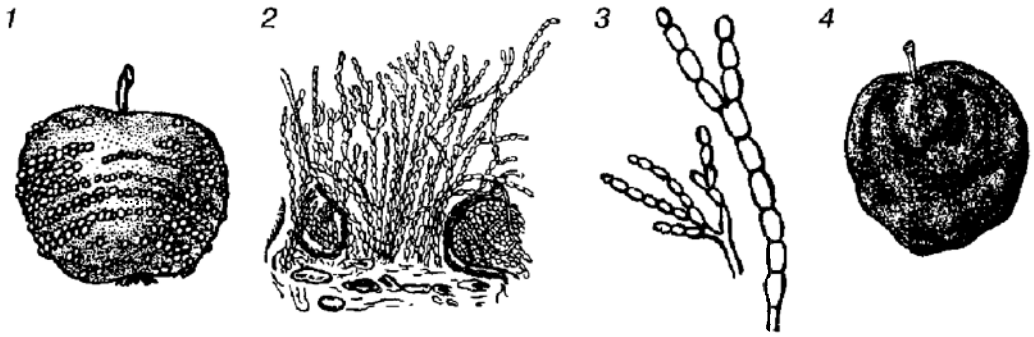


Рис. 75  
*Monilinia fructigena*:

1 — пораженное яблоко с конидиальным спороношением гриба; 2 — подушечка конидий (*Monilia*); 3 — конидиеносцы; 4 — псевдосклероций [34].

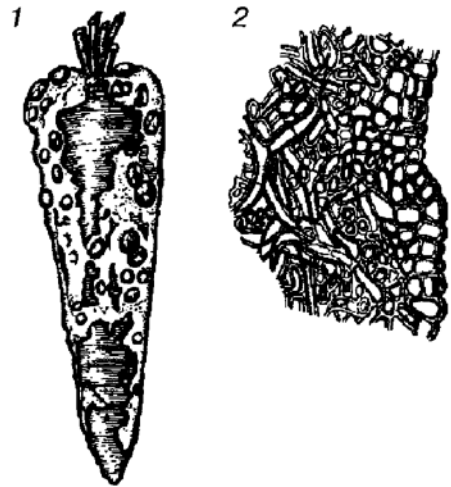


Рис. 76  
*Sclerotinia sclerotiorum*:

1 — мицелий и склероции гриба на корнеплоде моркови; 2 — разрез склероция [34].

**Род *Sclerotinia* (склеротиния).** Наиболее важный вид — *S. sclerotiorum*. Является возбудителем белой гнили многих сельскохозяйственных культур. Встречается на корнях моркови, свеклы, петрушки, на стеблях подсолнечника, томата, фасоли, бобов, на плодах огурцов, кабачков, томатов, гороха, на соцветиях подсолнечника, клубнях картофеля. Особенно активно гриб развивается при хранении. На поверхности пораженных органов появляется плотный белый мицелий, на котором формируются склероции с черной корой (рис. 76). Весной из склероциев прорастают апотеции. Конидиальное спороношение отсутствует.

**Род *Botryotinia* (ботриотиния).** Ботриотиния Фукеля (*Botryotinia fuckeliana*) — паразит, широко распространенный как при выращивании, так и при хранении продукции растениеводства. Пораженные плоды земляники, винограда, цветочные культуры покрываются пушистой серой плесенью. Развивается в основном анаморфа, которая имеет свое название — ботритис серый (*Botrytis cinerea*).

Конидиеносцы ветвящиеся, с группами бесцветных одноклеточных конидий (рис. 77). На мицелии могут формироваться склероции, на которых развивается телеоморфа — апотеции до 5 мм диаметром. Гриб способен обитать в почве как сапротроф.

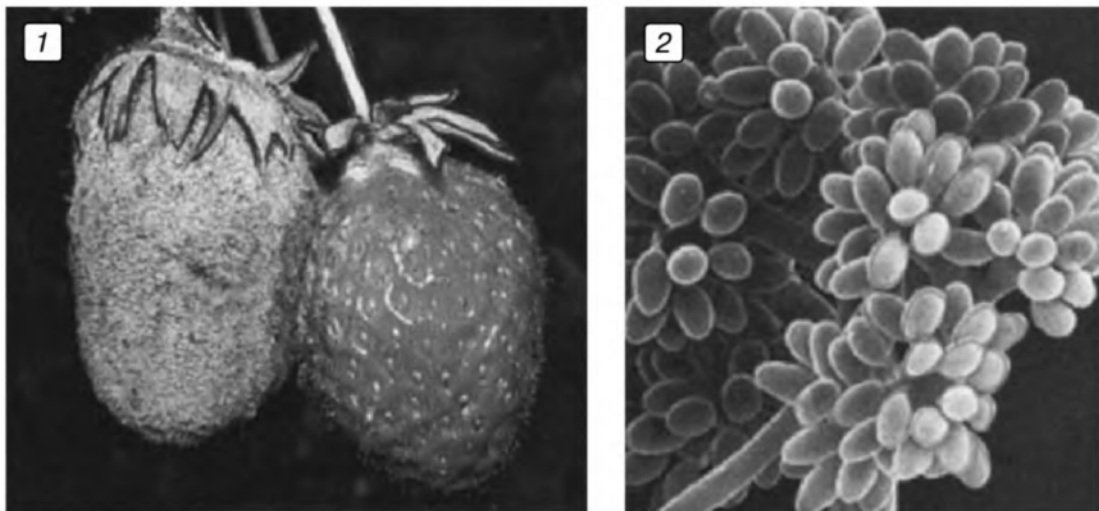


Рис. 77  
*Botrytis cinerea* (ботритис серый):

1 — пораженный плод земляники (слева); 2 — конидиеносец с конидиями.

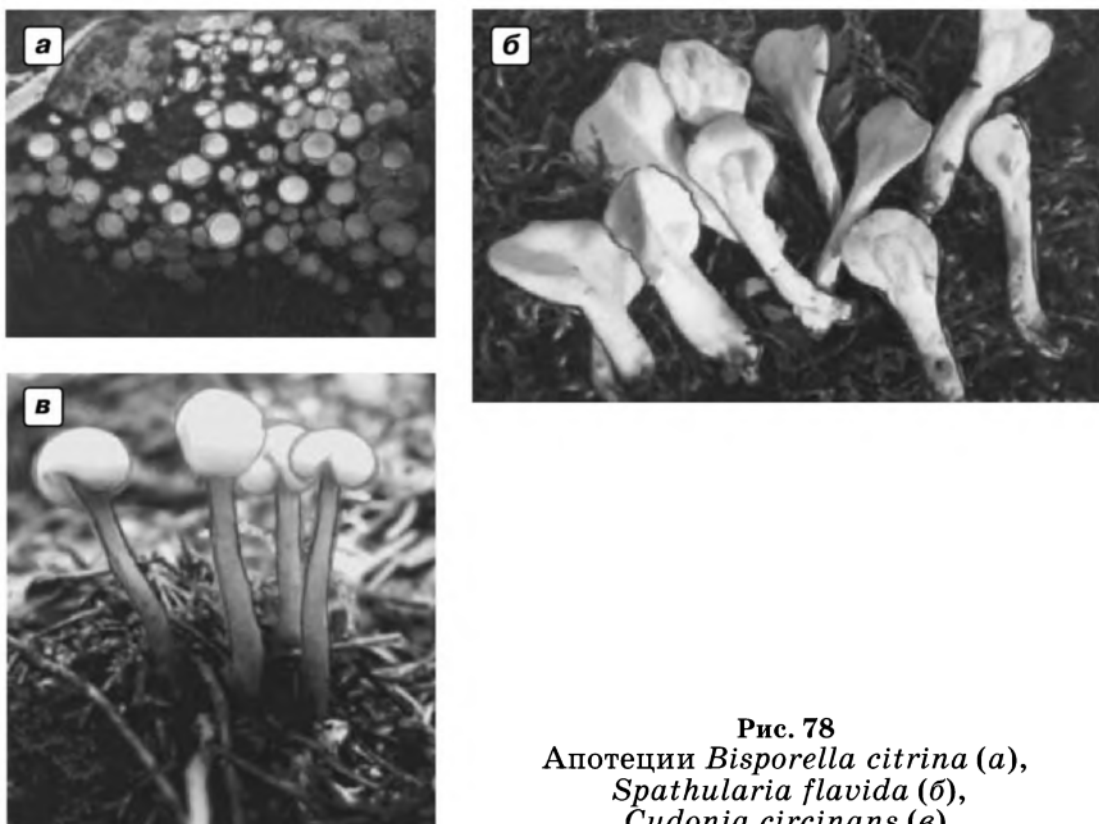


Рис. 78  
Апотеции *Bisporella citrina* (а),  
*Spathularia flavida* (б),  
*Cudonia circinans* (в)

Семейство *Helotiaceae*  
(гелоциевые)

Плодовые тела — апотеции блюдцевидной формы, имеющие ножку. Например, **биспорелла лимонная** (*Bisporella citrina*) образует в массе на поваленной древесине лимонно-желтые апотеции (см. рис. 78а).

Семейство *Cudoniaceae*  
(кудониевые)

Плодовые тела — апотеции, довольно крупные. В хвойных лесах на почве можно обнаружить шпательевидные желтые апотеции **спатулярии желтой** (*Spathularia flavida*) с выраженной ножкой беловатого цвета (рис. 78б). Апотеции **кудонии курчавой** (*Cudonia circinans*) розоватого цвета, с волнистой шляпкой, на поверхности которой находится слой сумок (рис. 78в). Апотеции появляются массово в еловых лесах, на подстилке.

ПОРЯДОК *Rhytismatales*  
(РИТИЗМАТАЛЬНЫЕ)

Плодовые тела — апотеции черного цвета, округлые или удлиненные, образующиеся в черноокрашенных стромах. Снаружи апотеции прикрыты слоем мицелия. При созревании сумок слой мицелия разрывается щелью или лопастями. Сумки унитарные. Аскоспоры различной формы. Имеется конидиальная стадия. К порядку относятся паразитические и сапротрофные грибы.

Семейство *Rhytismataceae*  
(ритизмовые)

**Род *Rhytisma* (ритизма).** Ритизма кленовая (*Rhytisma acerinum*) вызывает заболевание черная пятнистость листьев клена. В конце лета на листьях клена появляются желтоватые пятна. Мицелий развивается на листьях, сплетаясь в стромы, на поверхности которых развиваются конидии. Осенью стромы утолщаются и уплотняются, становятся черными, превращаясь в склероции (рис. 79). После опадения листьев начинается развитие удлиненных апотециев, радиально расходящихся от центра. Весной

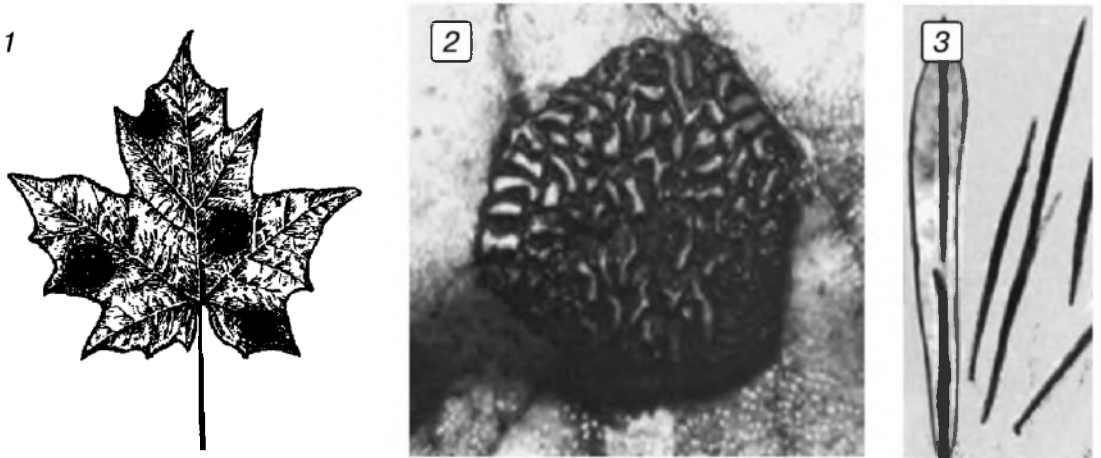


Рис. 79  
*Rhytisma acerinum*:

1 — пораженный лист клена [34]; 2 — апотеции в строге; 3 — сумка с аскоспорами.

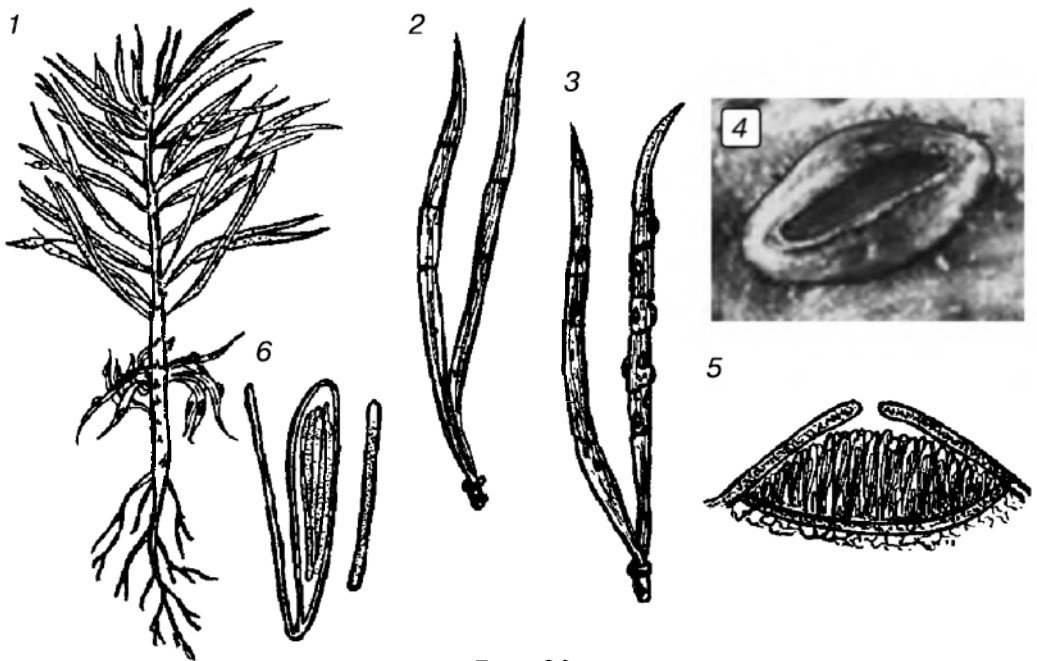


Рис. 80  
*Lophodermium pinastri*:

1 — пораженный двухлетний сеянец сосны; 2 — пораженная хвоя с конидиальным спороношением; 3 — хвоя с апотециями; 4 — апотеций; 5 — разрез через апотеций; 6 — сумка со спорами [60].

апотеции вскрываются щелью. Нитевидные аскоспоры, освобождающиеся из сумок, заражают растения.

Род *Lophodermium* (лофодермий). Различные виды этого рода поражают хвою сосны, можжевельника, ели, пихты и листья растений из семейства вересковые. Заболевание хвои сосны типа **шютте** вызывается двумя видами *Lophodermium*: *L. seditiosum* (настоящее шютте) и *L. pinastri*

(ложное шютте). Болезнь опасна для молодых растений в лесопитомниках, так как в результате поражения хвоя опадает, прирост сеянцев снижается и они погибают. Наиболее патогенным является гриб настоящего шютте. Осенью на иголках сосны развиваются желтоватые точки. Весной и ранним летом хвоя буреет, появляются продольные мелкие черные черточки (конидиальная стадия). Конидии не способны прорасти и не играют роли в заражении. Хвоя опадает, и на ней образуются овальные апотеции черного цвета, прорывающиеся через эпидерму хвоинки. Апотеции обычно разделены черными черточками у *L. pinastri* (см. рис. 80), у *L. seditiosum* таких черточек на хвое нет.

**Меры борьбы:** недопущение загущенных посадок, уничтожение высокого травяного покрова, удаление взрослых деревьев вблизи питомников, опрыскивание фунгицидами.

#### КЛАСС *Pezizomycetes* (ПЕЗИЗОМИЦЕТЫ)

Плодовые тела — апотеции, размеры которых колеблются от 1 мм до 10 см и более. Окраска их разнообразна: от коричневых, черных до ярко-оранжевых, желтых, красных. Для большинства видов этого класса характерна лишь сумчатая стадия. К моменту созревания аскоспор сумки открываются крышечкой. В основном сапротрофы, но могут быть паразиты и микоризообразователи.

В классе всего лишь один обширный порядок *Pezizales* (пезизальные).

#### ПОРЯДОК *Pezizales* (ПЕЗИЗАЛЬНЫЕ)

#### Семейство *Pezizaceae* (пезизиевые)

**Род *Peziza* (пезиза).** Грибы этого рода имеют плодовые тела блюдцевидной формы. Широко распространена пезиза коричневая (*Peziza badia*), обитающая на опушках хвойных лесов, вдоль дорог. Апотеции шоколадно-коричневого цвета растут большими группами (рис. 81).

Семейство *Sarcosomataceae*  
(саркозомовые)

Включает около двух десятков видов грибов. Весной в смешанных лесах можно обнаружить аскомы саркосомы шаровидной (*Sarcosoma globosum*) (рис. 82).

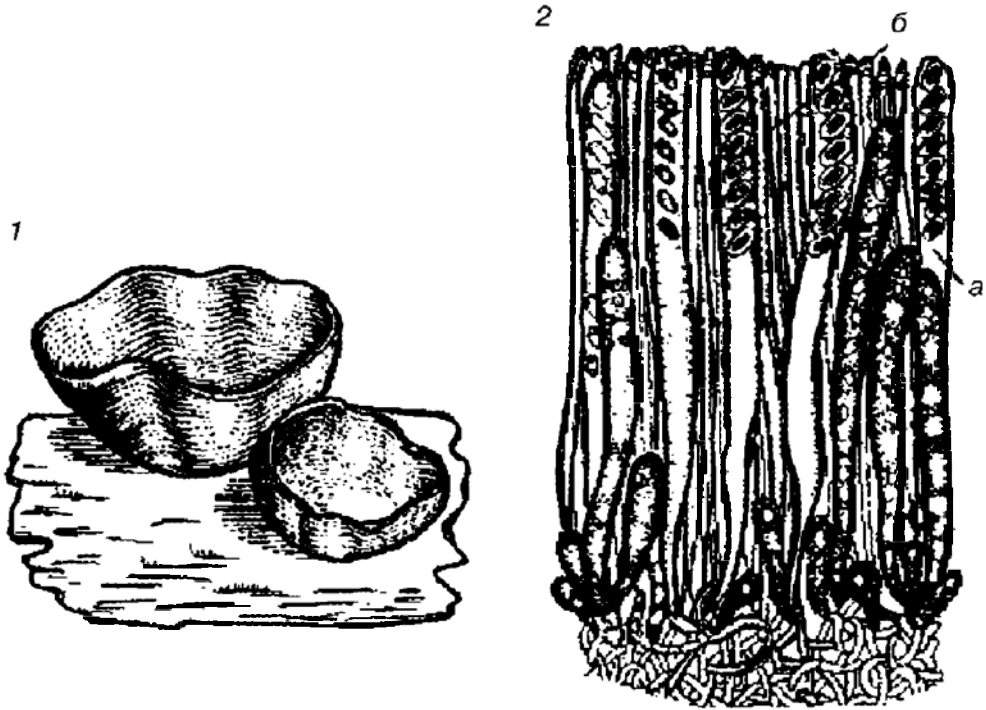


Рис. 81  
*Peziza badia* (пезиза коричневая) [34]:

1 — внешний вид апотециев; 2 — разрез через апотеций с сумками (а) и парафизами (б).

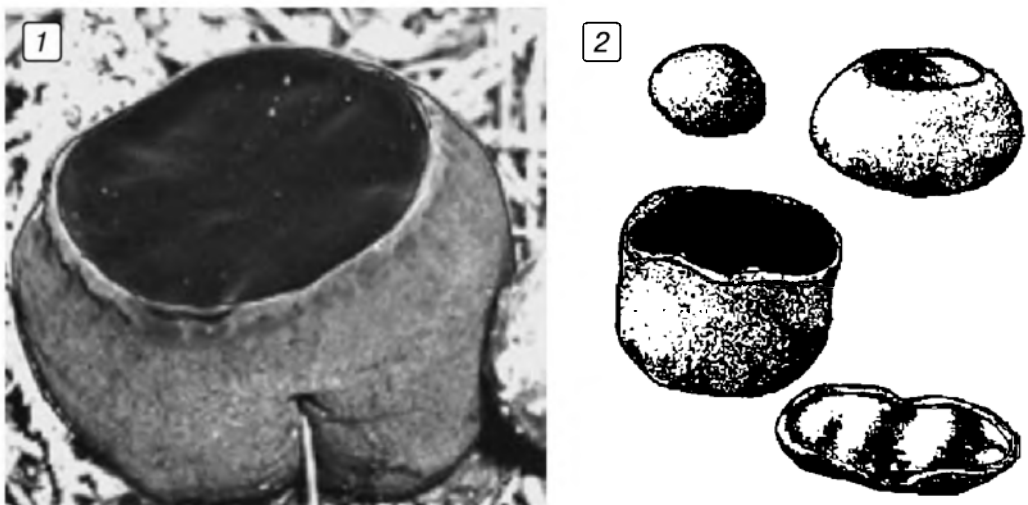


Рис. 82  
*Sarcosoma globosum*:

1 — внешний вид апотеция; 2 — стадии развития апотеция [75].

Апотеции высотой до 12 см в высоту, шаровидные, бочковидные, снаружи бархатистые, черно-коричневого цвета. Диск апотеция черный, блестящий. Внутри много воды, гифы гриба погружены в желеобразную массу. Гриб интенсивно истребляется, так как используется в народной медицине под названием земляное масло. Внесен в Красную книгу России.

Семейство *Rhizinaceae*  
(ризиновые)

Род *Rhizina* (ризина). Представитель — ризина волнистая (*Rhizina undulata*), встречается в хвойных лесах на корнях сосны, лиственницы, особенно после пожаров. Аскоспоры прорастают при высокой температуре (38, 45°C), гриб паразитирует на корнях растений (лиственные деревья не поражаются) в отсутствие конкурентов после воздействия огня. Таким образом, разведение костров в лесах может способствовать развитию болезни и гибели сосен, особенно молодых. Апотеции гриба коричневого цвета, плоские, с волнистой неровной поверхностью. От нижней части, имеющей светлый желтоватый цвет, отходят корневидные ризоиды (рис. 83).

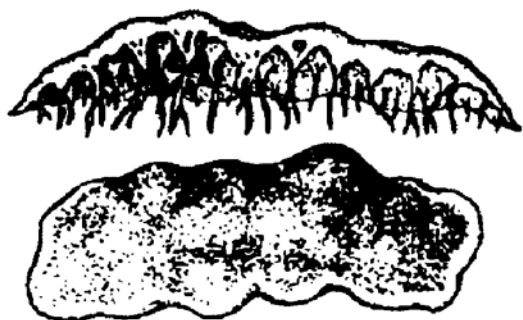


Рис. 83  
Апотеции ризины волнистой  
(*Rhizina undulata*) [75]

Семейство *Pyronemataceae*  
(пиронемовые)

Самое большое семейство по количеству видов. Апотеции типичной формы, блюдцевидные, с яркой окраской. У некоторых представителей по краю апотециев наблюдаются волоски. Все представители — сапротрофы, поселяющиеся на различных субстратах: остатках древесины, подстилке, экскрементах, углях. Яркие, оранжево-красные апотеции **алеврии оранжевой** (*Aleuria aurantia*) растут с весны до осени на влажной почве в лиственных лесах, нередко вдоль дорог (рис. 84а). В лесах на почве, валежнике довольно часто встречается **гумария полушаровидная** (*Humaria haemisphaerica*). Апотеции снаружи буроватые, диск светлый, сероватый или желтоватый. Сферическая форма апотеция сохраняется долго (рис. 84б). На гниющей древесине нередко можно видеть группы ярко-красных апотециев **скутеллинии блюдцевидной** (*Scutellinia scutellata*), диаметром 2...8 мм. По краю гимениального диска растут буро-черные волоски (рис. 84г). Из всего многообразия пиронемовых грибов отме-

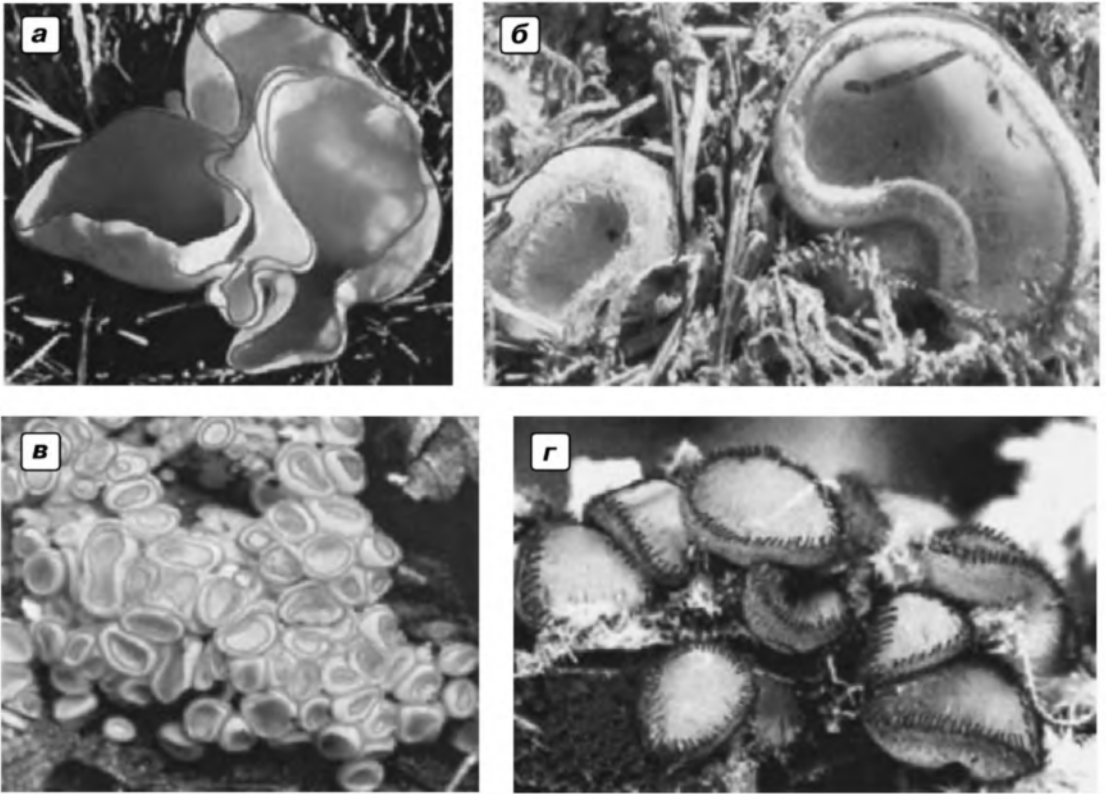


Рис. 84  
Пиронемовые грибы:

*a* — алеврия оранжевая (*Aleuria aurantia*); *б* — гумария полушаровидная (*Humaria haemisphaerica*); *в* — пиронема омфалодес (*Pyronema omphalodes*); *г* — skutеллиния блюдцевидная (*Scutellinia scutellata*).

тим пиронему омфалодес (*Pyronema omphalodes*) как представителя карботрофов — грибов, поселяющихся на углях. На месте кострищ и пожарищ эти грибы появляются одними из первых. Их мелкие оранжевые, красноватые апотеции растут группами, сливаясь пятнами (рис. 84в).

Семейства *Morchellaceae* (моршелловые, сморчковые) (*Ptychoverpa* (сморчковая шапочка), *Morchella* (сморчок)); *Discinaceae* (дисциновые) (*Gyromitra* (гиромитра, строчок)); *Helvellaceae* (гельвелловые) (*Helvella* (гельвелла, лопастик))

Представители перечисленных семейств отличаются необычным строением апотециев, часто имеющих ножку и складчатую шляпку. Внутри складок шляпки находится гимениальный слой, ребрышки стерильны. Особенность полового процесса — отсутствие аскогонов и антеридиев. Происходит слияние гаплоидных клеток вегетативного мицелия, половой процесс — соматогамия. Считают, что

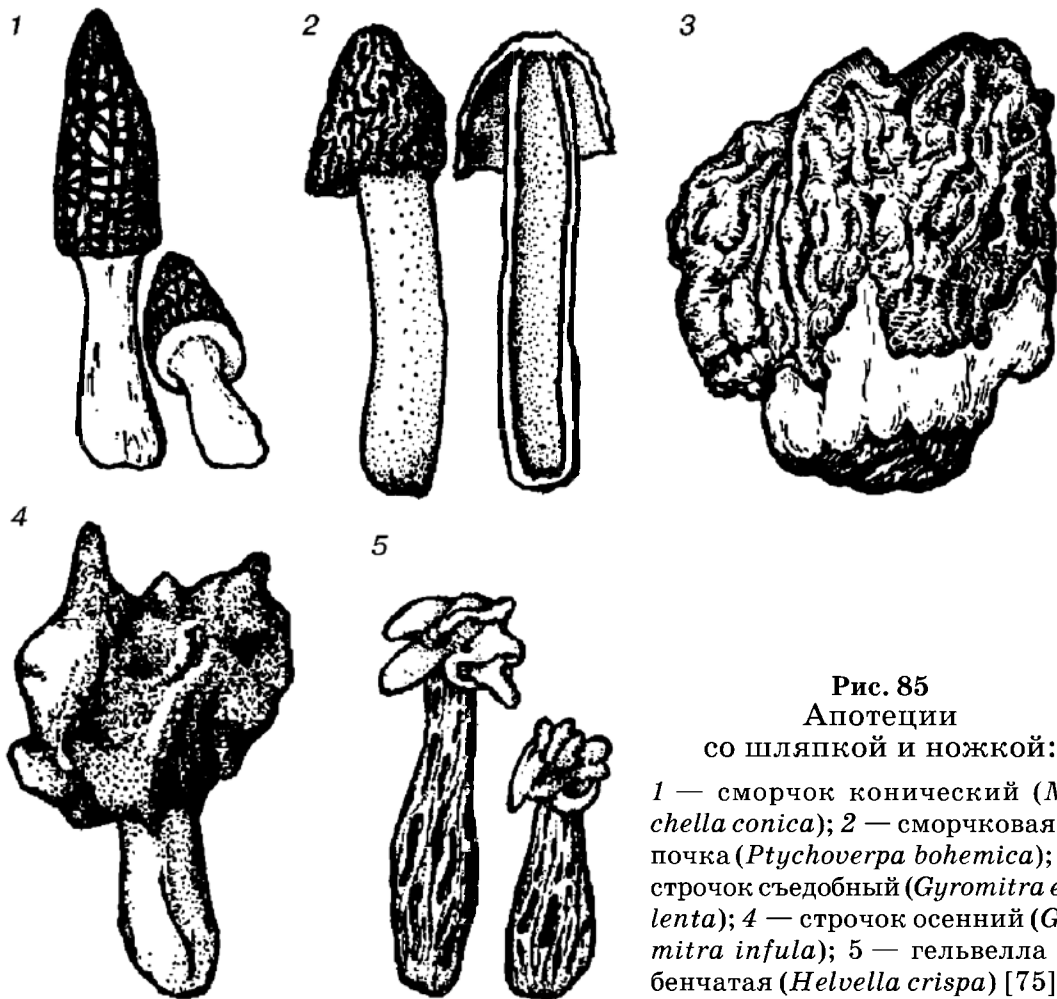


Рис. 85  
Апотеции  
со шляпкой и ножкой:

1 — сморчок конический (*Morchella conica*); 2 — сморчковая шапочка (*Ptychoverpa bohemica*); 3 — строчок съедобный (*Gyromitra esculenta*); 4 — строчок осенний (*Gyromitra infula*); 5 — гельвелла гребенчатая (*Helvella crispa*) [75].

эти грибы — сапротрофы, но они могут быть микоризообразователями. Сморчки, строчок обыкновенный, сморчковые шапочки появляются ранней весной. Они съедобны после предварительной обработки. Обычно их отваривают в течение 20 мин, отвар выливают, а потом уже используют в пищу. Токсические вещества окончательно не выявлены.

**Род *Morchella* (сморчок).** В хвойных лесах на песчаной почве встречается сморчок конический (*Morchella conica*), в лиственных лесах чаще растёт сморчок съедобный (*Morchella esculenta*). Апотеции, полые внутри, имеют шляпку, края которой срастаются с ножкой (рис. 85, 1).

**Род *Ptychoverpa* (сморчковая шапочка).** В осиновых лесах распространена *Ptychoverpa bohemica*. Этот наименее ядовитый гриб отличается тем, что края шляпки свободны, не срастаются с ножкой (рис. 85, 2).

**Род *Gyromitra* (гиромитра, строчок).** Весной появляются крупные апотеции строчка съедобного (*Gyromitra*

*esculenta*), похожего на половинку грецкого ореха на короткой ножке (рис. 85, 3). Поздней осенью нередко привлекают внимание крупные хрящевидные апотеции высотой до 25 см гельвеллы, или строчка осеннего (*Gyromitra infula*) (рис. 85, 4). Шляпка каштаново-бурая, ножка более светлая, буроватая, беловатая. Предполагают, что в строчках содержится токсин гиromитрин (но вопрос до сих пор остается открытым).

Род *Helvella* (гельвелла, лопастик). Грибы этого рода развиваются летом и осенью в лесах. В отличие от упомянутых видов, лопастики несъедобны, так как обладают жесткой консистенцией. Шляпки разделены на лопасти, гладкие, а ножки бороздчатые. Наиболее распространена гельвелла гребенчатая (*Helvella crispa*) с апотециями серовато-белого цвета (рис. 85, 5).

Семейство *Tuberaceae*  
(трюфелевые)

К нему относятся грибы с подземными плодовыми телами. Они являются съедобными микоризными грибами. Апотеции их округлой формы, размеры варьируют

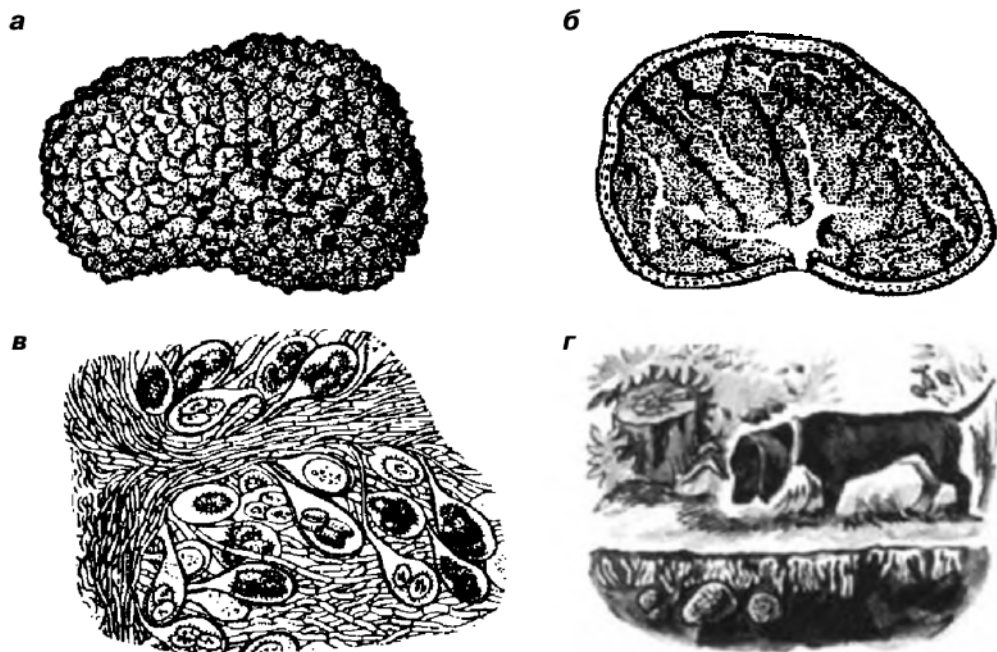


Рис. 86

Подземный апотеций трюфеля:

а — внешний вид [75]; б — разрез плодового тела; в — часть апотеция с сумками [23]; г — поиск трюфелей.

в зависимости от вида. Вес может достигать 1 кг. Наружная часть — перидий, кожистый, с бородавками. Мякоть имеет мраморный рисунок из светлых (внутренние вены) и темных (наружные вены) прожилок. Расположение сумок внутри апотеция — диагностический признак. Они могут развиваться на внутренних венах, что напоминает гимениальный слой, или образуют скопления — гнезда. Наиболее ценен в пищевом отношении черный **французский трюфель** (*Tuber melanosporum*), обладающий изысканным вкусом и стойким ароматом. В России этот гриб не встречается. Для поиска аском трюфеля специально дрессируют собак (см. рис. 86) и свиней.

### ОТДЕЛ *Basidiomycota* (БАЗИДИОМИКОТА, БАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ)

К базидиальным грибам относится примерно 30% всех видов грибов.

**Вегетативное тело** представлено септированным мицелием с пряжками или без них, возможен дрожжеподобный рост. Клеточная стенка многослойная, состоит из хитина и глюканов. В дрожжеподобной стадии клеточная стенка содержит маннаны. Септы имеют сложное строение, присутствуют долипоровые септы.

**Вегетативное размножение** происходит фрагментацией таллома, а также, возможно, специализированными формами мицелия (ризоморфы и т. д.).

**Анаморфа.** По сравнению с сумчатыми грибами у базидиальных бесполое размножение менее выражено, за исключением ржавчинных грибов.

**Телеоморфа.** Развитие ее происходит в две стадии: 1) половой процесс и 2) образование плодового тела (**базидиомы**) с базидиями. *Половой процесс* — **соматогамия** (слияние вегетативных клеток мицелия, базидиоспор и др.) или **сперматизация** (у ржавчинных грибов). Характерно отсутствие половых органов (исключение — ржавчинные грибы) и половых клеток. Половой продукт — базидия с экзогенными мейоспорами (базидиоспорами).

**Образование базидий.** По развитию базидии гомологичны сумке, и процесс их формирования имеет много общих черт. Существует несколько вариантов образования базидий. Рассмотрим некоторые из них.

*Образование базидий с участием пряжки* (рис. 87). На рисунке показаны этапы образования базидии: 1 — концевая клетка дикариотичного мицелия; 2 — гифа образует вырост — пряжку, гомологичную крючку аскогенных гиф сумчатых грибов; 3 — ядра дикариона синхронно делятся, в результате чего образуются четыре ядра; 4, 5 — образуются перегородки, отчленяющие верхушку и боковой вырост, по которому одно ядро переходит в нижнюю клетку, и восстанавливается дикарион; 6, 7 — в верхней

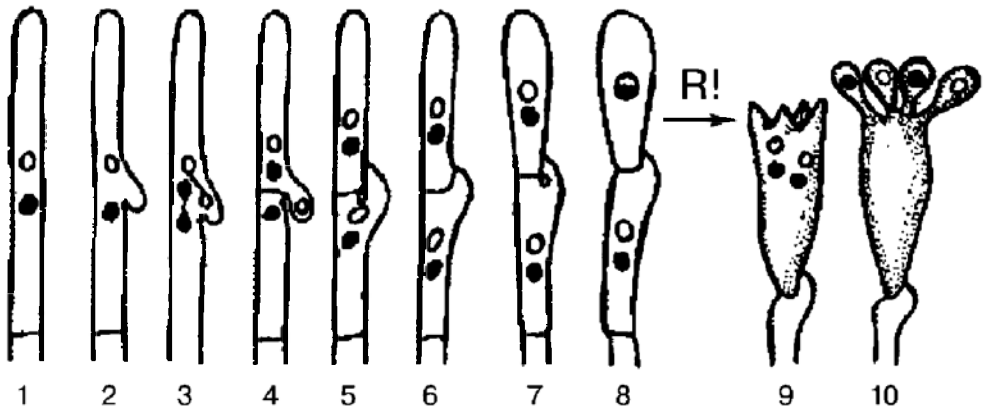


Рис. 87  
Схема образования базидии [34]

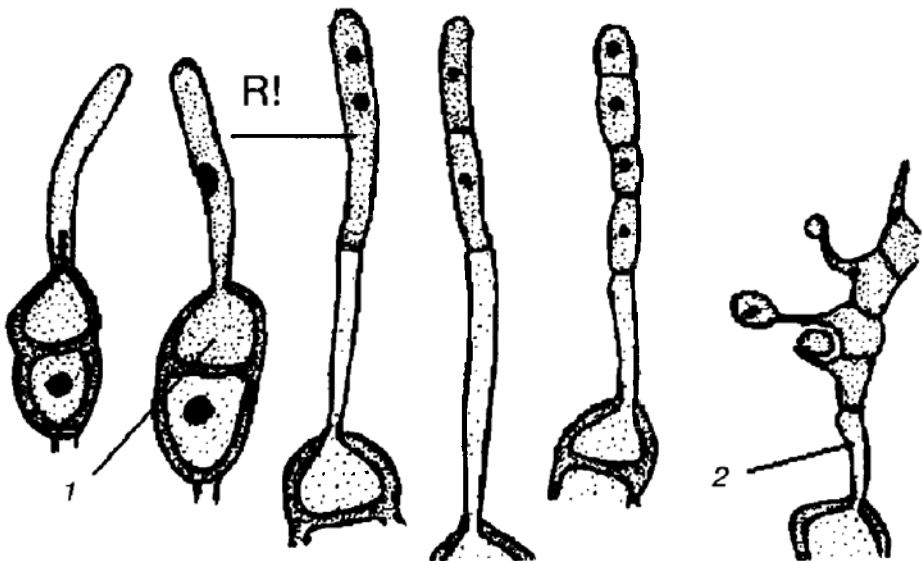


Рис. 88  
Схема последовательных этапов образования метабазидии (2) из пробазидии (1) [46]

клетке остается два несестринских ядра; 8 — впоследствии они сливаются (кариогамия; см. *половой процесс*) и образуется диплоидное ядро; 9 — происходит редукционное деление, приводящее к образованию четырех гаплоидных ядер; на базидии образуются выросты (стеригмы); 10 — стеригмы вздуваются на концах, куда и переходят ядра, образуя четыре экзогенные базидиоспоры.

В этом случае редукционное деление следует за слиянием ядер и происходит в одной клетке.

*Пробазидиальный тип образования базидий.* У некоторых грибов, в частности у ржавчинных, сначала возникает **пробазидия**, которая часто является покоящейся спорой. В ней происходит слияние ядер (кариогамия), поэтому спора диплоидна. Мейоз осуществляется не в споре, а позднее, уже при образовании базидии, которая называется **метабазидия** (см. рис. 88).

**Типы базидий.** Базидии классифицируют:

- по морфологическим признакам на одноклеточные **холобазидии** и многоклеточные **фрагмобазидии**, у которых перегородки бывают продольными и поперечными (рис. 89);

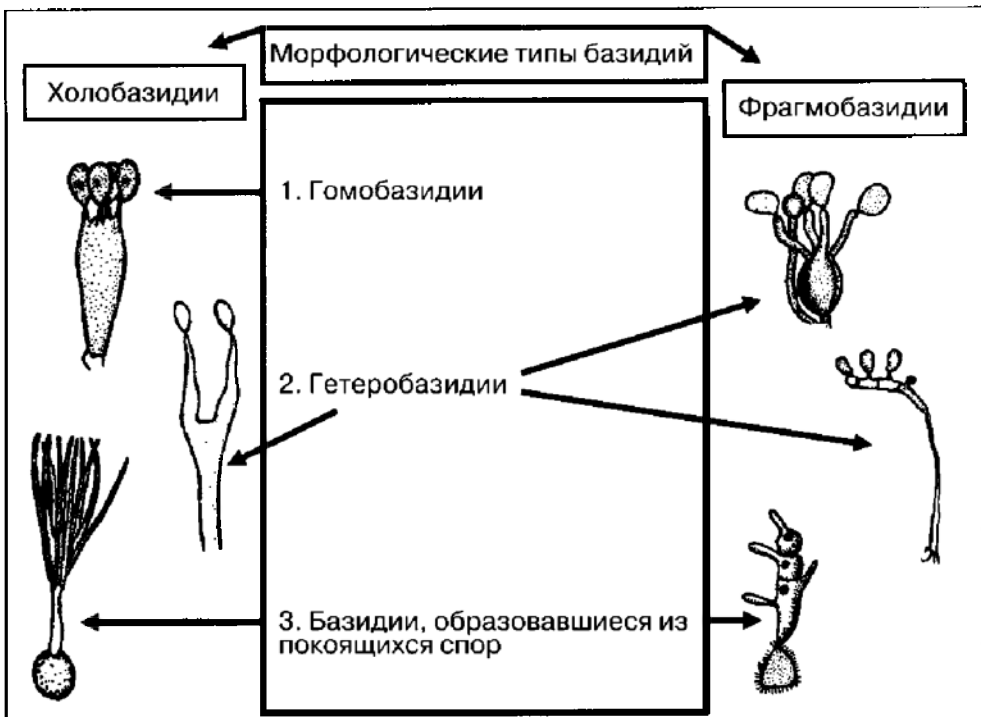


Рис. 89  
Типы базидий

- по развитию на **гомобазидии** и **гетеробазидии** (рис. 89), перегородки у которых могут быть, а могут отсутствовать. Гетеробазидии разделены на две части: нижнюю — гипобазидию и верхнюю — эпибазидию (рис. 90). Гомобазидии не подразделяются на части.

Следует отметить базидии, развивающиеся чаще всего из покоящихся спор (**пробазидии**, см. рис. 88). В качестве примера можно привести некоторые головневые и ржавчинные грибы.

Между разными типами базидий могут быть переходные формы. Тип базидий имеет большое значение при классификации базидиомицетов.

Прорастание спор происходит у большинства видов проростковыми гифами. Для ряда грибов характерно дрожжеподобное почкование базидиоспор (некоторые головневые грибы).

В цикле развития базидиальных грибов преобладает обычно **дикариотичная стадия** ( $n + n$ ). В отличие от сумчатых грибов, дикариотичный мицелий питается самостоятельно, может быть многолетним. На нем могут образоваться различные плодовые тела (**базидиомы**) или они отсутствуют. Гаплоидная и диплоидная стадии кратковременны у большинства представителей отдела. У некоторых видов гаплоидная стадия имеет дрожжеподобный рост. Трофическая потребность гаплоидной и диплоидной стадии паразитических грибов различна, что приводит к поражению разных видов растений.

От сумчатых грибов, имеющих три типа плодовых тел, базидиальные грибы отличаются значительным их разнообразием (подробное описание базидиом будет дано при характеристике соответствующих групп грибов).

К отделу относятся сапротрофные, паразитические, симбиотрофные грибы. Симбиотрофами являются микоризообразователи и лишенизированные грибы.



Рис. 90  
Развитие гетеробазидии  
*Dacrymyces nigrescens* [46]

**Классификация.** Систематика отдела претерпевает существенные изменения. Согласно системе Н. Т. Патуйяра (Patouillard, 1900, цит. по [58]), базидиальные грибы рассматривали в ранге класса, подразделяемого на подклассы в зависимости от типа базидий: *Homobasidiomycetidae* (гомобазидиомицеты с гомобазидиями) и *Heterobasidiomycetidae* (гетеробазидиомицеты с гетеробазидиями). В настоящее время в связи с появлением данных по геносистематике, ультраструктурным и хемотаксономическим особенностям при классификации учитывается комплекс признаков. Далее приведена система базидиальных грибов, изложенная в девятом издании Словаря грибов [74] с некоторыми изменениями. Всего выделяют более 10 классов грибов, на характеристике некоторых из них остановимся подробнее.

Классы:

1. *Agaricomycetes* (агарикомицеты).
2. *Urediniomycetes* (урединиомицеты, ржавчинные грибы).
3. *Ustilaginomycetes* (устилагиномицеты, головневые грибы).
4. *Exobasidiomycetes* (экзобазидиомицеты).
5. *Dacryomycetes* (дакримицеты).
6. *Tremellomycetes* (тремелломицеты).

#### КЛАСС *Agaricomycetes* (АГАРИКОМИЦЕТЫ)

Самый обширный класс базидиальных грибов. Для его представителей характерны базидии чаще всего булавовидные, одноклеточные. Базидиоспоры прорастают в мицелий. У большинства грибов хорошо выражены плодовые тела (**базидиомы**).

#### БАЗИДИОМА

Так называются плодовые тела базидиальных грибов, состоящие из дикариотичных гиф. Период развития и существования базидиомы различен. Например, у навозниковых грибов базидиомы существуют около 2 ч, у других шляпочных грибов — около 2...3 недель, у трутовых грибов базидиомы многолетние.

СТРОЕНИЕ ПЛОДОВОГО ТЕЛА  
НА ПРИМЕРЕ БЛЕДНОЙ ПОГАНКИ  
(*Amanita phalloides*)  
И МУХОМОРА КРАСНОГО  
(*Amanita muscaria*)

Плодовые тела этих грибов являются лишь одним из многочисленных вариантов базидиом. Плодовое тело состоит из двух частей — шляпки и ножки (рис. 91). Ножка выносит шляпку над субстратом. Шляпка с нижней стороны несет **гименофор** с **гимением**. Гименофор — часть плодового тела, несущая гимений. У мухоморов гименофор пластинчатый. Гимений — «спороносящий» слой, состоящий из базидий с базидиоспорами. У других грибов могут присутствовать еще стерильные элементы — **цистиды**. Мякоть шляпки и пластинок называется **трама**.

С возрастом форма плодового тела меняется. У молодых экземпляров шляпка и ножка заключены в **общее покрывало (вольву)**. Края шляпки соединяются с ножкой посредством **частного покрывала**, состоящего из гиф.

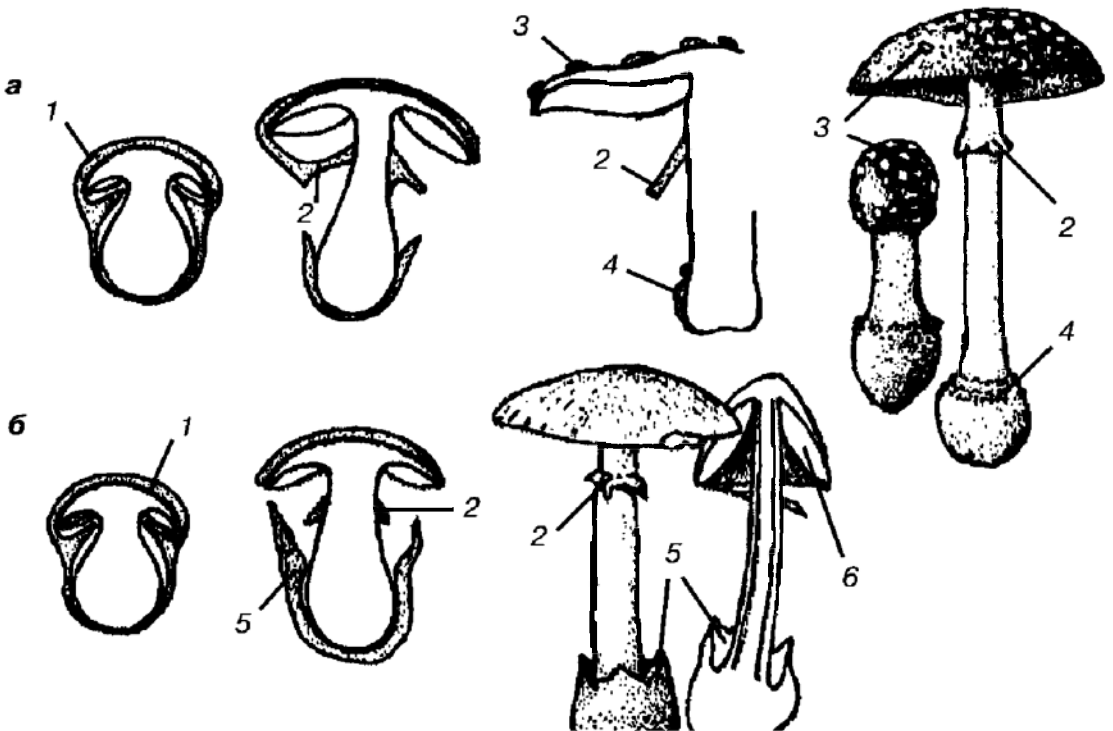


Рис. 91

Развитие базидиомы мухомора красного (*Amanita muscaria*) (а)  
и поганки бледной (*Amanita phalloides*) (б):

1 — общее покрывало; 2 — частное покрывало (кольцо); 3 — остатки вольвы на шляпке; 4 — вольва приросшая; 5 — вольва свободная; 6 — пластинчатый гименофор.

С ростом шляпки и ножки происходит разрыв общего покрывала. У бледной поганки общее покрывало разрывается вверху, над центром шляпки, поэтому оно практически все остается около ножки в виде «стаканчика». Такую вольву называют свободной (см. рис. 91б). У красного мухомора разрыв общего покрывала происходит около основания ножки. Часть его обнаруживается в виде бугорков в основании ножки. Такая вольва называется приросшей. Большая часть вольвы остается на шляпке и по мере ее разрастания разрывается на отдельные лоскутки (остатки вольвы) (рис. 91а).

Частное покрывало отрывается от края шляпки и в обоих случаях повисает на ножке в виде пленчатого кольца. У других грибов частное покрывало может быть паутинистым, слизистым и др.

#### ТИПЫ РАЗВИТИЯ ПЛОДОВЫХ ТЕЛ

В зависимости от способа защиты спор выделяют следующие типы развития базидиом.

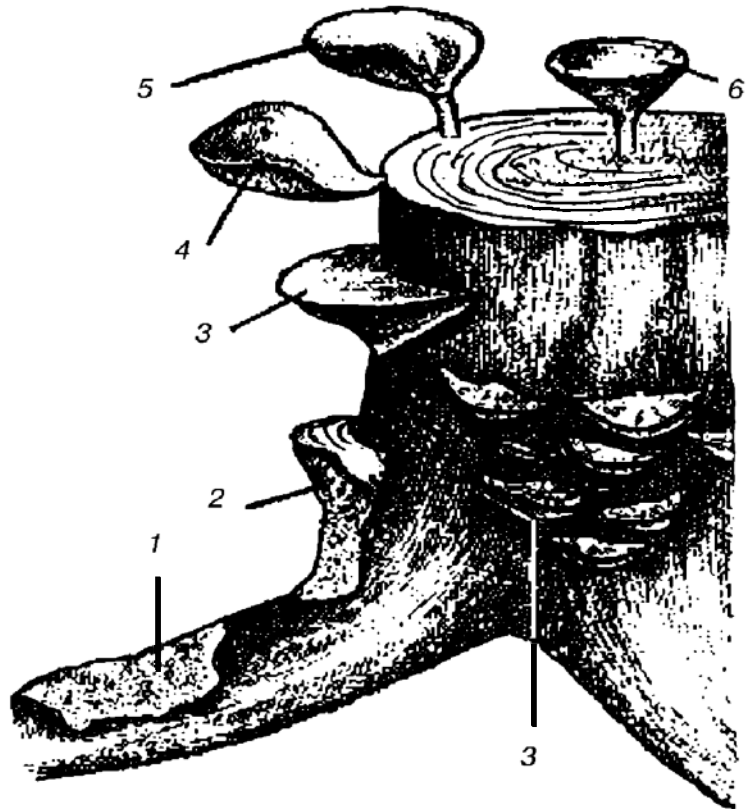
1. **Ангиокарпный (закрытый)**. Споры находятся внутри плодового тела, высвобождаются после разрушения перидия или через специальное отверстие в нем — **перистом**. Такой тип развития характерен, например, для дождевиков.

2. **Гемиангиокарпный (полузакрытый)**. Гименофор вначале закрыт общим или частным покрывалом либо тем и другим одновременно. Споры высвобождаются после разрыва общего и частного покрывала. Например, у мухоморов.

3. **Гимнокарпный (открытый)**. С самого начала развития плодового тела гименофор не закрыт никакими образованиями. Например, сыроежки, млечники и многие другие грибы.

#### ЭВОЛЮЦИЯ ФОРМЫ ПЛОДОВОГО ТЕЛА

Формы плодового тела базидиальных грибов разнообразны. Можно обнаружить следующие типы (на примере дереворазрушающих грибов), представленные на рис. 92.



**Рис. 92**  
Некоторые типы  
плодовых тел  
грибов [78]:

1 — распростертое; 2 —  
распростерто-отогнутое;  
3 — копытовидное; 4 —  
с боковой ножкой; 5 —  
с эксцентрической нож-  
кой; 6 — с центральной  
ножкой.

Эволюция формы плодового тела осуществлялась в двух направлениях — в процессе возвышения шляпки над субстратом и в ходе перемещения гименофора на нижнюю сторону шляпки. Тем самым достигалось наибольшее рассеивание спор и защита их от внешних воздействий.

Перечисленными формами плодовых тел не исчерпывается их многообразие. Своеобразны шаровидные формы базидиом у дождевиковых грибов. У рогатиковых грибов плодовые тела разветвленные, похожи на кораллы. У агариковых (шляпочных) грибов чаще всего встречаются базидиомы с центральной, реже — с эксцентрической и боковой ножкой, либо плодовые тела сидячие, без ножки.

### ГИМЕНОФОР

Это часть плодового тела, несущая гимений. Гимениальный слой выстилает поверхность гименофора. У базидиальных грибов гименофор может быть гладким, бугорчатым, жилковатым, шиповатым, трубчатым, лабиринтоподобным, пластинчатым и др.

Эволюция гименофора связана с увеличением поверхности за счет появления различных выростов. Поэтому

наиболее примитивным считается гладкий, а наиболее совершенным — пластинчатый гименофор, у которого поверхность может быть в 16 раз больше поверхности гладкого гименофора. Варианты образования совершенного пластинчатого гименофора могут быть различны. Вполне возможен путь эволюции гименофора, показанный на рис. 93. От гладкого (рамария (*Ramaria sp.*)) (рис. 93, 1) произошел бугорчатый гименофор (телефора землистая (*Thelephora terrestris*)) (рис. 93, 2). При слиянии бугорков мог образоваться жилковатый тип гименофора как у лисички (*Cantharellus cibarius*) (рис. 93, 3). Удлинение бугорков привело к формированию шиповатого гименофора (саркодон, ежевик черепитчатый (*Sarcodon imbricatum*)) (рис. 93, 4). При слиянии шипиков образовался широко распространенный трубчатый гименофор (трутовик настоящий (*Fomes fomentarius*)) (рис. 93, 5). Затем между трубочками появляются промежутки (лабиринты). Возможно, так возник лабиринтовидный гименофор, как у дубовой губки (*Daedalea quercina*) (рис. 93, 6). По краю плодового тела дубовой губки часто видны трубочки. И, наконец, из лабиринтов образуются пластинки (лензитес березовый (*Lenzites betulina*)) (рис. 93, 7).

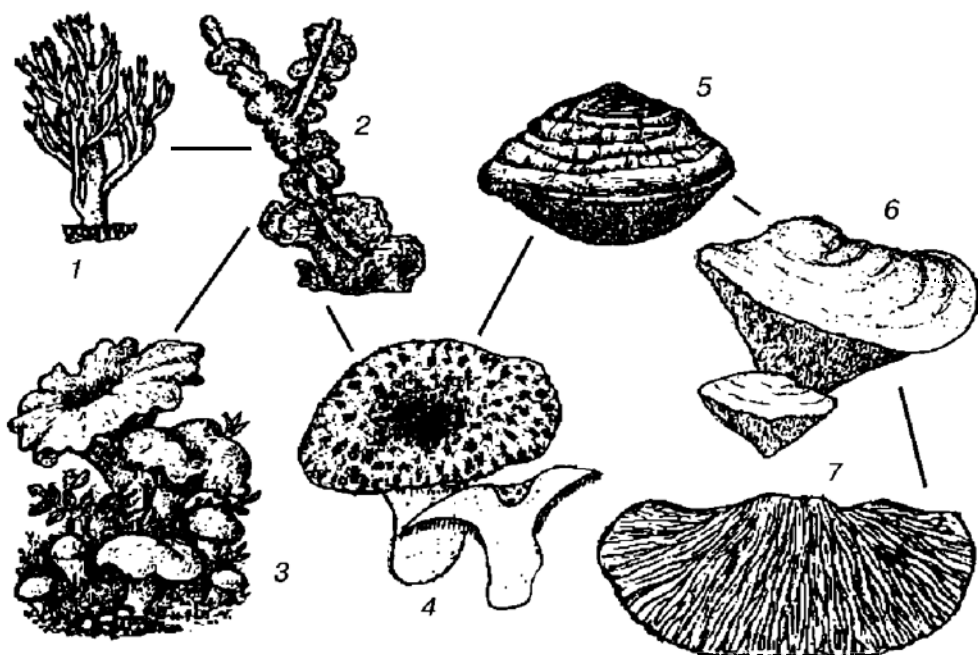


Рис. 93

Возможные пути эволюции гименофора грибов

## ГИМЕНИЙ

Базидии являются частью гимения, спороносящего слоя, в состав которого входят бесплодные образования — цистиды (рис. 94). Они обычно крупнее базидий и возвышаются над ними. Форма их разнообразна и является диагностическим признаком. Недоразвитые базидии называют базидиолями. Часть мицелия, на котором находятся базидии и базидиоли, называется субгимений. Под ним располагается мякоть пластинки — трама. Цистиды являются стерильными элементами. Функция их окончательно не выяснена. Считают, что в цистидах накапливаются продукты метаболизма, а у пластинчатых и трубчатых грибов они еще играют роль распорок между пластинками и внутри трубочек.

Грибы разнообразны по экологии. Выделяют подстилочные, гумусовые сапротрофы, ксилотрофы (обитают на древесине), микоризные грибы.

**Классификация.** Грибы, относимые к классу *Agaricomycetes*, имеют полифилетическое происхождение. В разных системах варьирует количество и объем порядков, семейств и родов. Подразделение на порядки прежде было основано на различии в строении и образовании плодовых тел. К подклассу гомобазидиомицеты относились порядки —

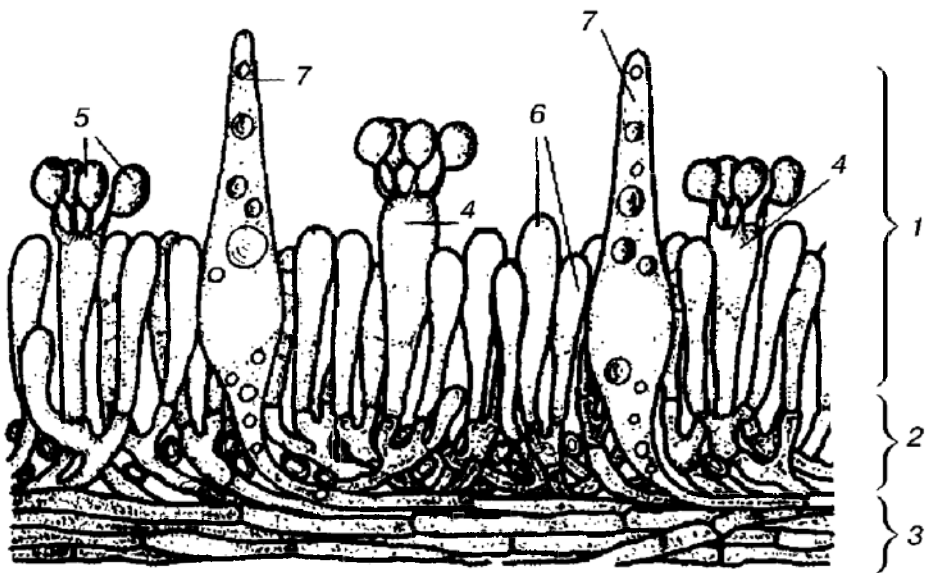


Рис. 94

Строение пластинчатого гименофора агарикового гриба [75]:  
1 — гимений; 2 — субгимений; 3 — трама; 4 — базидии; 5 — базидиоспоры; 6 — базидиоли; 7 — цистиды.

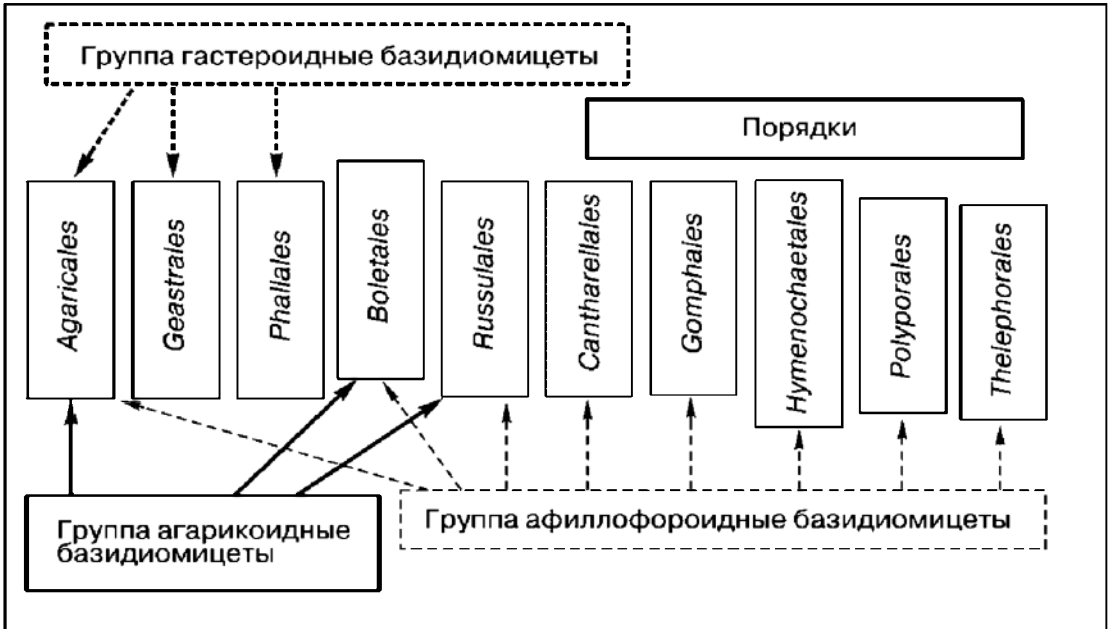


Рис. 95  
Объем групп гастероидных,  
афиллофороидных и агарикоидных базидиомицетов

*Agaricales* (агарикальные), *Aphyllophorales* (афиллофоральные) и группа порядков *Gasteromycetes* (гастеромицеты).

Впоследствии эти обширные и гетерогенные порядки были поделены на ряд порядков, объединяемых для удобства в 3 группы: **гастероидные** грибы (гименофор отсутствует, плодовое тело замкнутое), **афиллофороидные** грибы, непластинчатые (гименофор различного строения, редко пластинчатый; плодовые тела часто твердые — прежде порядок *Aphyllophorales*), **агарикоидные** грибы (базидиомы мяскомясистые, гименофор чаще всего пластинчатый или трубчатый — прежде порядок *Agaricales*).

В настоящее время объем порядков дискутируется в научной литературе. Подтверждено, что во многих случаях внешнее сходство — результат конвергенции. Поэтому зачастую в порядки объединяют грибы и с разными типами гименофора, и с разными типами плодовых тел. Поэтому мы рассматриваем разнообразие **агарикомицетов**, объединив их просто в группы (гастероидные, афиллофороидные, агарикоидные). Приводить характеристику порядков в этом случае не имеет смысла, так как представители одного и того же порядка могут оказаться в разных группах (рис. 95). Например, согласно классификации,

представленной в девятом издании Словаря грибов [74], к порядку *Boletales* (болетальные) относится *Suillus luteus* (масленок поздний) — агарикоидный гриб и *Serpula lacrymans* (домовый гриб) — афиллофороидный базидиомицет.

#### ГАСТЕРОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ

Группа грибов характеризуется в основном ангиокарпным, закрытым типом развития плодовых тел с отрицательным геотропизмом. Гименофор не выражен. Гимениальный слой развивается внутри вместилищ — камер, под одно- или многослойным покровом — перидием. После созревания спор гимений разрушается, превращаясь в пылящую массу. Таким образом, базидиоспоры освобождаются после созревания плодовых тел и их разрушения. Плодовые тела имеют различную форму: шаровидную, бокальчатую, цилиндрическую и т. д. Большая часть этих своеобразных и интересных грибов встречается в тропиках. В основном это сапротрофы, обитающие на гумусе, но могут быть и микоризообразователи. В группу включены представители порядков *Agaricales*, *Geastrales*, *Phallales*.

#### ПОРЯДОК *Agaricales* (АГАРИКАЛЬНЫЕ)

##### Семейство *Lycoperdaceae* (ликопердальные, дождевиковые)

**Род *Lycoperdon* (дождевик).** Грибы этого рода являются сапротрофами. Плодовые тела грушевидной формы, часто с ложной ножкой.

*L. perlatum* (дождевик жемчужный). В начале развития базидиома покрыта наружной оболочкой — экзоперидием под которой находится еще один слой — эндоперидий. И только под ним располагается белая мякоть — глеба. По мере созревания плодовых тел экзоперидий разрывается, образуются длинные или короткие толстые шипы, перемешанные с тонкими иголочками или бородавочками.

В мякоти формируются **камеры** с базидиями и базидиоспорами. Часть глебы между камерами долго сохраняется, формируя «сеточку» — **капиллиций**. В это время глеба приобретает зеленовато-бурую окраску, на верхушке плодового тела эндоперидий разрывается. Образуется отверстие более или менее правильной формы — **перистом**, через которое высвобождаются споры, в массе похожие на пыль (рис. 96).

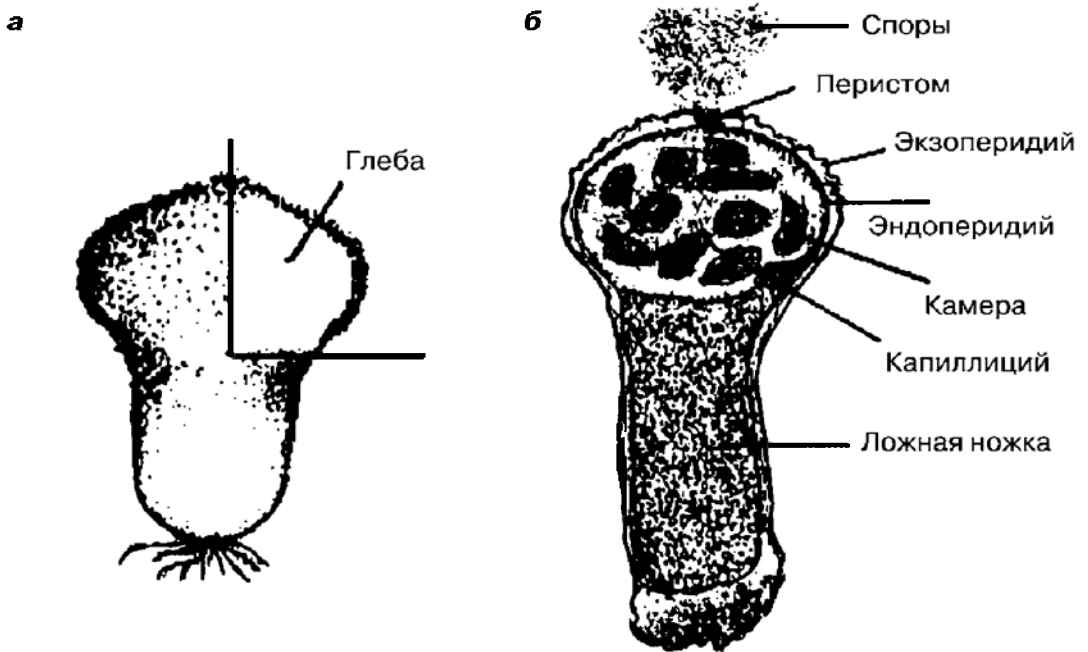


Рис. 96

Строение молодого (а) и созревшего (б) плодового тела дождевика жемчужного (*Lycoperdon perlatum*)

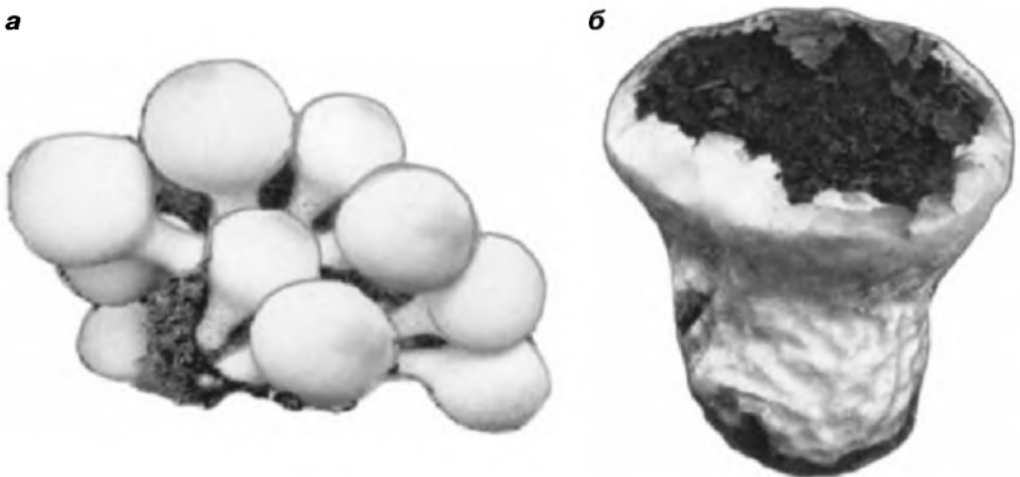


Рис. 97

Гастероидные базидиомицеты:

а — дождевик грушевидный (*Lycoperdon pyriforme*); б — головач мешковидный (*Handkea utrifomis* (= *Calvatia utrifomis*)).

Не случайно народное название дождевиков — «чертов табак», «дедушкин табак». Споровая пыль обладает бактерицидными свойствами, способствует быстрому заживлению ран, что находит применение в народной медицине. В качестве стерильного пластыря можно использовать разрезанный свежий гриб с глебой белого цвета. Незрелые базидиомы могут быть использованы в пищу для приготовления различных блюд.

*L. pyriforme* (дождевик грушевидный). Развивается в массе на гнилой древесине, у основания пней, на земле. Экзоперидий состоит из зерен или тупых иголочек. Цвет варьирует от белого до коричневатого. Глеба сначала белая, затем — коричнево-оливковая. Ножка не выражена, от каждого плодового тела отходят белые ризоморфы (рис. 97а).

Род *Handkea* (*Calvatia*) (головач). Грибы этого рода имеют более крупные размеры по сравнению с дождевиками. Эндоперидий разрывается на неправильные куски. Зрелая глеба выпадает целиком и переносится ветром, как перекасти-поле. После выпадения глебы еще долго остается стерильная ложная ножка, торчащая из травы как столбик. Головач мешковидный (*H. utriformis*) (рис. 97б) часто встречается на лугах, пастбищах, в хвойных и смешанных лесах. Из этих грибов выделено антибиотическое вещество кальвацин.

Род *Langemannia* (лангерманния). Огромные плодовые тела лангерманнии гигантской (*L. gigantea*) образуются на местах, богатых перегноем, например около ферм. Базидиомы похожи на белые футбольные мячи, разбросанные на зеленой траве. Незрелые плодовые тела съедобны, используются в народной медицине.

#### Семейство *Nidulariaceae* (нидулариевые, гнездовковые)

Плодовые тела небольших размеров, сидячие, с 1... 4-слойным перидием. Из глебы образуется несколько округлых перидиол, которые могут лежать в перидии свободно, как у представителей рода *Nidularia* (нидулария). У грибов рода *Cyathus* (циатус, бокальчик) перидиолы

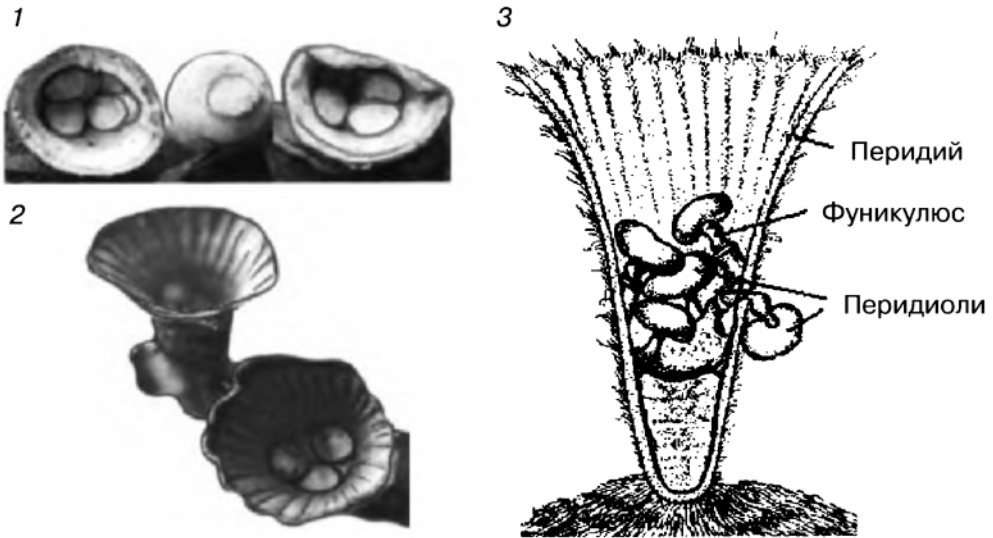


Рис. 98

Гастероидные базидиомицеты:

1 — круцибулум гладкий (*Crucibulum laeve*); 2 — циатус полосатый (*Cyathus striatus*); 3 — продольный разрез плодового тела циатуса [34].

прикреплены к стенке перидия тонкой ножкой, фуникулюсом (рис. 98, 2, 3). Перидиолы с очень тонкой оболочкой или совсем без нее. Похожий род *Crucibulum* (**круцибулум**) имеет такое же строение, но оболочка перидиол хорошо развита (рис. 98, 1).

Обитают грибы на растительных остатках, гниющей древесине, старых досках. Некоторые виды развиваются на удобренной почве, сухом навозе. Распространение перидиол происходит с помощью дождя. Капля ударяет по перидиолам, фуникулюс распрямляется и перидиолы «отстреливаются». Впоследствии покрывальце перидиол разрушается и споры высвобождаются.

#### Семейство *Tulostomataceae* (тулостомовые)

**Род *Tulostoma* (тулостома). Род *Battarrea* (баттарреа).** Плодовые тела сначала подземные, затем надземные. Перидий двойной. После разрыва экзоперидия быстро вырастает ножка, несущая шаровидную головку, окруженную эндоперидием. Ножка плотная, деревянистая, впоследствии становится полой. Поверхность плодового тела покрыта песком, что уменьшает испарение воды в условиях пустынь и полупустынь, сухих степей.

ПОРЯДОК *Geastrales*  
(ГЕАСТРАЛЬНЫЕ)

Семейство *Geastraceae*  
(геастровые)

Род *Geastrum* (геаструм, земляная звезда). Плодовые тела необычной формы, в виде звезд, наземные или сначала подземные, имеют экзоперидий и эндоперидий. При созревании экзоперидий разрывается на несколько лопастей, различно ориентированных в пространстве (распростертые, заворачивающиеся и т. д.). Эндоперидий тонкий, с перистомом. Капиллиций состоит из тонких, практически неразветвленных гиф. Распространение спор возможно с помощью дождя (рис. 99).

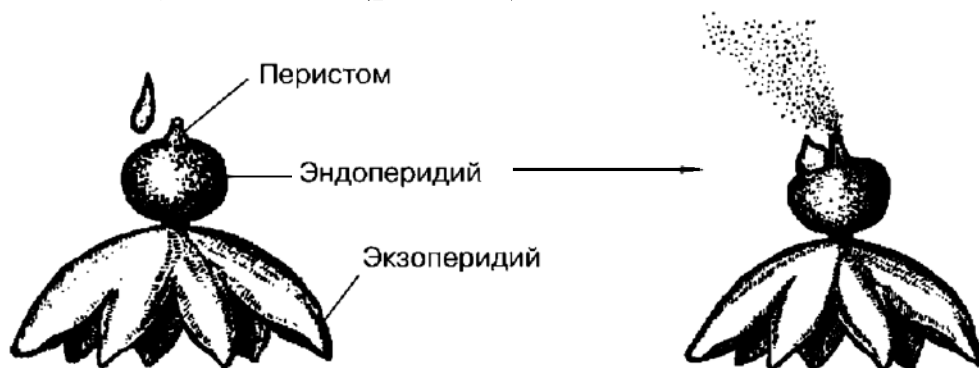


Рис. 99

Распространение спор земляной звезды с помощью дождя [77]

ПОРЯДОК *Phallales*  
(ФАЛЛАЛЬНЫЕ)

Семейство *Phallaceae*  
(веселковые)

К этому семейству относятся многие тропические виды, которые способны к свечению в темноте.

Род *Phallus* (фаллус, веселка). *Ph. impudicus* (веселка обыкновенная) (см. рис. 100). Плодовые тела вначале шаровидные, белого цвета (стадия «яйца»). От основания его в почву отходит толстый тяж мицелия. Перидий состоит из двух кожистых слоев, между которыми находится один толстый, студенистый слой.

При созревании плодового тела перидий разрывается. Очень быстро развивается «ножка» — рецептакул —

выносящая ослизняющуюся глебу оливково-черного цвета. При этом гриб издает неприятный запах, похожий на запах протухшего мяса, что привлекает мух, способствующих распространению спор. Рецепткул растет с большой скоростью, примерно 5 мм в минуту. Веселка используется в народной медицине под названием земляное масло. В стадии «яйца» она считается съедобной (популярна в Германии).

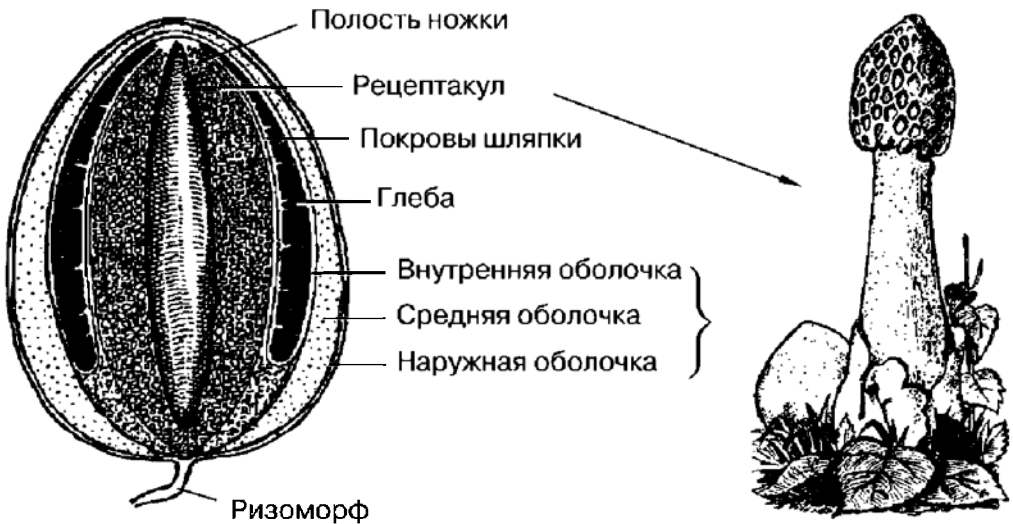


Рис. 100  
Развитие базидиомы *Phallus impudicus*  
(веселки обыкновенной) [33, 77]

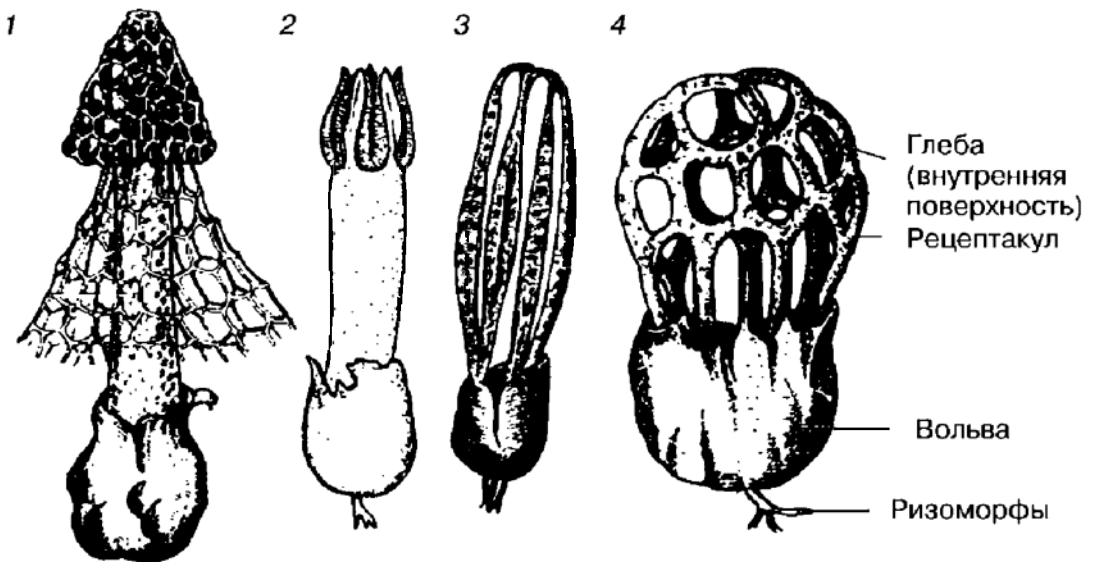


Рис. 101  
Гастероидные базидиомицеты:

1 — веселка двояная (*Phallus duplicatus*) [77]; 2 — лизурас Гарднера (*Lysurus gardneri*) [61]; 3 — цветохвостник (антурас) яванский (*Anthurus javanicus*) [61]; 4 — решеточник (*Clathrus*) [77].

*Ph. duplicatus* (= *Dictyophora duplicata*) (веселка сдвоенная (= сетконоска сдвоенная)). Грибы этого вида называют еще дама с вуалью, так как под шляпкой образуется сеточка, вуаль. Гриб издает запах падали (рис. 101, 1).

Род *Lysurus* (лизурус). *L. gardneri* (лизурус Гарднера). Плодовые тела этого тропического гриба находят иногда в теплицах, на удобренной почве. Рецептакул белого цвета, ветвящийся на вершине. Оранжевые лопасти изнутри покрыты клейкой глебой оливково-черного цвета (рис. 101, 2). Гриб имеет запах падали.

Некоторые тропические виды имеют очень яркую окраску, за что получили название грибы-цветы. Это представители таких родов, как **цветохвостник** (*Anthurus*) (рис. 101, 3), **решеточник** (*Clathrus*) (рис. 101, 4).

#### АФИЛЛОФОРОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ

К группе афиллофороидных базидиомицетов относятся грибы, ранее объединяемые в порядок *Aphyllorphorales*. Особенностью их является большое разнообразие форм плодовых тел — от распростертых до имеющих центральную ножку (см. рис. 92). В эту же группу входят грибы с неразветвленными булавовидными или разветвленными коралловидными базидиомами. Плодовые тела чаще всего твердые, кожистые, пробковой консистенции, но встречаются и мягкомясистые.

Гименофор варьирует от гладкого, бугорчатого, жилковатого до шиповатого, трубчатого и даже пластинчатого (см. рис. 93).

Количество порядков, семейств и родов различно в многочисленных системах. Далее рассмотрены представители порядков: *Polyporales* (полипоральные), *Hymenochaetales* (гименохетальные), *Cantharellales* (кантареллуловые), *Gomphales* (гомфальные), *Thelephorales* (телефоральные), *Russulales* (руссулальные), *Agaricales* (агарикальные).

Характеристика порядков не приводится, так как многие из них включают и афиллофороидные, и агарикоидные базидиомицеты. Описание некоторых представителей с их таксономической характеристикой приведено в соответствии с девятым изданием Словаря грибов [74].

**ГРИБЫ С ТРУБЧАТЫМ, ЛАБИРИНТОВИДНЫМ  
(ИНОГДА ПЛАСТИНЧАТЫМ)  
ГИМЕНОФОРОМ. ТВЕРДОМЯСИСТЫЕ**

ПОРЯДОК *Polyporales*  
(ПОЛИПОРАЛЬНЫЕ)

Семейство *Polyporaceae*  
(полипоровые, трутовиковые)

К семейству относятся грибы с разнообразной формой плодовых тел, чаще всего, копытовидные, распростерто-отогнутые, твердомясистые. Базидиомы в большинстве своем многолетние. Встречаются плодовые тела с ножками, боковыми или центральными, иногда разветвленными (*Polyporus umbellatus*). Гименофор трубчатый, реже — пластинчатый.

**Род *Fomes* (фомес, трутовик).** *F. fomentarius* (трутовик настоящий). Для него характерна копытовидная форма плодовых тел, у которых высота и ширина более или менее одинаковы. Плодовые тела могут достигать больших размеров, поверхность шляпки твердая, серого цвета. Гименофор находится на нижней стороне шляпки. Грибы часто растут на деревьях, довольно высоко над землей, и поэтому споры распространяются потоками воздуха. Базидиомы многолетние. Гименофор каждый сезон обновляется. Весной старые трубочки зарастают слоем мицелия, который образует новый слой трубочек (рис. 102).

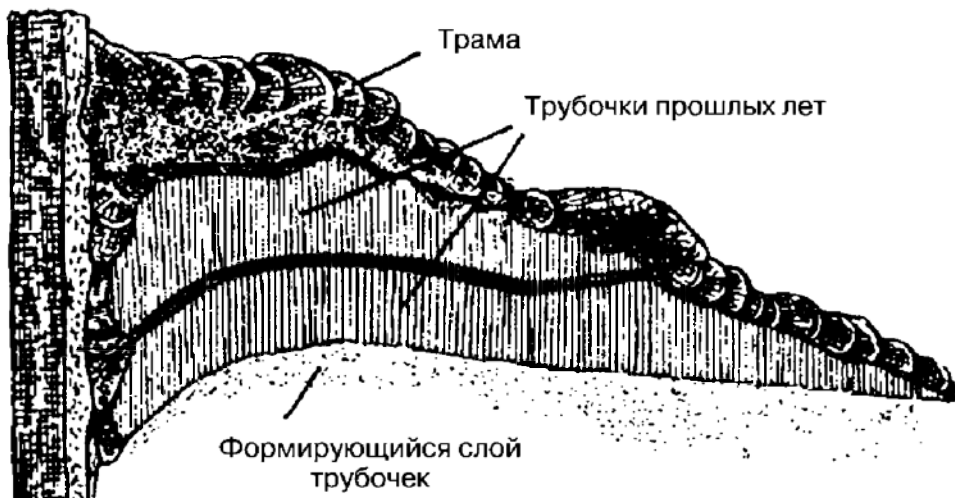


Рис. 102

Строение двулетнего плодового тела трутовика [34]

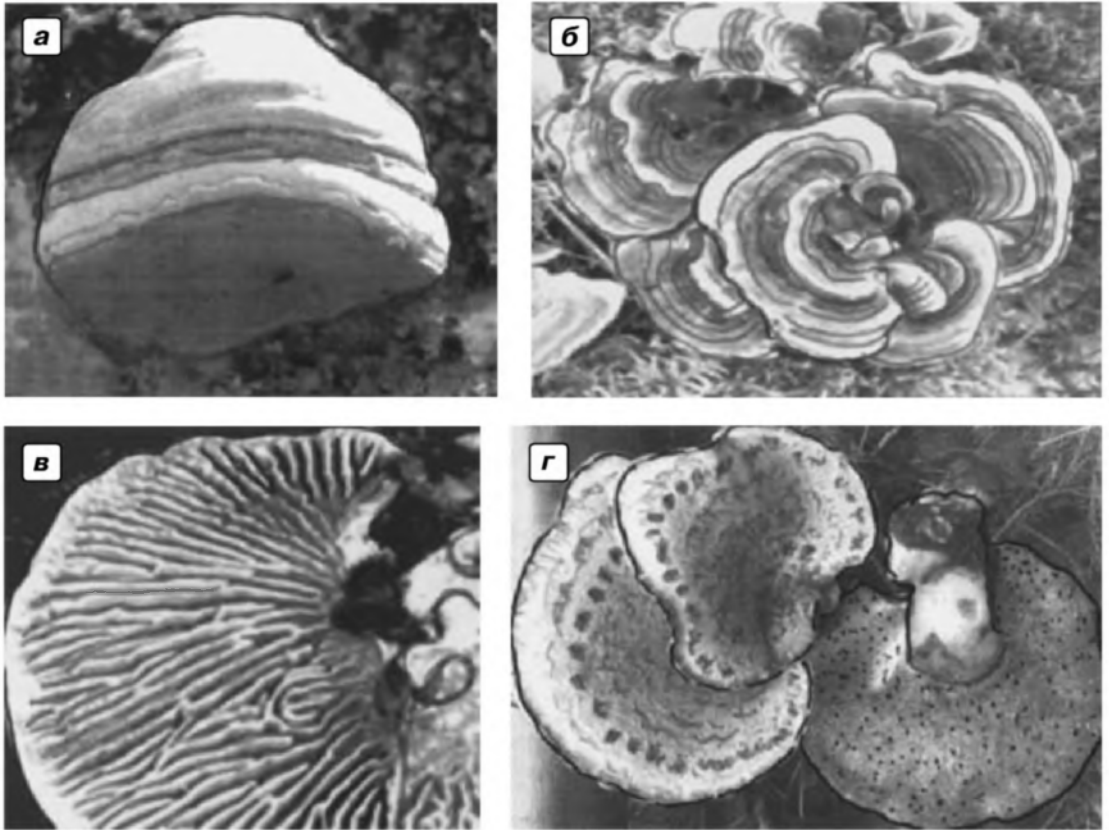


Рис. 103

Семейство *Polyporaceae* (полипоровые, трутовиковые):

*a* — трутовик настоящий (*Fomes fomentarius*); *б* — траметес разноцветный (*Trametes versicolor*); *в* — лenzитес березовый с пластинчатым гименофором (*Lenzites betulina*); *г* — полипорус, трутовик чешуйчатый (*Polyporus squamosus*).

Споры в массе образуются в мае. На разрезе базидиомы видны слои, соответствующие числу лет плодового тела. Однако, как и годовичные кольца деревьев, слои могут быть ложными, вследствие нарушения нормального развития в результате засухи или действия других неблагоприятных факторов. Гриб вызывает белую гниль древесины, обитает на мертвых и сухостойных лиственных деревьях (рис. 103а). На границе между загнившей и здоровой древесиной образуется черная линия.

Базидиомы раньше высушивали, расщепляли на волокна и использовали вместо ваты как кровоостанавливающее средство. Из них же изготовляли трут.

**Род *Trametes* (траметес).** *T. versicolor* (траметес разноцветный). Базидиомы сидячие, кожистые, вееровидные, распростерто-отогнутые, обычно черепицеобразно расположенные друг над другом. Плодовые тела этого типа произошли от распростертых (ресупинатных)



Рис. 104

*Polyporus umbellatus* (трутовик разветвленный; гриб-баран)

форм. Край расprostертого плодового тела отгибается, и формируется шляпка, но большая часть базидиомы связана с субстратом. Шляпки с бархатистой поверхностью, с концентрическими зонами разного цвета — сероватого, желтоватого, коричневатого (см. рис. 103б). Однолетние базидиомы этого гриба встречаются часто на древесине лиственных деревьев. Гриб распространен повсеместно.

**Род *Lenzites* (лензитес).** *L. betulina* (лензитес березовый). Плодовые тела сидячие, пробково-кожистые. Поверхность шляпки бархатисто-волосистая, буроватая, сероватая, грязно-белая. Гименофор пластинчатый (рис. 103в). Распространен повсеместно. Растет чаще всего на отмершей древесине лиственных деревьев.

**Род *Polyporus* (полипорус).** Плодовые тела однолетние или многолетние, с центральной или эксцентричной ножкой. Гименофор трубчатый, однослойный. *P. squamosus* (полипорус, трутовик чешуйчатый). Базидомы с боковой, центральной или эксцентричной ножкой. Шляпка чешуйчатая (рис. 103г). Растет на стволах широколиственных деревьев, вызывает белую гниль древесины. Относится к съедобным грибам низкого качества. *P. umbellatus* (трутовик разветвленный; гриб-баран) (рис. 104). Плодовые тела диаметром до 50 см. В основании ножка ветвится с образованием многочисленных ножек, несущих светло-охристые, иногда чешуйчатые шляпки диаметром до 4 см. В одном плодовом теле может быть более 100 шляпок. Гименофор трубчатый. Обитает около стволов и пней широколиственных деревьев. Гриб съедобен. Встречается очень редко, включен в Красную книгу России.

Семейство *Fomitopsidaceae*  
(фомитопсидовые)

Плодовые тела чаще всего многолетние и твердые, сидячие или с боковой ножкой. Гименофор трубчатый.

Род *Fomitopsis* (фомитопсис). *F. pinicola* (трутовик окаймленный) распространен повсеместно, на сухостое, пнях, валежнике хвойных деревьев (рис. 105а). Вызывает бурую гниль. Отличается от похожих трутовиков тем, что по краю многолетней базидиомы хорошо заметна красновато-оранжевая кайма. Гриб используется в народной медицине как слабительное средство.

Род *Daedalea* (дэдалея). *D. quercina* (дубовая губка). Встречается на мертвой древесине широколиственных деревьев, особенно дуба. Вызывает бурую гниль. Плодовые тела многолетние, сидячие, пробковые, с лабиринтовидным гименофором, который возникает вследствие того, что новый слой гименофора не формируется, а элементы его удлиняются, образуя удлиненные ячейки (рис. 105б).

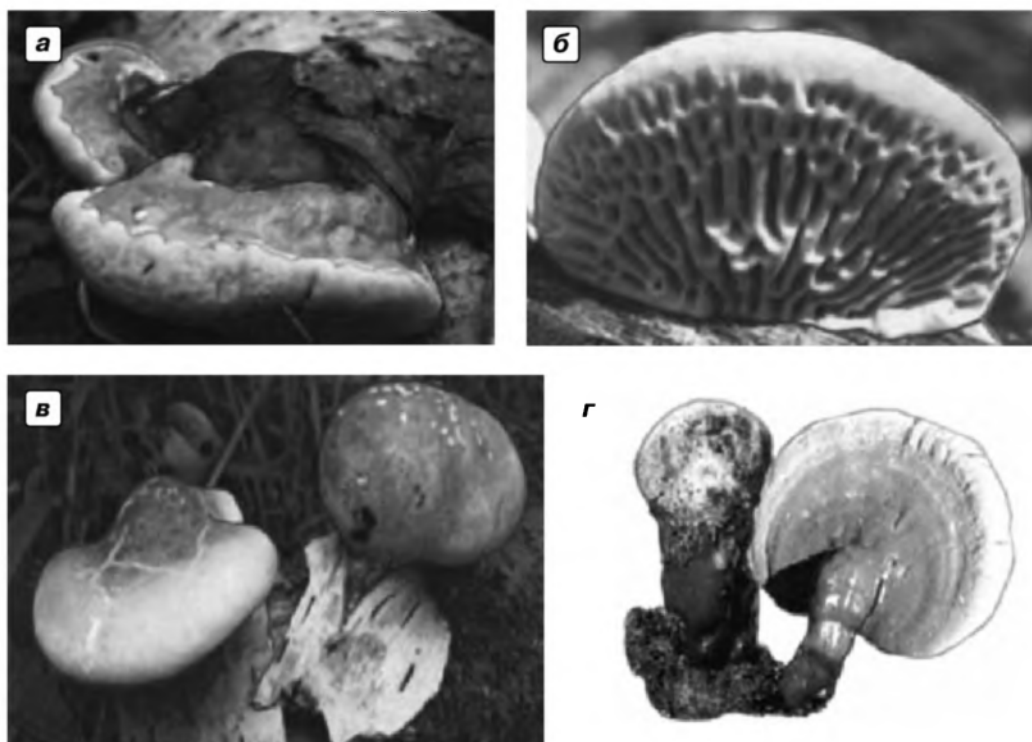


Рис. 105

Афиллофороидные грибы:

а — трутовик окаймленный (*Fomitopsis pinicola*); б — дубовая губка (*Daedalea quercina*); в — березовая губка (*Piptoporus betulinus*); г — трутовик лакированный (*Ganoderma lucidum*).

**Род *Piptoporus* (пиптопорус).** У грибов более совершенный тип плодового тела, так как образуется ножка, которая может быть очень короткой, боковой, как у березовой губки (*Piptoporus betulinus*) (рис. 105в). Базидиомы однолетние, растут на отмерших деревьях рода *Betula* (береза). Трама довольно мягкая. Вызывает бурую гниль. В молодом виде гриб съедобен.

Семейство *Ganodermataceae*  
(ганодермовые)

**Род *Ganoderma* (ганодерма).** *G. applanatum* (трутовик плоский) имеет многолетние сидячие базидиомы (форма плодового тела может варьировать). Шляпки сначала беловато-сероватые, затем коричневые с матовой поверхностью. Гименофор белого цвета. Гриб содержит много биологически активных веществ, используется в народной медицине для регуляции обмена веществ. Часто встречается на пнях, валежнике, усыхающих деревьях. Достаточно длинная боковая ножка характерна для трутовика лакированного (*Ganoderma lucidum*) (рис. 105г). Поверхность шляпки и ножки блестящая, как бы лакированная. Сначала гриб имеет оранжево-красный тон, затем становится почти черным. Издавна используется в народной медицине для борьбы с сердечно-сосудистыми заболеваниями, стрессом и аллергией. Гриб включен в Красную книгу России.

ПОРЯДОК *Hymenochaetales*  
(ГИМЕНОХЕТАЛЬНЫЕ)

Грибы этого порядка довольно четко отграничены от грибов других порядков рядом морфолого-анатомических признаков и данными геносистематики. Прежде всего в названии порядка отражено присутствие в гимении большинства видов щетинок (рис. 106а). Гифы без пряжек. Гименофор чаще всего трубчатый. Плодовые тела от распростертых до имеющих хорошо развитую центральную (или эксцентрическую) ножку. Трама от действия КОН окрашивается в буро-черный цвет. Чаще всего они паразиты на древесных растениях, вызывающие белую гниль, но есть и сапротрофы.



Рис. 106

Семейство *Hymenochaetaeae* (гименохетовые):

*a* — щетинки в гимении и споры у трутовика ложного (*Phellinus igniarius*) [8];  
*б* — трутовик скошенный, чага (*Inonotus obliquus*); *в* — сухлянка двулетняя (*Coltricia perennis*).

### Семейство *Hymenochaetaeae* (гименохетовые)

**Род *Inonotus* (инонотус). *I. obliquus*** (трутовик скошенный, чага). Наиболее известно «бесплодное» образование на березах — чага, имеющее вид наростов черного цвета, неправильной формы (рис. 106*б*). Бесплодная форма предшествует образованию однолетних плодовых тел. Распростертые плодовые тела формируются под корой дерева, после отслаивания которой становятся заметными. Из чаги получают медицинские препараты, используемые в онкологии, например «Бефунгин». Настой чаги также служит общеукрепляющим средством и применяется для лечения желудочно-кишечных заболеваний.

**Род *Coltricia* (колтриция). *C. perennis*** (сухлянка двулетняя). Грибы с центральной ножкой, развиваются на подстилке в сосновых лесах. Плодовые тела рыжеватые, бархатистые, шляпки тонкокожистые с выраженной зональностью (рис. 106*в*). Щетинки в гимении отсутствуют.

**Род *Phellinus* (феллинус). *Ph. igniarius*** (ложный трутовик), паразитирует на лиственных деревьях. Плодовые тела многолетние, копытовидные, с твердой, часто растрескивающейся поверхностью серого или черного цвета. Гименофор трубчатый расположен по отношению к стволу чаще всего под углом  $90^\circ$ . *Ph. tremulae* (ложный осиновый трутовик) похож на предыдущий вид, но паразитирует

только на осине. Гименофор трубчатый расположен к стволу под углом  $30...60^\circ$ .

### Порядок *Boletales* (болетальные, трубчатые)

К порядку относятся агарикоидные (*Boletus* и многие другие) и некоторые афиллофороидные базидиомицеты с трубчатым гименофором. Например, широко известен **настоящий домовый** (*Serpula lacrymans*, семейство *Coniophoraceae* (кониофоровые)). Гриб разрушает деревянные строения, используя целлюлозные оболочки древесины. Его называют еще плачущим или диловыми слезами, так как на поверхности распростертого или простерто-отогнутого плодового тела появляются капли жидкого экссудата. Плодовые тела могут достигать нескольких метров в длину (рис. 107б, в).

Гриб быстро распространяется, образуя ризоморфы белого цвета и пленочки. Количество спор огромно. На  $1\text{ см}^2$  поверхности плодового тела может образоваться за сутки 35 млн спор.

**Меры борьбы** с домовым грибом профилактические (ветхое строительство, обработка антисептиками). Опасность заключается в том, что в пораженной древесине вначале не обнаруживаются видимые изменения. Поэтому зараженные участки строений сжигают вместе с частью здоровой древесины.

К афиллофороидным грибам с трубчатым гименофором относятся некоторые роды, входящие в порядок *Russulales* (руссуловые). Например, *Peniophora* (пениофора, семейство *Peniophoraceae*).

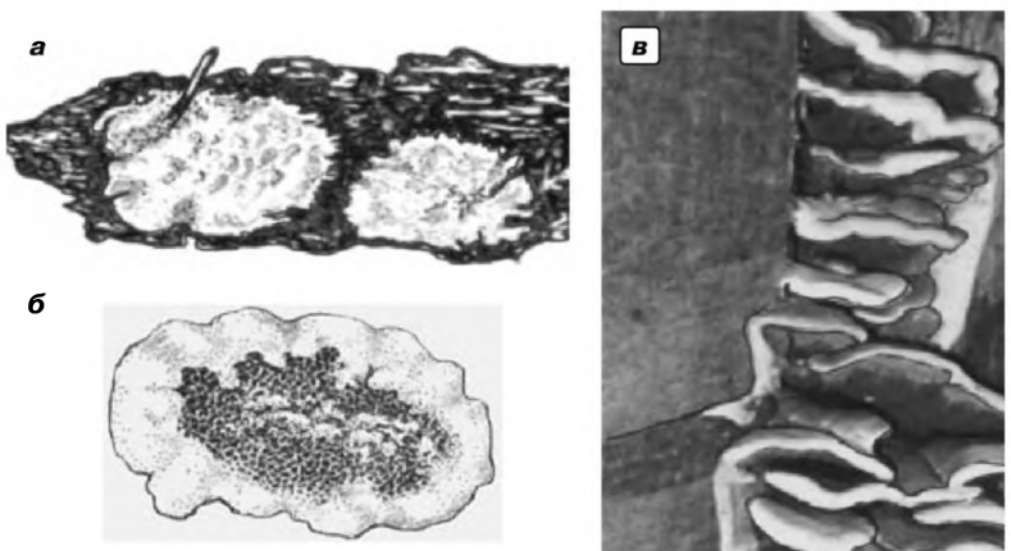


Рис. 107

Афиллофороидные грибы:

*a* — пениофора (*Peniophora* sp.); *б, в* — настоящий домовый гриб (*Serpula lacrymans*) [75].

(пениофоровые)) (рис. 107а), *Heterobasidion* (гетеробазидион, корневая губка, семейство *Bondarzewiaceae* (бондарциевые)). Грибы указанных родов имеют распростертые или распростерто-отогнутые плодовые тела. **Пениофора** часто поселяется на коре деревьев, образуя корочки разного цвета. **Корневая губка** (*Heterobasidion annosum*) является опасным паразитом хвойных деревьев.

## ГРИБЫ С ШИПОВАТЫМ ГИМЕНОФОРОМ

### ПОРЯДОК *Russulales* (РУССУЛАЛЬНЫЕ, СЫРОЕЖКОВЫЕ)

Объем порядка окончательно не выяснен. Порядок включает как агарикоидные базидиомицеты с мягкомясистыми плодовыми телами, имеющими открытый тип развития базидиом, пластинчатый гименофор (*Russula*), так и афиллофороидные грибы с шиповатым и трубчатым гименофором. То есть тот или иной тип гименофора мог появиться в результате конвергенции и в разных таксономических группах грибов.

### Семейство *Auriscalpiaceae* (аурискальпиевые)

**Род *Auriscalpium* (аурискальпий, шишколюб).** *A. vulgare* (шишколюб обыкновенный) можно увидеть на сосновых шишках. Это необычные грибы с эксцентрической опушенной ножкой, похожие на маленькие статуэтки (см. рис. 108а). Шляпка снаружи войлочная. Весь гриб коричневого цвета. Гименофор шиповатый, серый.

### Семейство *Hericiaceae* (герициевые)

**Род *Hericium* (гериций).** *H. cirrhatum* (ежовик усиковый) растет на древесине лиственных деревьев. Плодовое тело сидячее, состоит из черепитчато расположенных, бело-кремовых шляпок с войлочной поверхностью (рис. 108б, в). Гименофор в виде длинных, свисающих шипов. Редкий вид. На древесине лиственных деревьев можно встретить еще один редкий вид — гериций кораллоидный (*Hericium coralloides*).

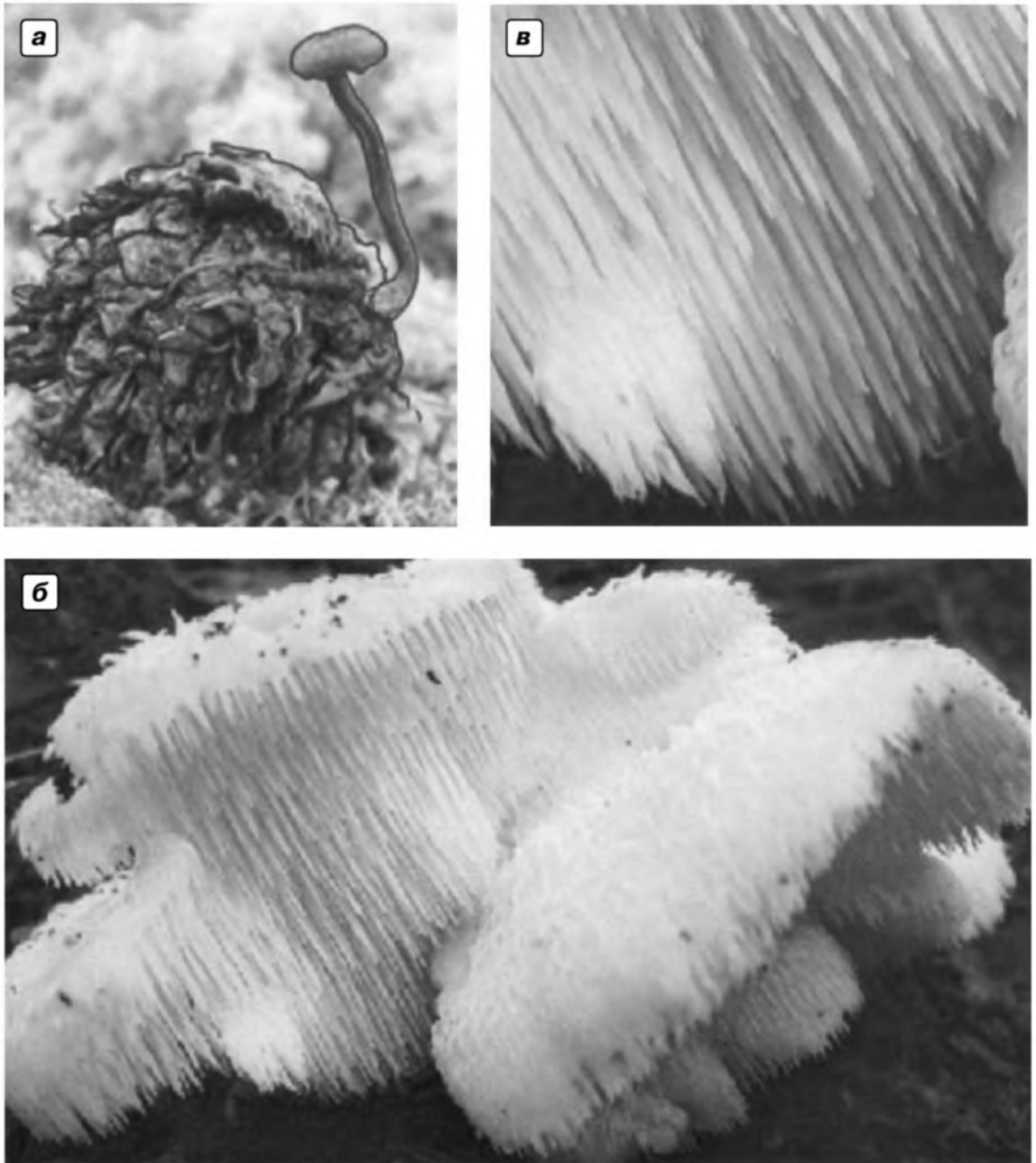


Рис. 108

Афиллофороидные грибы:

а — шишколюб обыкновенный (*Auriscalpium vulgare*); б — ежевик усиковый (*Hericium cirrhatum*); в — часть гименофора ежевика усикового.

ПОРЯДОК *Thelephorales*  
(ТЕЛЕФОРАЛЬНЫЕ)

Семейство *Bankeraceae*  
(банкеровые)

Плодовые тела чаще всего с ножкой и шляпкой. Наиболее распространенные роды *Phellodon* (феллодон), *Hydnellum* (гиднеллум), *Sarcodon* (саркодон).

**Род *Sarcodon* (саркодон).**

В сосновых лесах нередко растет саркодон черепитчатый (*S. imbricatus*). Плодовые тела с ножкой и шляпкой. Шляпка может достигать 20 см в диаметре, покрыта коричневыми чешуйками (рис. 109). Гименофор шиповатый, серого цвета. Гриб съедобен, но низкого качества.



Рис. 109  
Саркодон черепитчатый  
(*Sarcodon imbricatus*)

ПОРЯДОК *Cantharellales*  
(КАНТАРЕЛЛОВЫЕ, ЛИСИЧКОВЫЕ)

Семейство *Hydnaceae*  
(гидновые, ежовиковые)

**Род *Hydnum* (гиднум, ежовик).** В лиственных и хвойных лесах нередко встречается ежовик выемчатый, желтый (*Hydnum repandum*), имеющий шляпку и ножку. Гименофор шиповатый. Съедобный и лекарственный гриб, содержит антибиотические вещества. Микоризообразователь.

ГРИБЫ С ГЛАДКИМ  
(ИЛИ БУГОРЧАТЫМ, ИЛИ ЖИЛКОВАТЫМ)  
ГИМЕНОФОРОМ

Большая часть грибов с гладким гименофором имеет плодовые тела в виде палочек или разветвленных кустиков. Гимений покрывает практически всю поверхность базидиомы. В настоящее время значительная часть таких грибов, называемых ранее рогатиковыми, относится к порядку *Gomphales* (гомфальные), характеристика которого приводится далее.

ПОРЯДОК *Gomphales*  
(ГОМФАЛЬНЫЕ)

В порядке одно семейство *Gomphaceae* (гомфовые), к которому относятся грибы с булавовидными или развет-

вленными в виде кустика плодовыми телами. Гименофор гладкий, покрывает все плодовое тело.

**Род *Ramaria* (рамария).** Объединяет грибы, внешне похожие на кораллы, имеющие вид кустика, так как конечные веточки базидиом ветвятся. Окраска и размеры базидиом разнообразны. Гименофор гладкий, характерен открытый тип развития плодовых тел. Большинство видов — сапротрофы, обитающие на лесной подстилке или на гниющей древесине хвойных и лиственных деревьев.

*R. flava* (рамария желтая) — один из наиболее крупных видов с плодовыми телами высотой до 20 см и диаметром 20 см, растет на почве в хвойных и лиственных лесах. Окраска тела лимонно-желтая, позднее охристая, при надавливании становится кроваво-красной. Молодые плодовые тела съедобны. Встречается довольно редко.

*R. abietina* (рамария еловая) растет довольно часто под хвойными деревьями, образуя иногда «ведьмины круги». Плодовые тела охристо-буроватые, с возрастом зеленеющие (рис. 110а).

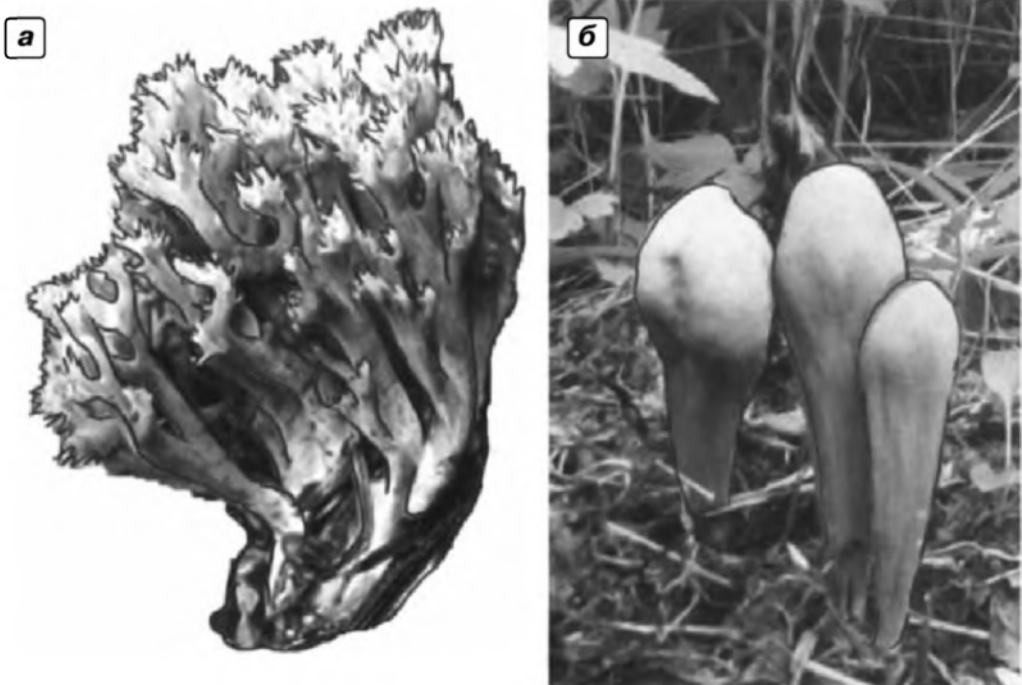


Рис. 110

Афиллофороидные грибы:

а — рамария еловая (*Ramaria abietina*); б — клавариадельфус язычковый (*Clavariadelphus ligula*).

Род *Clavariadelphus* (клавариаделфус). Объединяет виды грибов с булавовидными плодовыми телами. *C. ligula* (клавариаделфус язычковый) (рис. 110б) широко распространен в хвойных лесах умеренных широт на опавшей хвое. Плодовые тела высотой до 10 см, упругие, желтые с оранжевым и лиловато-серым оттенком. Порой они развиваются в большом количестве, так что земля похожа на торт со свечами. Съедобный гриб низкого качества. В широколиственных лесах на подстилке обитает более крупный вид — *C. pistillaris* (клавариаделфус пестиковый), имеющий базидиомы желтого цвета.

ПОРЯДОК *Cantharellales*  
(КАНТАРЕЛЛЯЛЬНЫЕ, ЛИСИЧКОВЫЕ)

К порядку относятся грибы с однолетними плодовыми телами, мяскомясистые, в виде разветвленных кустиков (*Clavulina*) либо с ножкой и шляпкой (*Cantharellus*, *Craterellus*, *Hydnum*). Гименофор может быть гладким, жилковатым или шиповатым (*Hydnum*). К афиллороидным относятся представители следующих семейств.

Семейство *Cantharellaceae*  
(кантареллуловые, лисичковые)

Род *Cantharellus* (лисичка). Широко известен съедобный гриб лисичка желтая (*C. cibarius*). Ценится за то, что базидиомы содержат большое количество витаминов (В<sub>1</sub>, РР), не повреждаются насекомыми. Плодовые тела желтого цвета с жилковатым (складчатый) гименофором. Микоризный гриб.

Род *Craterellus* (кратереллус, серая лисичка). Вдоль тропинок, на опушках лиственных и хвойных лесов встречается гриб, напоминающий трубку серого цвета с гладким гименофором. Это съедобный гриб-трубач или серая лисичка (*C. cornucopioides*), который во Франции называется рог изобилия, а в Германии — труба мертвых (рис. 111).



Рис. 111  
Серая лисичка  
(*Craterellus cornucopioides*)

ПОРЯДОК *Polyporales*  
(ПОЛИПОРАЛЬНЫЕ)

Семейство *Sparassidaceae*  
(спарассиевые)

**Род *Sparassis* (спарассис).** *S. crispa* (спарассис курчавый) известен в народе под названием грибная капуста, так как гриб съедобен (рис. 112). Плодовое тело почти шаровидное, диаметром до 35 см, разветвленное, с плос-

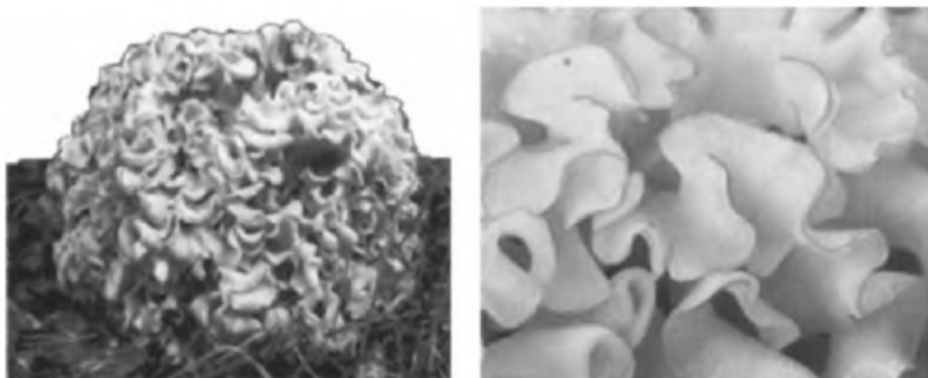


Рис. 112

Спарассис курчавый (*Sparassis crispa*).  
Плодовое тело и часть базидиомы увеличены

кими ветвями кремового, охристого цвета. Гименофор гладкий (гимений слоем покрывает лопасти). Гриб растет как паразит на корнях деревьев, встречается редко, включен в Красную книгу России.

ПОРЯДОК *Thelephorales*  
(ТЕЛЕФОРАЛЬНЫЕ)

К порядку относятся грибы с шиповатым, гладким или бугорчатым гименофором (*Thelephora*). Форма плодовых тел варьирует от распростертой до имеющих шляпку и ножку.

Семейство *Thelephoraceae*  
(телефоровые)

**Род *Thelephora* (телефора).** Телефора наземная (*T. terrestris*) имеет плодовые тела вееровидной формы, кожистые, довольно тонкие, неслоистые (рис. 113). Поверхность шляпки войлочная, коричневых оттенков,

расчлененная на несколько плоских лопастей. Порой у плодовых тел образуется ножка. Считают, что веерообразные плодовые тела с отрицательным геотропизмом произошли от распростертых форм. Гименофор гладкий или бугорчатый. Характерный признак — наличие телефоровой кислоты. Растет на лесном опаде, погребенной древесине, на почве во всех природных зонах. Встречается в сухих и влажных сосновых лесах. Нередко обитает по краю сфагновых болот, обрастая молодые сосенки, кусты черники, что приводит к их удушью и гибели. Есть данные о том, что этот гриб может быть микоризным.



Рис. 113  
Телефора наземная  
(*Thelephora terrestris*)

Порядок *Agaricales* (агарикальные), семейство *Clavariaceae* (клавариевые). Род *Clavaria* (клавария). Плодовые тела булавовидные или славетвящиеся.

#### АГАРИКОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ

К группе агарикоидных базидиомицетов относятся грибы, ранее объединяемые в порядок *Agaricales*. В настоящее время они входят в состав нескольких порядков: *Agaricales*, *Boletales*, *Russulales*.

**Плодовые тела** мягкомясистые, чаще всего однолетние, образующиеся на однолетнем или многолетнем мицелии. Форма их однотипна — с центральной, эксцентрической (реже — боковой) ножкой и развитой шляпкой. Иногда ножка отсутствует (базидиомы сидячие).

**Ножка** выполняет важную функцию: поднимает шляпку и способствует лучшему рассеиванию спор. У мелких плодовых тел ножки тонкие, у крупных, несущих массивные шляпки, — прочные, часто утолщенные в основании. Ножки имеют различную поверхность, окраску. Цвет мякоти ножки на разрезе может оставаться прежним, а может при соприкосновении с воздухом

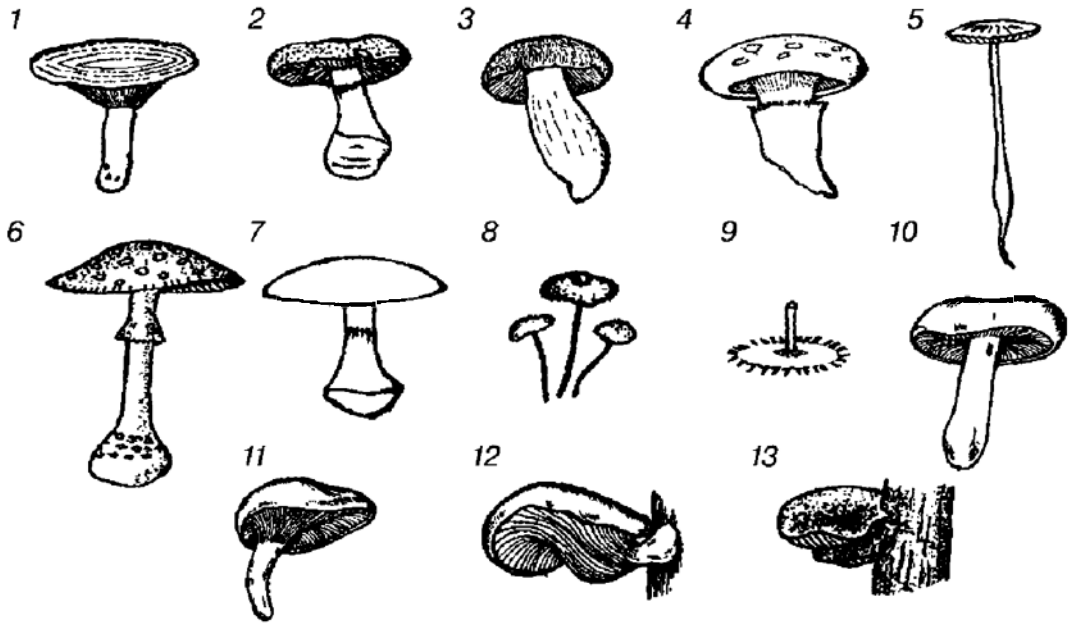


Рис. 114

Форма ножки и способ прикрепления ее к шляпке:

1 — цилиндрическая; 2 — обратнубулавовидная; 3 — веретеновидная; 4 — суженная книзу; 5 — корневидная; 6 — с клубневидным основанием; 7 — с окаймленным клубнем; 8 — нитевидная, капиллярная; 9 — с дисковидным основанием; 10 — центральная; 11 — эксцентрическая; 12 — боковая; 13 — базидиома без ножки.

и от давления изменяться. Форма ножек разнообразна (рис. 114), она зависит от толщины, места нахождения самой широкой части, прикрепления к шляпке. На ножке могут быть остатки частного покрывала в виде кольца, поясков. Общее покрывало (вольва) бывает приросшим или свободным (см. рис. 91).

**Шляпки** грибов различаются по ряду признаков. Поверхность у них может быть слизистая, сухая, войлочная, гладкая, с чешуйками. Диаметр шляпок варьирует от нескольких миллиметров до десятков сантиметров. Окраска шляпок зависит от содержания в кожице пигментов, которых может быть настолько много, что грибы могут служить источником получения красителей. Цвет шляпки может быть белым, желтым, зеленоватым, синим, фиолетовым и т. д. Шляпки грибов различны по форме, и этот признак используется при определении вида грибов (рис. 115). На шляпке могут быть остатки общего покрывала в виде чешуек или слизи.

**Гименофор** у агарикоидных грибов чаще всего пластинчатый или трубчатый. Если посмотреть на пластинки гри-

бов с нижней стороны, то можно обнаружить, что они имеют разную ширину (узкие, широкие), частоту (частые, редкие), окраску и край разной формы (волнистый, ровный, зубчатый). Если сделать радиальный разрез, то можно увидеть, что пластинки по-разному прикрепляются к ножке (рис. 116). Трубчатый гименофор агарикоидных грибов

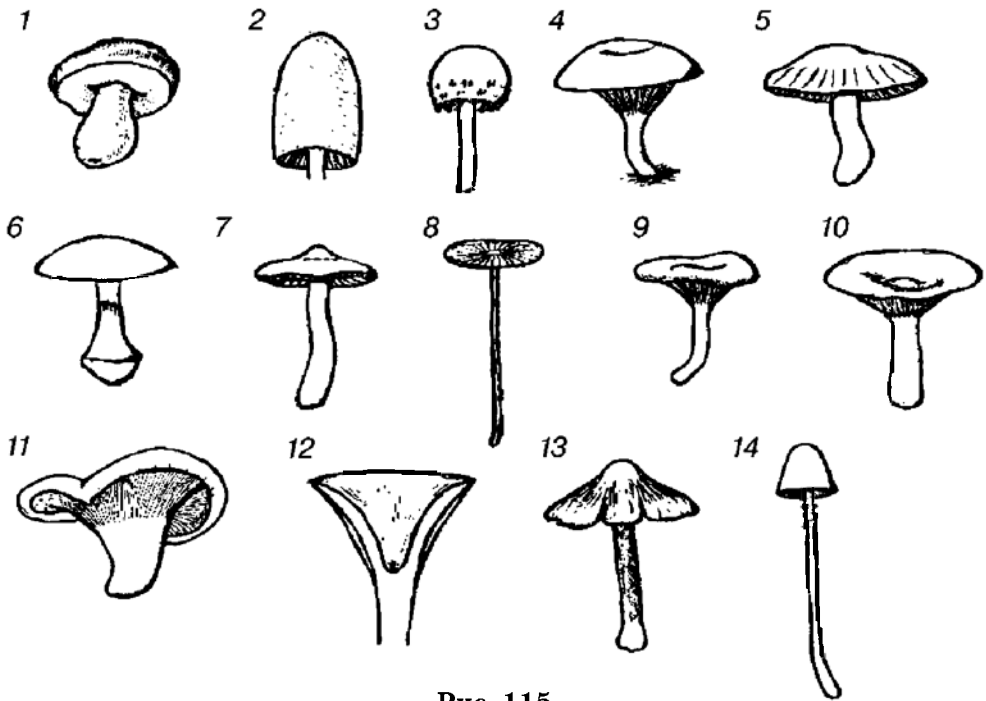


Рис. 115  
Формы шляпок:

1 — подушковидная; 2 — цилиндрическая; 3 — шаровидная; 4 — полукруглая с ямочкой; 5 — полукруглая с тупым бугорком; 6 — выпукло-распростертая; 7 — выпукло-распростертая с бугорком; 8 — распростертая; 9 — распростертая с ямочкой; 10 — вогнуто-распростертая с бугорком; 11 — вогнутая; 12 — воронковидная; 13 — коническая; 14 — колокольчатая.

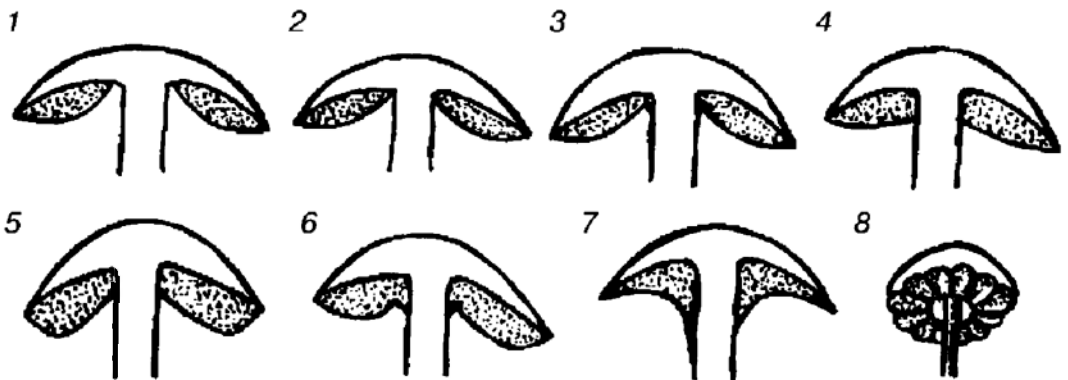


Рис. 116  
Способы прикрепления пластинок:

1 — свободные; 2 — прикрепленные; 3 — прикрепленные зубцом; 4 — приросшие; 5 — суженно-приросшие; 6 — выемчато-приросшие зубцом; 7 — низбегающие; 8 — приросшие коллариумом (воротничком).

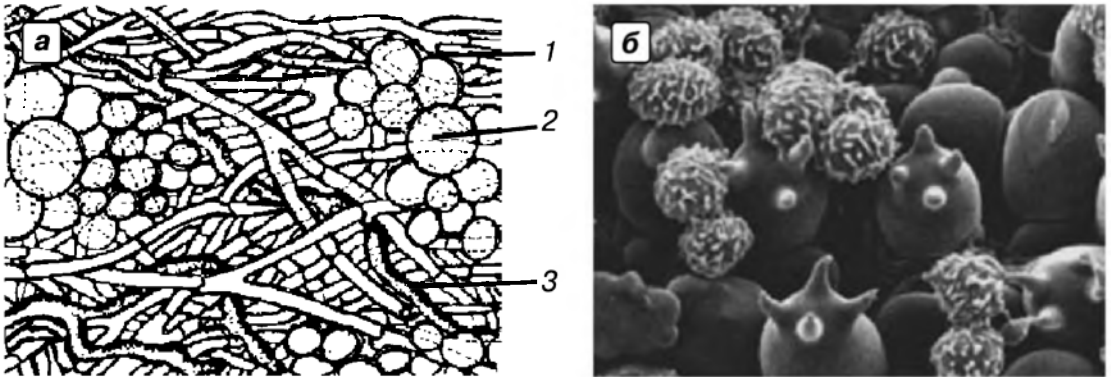


Рис. 117

Грибы семейства *Russulaceae* (сыроежковые):

*a* — строение гетеромерной трамы плодовых тел у грибов рода *Lactarius* (млечник): 1 — гифы трамы; 2 — сфероцисты; 3 — млечные гифы [75]; *б* — базидии и споры с гребенчатыми выростами у грибов рода *Russula* (сыроежка); *в* — отпечаток спор (белый споровый порошок).

отличается тем, что слой трубочек довольно легко отделяется от мякоти плодового тела (у афиллофороидных грибов слой трубочек плотно срастается с мякотью базидиомы).

**Мякоть плодового тела (трама)** состоит только из **гиф** (гомеомерное строение), или в траме имеются гифы и группы округлых клеток — **сфероцисты** (гетеромерное строение) (рис. 117*а*). Например, грибы рода *Russula* (сыроежка) характеризуются гетеромерным строением плодовых тел.

**Базидии** одноклеточные, гомобазидии. Споры различны по размерам, форме, поверхности, окраске (рис. 117*б*). Цвет спор варьируется от бесцветных, светлых желтоватых, розоватых до темно-бурых, черных. Если на бумагу положить шляпку гименофором вниз на несколько часов, а потом ее снять, то на бумаге останется отпечаток спор — споровый порошок, цвет которого является важным диагностическим признаком (рис. 117*в*). Кроме базидий, на пластинках можно обнаружить **цистиды** различной формы.

**Мякоть пластинок или трубочек** (средняя стерильная часть — трама гименофора) состоит из гиф, отличающихся

расположением относительно друг друга. Существует несколько типов трамы (рис. 118).

1. *Правильная* — гифы располагаются более или менее параллельно.

2. *Неправильная (собственно неправильная)* — гифы переплетаются беспорядочно.

3. *Неправильная с гнездами сфероцист* — в траме обнаруживаются округлые клетки (сфероцисты).

4. *Билатеральная* — гифы от центра расходятся под углом к поверхности пластинки.

5. *Псевдобилатеральная* — похожа на билатеральную, но концы гиф булавовидно утолщены.

6. *Перевернутая (инверсная, т. е. псевдобилатеральная наоборот)* — булавовидные гифы направлены от поверхности пластинки к центру.

**Тип развития половых тел чаще всего открытый (гимнокарпный) или полузакрытый (гемиангиокарпный, см. стр. 136).**

Агарикоидные базидиомицеты играют огромную роль в жизни экосистем как сапротрофы, паразиты и микоризообразователи. Некоторые виды рода *Omphalina* вступают в симбиоз с водорослями, образуя лишайники (более подробная характеристика приведена в разделе «Эколого-трофические группы грибов»).

Роль грибов в жизни человека определяется тем, что они являются дополнительным продуктом питания, источником биологически активных веществ. Есть съедобные

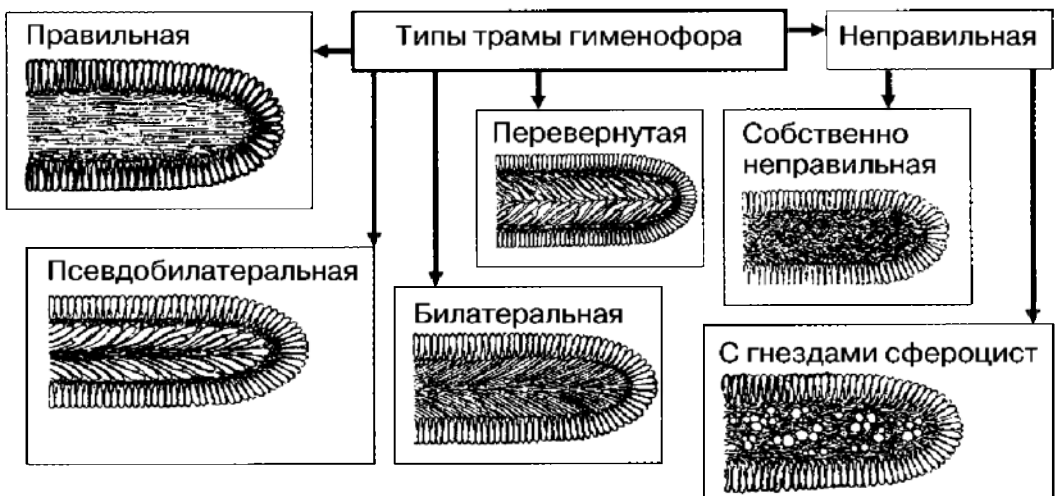


Рис. 118

Типы трамы гименофора агарикоидных базидиомицетов [76]

и ядовитые виды. Многие грибы обладают лечебными свойствами и используются в народной и официальной медицине. Они распространены повсеместно, от северных до южных широт, в основном в лесах.

**Классификация.** Количество порядков, семейств и родов различно в многочисленных системах. Ниже рассмотрены представители порядков *Boletales* (болетальные, трубчатые); *Agaricales* (агарикальные); *Russulales* (руссулальные).

Характеристика порядков полностью не приводится, так как многие из них включают гастероидные, афиллофороидные и агарикоидные базидиомицеты. Описание некоторых представителей с их таксономической характеристикой приведено в соответствии со Словарем грибов [74].

#### ПОРЯДОК *Boletales* (БОЛЕТАЛЬНЫЕ, ТРУБЧАТЫЕ)

Плодовые тела мяскомясистые, состоящие из шляпки и ножки, в основном с трубчатым гименофором. Гименофор почти всегда легко отделяется от мякоти шляпки. Трама трубочек билатеральная. По микроскопическому строению гимения, биохимическим признакам к этому порядку относятся некоторые грибы с пластинчатым гименофором (семейство *Hygrophoropsidaceae* (гигрофоропсидовые), *Paxillaceae* (свинуховые), *Gomphidiaceae* (мокруховые)). Споры в основном темные, но могут быть и светлые. По форме они эллипсоидальные, цилиндрические, веретеновидные, чаще всего с гладкой поверхностью. Общее покрывало отсутствует или может быть слизистым, войлочным. Большинство видов являются микоризообразователями различных древесных растений.

#### Семейство *Boletaceae* (болетусовые)

Грибы мяскомясистые, имеющие шляпку и центральную ножку. Споры веретеновидные, обычно темноокрашенные. В основном это микоризные грибы. Так, *Pseudoboletus parasiticus* (ложный боровик, моховик паразитический) образует микоризу с широколиственными

деревьями, но может паразитировать на плодовых телах гастероидного гриба, относящегося к порядку *Boletales* — *Scleroderma citrinum* (склеродерма лимонная, семейство *Sclerodermataceae* (склеродермовые)). Многие виды обладают ценными питательными и лекарственными свойствами.

Род *Boletus* (болет, боровик). Грибы имеют крупные плодовые тела. К роду относится ряд ценных съедобных видов, называемых **белый гриб**. Чаще всего встречается *B. edulis* (белый гриб обыкновенный) со светло-бурой шляпкой. В сосняках растет *B. pinophilus* (белый гриб сосновый) с каштановой шляпкой (рис. 119а). Мякоть гриба не изменяется на воздухе и остается белой во время сушки, отчего и произошло русское название вида. В верхней части ножка гриба покрыта белой сеточкой. Белый гриб содержит вещества, тормозящие развитие злокачественных опухолей. *B. satans* (сатанинский гриб) обитает

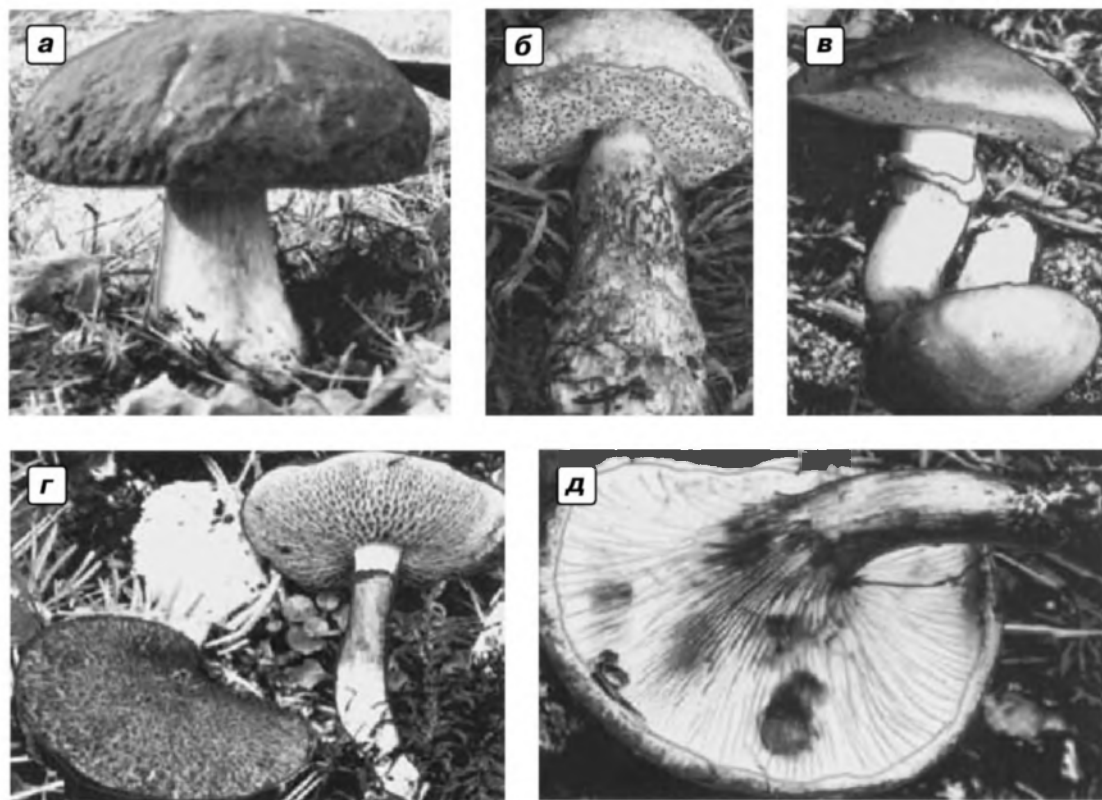


Рис. 119

Грибы порядка *Boletales* (болетальные, трубчатые):

Семейство *Boletaceae* (болетусовые): а — белый гриб (*Boletus edulis*); б — желчный гриб (*Tylopilus felleus*). Семейство *Suillaceae* (масленковые): в — масленок поздний (*Suillus luteus*); г — решетник азиатский (*Boletinus asaticus*). Семейство *Paxillaceae* (свинуховые): д — свинушка тонкая (*Paxillus involutus*).

в южных районах страны. Этот вид хорошо распознается по оранжево-красным трубочкам и светло-серой шляпке. Мякоть гриба при надавливании синее. Ядовитый гриб. *V. subtomentosus* (моховик зеленый) отличается бархатистой зеленовато-бурой шляпкой, трубчатым ярко-желтым гименофором. Гриб съедобен.

Род *Tylopilus* (тилопил, желчный гриб). *T. felleus* (желчный гриб) внешне похож на белый гриб, но отличается горьким вкусом, поэтому несъедобен. На ножке есть сеточка, но не белого, а темно-коричневого цвета (см. рис. 119б). Трубочки розоватые, от надавливания остаются розовато-коричневые пятна. Используется в народной медицине как желчегонное средство.

Род *Leccinum* (лекцин, обабок). Широко распространенный род, включающий микоризные грибы, используемые в пищу человеком. Обитают чаще всего в лиственных лесах. В березняках распространен *L. scabrum* (подберезовик) с коричневой шляпкой. Подосиновиками называют два вида грибов с красновато-оранжевыми шляпками, с синеющей на воздухе мякотью: *L. aurantiacum* (обабок оранжевый) с небольшой шляпкой и белыми чешуйками на ножке растет в осинниках и *L. versipelle* (обабок желто-бурый) с крупными плодовыми телами и бурыми чешуйками на ножке. *L. percandidum* (обабок белый) имеет крупные размеры, шляпку белого цвета, включен в Красные книги некоторых регионов России.

#### Семейство *Suillaceae* (масленковые)

Род *Suillus* (масленок). Грибы этого рода широко распространены в лесной зоне, в хвойных лесах, являются микоризообразователями. В сосняках обычен *S. luteus* (масленок настоящий, поздний) (рис. 119в) и *S. granulatus* (масленок зернистый), плодовые тела которого не имеют кольца и отличаются капельками млечного сока на гименофоре. В лиственных лесах обитает *S. grevillei* (масленок лиственничный) с яркой оранжевой шляпкой и *S. clintonianus* (масленок лиственничный каштановый) со шляпкой каштанового цвета. Все перечисленные виды грибов обладают хорошими вкусовыми качествами и используются в пищу. Известны и лекарственные свойства этих грибов: обладают противоопухолевым действием.

Род *Boletinus* (решетник). *B. asaticus* (решетник азиатский) привлекает внимание яркой окраской плодового тела. Шляпка войлочная, пурпурная. Поры трубочек лимонного цвета, широкие. Ножка около трубочек желтая, ниже — пурпурная (рис. 119г). Включен в Красные книги некоторых регионов России, в том числе в Красную книгу Пермского края.

Семейство *Paxillaceae*  
(свинуховые)

**Род *Paxillus* (свинушка).** Наиболее распространенный вид — *P. involutus* (свинушка тонкая). Народные названия этого гриба различны (подкоровник, свинар), но отражают приуроченность к местам, богатым органическими веществами. Окраска плодового тела бурая. Гименофор пластинчатый, при надавливании остаются темно-бурые пятна (рис. 119*д*). Гриб содержит некоторое количество токсинов, уменьшающееся при варке. Раньше использовался в пищу. В настоящее время доказано, что гриб активно, как никакой другой, накапливает токсические соединения из окружающей среды, в силу чего этот гриб считается ядовитым.

Семейство *Gomphidiaceae*  
(гомфидиевые, мокруховые)

Грибы со шляпкой и ножкой. Тип развития плодовых тел — гемиангиокарпный. Частное покрывало быстро исчезает. Общее покрывало может быть слизистым. Гименофор пластинчатый. Пластинки низбегающие, толстые, редкие, от спор становятся черными. Споры темные, гладкие, часто веретеновидные. Это микоризные грибы, многие из них съедобны.

**Род *Gomphidius* (мокруха).** *G. glutinosus* (мокруха еловая) встречается в еловых лесах, образует микоризу с елью. Отличается крупными плодовыми телами. Общее покрывало слизистое и толстое. Шляпка слизистая, серо-коричневая с лиловатым оттенком. Ножка также слизистая, лимонно-желтая в нижней части (рис. 120*а*). Съедобный гриб.

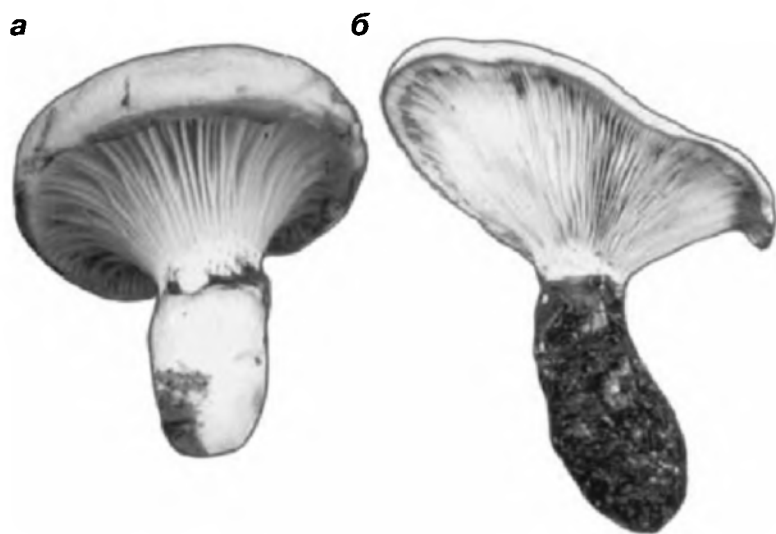


Рис. 120  
Агарикоидные  
грибы:

*a* — мокруха еловая  
(*Gomphidius glutinosus*); *б* — свинушка  
толстая (*Tapinella atrotomentosa*).

Семейство *Hygrophoropsidaceae*  
(гигрофоропсидовые)

Плодовые тела со шляпкой и ножкой, с пластинчатым гименофором. Могут расти на разрушенной древесине.

Род *Hygrophoropsis* (гигрофороп). *H. aurantiaca* (гигрофороп, лисичка ложная) встречается на почве и разрушенной древесине, около пней. Гриб похож на лисичку, но отличается строением гименофора. Если у лисички желтой гименофор жилковатый, то у ложной — гименофор пластинчатый. Пластинки вильчатые, избегающие, оранжевые, более ярко окрашенные в сравнении со шляпкой (у лисички желтой окраска шляпки и гименофора одинаковая). Споры порошок белый, споры светлые. Ножка в основании буроватая. Является съедобным грибом низкого качества, хотя в популярной литературе иногда неправильно отмечается как ядовитый.

Род *Tapinella* (тапинелла). *T. atrotomentosa* (свинушка толстая) обитает на разрушенной древесине, пнях или около них. Ранее относился к роду *Paxillus* (свинушка). Шляпка коричневого цвета, ножка толстая, черно-коричневая, с бархатистой поверхностью, чаще — эксцентрическая (рис. 120б). Пластинки кремовые или коричневатые, споры буроватые.

ПОРЯДОК *Agaricales*  
(АГАРИКАЛЬНЫЕ)

Объем порядка в разных системах различен. В некоторых случаях этот порядок делят на несколько порядков и множество семейств. Агарикоидные базидиомицеты, относящиеся к данному порядку, имеют, как правило, однолетние плодовые тела со шляпкой и ножкой (центральной, эксцентрической, боковой). Иногда могут быть базидиомы сидячие. По консистенции — мягкомясистые. Размеры грибов, их окраска варьируют. На шляпке и ножке могут быть остатки общего и частного покрывала. Тип развития плодовых тел — гимнокарпный (открытый) или гемиангиокарпный (полузакрытый). Гименофор в основном пластинчатый, он может быть редуцирован. У многих видов есть цистиды разных типов, образующиеся как в гимении, так и на поверхности шляпки, ножки. Сфероцисты в мякоти шляпки и пластинок не встречаются. Споры бесцветные или окрашенные, гладкие или орнаментированные (бугорчатые, угловатые, шиповатые и др.).

Грибы этого порядка растут в лесах, различных по составу древостоя и увлажнения, на лугах. В порядке

представлены разные эколого-трофические группы: сапротрофы (на древесине, подстилке, гумусе, древесном угле и др.), микоризные грибы. На плодовых телах сыроежек растет *Asterophora lycoperdoides* (астерофора дождевиковидная), *Collybia tuberosa* (коллибия клубненосная). Некоторые виды, например *Lichenomphalia hudsoniana* (лихеномфалия гудзонская), вступают в симбиоз с водорослями, образуя лишайник, встречающийся в лишайниковой тундре, горах.

Многие виды съедобны — используются человеком и животными в пищу, но есть смертельно ядовитые грибы, например *Amanita phalloides* (поганка бледная). Некоторые виды стали уже сельскохозяйственной культурой, так как успешно культивируются, например *Agaricus bisporus* (шампиньон двуспоровый), *Flammulina velutipes* (опенок зимний). Далее приведена характеристика некоторых семейств.

Семейство *Tricholomataceae*  
(трихоломовые, рядовковые)

Наиболее широко представленное семейство. Плодовые тела со шляпкой и ножкой отличаются по форме шляпки, консистенции, размерам, окраске. Базидиомы однолетние, загнивающие. Гименофор пластинчатый, со светлыми пластинками и светлым (часто белым) споровым порошком. Цистиды разнообразны, но могут отсутствовать. Ножка обычно мясистая, цилиндрическая, но может быть тонкой, нитевидной. Тип развития — гимнокарпный или гемиангиокарпный. Сапротрофы, симбиотрофы, редко — паразиты. Обитают в лесных ценозах, на лугах, отличаются широким ареалом. Многие виды — космополиты. Далее приводится характеристика некоторых родов и видов.

Род *Tricholoma* (рядовка). Грибы этого рода являются преимущественно микоризными. Растут в различных лесах, многие съедобны, как, например, *T. equestre* (рядовка желто-зеленая, зеленушка, курочка) и *T. portentosum* (рядовка серая, «петушки») (см. рис. 121а).

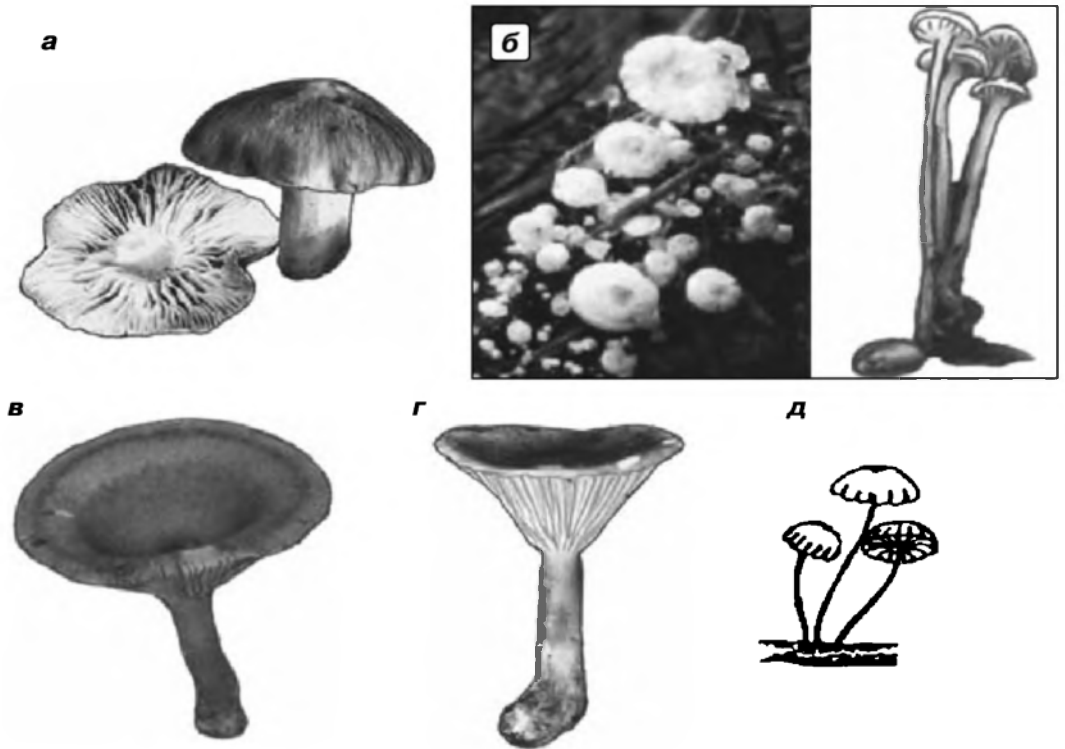


Рис. 121  
Агарикоидные грибы:

*a* — рядовка серая (*Tricholoma portentosum*); *б* — коллибия клубненосная (*Collybia tuberosa*); *в* — говорушка ворончатая (*Clitocybe gibba*); *г* — говорушка булавоногая (*C. clavipes*); *д* — негниючник колесовидный (*Marasmius rotula*) [75].

**Род *Lepista* (леписта).** От предыдущего рода отличается шероховатыми спорами. Некоторые виды появляются поздней осенью, имеют крупные плодовые тела, используемые в пищу. Например, *L. nuda* (синичка, рядовка фиолетовая), с базидиомами коричневато-фиолетовыми, и *L. nebularis* (леписта, говорушка осенняя) с плодовыми телами дымчато-сероватыми.

**Род *Clitocybe* (говорушка).** У большинства видов плодовые тела с пластинками, спускающимися на ножку (низбегающие пластинки), поэтому базидиомы похожи на рупор (отсюда и русское название — говорушка). В лиственных лесах часто встречается *C. gibba* (говорушка ворончатая) (рис. 121*в*), в сосновых — *C. clavipes* (говорушка булавоногая) (рис. 121*г*). Оба вида съедобны.

**Род *Collybia* (коллибия).** В настоящее время — небольшой род. Крошечные грибы развиваются на старых плодовых телах агариковых грибов. Причем базидиомы вырастают из склероция, похожего на зерновку пшеницы, как у *C. tuberosa* (коллибия клубненосная) (рис. 121*б*).

Как уже отмечалось, *Asterophora lycoperdoides* (астерофора дождевиковидная) поселяется на старых плодовых телах сыроежек, а *Lichenomphalia hudsoniana* (лихеномфалия гудзонская) является грибным компонентом лишайника.

Семейство *Marasmiaceae*  
(марасмиевые)

Многими авторами рассматривается в составе семейства *Tricholomataceae*.

Род *Marasmius* (марасмий, негниючник). К нему относятся грибы с мелкими плодовыми телами, тонкомясистой шляпкой и упругой, часто волосовидной ножкой. В сухую погоду гриб высыхает, становится незаметным, во влажную гриб снова становится заметен, «оживает». *M. androsaceus* (негниючник тычинковидный) и *M. rotula* (негниючник колесовидный) поселяются на опавших веточках и хвое (рис. 121 $\epsilon$ ). У последнего вида пластинки сростаются колесиком (коллариум) вокруг волосовидной тонкой ножки буро-черного цвета. *M. scorodonius* (чесночный гриб) легко узнается по специфическому запаху чеснока. Гриб съедобен. *M. oreades* (опенок луговой) образует на лугах «ведьмины кольца» (рис. 122). Гриб съедобен, обладает бактерицидными свойствами, содержит марасмовую кислоту.

Род *Flammulina* (фламмулина). *F. velutipes* (опенок зимний) образует пучки плодовых тел на старых лиственных деревьях поздней



Рис. 122

Опенок луговой (*Marasmius oreades*):  
внешний вид плодовых тел и фрагмент «ведьминого кольца»

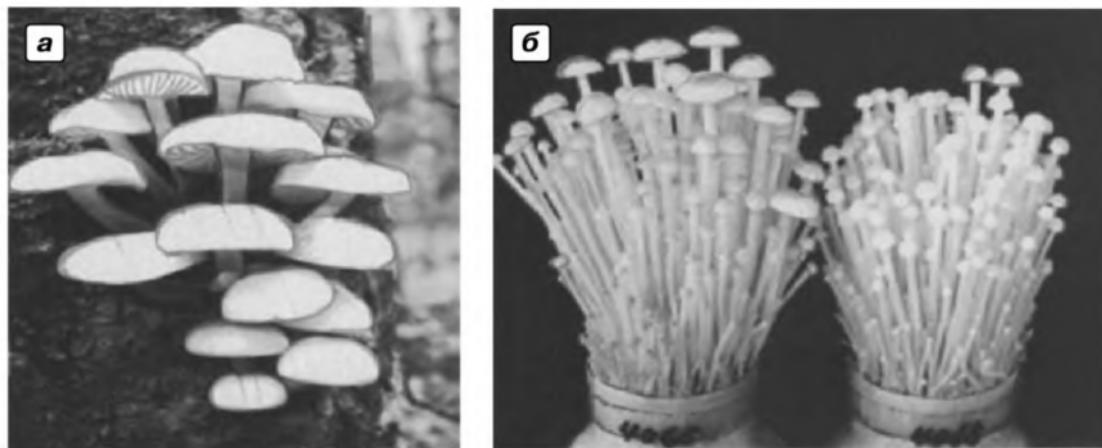


Рис. 123

Опенок зимний (*Flammulina velutipes*):

а — в природных условиях; б — искусственное выращивание.

осенью и даже зимой. Шляпки и пластинки его желтые, а ножки жесткие, черные, бархатистые. Гриб съедобен, культивируется. При выращивании в сосудах у плодовых тел вытягиваются ножки, которые используются в пищу вместе с маленькими шляпками (см. рис. 123).

Род *Armillaria* (армиллярия, опенок). Обитает на старых хвойных и лиственных деревьях, на пнях. Является факультативным паразитом, используется в пищу.

Семейство *Pleurotaceae*  
(плевротовые, вешенковые)

Грибы растут чаще всего в лесах на мертвой древесине. Плодовые тела с боковой или эксцентрической ножкой, редко — с центральной. Шляпки упругие, гименофор пластинчатый с пластинками белого или розоватого цвета. Многие виды рода *Pleurotus* (*P. ostreatus* (вешенка устричная), *P. pulmonarius* (вешенка легочная)) съедобны и обладают лечебными свойствами — противоопухолевой активностью и способностью снижения холестерина. Эти виды встречаются в природных условиях на древесине в основном лиственных деревьев и широко культивируются во многих странах (рис. 124).



Рис. 124  
Вешенка устричная (*Pleurotus ostreatus*):

*a* — в природных условиях; *б* — выращенная в контейнерах на остатках растительного происхождения.

Семейство *Pluteaceae*  
(плютеевые)

Многими авторами это семейство разделено на два семейства: *Pluteaceae* (плютеевые) и *Amanitaceae* (аманитовые, мухоморовые). В последнее время их объединяют

в одно семейство *Pluteaceae*. Плодовые тела довольно крупные, с пластинчатым гименофором. Пластинки свободные, светлые (розоватые, беловатые). Споровый порошок белый. Тип развития плодовых тел — гимнокарпный или гемиангиокарпный. Встречаются на древесине (род *Pluteus*) или на почве. Большинство видов — микоризообразователи. Много ядовитых видов. Распространены в основном в умеренных широтах.

**Род *Amanita* (мухомор).** Развитие плодовых тел гемиангиокарпное. К роду относятся ядовитые и съедобные виды. Все грибы этого рода — микоризообразователи. Поэтому не следует топтать «вредные» грибы в лесу, так как они играют огромную роль в жизни лесных экосистем. Наиболее опасна для человека *A. phalloides* (бледная поганка) (см. рис. 91). Она относится к ядовитым грибам с резко выраженным плазматоксическим действием.

Симптомы отравления проявляются не сразу, а лишь через 6...36 ч, в зависимости от количества съеденных грибов и состояния здоровья человека. Яды достигают головного мозга и воздействуют на нервные центры. В результате воздействия на деятельность желудка возникает рвота, понос, происходит обезвоживание организма, кровь сгущается. Развивается жажда, холодеют руки и ноги, появляются судороги. Продолжительность таких симптомов длится 2...6 суток. Впоследствии иногда наступает период мнимого благополучия, самочувствие становится лучше, но через 1...2 дня наступает стадия печеночной, печеночно-почечной недостаточности. Нарушается работа кровеносных сосудов, в которых задерживается кровь, кровяное давление падает. Происходит жировое перерождение печени, почек, сердца. Состояние человека резко ухудшается, и, как правило, при тяжелых отравлениях наступает смерть.

Ядовитые вещества бледной поганки разнообразны: фаллоидин, фаллоин, фаллоцин, фаллизин, аманитины, аманин и др. В целом из бледной поганки выделено 10 ядовитых веществ, но еще не все эти соединения изучены в достаточной степени, химическая природа некоторых из них не установлена. Для взрослого человека смертельная доза составляет 100 г гриба (примерно одна шляпка), для ребенка достаточно одной четвертой части шляпки. Тем не менее этот смертельно ядовитый гриб нашел применение в гомеопатии, где используется в микродозах для комплексного лечения различных заболеваний.

Бледную поганку легко можно спутать с зелеными сыроежками, зеленушкой (рядовкой зеленой). Формы бледной поганки, имеющие белые шляпки, похожи на шампиньоны. От сыроежек и зеленушки отличается наличием кольца на ножке и свободной вольвы. От шампиньонов — наличием свободной вольвы и цветом пластинок. Пластинки у бледной поганки белые, у шампиньонов — розоватые, желтоватые, впоследствии шоколадно-коричневые.

Другие виды этого рода — *A. muscaria* (мухомор красный), *A. pantherina* (мухомор пантерный), *A. citrina* (мухомор поганковидный, лимонный) — менее ядовиты, чем бледная поганка, но все же представляют опасность для человека. Мухомор красный используется в народной медицине наружно как болеутоляющее средство. Находит применение в гомеопатии. Мухоморами лечатся животные — лоси, белки.

Съедобными грибами являются *A. crocea*, *A. fulva* и др. (поплавки). У этих грибов нет кольца на ножке и остатков общего покрывала на шляпке. Вольва свободная. В Италии растет отличный съедобный гриб — *A. caesarea* (цезарский гриб). Блюда из этого гриба ценились на Лукулловых пирах наравне с жарким из соловьиных языков.

Род *Pluteus* (плютей). *P. cervinus* (плютей олений) обитает на разрушающейся древесине. Пластинки и споры розового цвета. Споры гладкие. Одним из отличительных микроскопических признаков его является наличие крупных цистид с роговидными выростами (рис. 125). Гриб съедобен.

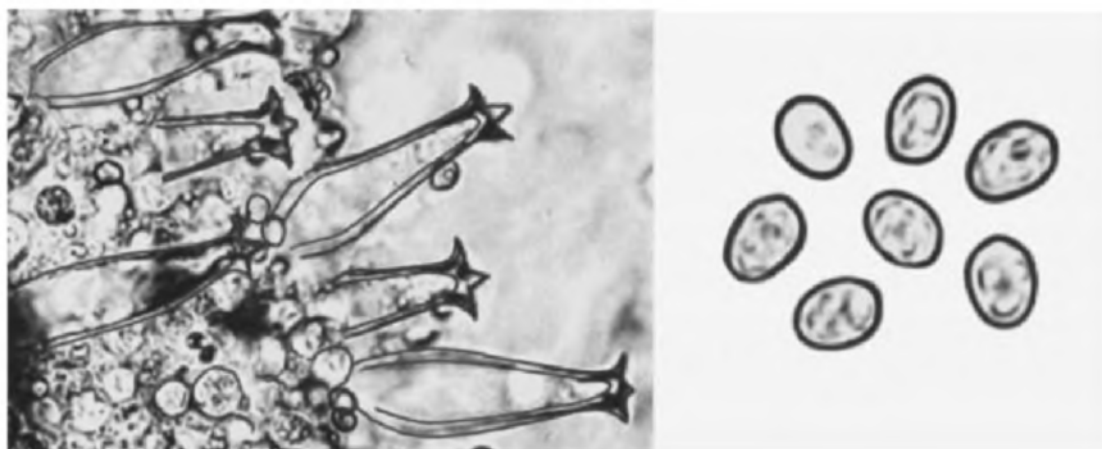


Рис. 125  
Плютей олений (*Pluteus cervinus*) — цистиды и споры



Рис. 126  
Вольвариелла масличная (*Volvariella volvacea*)

**Род *Volvariella* (вольвариелла).** *V. volvacea* (вольвариелла масличная) широко распространена в Юго-Восточной Азии. Это название гриб получил потому, что его выращивали в Китае около 300 лет назад на отходах масличной пальмы. Пластинки свободные, розовые, вольва свободная (рис. 126). Сейчас в Индии в качестве субстрата используют солому риса, банановые листья. Гриб обладает лечебными свойствами, используется для понижения кровяного давления.

#### Семейство *Agaricaceae* (агариковые, шампиньоновые)

Плодовые тела грибов чаще всего мяскомясистые, однолетние. Гименофор пластинчатый. Тип развития плодовых тел — открытый или полузакрытый. Споры светлые или темные, гладкие.

**Род *Agaricus* (шампиньон).** Грибы этого рода обитают как в лесах, так на лугах и полях, о чем говорят названия: шампиньон лесной, луговой, полевой. *A. bernardii* (шампиньон Бернара) растет даже в пустынях. Один из наиболее ценных видов в пищевом отношении — *A. bisporus* (шампиньон двуспоровый) (см. рис. 127а). Он приобрел значение в качестве сельскохозяйственной культуры во многих странах мира.

**Грибы-зонтики.** В настоящее время прежний род *Macrolepiota* (гриб-зонтик) разделен на несколько родов. Заслуживает внимания такой интересный вид, как *Macrolepiota procera* (гриб-зонтик высокий).

Свое название гриб получил за плоскую шляпку крупных размеров (до 30 см в диаметре), напоминающую зонтик. Он отличается длинной жесткой ножкой, до 30 см, с зигзагообразными полосами



Рис. 127

Грибы семейства *Agaricaceae* (агариковые, шампиньоновые):

*a* — шампиньон двуспоровый (*Agaricus bisporus*); *б* — гриб-зонтик высокий (*Macrolepiota procera*); *в* — гриб-зонтик девичий (*Leucoagaricus nymphaeum*).

(рис. 127б). Гриб съедобный. Шляпка его мяскомясистая. Ее можно жарить как блин. По вкусу напоминает куриное мясо. *Chlorophyllum rhacodes* (гриб-зонтик краснеющий) отличается тем, что его мякоть при механическом воздействии краснеет, а ножка не имеет зигзагообразных полосок. Типичный обитатель «муравьиных садов», он растет около муравейников. В Красные книги некоторых регионов включен *Leucoagaricus nymphaeum* (гриб-зонтик девичий), изящный гриб, имеющий плодовые тела небольшого размера (рис. 127в).

В последнее время к этому семейству причислены некоторые виды рода *Coprinus* (навозник). Например, *C. comatus* (навозник белый) характеризуется эфемерными плодовыми телами, гименофор которых при созревании расплывается в чернильную массу. Растет на почве, богатой органическими веществами, поэтому часто встречается в населенных пунктах, на городских газонах. Съедобный гриб.

### Семейство *Cortinariaceae* (паутильниковые)

Представители этого семейства являются одними из наиболее распространенных в лесных ценозах. Плодовые тела имеют чаще всего шляпку и центральную ножку, отличаются размерами, окраской. Для многих видов характерен

гемиангиокарпный тип развития базидиом. Гименофор пластинчатый, вначале закрыт паутинистым частным покрывалом (**кортина**), оставляющим впоследствии на ножке или по краю шляпки волоконца. Иногда на ножке формируются пояски. Реже частное покрывало бывает пленчатым, либо отсутствует. Пластинки разных оттенков буроватого и фиолетового цвета. Споровый порошок ржаво-бурый. Споры окрашенные, часто с неровной поверхностью (бородавчатые), иногда гладкие. Эти грибы являются в основном микоризообразователями, реже поселяются на древесине, подстилке, среди мхов.

Съедобные виды немногочисленны, среди них имеются ядовитые. Например, *Cortinarius orellanus* (**паутинник оранжево-красный**) (рис. 128а) содержит смертельно ядовитые токсины — **орелланины** (сборная группа ядовитых веществ — полипептидов, структура которых окончательно не установлена). Симптомы отравления появляются лишь на 3...14 сутки, поэтому отравление этим грибом более опасно, чем бледной поганкой.

В Красные книги некоторых регионов внесен *Cortinarius violaceus* (**паутинник фиолетовый**).

Род *Cortinarius* (**паутинник**). Наиболее крупный род семейства. Многие виды в молодом состоянии имеют



Рис. 128

Грибы из семейства *Cortinariaceae* (паутинниковые):

а — паутинник оранжево-красный (*Cortinarius orellanus*); б — галерина (*Galerina* sp.) [35]; в — паутинник браслетчатый (*Cortinarius armillatus*); г — колпак кольчатый (*Rozites caperatus*).

фиолетовый оттенок, впоследствии часто исчезающий, что является важным диагностическим признаком. Частное покрывало паутинистое, в ряде случаев остается в виде поясков на ножке. Например, у *C. armillatus* (паутинник браслетчатый), часто встречающегося в березняках и смешанных лесах, на ножке есть несколько поясков красного цвета (рис. 128в). Споры бугорчатые. Цистиды чаще всего отсутствуют. Все виды этого рода — микоризные грибы, играющие огромную роль в функционировании лесных экосистем. В основном в пищу не используются. Смертельно ядовитый гриб — *C. orellanus* и близкие к нему виды.

Род *Galerina* (галерина). Включает большое количество видов грибов с плодовыми телами небольших размеров (рис. 128б). Шляпка часто колокольчатая, просвечивающая по краю. Цистиды имеются. Споры гладкие или бугорчатые. При внешнем сходстве виды галерин хорошо различаются по микроскопическим признакам. Обитают во влажных местах среди мхов (в том числе сфагновых), на почве и древесине.

Род *Rozites* (розитес). Широко распространен в сосновых лесах умеренных широт хороший съедобный гриб — *R. caperatus* (колпак кольчатый). Отличается охристо-дымчатой шляпкой и наличием кольца на ножке (рис. 128г).

Следует отметить род *Inocybe* (волоконница), большой по количеству видов и широко распространенный в лесах. Этот род либо входит в состав семейства *Cortinariaceae* (паутинниковые), либо

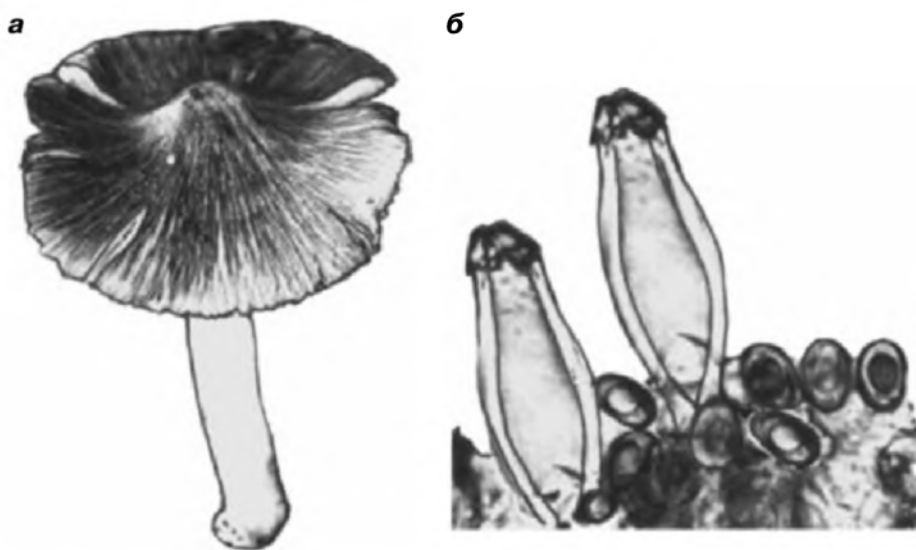


Рис. 129

Грибы из семейства *Cortinariaceae* (паутинниковые):

а — плодовое тело волоконницы трещиноватой (*Inocybe rimosa*); б — цистиды с кристаллами и споры волоконницы землисто-пластинчатой (*Inocybe geophylla*).

является центральным родом семейства *Inocybaceae* (волоконнице-вые). Виды рода имеют плодовые тела средних или небольших размеров со шляпкой и ножкой. Запах грибов обычно неприятный. Шляпка коническая, колокольчатая, часто растрескивающаяся на волокна (рис. 129а). Виды хорошо различаются микроскопическими признаками (имеются цистиды на пластинках, ножке; споры угловатые, гладкие (рис. 129б)). Все представители рода — микоризные грибы. Есть ядовитые виды.

### Семейство *Strophariaceae* (строфариевые)

Представители этого семейства широко распространены, многие являются космополитами. Плодовые тела различаются размерами. Тип развития грибов — полузакрытый. Может быть частное покрывало, остающееся на ножке в виде кольца. Шляпка часто ярко окрашена: желтая, буро-красная, оливково-желтая. У *Stropharia aeruginosa* (строфария сине-зеленая) необычная сине-зеленая окраска шляпки. Пластинки прикрепленные или приросшие, от спор становятся темными — бурыми, фиолетово-бурими. Споровый порошок темный, у многих — почти черный. Ножка обычно длинная, жесткая, волокнистая или же чешуйчатая. Строфариевые грибы являются сапротрофами на древесине, различных растительных остатках, угле. Некоторые виды обитают на почве. Немногие виды относятся к паразитам древесных растений. В основном грибы несъедобны, но некоторые виды используются в пищу (*Kuehneromyces mutabilis* (опенок летний)). Есть ядовитые (*Hypholoma fasciculare* (ложноопенок серно-желтый)) и галлюциногенные грибы (*Psilocybe sp.* (псилоцибе)).

Род *Hypholoma* (гифолома). Виды этого рода обитают среди мхов, в том числе сфагновых, а также поселяются на пнях, разлагающейся древесине. Наиболее известны три вида гифолом, растущих большими группами на пнях и древесине, называемых ложными опятами. Для *H. carnoides* (ложноопенок серопластинковый) характерны пластинки светло-серого цвета, которые впоследствии по мере созревания спор становятся фиолетово-бурими. Шляпка желтовато-оранжевая, мякоть с приятным вкусом. Гриб считается съедобным, но его легко спутать с ядовитыми ложными опятами: серно-желтым и кирпично-красным. *H. fasciculare* (ложноопенок



Рис. 130  
Опенок летний (*Kuehneromyces mutabilis*)

серно-желтый) отличается серно-желтым цветом плодовых тел, горьким вкусом. Пластинки зеленовато-желтые. *H. lateritium* (ложно-опенок кирпично-красный) со шляпками кирпично-красного цвета, с беловато-серыми пластинками (впоследствии оливково-бурыми), горьким вкусом.

Род *Kuehneromyces* (кюнеромицес). *K. mutabilis* (опенок летний) растет группами на пнях и древесине (рис. 130). Съедобный гриб. От ложных опят отличается неяркой желто-коричневой шляпкой (центр шляпки светлее, край — темнее) и повисающим бурым кольцом на ножке. Пластинки довольно светлые, кремово-буроватые. Гриб выращивается в некоторых странах на древесных остатках.

Род *Stropharia* (строфария). Грибы поселяются на разных субстратах (древесине, почве, угле). Отличительные признаки — кольцо на ножке и темные споры (чаще всего споровый порошок черный). Культивируется *S. rugoso-annulata* (кольцевик).

Род *Pholiota* (чешуйчатка). Грибы обычно с чешуйчатой шляпкой, чаще всего растут группами на древесине. На углях (пожарища, кострища) встречается *Ph. carbonaria* (чешуйчатка угольная). Некоторые виды съедобны, например *Ph. aurivella* (чешуйчатка золотистая).

Род *Psilocybe* (псилоцибе). Грибы с мелкими плодовыми телами: *P. mexicana* (псилоцибе мексиканская), *P. semilanceata* (псилоцибе полуланцетная) и др. Содержат галлюциногенные вещества — псилоцибин и псилоцин. Кроме них, выделены еще два алкалоида — беоцистин и норбеоцистин. Содержание этих веществ

незначительное, но даже этого достаточно, чтобы вызвать в коре головного мозга патологический процесс, приводящий к образованию серотина, что, в свою очередь, *может способствовать развитию психических заболеваний*. В целом употребление галлюциногенных грибов без врачебного контроля очень опасно.

ПОРЯДОК *Russulales*  
(РУССУЛАЛЬНЫЕ)

Принадлежность порядка к классу окончательно не установлена. Порядок включает представителей гастероидных, афиллофороидных и агарикоидных базидиомицетов. Из агарикоидных грибов к порядку относится одно семейство, характеристика которого приводится ниже.

Семейство *Russulaceae*  
(сыроежковые)

Плодовые тела со шляпкой и центральной ножкой. Виды, относящиеся к семейству, отличаются гетеромерной мякотью: в мякоти, кроме гиф, имеются скопления округлых клеток — **сфероцист** (см. рис. 117). Вследствие этого плодовые тела хрупкие, ломкие. У млечников в трате имеются гифы, содержащие млечный сок. Тип развития большинства видов — гимнокарпный, открытый (за исключением некоторых тропических видов с ангиокарпным типом развития). Гименофор пластинчатый. Споры светлые, бородавчатые, шиповатые, отличаются разнообразием орнаментации оболочки (рис. 131).



Рис. 131

Некоторые варианты орнаментации спор сыроежковых

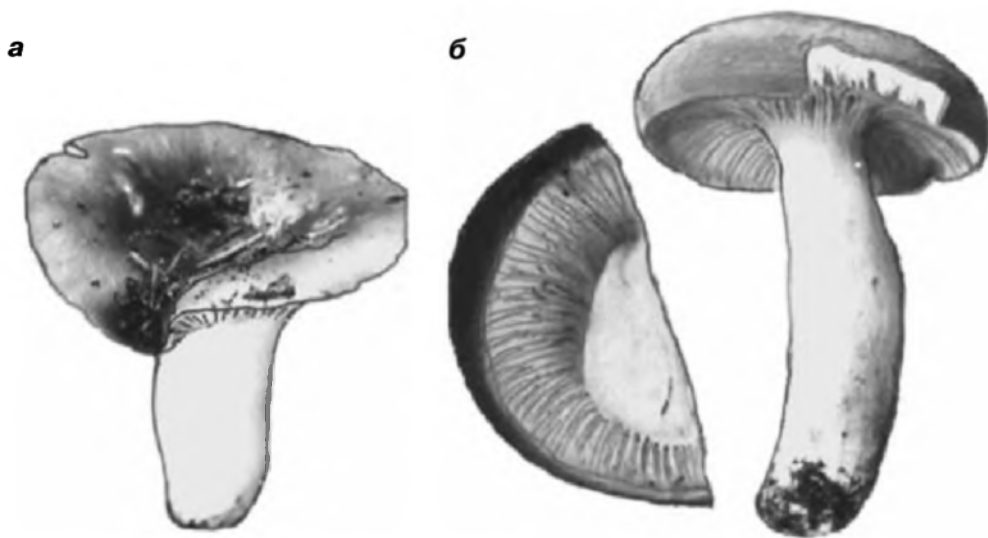


Рис. 132

Грибы из семейства *Russulaceae* (сыроежковые):

*a* — сыроежка пищевая (*Russula vesca*); *б* — подмолочник, молочай (*Lactarius volemus*).

Скульптурные образования оболочки спор окрашиваются реактивом Мельцера, содержащим йод, в синий цвет. Споровый порошок белый, кремовый, желтый. На пластинках, в кутикуле, часто встречаются цистиды. Представители семейства — облигатные микоризообразователи, вступающие в симбиоз с древесными растениями и кустарниками с образованием эктомикоризы. Наиболее распространенные и обширные роды — *Russula* (сыроежка) и *Lactarius* (млечник, груздь).

**Род *Russula* (сыроежка).** Шляпки характеризуются разнообразной, часто яркой и пестрой окраской. Ножка хрупкая, с ватообразной мякотью. Некоторые виды имеют горький или жгучий вкус. Практически все виды съедобны. В сосновых лесах встречается *R. vesca* (сыроежка пищевая) с плотной мякотью и лиловато-розовой окраской шляпки (рис. 132*a*). К ядовитым видам причисляют *R. emetica* (сыроежка жгучеедкая), так как она содержит ядовитое вещество мускарин, имеющееся в мухоморах. Растет этот гриб в сырых местах, часто на сфагновых болотах, имеет яркую розовую шляпку. Ножка и пластинчатый гименофор белого цвета.

**Род *Lactarius* (млечник, груздь).** Все грибы этого рода содержат млечный сок, который может быть белым,

оранжевым, лиловым и т. д. На воздухе окраска млечного сока изменяется, что имеет значение как диагностический признак. Например, оранжевый млечный сок *L. deliciosus* (**рыжик**) на воздухе зеленеет, у *L. resimus* (**груздь настоящий**) белый млечный сок становится серно-желтым. *L. volemus* (**подмолочник, молочай**) получил свое русское название из-за обильного белого млечного сока (рис. 132б). Ядовитых видов в этом роде нет, но встречаются несъедобные, обладающие неприятным запахом. Например, *L. helvus* (**млечник серо-розовый**), типичный обитатель сфагновых болот, имеет запах кумарина.

**КЛАСС *Urediniomycetes*  
(УРЕДИНИОМИЦЕТЫ,  
РЖАВЧИННЫЕ ГРИБЫ)**

Представители класса являются паразитами растений, реже — животных. Поражаемые органы растений покрываются пятнами или полосками ржавого цвета, поэтому грибы и получили название — ржавчинные.

Они имеют ряд особенностей:

- плодовые тела не образуются;
- мицелий септированный, с простыми септами, пряжки отсутствуют (за редким исключением);
- отличительный признак, свойственный только ржавчинным грибам, — состав клеточной оболочки, основным компонентом которой является манноза (есть глюкоза, галактоза, фукоза);
- базидии с поперечными перегородками (фрагмобазидии) развиваются из покоящейся споры (**телиоспоры**), представляющей собой специальное образование в цикле развития;
- половой процесс — **сперматизация**. Мужские гаметы (**спермации**) лишены подвижности, женские гаметы отсутствуют;
- в циклах развития преобладает дикариотичная стадия, но есть гаплоидная и диплоидная;
- класс включает несколько порядков, наиболее обширный из которых — порядок *Uredinales* (уредиальные, ржавчинные грибы).

ПОРЯДОК *Uredinales*  
(УРЕДИНАЛЬНЫЕ, РЖАВЧИННЫЕ ГРИБЫ)

К порядку относятся паразитические грибы, поражающие растения, в том числе культурные, разных систематических групп. Наносят большой ущерб сельскому и лесному хозяйствам. Широко распространены на планете.

В циклах развития грибов существует несколько стадий, сменяющих друг друга, т. е. у них хорошо выражен плеоморфизм. В зависимости от количества стадий развития гриба и числа растений, на которых они развиваются, выделяют следующие группы.

1. Цикл развития может проходить на одном растении — **однохозяйные виды** (ржавчина подсолнечника, льна) или на разных — **разнохозяйные виды** (ржавчина рябины: поражаются можжевельник и рябина; ржавчина тростника: поражаются тростник и крушина; стеблевая ржавчина пшеницы: поражаются пшеница и барбарис).

2. Грибы, у которых наблюдаются все стадии развития, являются грибами с **полным циклом развития**. К грибам с **неполным циклом развития** относятся те представители, у которых имеются не все стадии развития, а лишь некоторые из них. Часто такие виды грибов встречаются в умеренных широтах с коротким вегетационным периодом.

Семейство *Rustiniaceae*  
(пукциНИЕВЫЕ)

**Род *Rustinia* (пукциния).** Примером разнохозяйного гриба с полным циклом развития является возбудитель стеблевой ржавчины злаков *Rustinia graminis* (схема представлена на рис. 133). В цикле развития гриба участвуют два вида растений — барбарис и злаки. Гриб гетероталличен. Все стадии развития, образующиеся на растениях, принято нумеровать от 0 до IV.

**Развитие гриба происходит следующим образом.** Весной гаплоидные базидиоспоры пукцинии (с разным половым знаком «+» или «-»), попав на лист, прорастают ростковой гифой, которая через эпидерму или устьица проникает в ткани листа. Гриб распространяется по межклетникам, а в клетки отходят гаустории.

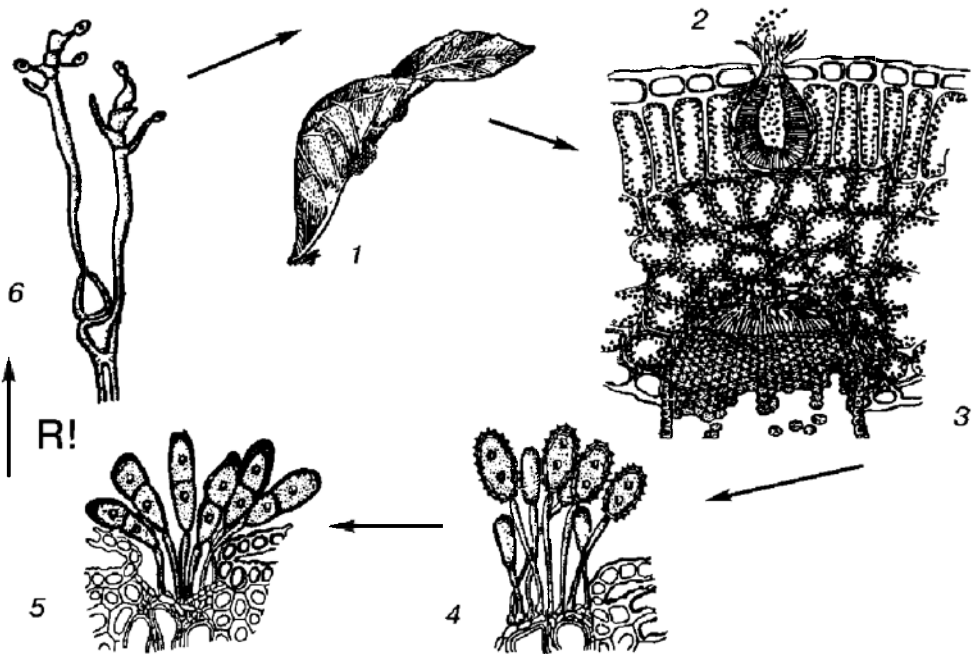


Рис. 133  
Цикл развития *Puccinia graminis*  
(стеблевой ржавчины злаков):

1 — внешний вид пораженного листа барбариса; 2 — спермогонии (пикнии) со спермациями; 3 — эции с эциоспорами; 4 — урединии с урединоспорами на злаках; 5 — телии с телиоспорами на злаках; 6 — базидии с базидиоспорами.

• На верхней стороне листа барбариса появляются оранжевые точки. Это **спермогонии** (= **пикнии** с половым знаком «+» или «-»). На поперечном разрезе листа они видны в виде погруженных в паренхиму кувшинообразных тел, состоящих из гаплоидного мицелия, клетки которого содержат оранжевые капли масла (рис. 134). Со дна спермогония отпочковываются **пикноспоры**, выполняющие функцию мужских половых клеток **спермациев**, которые попадают на поверхность листа через отверстие в спермогонии. Они не способны к распространению инфекции, не прорастают мицелием (стадия 0; набор хромосом  $n$ ).

• Спермации (допустим, с половым знаком «+») во время дождя или посредством насекомых попадают на воспринимающие

Воспринимающие гифы



Рис. 134  
Разрез через спермогоний

(женские) гифы (с половым знаком «-»), выступающие со дна пикний. В результате слияния цитоплазмы клеток происходит половой процесс — **сперматизация**. Дикариотичная клетка производит мицелий ( $n + n$ ), внедряющийся в ткани листа (мицелий межклеточный, с гаусториями). Дикариотизация мицелия может происходить и внутри листа при слиянии клеток гаплоидного мицелия от двух пикний с разными половыми знаками.

- Впоследствии на нижней стороне листа можно видеть новое спороношение оранжевого цвета — **эции с эциоспорами** (стадия I, набор хромосом  $n + n$ ) (рис. 135).

При образовании эциев мицелий дифференцируется на спороносную часть и однослойную стенку (псевдоперидий). Под давлением образующихся эциоспор, соединенных цепочками, перидий разрывается на лопасти. Эциоспоры разносятся ветром. Они не способны заражать барбарис, так как потребности дикариотичного мицелия гриба-паразита меняются. При попадании эциоспор на листья злаков образуются гифы, внедряющиеся через устьица в листья и стебли.

- На стеблях появляется летнее спороношение в виде ржавых полосочек — **урединии с урединиоспорами** (стадия II, набор хромосом  $n + n$ ). Одноклеточные урединиоспоры служат для массового заражения злаков. Образуется несколько поколений урединиоспор. В короткое время инфекция может поразить все поле.

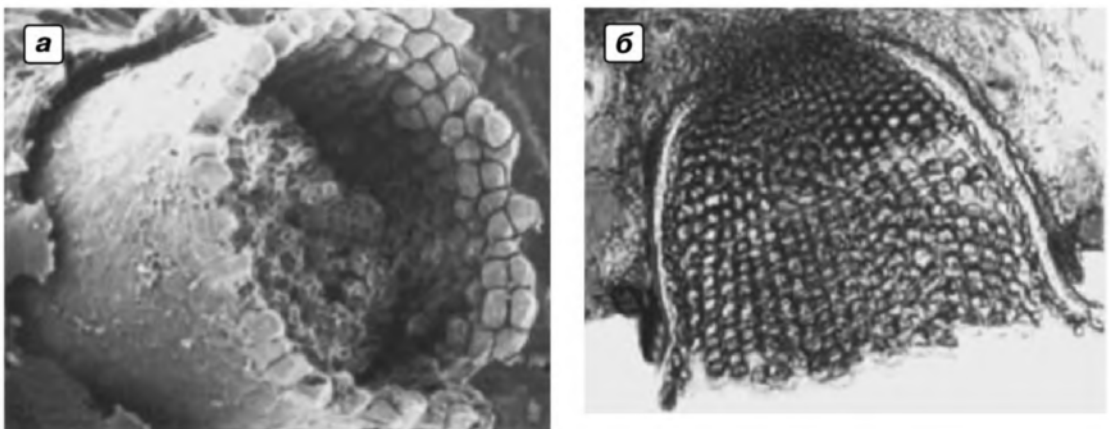


Рис. 135

Эции с эциоспорами *Puccinia graminis*:

*a* — внешний вид; *б* — продольный разрез.

• На месте урединий формируются телии с телиоспорами (стадия III, набор хромосом  $n + n$ , затем  $2n$ ). Телии имеют черную окраску, а телиоспоры являются двухклеточными с толстой оболочкой (рис. 136). После перезимовки на соломе в телиях происходит слияние ядер (кариогамия).



Рис. 136  
Телиоспоры  
*Puccinia graminis*

Впоследствии диплоидное ядро редукционно делится, телиоспора весной прорастает **фрагмобазидией** с гаплоидными спорами (стадия IV, набор хромосом  $n$ ). Споры попадают на лист барбариса, образуя спермогонии.

Таким образом, при развитии разнохозяйинного вида можно обнаружить следующие **типы спороношений**:

**0** — спермогонии (пикнии) со спермациями (пикноспорами). Не вызывают заражения, но участвуют в половом процессе сперматизации. Набор хромосом  $n$ .

**I** — эции с эциоспорами. Набор хромосом  $n + n$ .

**II** — урединии с урединиоспорами. Образуется несколько поколений, что способствует массовому заражению растений. Набор хромосом  $n + n$ .

**III** — телии с телиоспорами. Служат для перезимовки гриба. Набор хромосом  $n + n$ , затем  $2n$ .

**IV** — базидии с базидиоспорами. Развиваются весной. Набор хромосом  $n$ .

### ХАРАКТЕРИСТИКА НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *Puccinia*

Другие виды этого рода являются паразитами многих сельскохозяйственных культур.

***Puccinia striiformis* (желтая ржавчина пшеницы).** Имеет неполный цикл развития. Есть урединиоспоры и телиоспоры. Урединии лимонно-желтые, прикрыты эпидермой. Промежуточный хозяин неизвестен. Гриб может поражать 23 вида злаковых растений.

***Puccinia recondita* (бурая (листовая) ржавчина пшеницы и ржи).** Поражаются листья всходов и взрослых растений. Разнохозяйинный вид. Растения-хозяева: пшеница и василистник (*Thalictrum*); рожь



Рис. 137  
Телиоспоры  
*Ruccinia coronata*

и сорные растения семейства бурачниковые. Поражение растений приводит к уменьшению ассимиляционной поверхности листьев, что снижает качество зерна. Характерная особенность — телиоспоры прорастают базидиями с базидиоспорами практически без периода покоя. Гриб зимует в виде урединий с урединиоспорами, поэтому может развиваться по неполному циклу.

**Меры борьбы:** севооборот, внесение минеральных удобрений с повышенными дозами калия и фосфора, обработка зерна микроэлементами, уничтожение дикорас-

тущих злаков и промежуточных хозяев, обработка вегетирующих растений фунгицидами. Устойчивых сортов нет, но некоторые поражаются в меньшей степени.

***Ruccinia coronata* (корончатая ржавчина овса).** Разнохозяйный вид с полным циклом развития. Растения-хозяева: овес и крушина (*Rhamnus*). Гриб вызывает преждевременное усыхание листьев. Телиоспоры булабовидные с выростами различных размеров и формы в виде короны (рис. 137). Зимует гриб в телиостадии. Корончатая ржавчина — одна из наиболее опасных болезней овса. Снижение урожая может достигать 10...20% и более, вплоть до полной потери.

**Меры борьбы:** использование устойчивых и раннеспелых сортов, химических и биологических фунгицидов.

***Ruccinia helianthi* (ржавчина подсолнечника).** Однохозяйный вид с полным циклом развития. Зимует гриб в телиостадии, весной прорастает. Источники инфекции — урединиоспоры и телиоспоры.

**Меры борьбы:** удаление растительных остатков, выведение устойчивых сортов. Устойчивые сорта были получены В. С. Пустовойтом (1960) с использованием дикого техасского подсолнечника (*Helianthus ruderalis*).

#### Характеристика некоторых родов ржавчинных грибов

**Род *Gymnosporangium* (гимноспорангиум)** (семейство *Rucciniaceae* (пукциНИЕВЫЕ)). К роду относится около 40 видов, чаще всего разнохозяйных. Эции развиваются на кустарниках и деревьях из семейства розоцветные, телии — на можжевельнике. Урединий нет, цикл развития неполный. Такова, например, *G. cornutum* (ржавчина рябины

и можжевельника). Эции в виде рожков, вскрывающихся продольными трещинами, довольно часто встречаются на нижней стороне листьев рябины в естественных условиях. Телиоспоры имеют длинные ножки, которые ослизняются и сливаются вместе в студенистую массу (рис. 138а, б).

Род *Melampsora* (мелампсора (семейство *Melampsoraceae* (мелампсоровые))). *M. populnea* (сосновый вертун, или ржавчина побегов сосны). Растения-хозяева — сосна (I) и осина, тополь (II, III). Поражаются всходы, сеянцы сосен в естественных условиях и в питомниках. Эции развиваются на хвое и побегах. В последнем случае побеги искривляются, развивается многовершинность (рис. 138в, г). Поражение способствует образованию внутренних пороков древесины. Гриб интенсивно развивается теплой влажной весной, особенно вблизи осинников. Урединии и телии образуются на листьях осины, тополя. Телиоспоры без ножек, срстаются боками, образуя чаще всего плоские корочки.

**Меры борьбы:** удаление около питомников осин, опрыскивание сосен фунгицидами.

*M. lini* (ржавчина льна). Однохозяйный гриб с полным циклом развития. Наносит большой ущерб, так как вызывает снижение качества волокна льна. Поражение более интенсивно проявляется при влажной погоде и умеренной температуре воздуха (16...22°C).

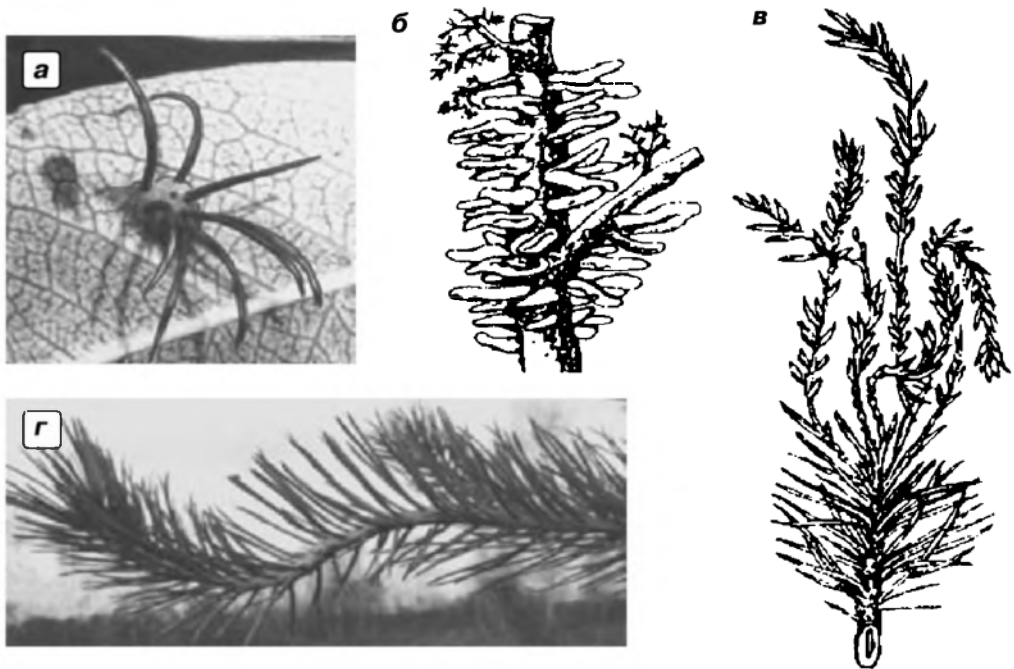


Рис. 138

Ржавчинные грибы. Ржавчина рябины и можжевельника (*Gymnosporangium cornutum*):

а — эции на рябине; б — телии на можжевельнике [60]. Сосновый вертун (*Melampsora populnea*): в, г — искривление ветвей.



Рис. 139  
Ржавчинные грибы:

1 — ржавчина шишек ели, шишки с эциями (*Pucciniastrum areolatum*);  
2, 3 — ржавчинный рак пихты (*Melampsorella caryophyllacearum*) (2 — «ведьмина метла» с опавшей пораженной хвоей; 3 — пораженный ствол с опухолью, превращающейся в открытую рану) [60].

**Род *Pucciniastrum* (пукциниаструм)** (семейство *Pucciniastraceae* (пукциниастровые)). *P. areolatum* (ржавчина шишек ели). Разнохозяйный вид с полным циклом развития. Растения-хозяева: ель (I) и черемуха (II, III). Эции округлые, темно-коричневые, с твердой оболочкой, располагаются на чешуйках женских шишек (рис. 139, 1). Семена в таких шишках не образуются. Пораженные шишки с растопыренными чешуйками остаются на деревьях дольше здоровых шишек. Весной эциоспоры выпадают и заражают листья черемухи. Урединии развиваются на верхней стороне листа, телии — на нижней. Гриб зимует на листьях черемухи, весной образуются базидии с базидиоспорами, которые заражают молодые шишки ели. Впоследствии в них развиваются эции, споры которых поражают листья черемухи следующей весной. Гриб, таким образом, имеет двухлетний цикл развития.

**Род *Melampsorella* (мелампсорелла)** (семейство *Pucciniastraceae* (пукциниастровые)). *M. caryophyllacearum* (ржавчинный рак пихты) (рис. 139, 2, 3). Разнохозяйный вид с полным циклом развития. Растения-хозяева: пихта (I) и растения семейства гвоздичных (II, III). Базидиоспоры развиваются на молодых побегах пихты, вызывая образование муфтообразных утолщений.

На следующий год, весной, из почек зараженных побегов вырастает «ведьмина метла» с короткой желто-зеленой хвоей, на которой образуются эции. «Ведьмины метлы» могут жить до 20 лет. Из ветвей грибница проникает в ствол, камбий отмирает, образуется опухоль с трещинами, через которые проникают грибы, вызывающие гниль древесины, и насекомые — стволловые вредители. Урединии и телии образуются на звездчатке (*Stellaria*), ясколке (*Cerastium*) и др.

КЛАСС *Ustilaginomycetes* (= *Ustomycetes*)  
(УСТИЛАГИНОМИЦЕТЫ,  
ГОЛОВНЕВЫЕ ГРИБЫ)

Представители класса являются паразитами растений.

В циклах развития преобладает дикариотичная стадия, но есть гаплоидная и диплоидная стадии. Гаплоидная стадия чаще всего дрожжеподобная.

Мицелий дикариотичный, септированный, с простыми септами, часто с пряжками (у рода *Tilletia* пряжек нет). Распространяется по межклетникам, в клетки отходят гаустории.

Головневые грибы поражают практически любой орган, распространяясь по всему растению. В области контакта гриба и клетки растения-хозяина возникает особая зона взаимодействия.

На концах дикариотичных гиф или внутри них образуются толстостенные споры (головневые споры, **устоспоры**). Часто перезимовка гриба происходит именно в виде устоспор. Ядра сливаются (кариогамия) обычно в молодых устоспорах, а мейоз происходит непосредственно перед их прорастанием.

Клеточная стенка многослойная, хитиново-глюкановая.

Плодовые тела не образуются.

Базидии с поперечными перегородками (фрагмобазидии) развиваются на мицелии или из покоящейся споры — устоспоры (*Tilletia caries* имеет холобазидии).

Половой процесс — **соматогамия**.

Класс включает несколько порядков, наиболее обширные из которых следующие:

**1. Порядок *Ustilaginales* (устилагинальные, головневые грибы).** Например, семейство *Ustilaginaceae* (устилагиновые, головневые), род *Ustilago* (устилаго).

**2. Порядок *Urocystidiales* (уроцистидиальные).** Например, семейство *Urocystidiaceae* (уроцистидиовые), род *Urocystis* (уроцистис).

У разных видов грибов развитие устоспоры возможно двумя путями:

1) устоспора прорастает без периода покоя септированной базидией, состоящей из четырех гаплоидных клеток

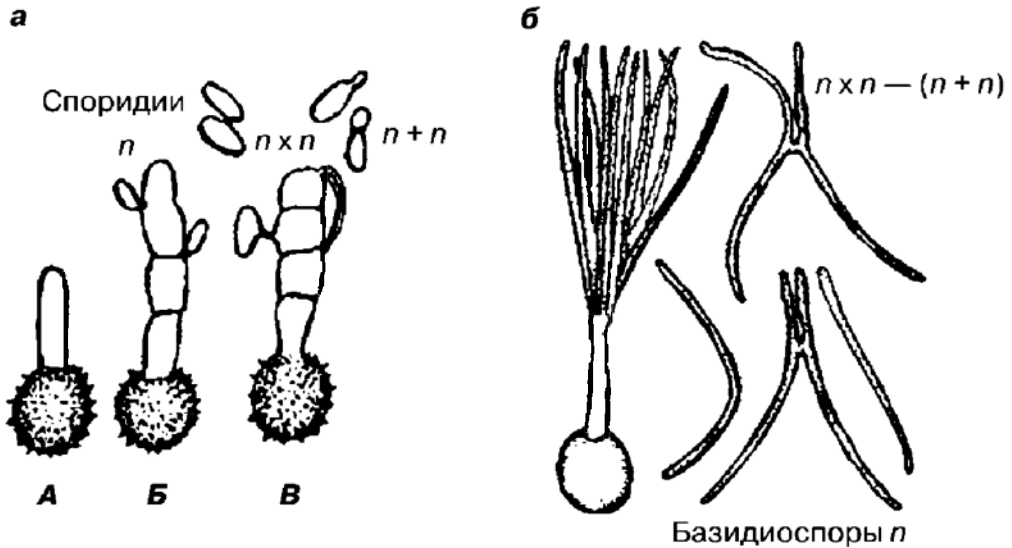


Рис. 140  
Развитие устоспоры:

*a* — последовательные стадии формирования споридиев у грибов рода *Ustilago* [46]; *б* — прорастание устоспоры на зерновке пшеницы с образованием базидии с базидиоспорами (твердая головня пшеницы (*Tilletia caries*)) [34].

(= промицелий). На клетках промицелия образуются базидиоспоры (споридии) эллипсоидной формы. Споридии и клетки промицелия способны почковаться. Дикариотизация возможна при слиянии как споридий, так и клеток промицелия (рис. 140*a*);

2) из перезимовавшей устоспоры после редукционного деления образуется холобазидия с гаплоидными базидиоспорами (род *Tilletia*), которые копулируют с образованием дикариотичного мицелия (рис. 140*б*).

ПОРЯДОК *Ustilaginales*  
(УСТИЛАГИНАЛЬНЫЕ,  
ГОЛОВНЕВЫЕ ГРИБЫ)

**Паразиты растений.** Пораженные органы (чаще всего генеративные) покрыты массой темноокрашенных спор, поэтому выглядят как обугленные, опаленные огнем. Отсюда и название этих грибов. Другие симптомы поражения — угнетение роста растений и интенсивное кущение. Устоспоры одиночные, с толстой оболочкой, имеющей различные выросты.

Наиболее обширно семейство *Ustilaginaceae* (головневые) с центральным родом *Ustilago* (устилаго).

### Характеристика наиболее важных представителей

**Род *Ustilago* (устилаго).** *U. tritici* (пыльная головня пшеницы). Цикл развития пыльной головки пшеницы показан на рис. 141. Заболевание проявляется в период цветения. Пораженные соцветия выглядят как обожженные, так как вместо цветков образуется масса устоспор, которые разносятся ветром и попадают на здоровые растения. Происходит массовое поражение цветков растений.

Споры без периода покоя прорастают промицелием, клетки которого копулируют между собой, и дикариотичный мицелий внедряется в зародыш формирующегося зерна.

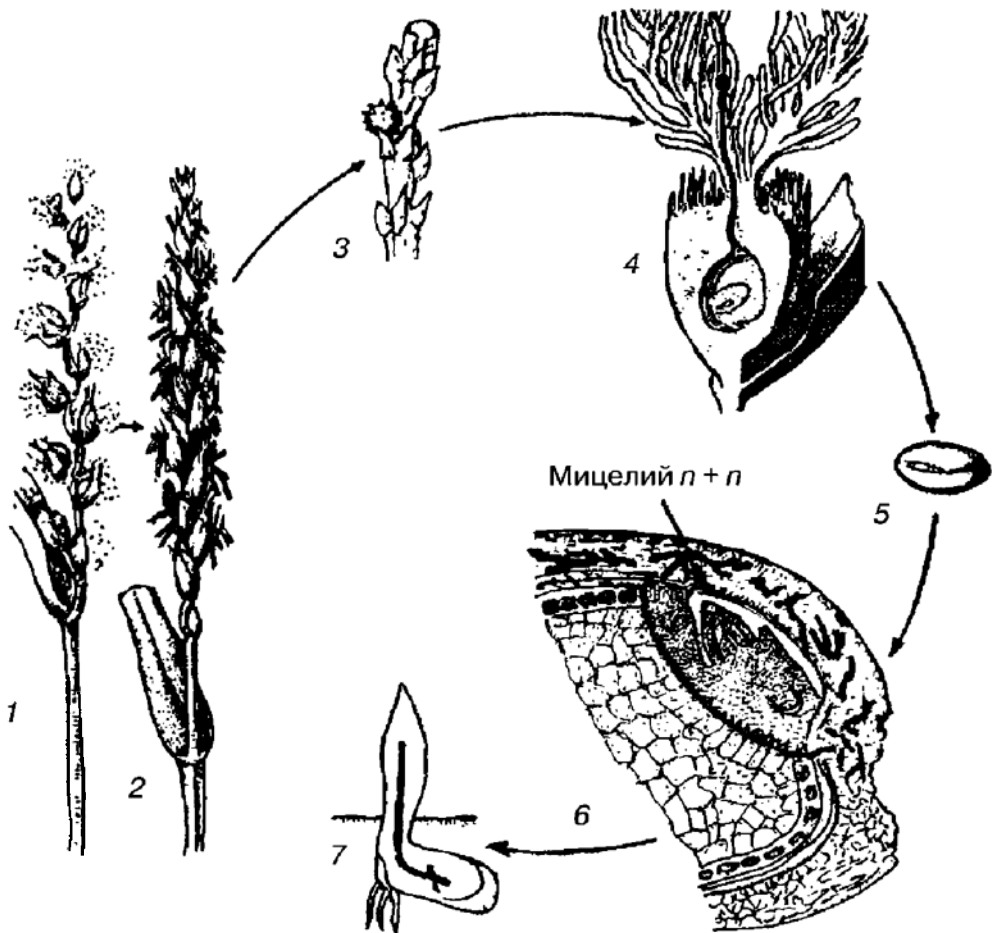


Рис. 141

Цикл развития пыльной головки пшеницы (*Ustilago tritici*):

1, 2 — рассеивание и перенос устоспор на цветущие растения; 3 — споры на рыльце цветка; 4 — копуляция клеток промицелия и прорастание дикариотичного мицелия в зародыш семени; 5 — зараженное зерно (внешне не отличается от здорового); 6 — разрез зараженной зерновки под микроскопом; 7 — прорастание грибки [34].

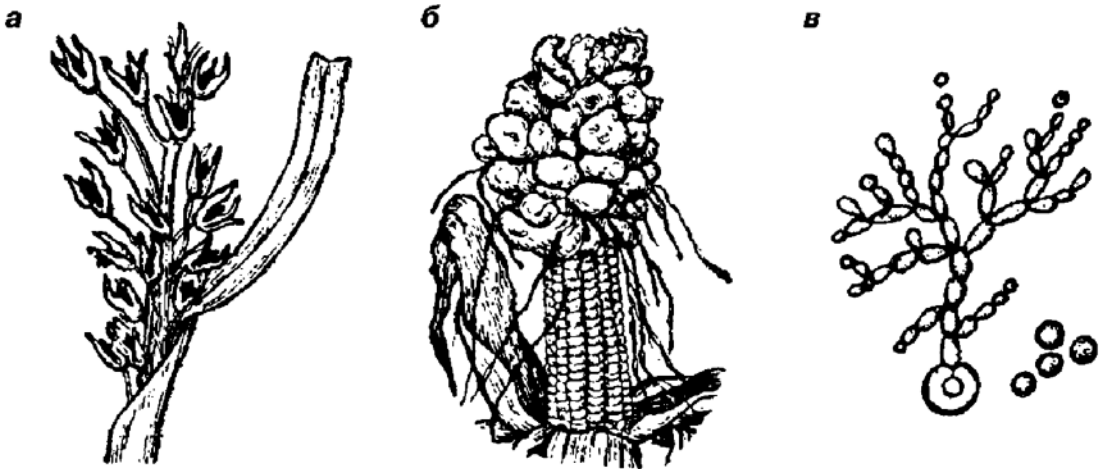


Рис. 142

Внешний вид растений, пораженных головневыми грибами:

*a* — внешний вид овса, пораженного *Ustilago avenae* (пыльной головней); *b* — внешний вид початка кукурузы, пораженного *Ustilago maydis* (пузырчатой головней кукурузы); *в* — образование споридиев [34].

Пораженная зерновка внешне не отличается от здоровой. Гриб зимует в зародыше зерновки в виде мицелия. При прорастании зерновки трогается в рост и мицелий. К моменту цветения он достигает цветков и распадается на отдельные споры ( $n + n$ ).

**Меры борьбы** с этим заболеванием затруднены, так как инфекция находится внутри зерновки, которую невозможно отличить от здоровой. Обычно зерно, собранное с полей, где была замечена пыльная головня, не используют как посевной материал. В тех случаях, когда все же необходимо сеять именно это зерно, его предварительно замачивают в воде. Мицелий внутри зерновки трогается в рост. В это время температуру воды повышают, мицелий погибает, а зерно высушивают, доводя до кондиции.

*U. avenae* (пыльная головня овса). Заболевание проявляется в период цветения (рис. 142*a*). В развивающемся соцветии мицелий распадается на телиоспоры. Гриб зимует в виде телиоспор на поверхности зерна. Или под кроющими чешуями пленчатого зерна образуется дикариотический мицелий, дающий покоящиеся клетки (геммы). При прорастании зараженного зерна гриб внедряется в проросток.

*U. maydis* (пузырчатая головня кукурузы). Развивается грибок на различных органах растения: соцветиях,

молодых междоузлиях. Заражение местное, многократное. Телиоспоры прорастают без периода покоя гаплоидным промицелием, на котором образуются гаплоидные базидиоспоры (= споридии). Споридии прямо на базидии начинают почковаться, образуя цепочки спор. В дальнейшем с помощью ветра они переносятся на различные органы растений. Если рядом оказываются споридии с разным половым знаком (гриб гетероталличен), то они копулируют между собой с образованием дикариотической клетки. Из нее развивается дикариотичный мицелий, поражающий молодые органы растения. Гриб стимулирует деление клеток растения, образуются галлы, в них позднее мицелий распадается на устоспоры, которые попадают на здоровые растения или в почву (рис. 142б). В 1 см<sup>3</sup> галловой ткани может образоваться 370 млн спор. В Мексике местное население использует незрелые галлы в пищу. Гриб зимует в виде устоспор, образующихся в галлах.

**Меры борьбы:** севооборот, удаление пораженных растений, отбор здоровых початков, обработка зерновок противогрибковыми препаратами — фунгицидами.

ПОРЯДОК *Urocystidiales*  
(УРОЦИСТИДИАЛЬНЫЕ)

Устоспоры развиваются в вегетативных органах растений. На поверхности стеблей и листьев заметны черные выпуклые полосы. Устоспоры не одиночные, соединены по несколько штук и окружены группой стерильных клеток. Прорастают холобазидией.

**Род *Urocystis* (уроцистис)** (семейство *Urocystidiaceae* (уроцистидиевые)).

*U. occulta* (стеблевая головня ржи) (см. рис. 143). Поражаются преимущественно стебли растений, которые впоследствии деформируются, изгибаются. На них под эпидермисом появляются черные линейные вздутия. После разрыва эпидермиса из них высыпаются клубочки черного цвета (спорокучки по 5...10 клеток). Периферические клетки (светлые) стерильны, а центральные (темные) прорастают базидией с базидиоспорами.

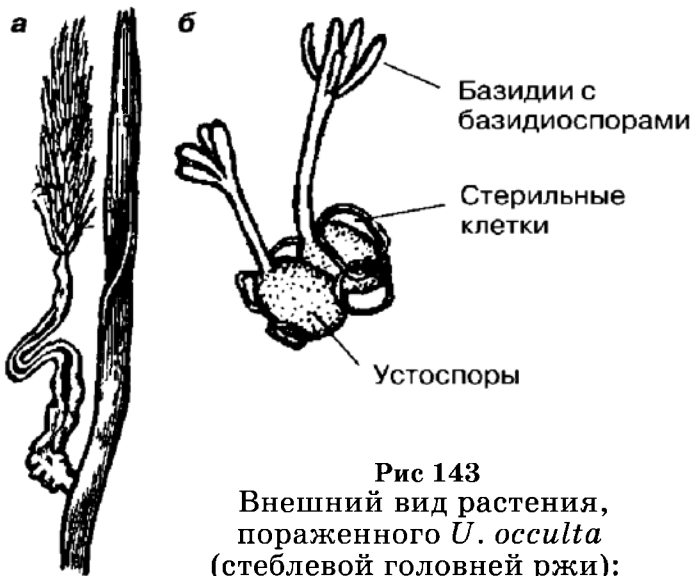


Рис 143  
Внешний вид растения,  
пораженного *U. occulta*  
(стеблевой головней ржи):

*a* — внешний вид ржи, пораженной *Urocystis occulta* (стеблевой головней); *б* — прорастающие устоспоры, окруженные стерильными клетками [34].



Рис. 144  
Внешний вид расте-  
ния, пораженного  
*Microbotryum*  
*violaceum* (= *Ustilago*  
*violacea*) (фиалковой  
головней) [46]

Кроме *типичных представителей*, здесь рассматриваются головневые грибы, относимые в настоящее время к классу *Exobasidiomycetes* (экзобазидиомицеты) (*Tilletia caries* (твердая головня пшеницы)) и к классу *Microbotryomycetes* (микроботриомицеты) (*Microbotryum violaceum* = *Ustilago violacea* (фиалковая головня), рис. 144).

Род *Microbotryum*. *M. violaceum* (= *Ustilago violacea*) (пыльная головня гвоздичных) (класс *Microbotryomycetes* (микроботриомицеты), *Microbotryales*, *Microbotryaceae*). Поражает гвоздику-травянку, дрему белую, смолевку и других представителей семейства гвоздичные. Заболевание проявляется в период цветения, когда вместо пыльцы образуется буро-фиолетовая пылящая масса устоспор. Головневые споры прилипают к семенам, зимуют и впоследствии прорастают вместе с ними промицелием. Споридии сливаются, и уже дикариотичный мицелий поражает ткани проростка. У дремы белой, двудомного растения, на мужских цветках вместо пыльцы в пыльниках образуются устоспоры. В женских цветках происходят интересные метаморфозы. Цветки внешне выглядят как обоеполые, так как гриб стимулирует развитие тычинок, а пестик недоразвивается, семена не образуются. Однако вместо пыльцы в пыльниках также формируются головневые споры (рис. 144).

Род *Tilletia* (тиллелия) (класс *Exobasidiomycetes* (экзобазидиомицеты), *Tilletiales*, *Tilletiaceae*). *T. caries* (твердая головня пшеницы). Это заболевание пшеницы называют еще вонючей головней, так как пораженные зерновки издают неприятный рыбный запах. Внешне они заметно

отличаются от здоровых зерновок, так как все содержимое их превращается в массу устоспор. Зерновки щуплые, с просвечивающим темным содержимым. При уборке зерна, его обмолоте целостность покровов зерновки нарушается и споры либо попадают в почву, либо приклеиваются к здоровым зерновкам. Гриб зимует в виде устоспор. При прорастании зерновки прорастают и устоспоры. В диплоидной устоспоре происходит редукционное деление, после чего развивается базидия с нитевидными гаплоидными спорами, которые прямо на зерновке копулируют с образованием дикариотичного мицелия, внедряющегося в проросток. Далее заболевание не проявляется до момента созревания зерновок, когда гриб и обнаруживается (рис. 145).

**Меры борьбы:** тщательная сортировка зерна, обработка его фунгицидами, соблюдение правильного севооборота.

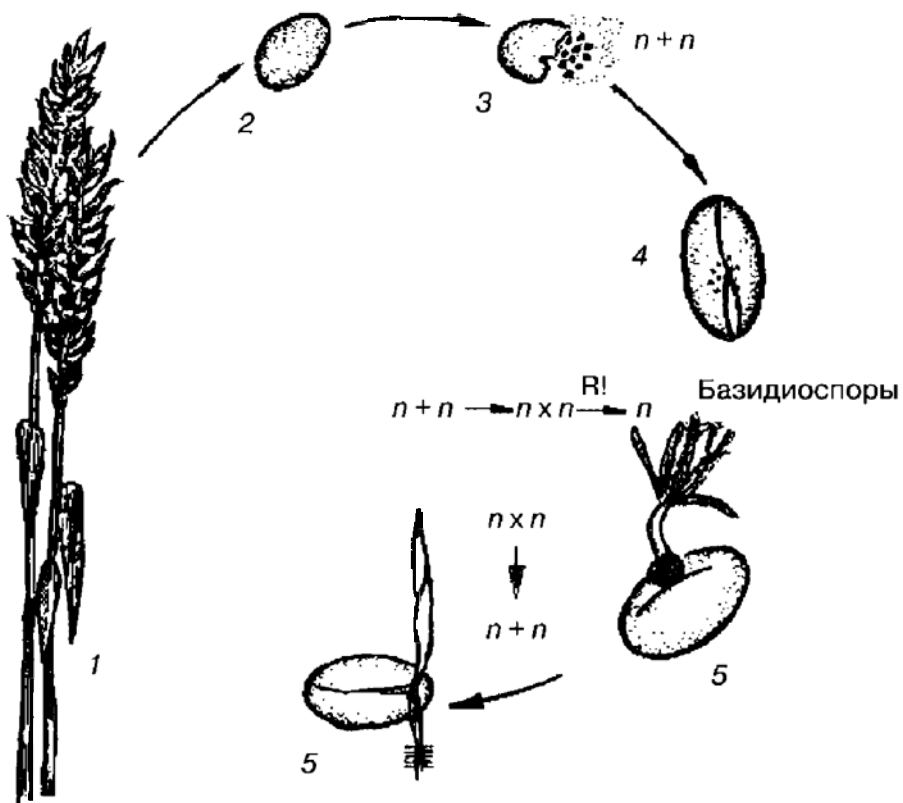


Рис. 145

Цикл развития *Tilletia caries* (твердой головни пшеницы):

1 — пораженное растение в период созревания зерновок; 2 — зерна, наполненные устоспорами; 3 — распыление спор из раздавленного зерна; 4 — устоспоры на зерне пшеницы; 5 — прорастание устоспор базидией с базидиоспорами, копулирующими на поверхности зерновки; 6 — внедрение дикариотичного мицелия в проросток пшеницы [34].

Таким образом, можно проследить несколько вариантов заражения растений головневыми грибами (в ткани растений внедряется дикариотичный мицелий, межклеточный, с гаусториями).

#### ПУТИ ЗАРАЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ ГОЛОВНЕВЫМИ ГРИБАМИ

1. Поражаются проростки до появления их над поверхностью почвы. Устоспоры зимуют в почве, на зерновках (или семенах). Инфекция находится на наклюнувшихся зерновках до всходов. Примеры: *Tilletia caries* (твердая головня пшеницы), *Ustilago occulta* (стеблевая головня ржи).

2. Поражаются зародыши зерновки. Заражение происходит в период цветения. Устоспоры прорастают без периода покоя. Инфекция зимует в виде мицелия в зародыше. Примеры: *Ustilago tritici* (пыльная головня пшеницы), *U. nuda* (пыльная головня ячменя).

3. Поражаются молодые органы растений. Заражение многократное, местное. Устоспоры прорастают без периода покоя (споридии). Зимуют устоспоры в галлах. Пример: *Ustilago mayidis* (пузырчатая головня кукурузы).

#### РАЗЛИЧИЕ И СХОДСТВО ГОЛОВНЕВЫХ И РЖАВЧИННЫХ ГРИБОВ

##### Сходства:

- имеют одинаковый состав клеточной оболочки (хитин, глюканы);
- в цикле развития есть три ядерных состояния ( $n$ ,  $2n$ ,  $n + n$ );
- отсутствуют плодовые тела;
- образуются толстостенные споры, из которых часто развиваются базидии;
- грибы являются паразитами растений (фитопатогены);
- заражение происходит только дикариотичным мицелием.

##### Различия:

- у головневых грибов половой процесс — соматогамия, у ржавчинных — сперматизация;
- у головневых грибов нет смены растений-хозяев;

- ржавчинные грибы отличаются бóльшим разнообразием типов спороношений;
- головневые грибы чаще вызывают общее поражение растений, а ржавчинные грибы поражают лишь отдельные органы.

### КЛАСС *Exobasidiomycetes* (ЭКЗОБАЗИДИОМИЦЕТЫ)

К классу относится ряд порядков, в том числе рассмотренный ранее порядок *Tilletiales* (тиллециальные). Пример: *Tilletia caries* (твердая головня пшеницы).

У представителей класса обнаруживается много общих черт с головневыми грибами (поэтому часто их рассматривают в ранге порядка класса *Ustilaginomycetes* (головневые грибы)). В частности, экзобазидиомицеты также являются паразитами растений, плодовых тел у них нет, в поражаемых участках формируется зона взаимодействия, базидиоспоры у многих способны к почкованию. Отличительные черты: в цикле развития образуются холобазидии (одноклеточные базидии), гифы без пряжек.

### ПОРЯДОК *Exobasidiales* (ЭКЗОБАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ)

Грибы являются паразитами цветковых растений. Базидии встречаются на мицелии отдельными участками, что похоже на гимениальный слой.

**Род *Exobasidium* (экзобазидий).** Был описан и исследован М. С. Ворониным в 1876 г. *E. vaccinii* (экзобазидий брусничный) поражает растения брусники, черники, относящиеся к семейству *Ericaceae* (вересковые) (см. рис. 146). Пораженные побеги становятся более длинными и толстыми в сравнении со здоровыми органами растений. Инфицированные участки листьев разрастаются, цвет их становится красноватым, так как накапливается антоциан.

На нижней стороне листьев заметен белый налет, состоящий из базидий со спорами. Сначала мицелий гриба (дикариотичный, но без пряжек) развивается в межклетниках, затем на нем образуются одноклеточные базидии (голубазидии), прорывающие кутикулу. Дальнейшее

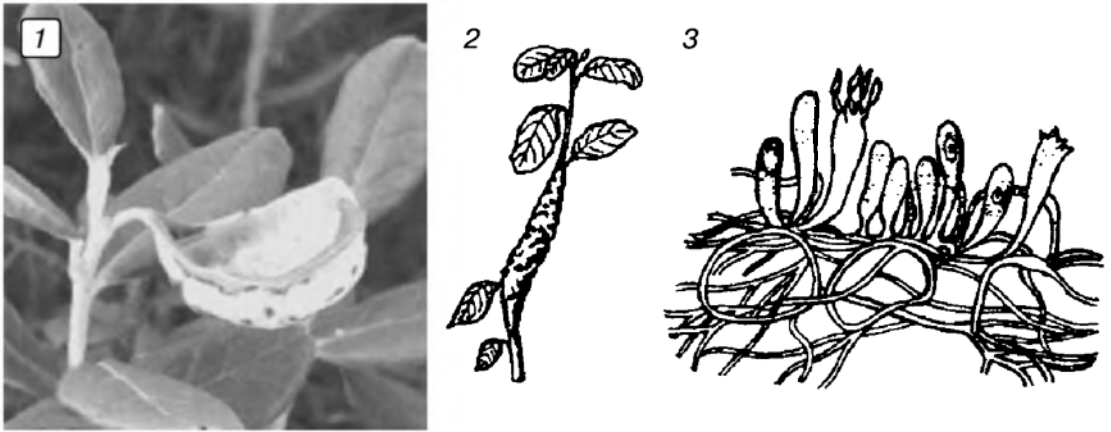


Рис. 146

Экзобазидий брусничный (*Exobasidium vaccinii*) на бруснике.  
Внешний вид пораженных органов:

1 — лист; 2 — стебель; 3 — межклеточный мицелий и слой базидий на поверхности пораженного органа [60].

развитие базидиоспор зависит от того, куда они попадут. При попадании в каплю воды базидиоспоры прорастают дрожжевидным почкующимся мицелием, что напоминает тафриновые грибы (отдел *Ascomycota*). Базидиоспоры, попавшие на молодые здоровые листья брусники, прорастают мицелием, проникающим через устьица в листья, стебли, цветы, где образуется дикариотичный мицелий. Устоспор нет. Некоторые виды вызывают образование «ведьминых метел». *E. vexans* поражает чайные кусты, вызывая пузырчатый ожог листьев. Гриб наносит большой ущерб чайным плантациям в Индии.

### КЛАСС *Dacrymycetes* (ДАКРИМИЦЕТЫ)

К классу относится один порядок — *Dacrymycetales* (дакримичетальные). Для него характерно наличие плодовых тел хрящеватой или студенистой консистенции разнообразной формы. Это гетеробазидиальные грибы. У них на дикариотичном мицелии, из которого состоят плодовые тела, образуются гетеробазидии — одноклеточные, вильчатой формы, холобазидии, у которых нижняя часть расширена и называется гипобазидия. Верхняя часть в виде двух вытянутых «рогов» называется эпибазидия, на стеригмах которой находятся базидиоспоры (см. рис. 90). Базидиоспоры могут быть сразу с перегородками, либо они образуются потом, в результате деления споры. Все представители являются сапротрофами, встречающимися на древесных остатках.

Семейство *Dacrymycetaceae*  
(дакримицетовые)

Наиболее известное семейство с несколькими родами. Грибы внешне похожи на рогатиковые грибы. Например, в лесных ценозах на гниющей древесине хвойных пород или на погребенной в почве древесине встречается *Calocera viscosa* (калоцера слизистая) (рис. 147). Плодовые тела студенистые, хрящеватые, яркие, оранжево-желтые или желтые, с клейкой поверхностью. Гименофор гладкий. Сначала образуются многочисленные конидии, а затем развиваются одноклеточные базидии (гетеробазидии). Перед прорастанием базидиоспоры разделяются на несколько клеток, на которых образуются конидии, затем прорастающие мицелием.



Рис. 147  
Калоцера слизистая  
(*Calocera viscosa*)

КЛАСС *Tremellomycetes*  
(ТРЕМЕЛЛОМИЦЕТЫ)

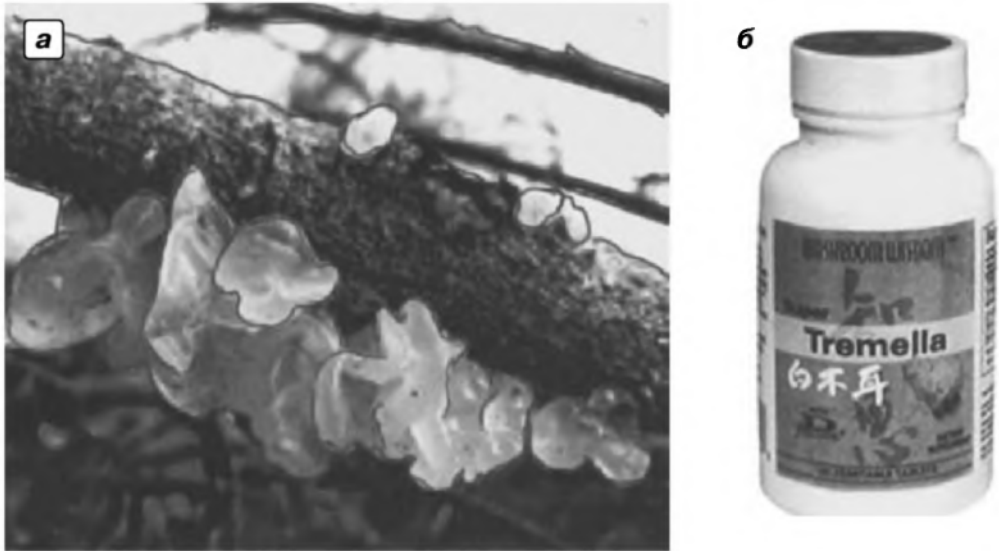
К классу относятся грибы со своеобразными плодовыми телами (плодовые тела могут отсутствовать) в виде студенистых комочков и чаще всего с четырехклеточными базидиями, разделенными вертикальными косыми перегородками. Гаплоидная стадия довольно хорошо выражена в дрожжеподобной форме, образующейся при почковании базидиоспор. Базидии находятся на поверхности плодового тела, погружены в слизь. Мицелий дикариотический, гифы с пряжками. Половой процесс — слияние клеток дрожжеподобной стадии.

Порядок *Tremellales*  
(дрожалковые грибы)

Наиболее известный порядок. Плодовые тела студенистой консистенции, имеют желтую, черную окраску. При высыхании становятся похожими на тонкие корочки. Являются сапротрофами, обитают на стволах и ветках деревьев. Могут быть микопаразитами, поселяясь на плодовых телах грибов.

Семейство *Tremellaceae*  
(тремелловые, дрожалковые)

*Tremella mesenterica* (тремелла, дрожалка) — обычный гриб, появляется осенью на сухих веточках лиственных деревьев. Плодовые тела ярко-желтые, в виде студенистой подушечки с лопастями



**Рис. 148**  
Тремелла пленчатая (*Tremella mesenterica*):  
а — плодовые тела; б — препарат из плодовых тел.

(рис. 148а). Грибы этого рода могут быть микопаразитами. *Tremella fuciformis* (тремелла фукусовидная, серебряный гриб) образует крупные плодовые тела белого цвета (лопасти могут быть около 12 см), используется в Китае для изготовления лекарственных препаратов (рис. 148б).

## ДРОЖАЛКОВИДНЫЕ ГРИБЫ

### КЛАСС *Agaricomycetes* (АГАРИКОМИЦЕТЫ)

#### Порядок *Auriculariales* (аурикуляриальные)

Большое значение в классификации имеют строение септы и данные геносистематики. Похожи внешне на дрожалковые грибы со студенистыми плодовыми телами, на поверхности которых образуется гимений. Базидии — гетеробазидии с вертикальными, скошенными перегородками, образующимися в нижней части базидии — гипобазидии (рис. 149а). Отличается от тремелломицетов отсутствием гаплоидной дрожжеподобной стадии.

#### Семейство *Auriculariaceae* (аурикуляриевые)

Плодовые тела студенистые, уховидной формы, развиваются обычно как сапротрофы на мертвой древесине лиственных деревьев. Наиболее известен род *Auricularia* (аурикулярия), так как эти грибы используются в пищу и находят применение в медицине.

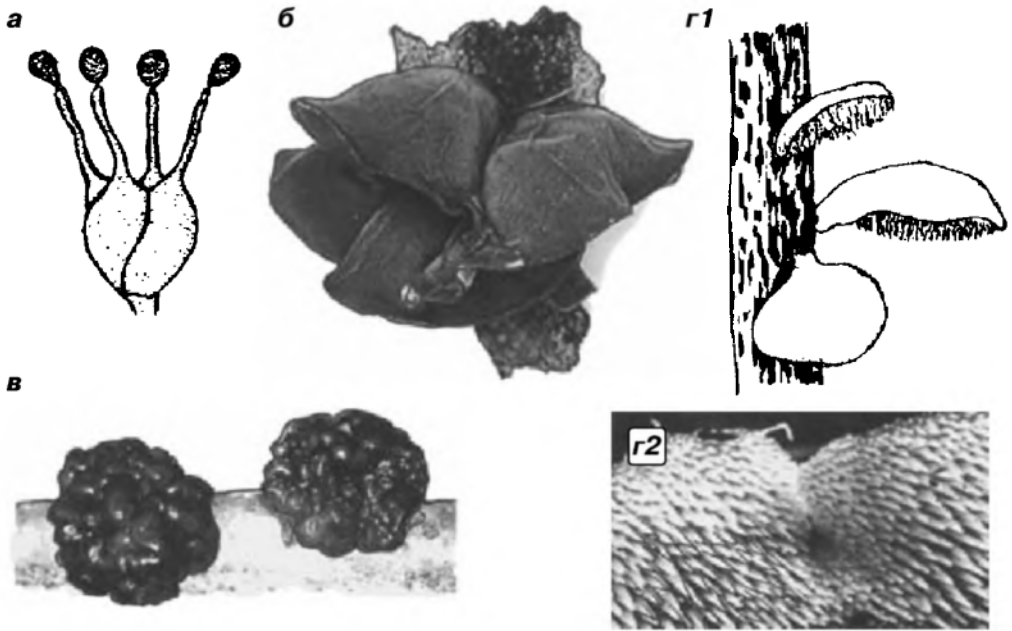


Рис. 149

Порядок *Auriculariales* (аурикуляриальные):

*a* — гетеробазидия; *б* — иудино ухо (*Auricularia aururicola-judae*); *в* — эксидия железистая (*Exidia glandulosa*); *г*: 1 — внешний вид псевдогиднума желатинового (*Pseudohydnum gelatinosum*), 2 — псевдогиднум желатиновый (*Pseudohydnum gelatinosum*), вид снизу.

Например, *A. aururicola-judae* (иудино ухо) издавна культивируют в Китае, Японии (рис. 149б).

#### Семейство *Exidiaceae* (эксидиевые)

*Exidia glandulosa* (эксидия железистая) появляется осенью на веточках лиственных деревьев (рис. 149в). Плодовые тела во влажную погоду студенистые, похожие на комочки желе черного цвета. *Pseudohydnum gelatinosum* (псевдогиднум желатиновый) имеет плодовые тела студенистые, шляпковидные, прикрепленные боком к субстрату — гниющим пням хвойных деревьев (рис. 149г, 1). С нижней стороны находятся студенистые шипы, как у ежевиковых грибов (рис. 149г, 2).

### ГРУППА АНАМОРФНЫЕ ГРИБЫ (ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ, МИТОГРИБЫ, НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ)

У этой группы грибов много разных названий, но ни одно из них пока не является безупречным. Группа отличается полифилетичностью. Далее рассмотрены некоторые варианты положения анаморфных грибов в царстве *Fungi*.

1. Раньше эта группа рассматривалась в ранге отдела; такое положение условно принималось микологами, которые отмечали формальность таксона, имеющего полифилетическое происхождение. Согласно современной систематике таксон должен иметь монофилетическое происхождение.

2. В системах последних лет многие виды, для которых установлено наличие телеоморфы, рассматриваются в соответствующих отделах (при этом в самостоятельную группу анаморфные грибы не выделяются). Это вполне объяснимо, так как анаморфы, например ржавчинных грибов, рассматриваются в отделе *Basidiomycota*. В том случае, если телеоморфа не обнаружена, родство устанавливается на основе молекулярно-генетических исследований.

3. Одним из вариантов, которого мы придерживаемся, является объединение анаморфных грибов в группу, куда включены анаморфы грибов, относящихся к *Ascomycota* и *Basidiomycota*. В группу входят: 1) анаморфные виды, у которых утрачена телеоморфа, поэтому они имеют одно название; 2) анаморфные виды, которые иногда образуют телеоморфу, поэтому у них есть два названия и, следовательно, два места «регистрации». Например, **сфацелия** (анаморфные грибы) является анаморфой **спорыньи пурпурной** (отдел *Ascomycota*). Внутри группы грибы подразделены на более мелкие группировки, которые для удобства рассматриваются в ранге формальных классов, семейств и родов:

- класс гифомицеты (*Hyphomycetes*);
- класс целомицеты (*Coelomycetes*);
- класс бластомицеты (*Blastomycetes*).

#### ХАРАКТЕРНЫЕ ПРИЗНАКИ АНАМОРФНЫХ ГРИБОВ

- Анаморфные грибы имеют мицелий септированный, гетерокариотический. Возможен дрожжеподобный рост.
- Бесполое размножение происходит с помощью конидий, образующихся чаще всего на разветвленных многоклеточных конидиеносцах. Реже встречаются одноклеточные конидиеносцы. Споры отличаются несколькими

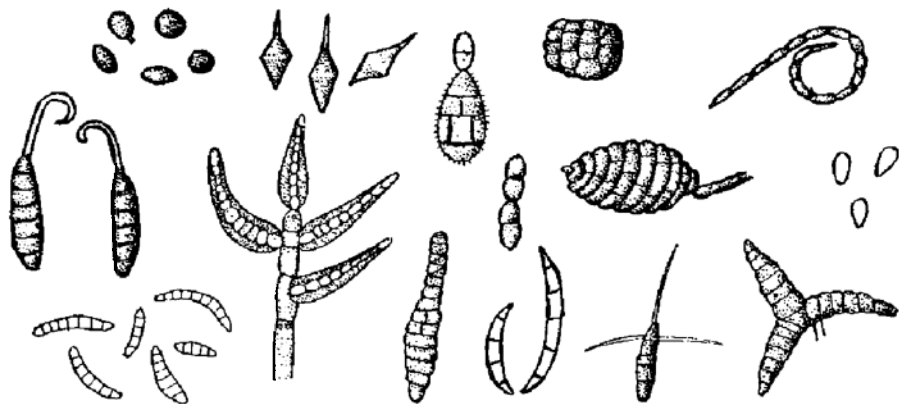


Рис. 150

Разнообразие конидий анаморфных грибов [23]

признаками: формой, септированностью, окраской, структурой поверхности, способами образования (рис. 150).

**По форме** конидии могут быть округлые, цилиндрические, овальные, чечевицеобразные, булавовидные, винтообразные, закрученные, пальчаторазветвленные, в виде полых шаров.

**По септированности** конидии бывают несептированными (одноклеточные) и септированными (многоклеточные). Септированность может быть поперечной и в виде сетки (сетчатосептированные).

**По окраске** конидии могут быть светлыми (гиалиновые, гиалоспоры) и темноокрашенными (буроватые, феоспоры).

**Поверхность спор** может быть сухой или слизистой, гладкой или с выростами, со щетинистыми или нитевидными придатками.

**По способу образования.** Конидии формируются двумя путями:

- **таллические конидии, или таллоконидии.** Образуются в результате видоизменения конидиеносцев или гифы. Конидия развивается из целой клетки, которая отчленяется от конидиогенной клетки перегородкой (**алевриоспоры, артроспоры**);
- **бластоконидии.** Образуются из части конидии (не из целой клетки), которая увеличивается в размерах и впоследствии отчленяется перегородкой от конидиогенной клетки (**бластоспоры, пороспоры, фиалоспоры, аннелоспоры**).

**Алейроспоры** (алевриоспоры) образуются одиночно на вершине конидиеносцев, отделяются от следующей конидиогенной клетки перегородкой (часто считают идентичными хламидоспорам) (рис. 151, 1).

**Артроспоры.** Происходит фрагментация конидиеносцев или гиф с образованием тонкостенных спор (рис. 151, 2).

**Бластоспоры.** На конидиогенной клетке отпочковывается вздутие, которое отделяется в результате сжатия канала между конидиогенной клеткой и вновь образующейся конидией (рис. 151, 3, 4).

**Пороспоры.** В оболочке конидиогенных клеток имеется множество пор, через которые выпячивается цитоплазма и формируются новые споры (рис. 151, 5).

**Фиалоспоры.** Образуются на фиалидах, т. е. на конидиогенных клетках определенной формы: с утолщенным основанием и заостренной верхушкой (например, *Aspergillus*) (рис. 151, 6).

**Аннелоспоры.** На верхушке конидиеносцев отпочковывается спора, через которую конидиеносец прорастает и вновь образует спору (рис. 151, 7).

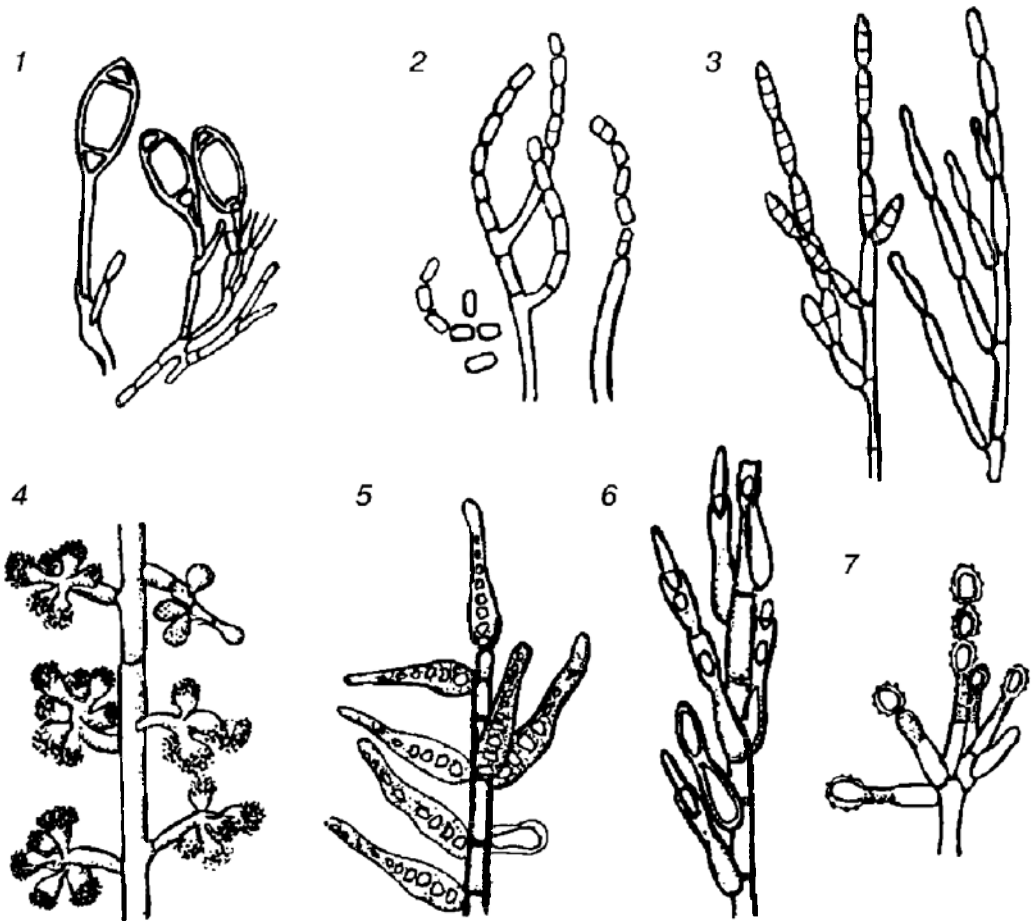


Рис. 151

Разнообразие спор анаморфных грибов по способу образования:

1 — алейроспоры; 2 — артроспоры; 3, 4 — бластоспоры; 5 — пороспоры; 6 — фиалоспоры; 7 — аннелоспоры [62].

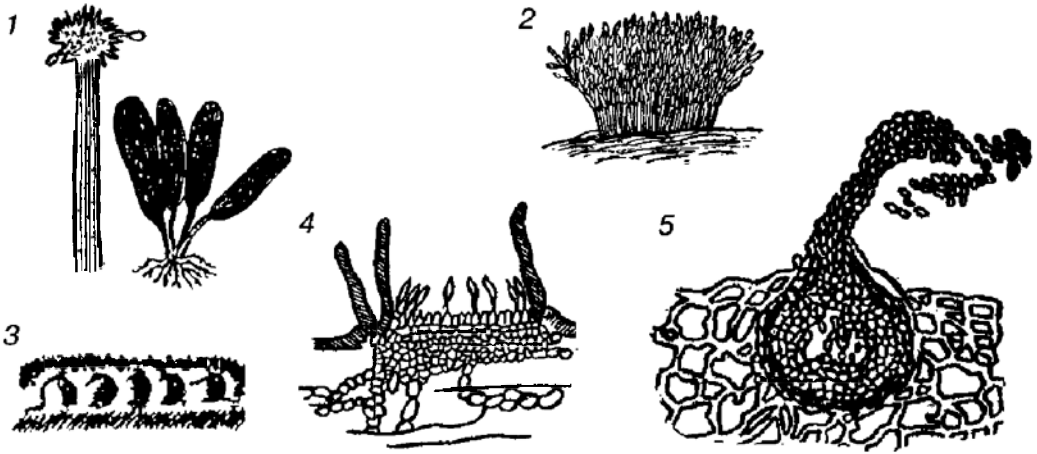


Рис. 152

Виды скоплений конидиеносцев:

1 — коремии; 2 — спородохий; 3 — пионнот; 4 — спороложе; 5 — пикнида [62].

Конидиеносцы анаморфных грибов разнообразны. Они могут быть одиночными или объединенными в группы (конидиомы), напоминающими плодовые тела сумчатых или базидиальных грибов. Чаще всего так выглядят анаморфы сумчатых и базидиальных грибов: *Penicillium*, *Aspergillus*, *Fusarium*, *Monilia*, *Candida* и др.

Наиболее часто встречаются следующие виды скоплений конидиеносцев:

- **коремии** — пучки склеенных между собой конидиеносцев (рис. 152, 1);
- **спородохии** — слой коротких конидиеносцев на поверхности выпуклого сплетения гиф (рис. 152, 2);
- **пионноты** — похожи на спородохии, это скопления слизистых конидиеносцев со спорами, погруженными в слизь (рис. 152, 3);
- **спороложе** — конидиеносцы развиваются в тканях растения-хозяина на плоском или чуть вогнутом сплетении из гиф (рис. 152, 4);
- **пикниды** — наиболее сложная форма, представляющая собой шаровидные или грушевидные образования, погруженные в ткани растения (рис. 152, 5).

У несовершенных грибов нет типичного полового процесса, но имеется гетерокариозис и парасексуальный процесс (см. рис. 33).

Грибы отличаются высокой экологической приспособленностью. Они широко распространены в природе, обитают на разных субстратах, составляют основную часть

почвенных грибов. В основном являются сапротрофами, участвуют в разложении органических остатков, активно включаясь в круговорот веществ в природе и почвообразовательный процесс. Некоторые виды могут быть паразитами растений, животных и человека, вызывая серьезные заболевания — микозы. Многие виды анаморфных грибов продуцируют биологически активные вещества, органические кислоты, ферменты, что используется человеком.

### КЛАСС *Hyphomycetes* (ГИФОМИЦЕТЫ)

Другие таксоны (порядки, семейства, роды) не отражают родственные связи, поэтому также являются формальными, но используются исключительно для удобства. Так, некоторые виды сумчатых грибов имеют похожие анаморфы. И, наоборот, у одного вида грибов может быть несколько конидиальных спороношений, относящихся к разным родам анаморфных грибов. Подразделение на порядки, семейства и роды основано на совокупности некоторых внешних признаков: строении вегетативного тела, конидиеносцев и конидий.

К классу гифомицеты относятся грибы с одиночными конидиями или их скоплениями в виде коремий, спородохий. Остановимся на характеристике некоторых формальных родов (некоторые сведения содержатся в описании сумчатых грибов).

**Род *Penicillium* (пеницилл).** Телеоморфа (клеистотеции) — роды *Talaromyces* (таларомицес), *Eupenicillium* (эупенициллиум), относящиеся к отделу *Ascomycota*, классу *Eurotiomycetes* (эуроциомицеты). Для большинства же видов телеоморфа пока не выявлена. Пеницилловые грибы (анаморфа) широко известны в быту под названием зеленая плесень, которая приводит к порче различных продуктов питания. В природе грибы этого рода являются основой почвенной микобиоты подзолистых почв северного полушария. Встречаются на различных остатках, чаще всего растительных. Некоторые виды продуцируют биологически активные вещества — антибиотики, подавляющие развитие бактерий. Из *Penicillium chrysogenum* получен пенициллин. В настоящее время известно примерно 150 видов этого рода.

**Род *Aspergillus* (аспергилл).** Телеоморфа (клеистотеции) известна у 11 родов сумчатых грибов. Наиболее обширны роды *Eurotium* (эуроциум) и *Emericella* (эмерицелла), относящиеся к классу *Eurotiomycetes* (эуроциомицеты). Большинство же видов известно только в анаморфной стадии. Конидиеносец начинается Т-образной опорной клеткой, заканчивающейся расширением в виде шарообразной или колончатой формы (везикула). От везикулы отходят фиалиды с одноклеточными шаровидными или эллипсоидными

конидиями. Поверхность их может быть гладкой или шиповатой. Морфологическими структурами являются также склероции, хорошо заметные невооруженным глазом.

Аспергиллы распространены повсеместно. Это обычные обитатели почв, особенно в тропических и субтропических областях. Встречаются они и на субстратах, чаще всего растительного происхождения. Играют важную роль в природе и практической деятельности человека:

- заселяют разнообразные пищевые продукты, а также промышленные материалы. Например, аспергилл черный (*A. niger*), аспергилл желтый (*A. flavus*);
- культивируются человеком для получения лимонной кислоты (*A. niger*), целлюлозолитических ферментов (*A. oryzae* и др.), антибиотиков — фумигиллина и фумигатина (*A. fumigatus*);
- продуцируют афлатоксины, обладающие токсическим и канцерогенным действием (*A. flavus*);
- являются возбудителями заболеваний растений. Например, *A. niger* вызывает гниль корневой шейки арахиса. Заболевание распространено в странах Азии и Африки;
- насчитывается 37 видов возбудителей заболеваний человека, в том числе *A. fumigatus*, *A. flavus*. Заболевания, вызванные аспергиллами, называются **аспергиллезы**. Грибы поражают легкие, бронхи, носоглотку, среднее ухо, центральную нервную систему и др.

**Род *Fusarium* (фузариум).** Телеоморфы (перитеции) встречаются довольно редко, относятся к сумчатым грибам рода **гибберелла** (*Gibberella*), **нектрия** (*Nectria*) и другим, входящих в класс *Sordariomycetes* (сордариомицеты). Плодовые тела — перитеции, образующиеся на отмерших растительных остатках. Примерно у половины видов этого рода сумчатая стадия неизвестна. Мицелий гаплоидный, септированный, белый, бело-розовый, буроватый. Анаморфы разнообразны — довольно крупные, веретеновидные, изогнутые септированные макроконидии (рис. 153) и мелкие одно-клеточные (или 2...3-клеточные) микроконидии. Макроконидии образуются на воздушном мицелии, либо конидиеносцы формируют спородохии, пионноты. У некоторых видов встречаются хламидоспоры и склероции.

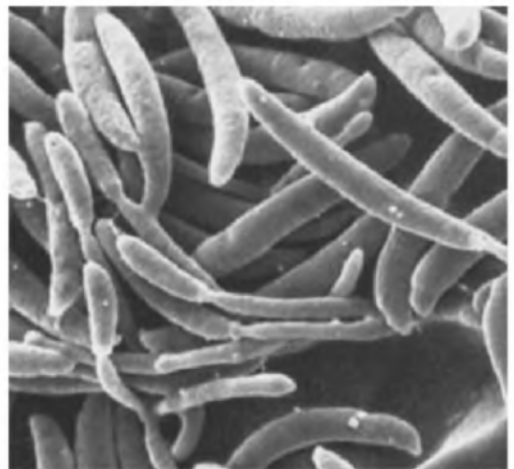


Рис. 153  
Макроконидии  
*Fusarium solani*

Грибы этого рода распространены повсеместно. Они нетребовательны к условиям окружающей среды, так как образуют несколько типов спор, имеют мощный ферментативный аппарат. Все это способствует высокой степени изменчивости и приспособляемости к окружающей среде. Среди грибов этого рода встречаются сапротрофы, но большинство видов являются паразитами растений, в основном возбудителями увядания проростков растений (заболевание — **фузариоз**), у которых происходит закупорка сосудов. Например, *F. oxysporum* вызывает увядание проростков многих сельскохозяйственных культур (хлопчатника, овощных растений). Химические меры борьбы не имеют должного эффекта, так как грибы обладают высокой степенью изменчивости и адаптации. *F. avenaceum*, *F. graminearum* поражают зерновые культуры. Поврежденные незрелые колосья белеют, а в щелях между колосковыми чешуйками заметен бледно-розовый налет (мицелий гриба). Зерновки становятся щуплыми, с розоватым оттенком. Впоследствии образуются плодовые тела темного цвета — перитеции (телеоморфа — сумчатый гриб, род *Gibberella*). Развитию гриба способствует высокая влажность при уборке и хранении урожая. Грибы выделяют токсины, поэтому пораженное зерно становится ядовитым для человека и животных. В 1882 г. на Дальнем Востоке России было отмечено отравление населения хлебом, названным пьяный хлеб. Симптомы отравления — слабость, головокружение, тошнота, рвота. В настоящее время отравление пьяным хлебом практически не встречается, так как разработана система мер по хранению и контролю за качеством зерна.

Род *Trichoderma* (триходерма). Телеоморфа (перитеции) принадлежит роду **гипокрея** (*Hypocrea*) и некоторым другим родам, относящимся к сумчатым грибам, классу *Sordariomycetes* (сордариомицеты). Мицелий обильный, паутинистый или ватообразный, белого цвета. Конидиеносцы разветвленные, одиночные или обра-

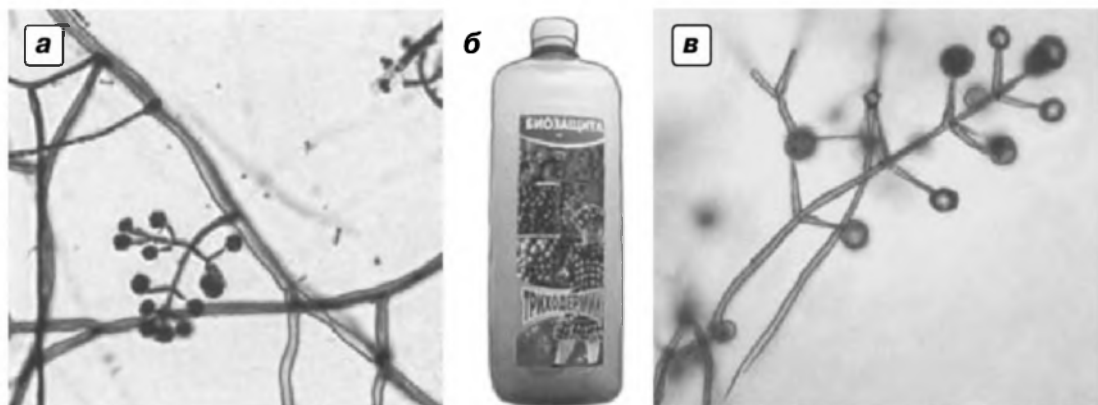


Рис. 154

Анаморфные грибы:

*a* — мицелий и конидии грибов рода *Trichoderma*; *б* — препарат триходермин; *в* — конидии грибов рода *Verticillium*.

зуют коремии. Конидии одноклеточные, округлые, зеленого цвета или бесцветные (рис. 154а).

Грибы рода *Trichoderma* распространены во всех климатических зонах мира. Обитают в почве, подстилке, на отмерших частях растений, но способны расти и на других субстратах. Грибы играют большую роль в природных экосистемах, так как участвуют в круговороте углерода и азота, являясь деструкторами органических остатков, а также в круговороте фосфора, так как переводят нерастворимые фосфаты почвы в доступные для растений соединения, и, кроме того, в формировании комплекса грибов в почве, составляя мощную конкуренцию для других грибов.

### ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГРИБОВ РОДА *Trichoderma* В ПРОМЫШЛЕННОСТИ И СЕЛЬСКОМ ХОЗЯЙСТВЕ

- Триходерма является продуцентом различных ферментов (целлюлаз, пектиназ, липаз и т. д.), применяемых в целлюлозно-бумажной, пищевой и топливной промышленности, при производстве спирта, синтетических моющих средств.

- Получают хитин (*T. reesei*), а также биологически активные вещества (более 40 видов), в том числе токсины и антибиотики, обладающие активностью в отношении грибов, бактерий и даже вирусов. Биологически активные вещества используются в медицине для получения противораковых препаратов, для снижения уровня холестерина в крови, при трансплантации органов.

- Для производства кормовых добавок грибы культивируют на субстрате, который обогащается белками и растворимыми сахарами.

- Успешно используют грибы для биоочистки почв и переработки различных отходов, так как они способны расти на различных субстратах, даже на синтетических полимерах.

- Триходерма находит широкое применение в сельском хозяйстве. Благодаря способности не только подавлять рост и развитие других грибов, но и паразитировать на них, не нанося вреда растениям, триходерма используется в качестве биологического метода защиты растений от грибковых заболеваний, против почвенных нематод в теплицах и открытом грунте. В России получен препарат **триходермин** (рис. 154б), производимый при культивировании грибов рода *Trichoderma*, в частности триходермы зеленой (*T. viride*).

*Отрицательное значение* триходермы для человека связано с тем, что грибы могут разрушать различные материалы, строения, произведения искусства, магнитные носители (аудио-, видео-, киноплёнки, дискеты и диски). Грибы могут вызывать аллергию у человека, быть причиной пастбищного токсикоза почв.

**Род *Cercospora* (церкоспора).** Телеоморфа (перитеции) — сумчатый гриб рода *Mycosphaerella* (микосферелла), относящийся

к классу *Sordariomycetes* (сордариомицеты). Вызывает заболевание **церкоспороз**, проявляющееся в появлении пятен на надземных органах растений. Церкоспора картофеля (*C. concors*) поражает листья картофеля, на которых появляются желтовато-бурые, затем серо-фиолетовые пятна. С нижней стороны листа виден темно-оливковый налет конидиального спороношения.

**Род *Verticillium* (вертицилл)**. Телеоморфа (перитеции) относится к сумчатым грибам, классу *Sordariomycetes* (сордариомицеты) (см. рис. 154в). Мицелий гриба развивается в сосудисто-волокнистых проводящих пучках листьев и стеблей растений, закупоривает проводящие элементы, в результате чего происходит увядание и гибель растений. Это паразитические грибы, вызывающие вилт хлопчатника, вертициллезное увядание (**трахеомикоз**) плодовых культур, а также картофеля, томатов, огурцов, земляники.

**Род *Botrytis* (ботритис)**. *B. cinerea* (ботритис серый) — анаморфа сумчатого гриба *Botryotinia fuckeliana* (класс *Leotiomycetes* (леоциомицеты), телеоморфа (апотеции)). Распространенный паразитический гриб, вызывающий серую гниль различных органов растений. Поражает зерновые и овощные культуры, подсолнечник, виноград, садовую землянику. Мицелий септированный, серого цвета. Бесполое размножение осуществляется с помощью конидий. В цикле развития образуются склероции, на которых развивается телеоморфа — аптеции до 5 мм в диаметре. Интенсивное проявление болезни связано с холодной влажной погодой, обильными туманами.

В теплом климате ботритис серый развивается на ягодах винограда в «благородной» форме. Кожица ягод становится тонкой, с перфорациями, происходит испарение воды, увеличение концентрации сахара, уменьшение дубильных веществ. Такие ягоды в пищу не употребляются, а используются в производстве дорогих, так называемых ботритизированных вин.

**Род *Monilia* (монилия)**. Телеоморфа (апотеции) — сумчатый гриб *Monilinia fructigena* (класс *Leotiomycetes* (леоциомицеты)). Широко распространено заболевание плодово-ягодных культур **монилиоз**, вызываемое монилией плодовой (*Monilia fructigena*). Поражаются плоды, на поверхности которых развиваются подушечки конидиального спороношения

**Роды *Epidermophyton* (эпидермофитон), *Microsporium* (микроспорум), *Trichophyton* (трихофитон)** — дерматофиты, вызывающие грибковые заболевания (микозы) человека и животных. У них могут формироваться как макроконидии с поперечными перегородками, так и микроконидии. У некоторых видов микроспорум и трихофитон выявлена телеоморфа, относящаяся к роду *Arthroderma* (**артродерма**) (отдел *Ascomycota*, класс *Orbiliomycetes* (орбилиомицеты)).

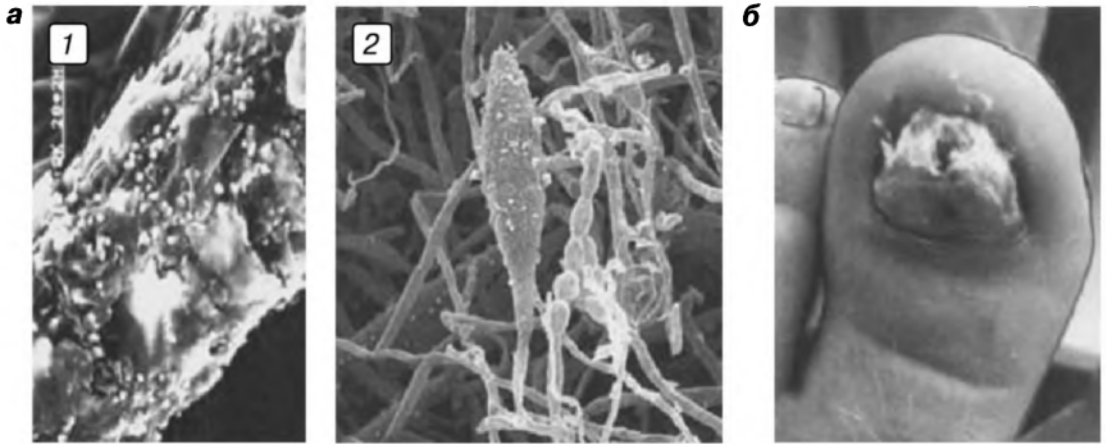


Рис. 155  
Дерматофиты:

*a* — *Microsporum canis*: 1 — пораженный волос [32]; 2 — мицелий и конидии; *б* — *Trichophyton rubrum* — пораженные ногти.

**Род *Microsporum* (микроспорум).** Грибы этого рода поражают кожу и волосы. Заболевание носит название микроспория, стригущий лишай. При микроспории волосистой части головы гифы разрушают кутикулу волоса, между чешуйками скапливаются споры (рис. 155а). Впоследствии волос отпадает на высоте 4...6 мм от поверхности кожи. Создается впечатление, что пораженный участок подстрижен (отсюда и название «стригущий лишай»). Микроспория является одним из самых распространенных грибковых заболеваний (в России ежегодно регистрируется до 100 тыс. больных). В основном страдают дети, взрослые болеют редко. Заражение происходит от больных людей, кошек и собак или через предметы, содержащие споры этого гриба.

**Род *Trichophyton* (трихофитон).** Поражаются волосы, кожа, ногти. Заражение чаще происходит при контакте с больным человеком, а также через его вещи (расчески, ножницы, постельные принадлежности). *T. rubrum* поражает подошвы ног, кисти рук, крупные кожные складки тела человека. Кожа краснеет, шелушится, образуются очаги. При поражении ногтей ногтевая пластинка становится рыхлой, слоятся. Форма ногтя изменяется, он вздувается в виде нароста неправильной формы (рис. 155б). Заболевание называется онихомикоз. Чаще болеют пожилые люди и люди с ослабленным иммунитетом.

### КЛАСС *Coelomycetes* (ЦЕЛОМИЦЕТЫ)

Половое спороношение часто отсутствует. В большинстве случаев известна только анаморфа. Конидиеносцы расположены на сплетении гиф мицелия, образуя плотный слой (ложе), либо формируются пикниды. Сапротрофы обитают на различных субстратах

растительного происхождения. Многие представители являются паразитами растений, вызывающими пятнистость листьев и других органов. Некоторые виды могут паразитировать на ржавчинных грибах (род *Sphaerellopsis* = *Darluca*).

**Род *Septoria* (септория).** Один из самых многочисленных родов по количеству видов. У некоторых видов известны телеоморфы (отдел *Ascomycota*, класс *Dothideomycetes* (дотидеомицеты)). Сумки развиваются в **аскостромах**. Формируются аскостромы следующим образом. В строме возникают полости (локулы) в результате разрушения мякоти и вытеснения ее развивающимися чаще всего битуникатными сумками. Аскостромы внешне напоминают перитеции.

**Паразитические грибы.** Заболевание растений, проявляющееся в образовании пятен на листьях и плодах, называется **септориоз** (рис. 156). Пятна округлой или вытянутой формы, светлые в центре и темные по краям. Веретеновидные или нитевидные многоклеточные конидии находятся в особых образованиях — пикнидах. Распространению инфекции способствует влажная погода. Пораженные органы растений засыхают и отмирают. Гриб сохраняется на растительных остатках, которые служат источником инфекции.

Распространены септориозы смородины, крыжовника, цитрусовых, сои, винограда и многих других растений. Наибольший ущерб сельскому хозяйству наносят септориозы злаков. Например, *Septoria graminum* (септория злаковая) (телеоморфа *Mycosphaerella graminicola* (микосферелла злаковая)), а также *S. nodorum* (септория узловая) (телеоморфа *Phaeosphaeria nodorum* (фэосферия узловая)).

**Род *Ascochyta* (аскохита)** (отдел *Ascomycota*, класс *Dothideomycetes* (дотидеомицеты)). У видов этого рода в шаровидных пикнидах развиваются двухклеточные конидии. Грибы вызывают



Рис. 156  
Септориоз цитрусовых

пятнистость у растений, относящихся к различным семействам: бобовым, сложноцветным и др. Заболевание носит название **аскохитоз**. Например, аскохитоз гороха (возбудитель *A. pisi*).

**Род *Gloeosporium* (глеоспориум).** У некоторых видов известны телеоморфы (апотеции) (отдел *Ascomycota*, класс *Dothideomycetes* (дотидеомицеты)). Одноклеточные конидии развиваются на конидиеносцах, которые образуют скопления на мицелии — ложе. Фитопатогенные грибы вызывают заболевание **антракноз**, характеризующееся появлением пятен и



---

---

# **ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ГРИБОВ И ГРИБОПОДОБНЫХ ОРГАНИЗМОВ**

**Г**рибы и грибоподобные организмы широко распространены в природе. Они входят в состав гетеротрофного блока различных экосистем, как наземных, так и водных. Грибы встречаются на всех континентах, но предъявляют определенные требования к конкретной среде. Главное условие существования грибов — наличие питающего субстрата, с которым они связаны трофически. Поскольку мицелий погружен в субстрат, грибы связаны с ним также местом обитания, топически.

Под экологическими группами грибов понимается совокупность популяций разных видов грибов, объединяемых по признакам трофических и топических связей.

## **ХАРАКТЕРНЫЕ ПРИЗНАКИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП ГРИБОВ**

Экологические группы грибов не связаны с систематическим положением. В одну экологическую группу входят представители разных таксонов.

Возникновение экологических групп грибов — сложный и длительный процесс, результат эволюции, адаптации к условиям окружающей среды.

Огромная роль в их становлении принадлежит биогеохимической адаптации, позволяющей приспособиться к субстратным и абиогенным факторам.

Многие виды грибов образуют биологически активные вещества (БАВ): антибиотики, токсины, стерины и т. д.

Так, например, паразитические грибы образуют БАВ, которые регулируют процессы метаболизма и проницаемости мембран хозяина.

Таким образом, экологические группы грибов формировались в результате адаптации к условиям окружающей среды. Механизмы и пути формирования экологических групп разнообразны. Огромную роль в этом явлении играет субстрат, обеспечивающий грибы питательными веществами.

Все грибы можно разделить на две группы: **биотрофы** (микоризные, паразитические), использующие питательные вещества живых организмов, и **сапротрофы**, живущие за счет разложения отмерших организмов или их частей. Основные группы сапротрофов перечислены далее.

**Ксилотрофы** поселяются на древесине и древесных остатках.

**Подстилочные сапротрофы** обитают на подстилке.

**Гумусовые сапротрофы** участвуют в разложении гумуса почвы.

**Карботрофы** поселяются на углях, образовавшихся на кострищах, пожарищах.

**Копротрофы** развиваются на экскрементах животных.

**Микотрофы** производят разложение и минерализацию грибных остатков.

Биотрофы и сапротрофы бывают облигатными и факультативными. Поэтому разграничить их порой бывает сложно. Например, некоторые ксилотрофы, поселяясь на живых деревьях, ведут паразитический образ жизни и продолжают развиваться впоследствии как сапротрофы на уже отмершей древесине.

В группе сапротрофов провести четкое разграничение тоже затруднительно. Многие грибы могут переходить с одного субстрата на другой, поэтому в зависимости от заселяемого субстрата один и тот же вид причисляют, например, и к ксилотрофам, и к подстилочным сапротрофам.

Остановимся более подробно на характеристике некоторых экологических групп грибов (паразитические грибы были достаточно подробно описаны при характеристике разных отделов).

## БИОТРОФЫ

**Микоризные грибы.** Микориза — симбиоз грибов с корнями высших растений. В настоящее время известно примерно 200 тыс. видов микоризных растений. Профессором кафедры ботаники Пермского государственного педагогического института И. А. Селивановым было исследовано 3425 видов высших растений, из которых 2675 видов (78,1%) оказались микосимбиотрофными. По его мнению, примерно 20% растений не имели микоризы, так как обитали на почвах, богатых растворимыми фосфатами. Взгляды на взаимоотношения симбионтов неоднозначны. Скорее всего это симбиотические отношения в форме мутуализма, когда партнеры извлекают взаимную выгоду из сожительства. При этом высшие растения обеспечивают грибы энергетическими веществами, некоторыми витаминами, необходимыми для развития. Роль грибов в этих процессах более разнообразна:

- грибы, обладая разветвленным мицелием, увеличивают всасывающую поверхность корней растений, поставляя воду и минеральные соединения;
- грибы способны переводить труднодоступные соединения фосфора в растворимые и транспортировать их в корневую систему растений (считается, что круговорот фосфора на планете осуществляется в большей степени благодаря микоризным грибам); микоризные растения содержат в два раза больше фосфора, калия, чем безмикоризные;
- необходимыми для растений соединениями являются активные биологические вещества, производимые грибами;
- установлено, что грибы защищают корни растений от патогенных микроорганизмов и паразитических грибов;
- благодаря тому, что микоризные грибы чаще всего образуют микоризу с несколькими видами растений, происходит объединение многих популяций в единое целое, где осуществляется обмен метаболитами.

Палеонтологические данные о микоризе очень скудны. Предположительное время появления микоризных

растений относится к девону. Микоризные грибы сначала были сапротрофами, поселяясь в ризосфере растений, а затем стали проникать в межклетники корней растений. Первоначально формируется эндомикориза (внутренняя), а затем — эктомикориза (наружная). По мнению некоторых ученых, именно микориза способствовала выходу растений на сушу и расцвету древесных растений в карбоне.

В целом образование микоризы — явление, эволюционно недавнее. Свидетельством тому является тот факт, что микориза наиболее развита в бореальной умеренно-климатической зоне, а не в тропиках. Среди грибов не так много микоризообразователей; большинство видов — сапротрофы. Так, из 900 родов 91 род считается микоризным.

По И. А. Селиванову, микоризные ассоциации имеют следующие признаки:

- типичные микоризы характерны для активных корней, имеющих первичное строение, в корнях с вторичным строением грибы отсутствуют;
- грибы находятся либо на поверхности корня, либо внутри;
- в корнях происходит ограничение роста и распространения грибов в результате действия физиологических барьеров растения-хозяина;
- в клетках растения может происходить переваривание гриба с образованием зернистой массы.

По расположению грибных элементов выделяют три типа микориз: эктомикориза, эндомикориза и экто-эндомикориза.

**Эктомикориза.** Характерна для древесных растений. Основная масса гриба находится снаружи корня, образуя грибные чехлы различного строения. В коре корня по межклетникам проходят гифы гриба, образуя сеть Гартига (см. рис. 157). В формировании микоризы участвуют преимущественно шляпочные грибы. Некоторые семейства, например семейство сыроежковые (*Russulaceae*), болетусовые (*Boletaceae*), а также некоторые роды, такие как мухомор (*Amanita*), паутинник (*Cortinarius*) и другие, являются облигатными микоризообразователями. В меньшей степени в микоризообразовании участвуют

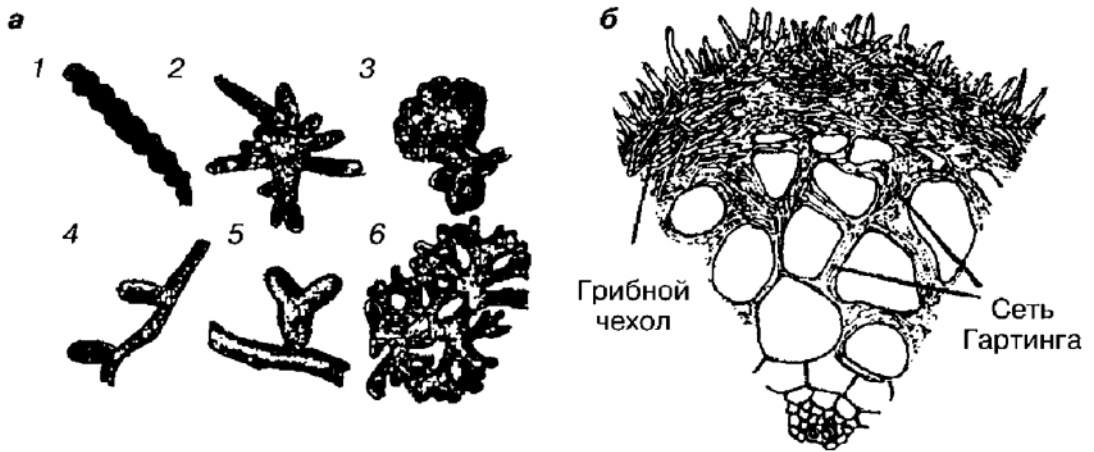


Рис. 157  
Эктомикорриза:

а — разнообразие микорризных окончаний: 1 — четковидное; 2 — папоротнико-видное; 3 — клубневидное; 4 — булавовидное; 5 — вильчатое; 6 — коралловидное; б — поперечный разрез через микорризное окончание [56].

гастеромицеты и сумчатые грибы. Потребность в микорризообразовании у грибов различна. Большинство видов грибов образует микорризу с широким кругом растений-хозяев. Мухомор красный способен вступать в симбиоз с 26 видами растений. Другие виды, напротив, являются узкоспециализированными и образуют микорризу либо только с хвойными, либо только с лиственными деревьями. В этом плане показателен симбиоз лиственницы сибирской и нескольких видов грибов, узкоспециализированных симбионтов, таких как масленок лиственничный, решетник азиатский.

**Эндомикорриза.** Свойственна травянистым растениям и некоторым древесным, в частности растениям из семейства розоцветные — яблоне и черемухе. Гриб преимущественно находится внутри корня, но не проникает в центральный цилиндр. Гифы гриба проходят по межклеточным, в клетках корня они вильчато ветвятся, образуя арбускулы. Иногда гифы на концах или в середине вздуваются, формируя терминальные и интеркалярные везикулы (см. рис. 53). В них накапливается масло и другие продукты обмена веществ. Такой тип микорризы образуют грибы из отдела гломеромикота (*Glomeromycota*).

**Экто-эндомикорриза.** Присуща растениям из семейства орхидные. Гриб находится и снаружи, и внутри корня. В клетках корня образуются клубки гиф и зернистая масса.

## САПРОТРОФЫ

**Ксилотрофы.** Разложение древесины — одно из основных звеньев биологического круговорота веществ в природе. Ведущая роль в этом процессе принадлежит дереворазрушающим грибам из различных таксономических групп: базидиомицетам, аскомицетам, анаморфным грибам. Ксилотрофы иногда могут быть паразитическими грибами, поселяющимися на живых деревьях, а также сапротрофами. Первые признаки, демонстрирующие начальные этапы разложения древесины, связаны с изменением ее окраски. Так, развитие грибов рода фузариум, приводит к появлению розовой окраски. Окраска может быть синяя, зеленая, желтая, черная, серая. Клеточные стенки на этой стадии разложения древесины не разрушаются. У дереворазрушающих грибов имеются гидролитические ферменты (пектиназа, амилаза, ксилоназа и др.). Большое значение имеют разнообразные окислительные ферменты, различные полифенолоксидазы — лакказа, тирозиназа, пероксидаза и др.

В зависимости от вида разлагаемых соединений грибы делят на две группы.

1. Грибы используют только углеводный комплекс, в частности целлюлозу, а лигнин не расщепляется. Такой вид деструкции (разложения) называется бурой или деструктивной гнилью. Древесина теряет прочность и рассыпается на отдельные кубики. Представители: трутовик окаймленный (*Fomitopsis pinicola*), трутовик чешуйчатый (*Polyporus squamosus*), дубовая губка (*Daedalea quercina*) и др.

2. Грибы используют преимущественно лигнин. При этом древесина расщепляется на отдельные волокна белого цвета. Такая гниль называется белой или коррозионной. Представители: опенок осенний (*Armillaria mellea*), трутовик настоящий (*Fomes fomentarius*), трутовик плоский (*Ganoderma applanatum*), вешенка (*Pleurotus*).

Наибольшее количество древесины необходимо грибам в период образования спор. В среднем для образования одного плодового тела гриба нужно столько азота, сколько содержится его в 6 кг древесины. Для образования спор одним плодовым телом трутовика плоского в течение

сезона необходимо 35 кг древесины. Потребности настоящего трутовика еще больше. Для образования спор одним плодовым телом в течение 20 дней необходимо 41 кг древесины. Попутно с разложением древесины происходит и другой важный процесс — почвообразовательный, так как в гифах грибов в результате разложения лигнина накапливаются темноокрашенные гуминоподобные соединения.

Разложение древесины идет поэтапно, разрушение веществ — постепенно, и одни виды замещаются другими (сукцессии). Согласно схеме С. А. Ваксмана этот процесс может быть представлен следующими этапами.

1. Быстрорастущие группы зигомицетов совместно с бактериями используют водорастворимые соединения древесины.

2. Происходит утилизация полисахаридов, таких как крахмал, гемицеллюлоза, сумчатыми и анаморфными грибами.

3. Разложение лигнина дереворазрушающими грибами. Сначала поселяются афиллофороидные (в частности, трутовые) базидиомицеты, а затем агариикоидные базидиомицеты и гастеромицеты, завершающие разложение древесины.

**Подстилочные сапротрофы.** Само название говорит о местонахождении и функциональном значении грибов этой экологической группы. Разложение подстилки — очень важный процесс в жизни экосистем. Известно, что подстилка в лесах на 25...60% состоит из листьев и хвои, отличающихся от древесных остатков по химическому составу. В разложении подстилки участвуют почти все таксономические группы грибов, но доминируют аскомицеты, зигомицеты, анаморфные грибы. Большой интерес вызывают пигментированные анаморфные грибы. Порой их бывает 70...90 и даже 100%. Из макромицетов обычны грибы рода негниючник (*Marasmius*), мицена (*Mycena*), коллибия (*Collybia*), говорушка (*Clitocybe*), земляная звезда (*Geastrum*). Мицелий подстилочных сапротрофов выдерживает резкие колебания температуры и влажности.

Процессы, протекающие при разложении подстилки:

- минерализация азотистых соединений. В этом процессе участвуют бактерии — аммонификаторы и грибы

родов мукор, аспергилл, триходерма. Происходит разложение белков. Главный итог — превращение связанного азота в свободный аммиак:  $N \rightarrow NH_3$ ;

- разложение углеродных соединений до  $CO_2$  и  $H_2O$  осуществляется также определенными группами бактерий и грибов.

**Гумусовые сапротрофы.** Гумусовые сапротрофы образуют группу видов, участвующих в разложении гумуса почвы. Мицелий их расположен в нижнем слое лесной подстилки и в верхнем горизонте почвы, но они могут расти на совершенно оголенных, лишенных подстилки участках. В основном это агариикоидные базидиомицеты и гастеромицеты. Встречаются эти грибы на открытых пространствах, например гриб-зонтик высокий (*Macrolepiota procera*), гриб-зонтик краснеющий (*Chlorophyllum rhacodes*), шампиньоны (*Agaricus*), земляные звезды (*Geastrum*), дождевики (*Lycoperdon*).

**Карботрофы.** Карботрофы поселяются на старых кострищах, пожарищах, занимают пирогенные местообитания. С одной стороны, их можно рассматривать как результат биохимической адаптации к пирогенным местообитаниям. С другой, это уход от конкурентов в недоступную для них экологическую нишу. Субстрат представляет собой смесь минеральных частиц почвы с обуглившимися остатками древесины. Такая питательная среда содержит чистый углерод с небольшой примесью (2...3%) полимерных углеводов.

Наблюдается четкая колонизация субстрата. Через две недели появляются термофильные виды аскомицетов, например сордария (*Sordaria*), пиронема (*Pyronema*), потом — виды с антагонистической активностью, например виды рода пезиза (*Peziza*). На последних этапах разрушения угольного субстрата растут чешуйчатка угольная (*Pholiota carbonaria*), миксомфалия гаревая (*Muxomphalia taura*), псатирелла перистая (*Psathyrella pennata*). К этому времени обычно восстанавливается микробиота почв. Таким образом, карботрофы — специфическая группа грибов, функционально направленная на подготовку субстрата для дальнейшего его заселения высшими растениями.

**Копротрофы.** Копротрофы утилизируют органические вещества, находящиеся в экскрементах животных (копρος — навоз). Субстрат богат органическими веществами. Для них этот источник питания является единственным и потому определяет их распространение в природе. Копротрофы чаще встречаются на навозе домашнего скота, чем на экскрементах диких животных. Это обусловило их приуроченность к населенным пунктам.

Грибы, поселяющиеся на навозе, имеют специфику. Прежде всего споры грибов должны быть устойчивы к повышенным температурам и воздействию пищеварительной системы животных. В основном к копротрофам относятся грибы семейства мукоровые (мукор, пилоболус), а также макроскопические грибы — навозник (*Coprinus*), панеолус (*Panaeolus*). Обитание на специфичном субстрате привело к интересным особенностям, способствующим распространению спор:

- споры с силой выбрасываются из плодовых тел (навозник) или от спорангиеносца (пилоболус);
- споровая масса выносятся над субстратом (мукор);
- споры или плодовые тела имеют придатки и разносятся животными и птицами (хэтомиум, лофотрихум).

**Микотрофы.** Разложение и минерализация грибных остатков в природе осуществляется грибами — микотрофами, как микромицетами, так и макромицетами. Микотрофы распространены повсеместно, в разных климатических зонах. Довольно редко в лесах, на плодовых телах сыроежковых грибов растут вторым этажом шляпочные грибы, например астерофора дождевиковидная (*Asterophora lycoperdoides*).

**Вывод.** Судя по характеристике экологических групп грибов, они приспособились к обитанию во всех сообществах, находятся в тесной связи с другими организмами и являются активными участниками почвообразовательного процесса, а также круговорота углерода, азота и фосфора в природе.

---

---

# ЗНАЧЕНИЕ ГРИБОВ В ЖИЗНИ ЧЕЛОВЕКА

**Г**рибы осуществляют значительную часть происходящих в природе превращений. Их польза или вред оцениваются антропоморфно, с точки зрения потребностей человека. Поэтому для человека и его хозяйственной деятельности грибы могут быть как полезными, так и вредными. Люди издавна стремились использовать грибы, а также предотвращать или уменьшать наносимый ими вред. Остановимся на характеристике некоторых аспектов практического значения грибов для человека.

## ПОЛЕЗНЫЕ ДЛЯ ЧЕЛОВЕКА ГРИБЫ

### ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГРИБОВ В ПИЩЕВОЙ ПРОМЫШЛЕННОСТИ

Возможно, еще в доисторическое время человек наблюдал процессы брожения и пользовался их продуктами.

**Японский процесс кодзи (койя).** Известен с XVIII в. Использовался при изготовлении рисовой водки sake, для чего брались грибы рода аспергилл (*Aspergillus oryzae*, *A. soyae*). В Индонезии применяются грибы для приготовления гамманато. Соевые бобы заражают аспергиллом рисовым (*Aspergillus oryzae*), смешивают с имбирем, погружают в солевой раствор и держат под давлением около года. После этого подсушивают и используют в виде легкой

закуски и в качестве приправы к говядине, рыбе. По вкусу они напоминают изюм.

**Изготовление сыра и кисломолочных продуктов.** При изготовлении сыра применяют бактерии и дрожжи рода торула (*Torula*). Необходимые ферменты получали раньше из сычуга молодых телят. В настоящее время обнаружен фермент **руссулин** в сыроежке желтой. В производстве голубых сыров (рокфор, камамбер, бри) используют грибы рода пеницилл (*Penicillium*). В таких сырах можно видеть голубые прожилки. Дрожжевые грибы рода торулOPSIS (*Torulopsis*) применяют при изготовлении кефира, кумыса.

**Спиртовое брожение.** На спиртовом брожении основано винокурение. Необходимый продукт в этом процессе — солод, для приготовления которого использовали ранее картофель, зерно. Теперь солод заменен амилазой, получаемой при выращивании грибов на отрубях или других отходах. Если несколько тонн вареного картофеля обработать амилазой, то через 20...30 мин образуется сахар, используемый в спиртовом брожении. Спирт находит широкое применение в различных отраслях народного хозяйства. Например, при получении искусственного каучука, который, в свою очередь, используется в производстве автомобильных покрышек. Побочным продуктом спиртового брожения является глицерин, уксусная и янтарная кислоты. Глицерин применяют при производстве взрывчатых веществ.

В виноделии раньше сбраживание фруктов и ягодных соков происходило естественным путем (участвовали дикие дрожжи). Сейчас создано несколько тысяч штаммов дрожжей. Но в производстве некоторых французских вин (например, Сотернского) по старым традиционным рецептам до сих пор используется гриб ботритис серый (*Botrytis cinerea*), вызывающий серую гниль винограда. Дрожжевой компонент играет большую роль в производстве пива.

**Хлебопечение.** Основано на использовании различных рас пекарских дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae*). В процессе спиртового брожения происходит выделение

углекислого газа, придающего пористость хлебу. Кроме того, дрожжи обогащают хлеб питательными веществами. Для улучшения качества хлеба добавляют еще «грибной солод» (амилазы грибного происхождения).

**Осветление плодово-ягодных соков.** Фермент пектиназа, получаемый при культивировании грибов (*Aspergillus oryzae*, *Botrytis cinerea*, *Penicillium*), способствует разложению пектиновых веществ, осветлению соков, вин и увеличению их выхода. Например, если к раздавленным ягодам черной смородины, представляющим собой густую массу, из которой трудно извлечь сок, добавить 0,03% (от веса) пектиназы, то через 2...3 ч можно получить 85% от общего веса качественного прозрачного сока.

**Мясные и рыбные продукты** в результате обработки протеазой грибного происхождения становятся менее жесткими и более качественными.

**Маслоделие.** Для предохранения от порчи масла используется антагонизм между бактериями и грибами. С этой целью в масло добавляют некоторое количество дрожжей рода *Torulopsis*.

**Кондитерские изделия.** Для получения патоки, сиропов используют «грибной солод». Фермент инвертаза замедляет процесс кристаллизации сахара, что значительно продлевает товарный вид помадных изделий, в которых быстро происходит образование крупных кристаллов сахара и они грубеют.

### ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГРИБОВ В ПРОИЗВОДСТВЕ ОРГАНИЧЕСКИХ КИСЛОТ

*Aspergillus niger* — производство лимонной кислоты, используемой в медицине, текстильной промышленности, кондитерском производстве, изготовлении чернил. *Aspergillus itaconicus* — производство итаконовой кислоты. Полимеры итаконовых эфиров применяются при изготовлении линз и небьющегося стекла. *Mucor*, *Rhizopus* — производство фумаровой кислоты, которая используется для получения малеиновой кислоты, необходимой в процессе изготовления смол, лаков, красок.

### ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГРИБОВ В ТЕКСТИЛЬНОЙ И КОЖЕВЕННОЙ ПРОМЫШЛЕННОСТИ

В производстве льняных тканей лен проделывает длинный путь от поля до готового изделия. После уборки с полей стебли льна раньше замачивали, чтобы произошла мацерация (разрушение межклетников) и стало бы возможным отделение лубяного волокна от других тканей стебля. Процесс этот длительный по времени, в настоящее время он значительно ускорен. Замачивание заменено обработкой грибами *Rhizopus nigricans*, *Mucor*, *Cladosporium herbarum*. В дальнейшем проводят шлихтование — пропитку основы крахмалопродуктами. Впоследствии шлихту удаляли механически, так как она мешает отбеливанию. В настоящее время расшлихтовку производят с использованием грибного солода.

В значительной мере облегчился труд людей, занимающихся выделкой кожи. Раньше мастеров кожевенных дел узнавали по стойкому запаху собачьего и голубинового помета, содержащего ферменты протеиназы. Для снятия шерсти шкуры замачивали в растворе помета. Впоследствии протеиназы получали из поджелудочной железы животных. В настоящее время продуцент протеиназ — *Aspergillus oryzae*.

### ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГРИБОВ В РЕЦИКЛИЗАЦИИ ОТХОДОВ

В современном производстве остро стоит проблема отходов, которые загрязняют окружающую среду, занимают территорию. Эта проблема частично может быть решена с помощью грибов. В США на крахмалсодержащих отходах культивируют *Aspergillus niger*. В Англии грибы используют для очистки сточных вод. В Японии сточные воды, образующиеся при производстве кофе, также очищаются с помощью грибов. Иногда на мусоре разводят съедобные грибы, используемые в пищу. Субстрат в результате выращивания грибов обогащается белками и идет для получения кормовых дрожжей.

Чтобы разрушить пни, оставшиеся на вырубках, в Германии их заражали опенком летним (*Kuehneromyces mutabilis*). В результате извлекалась двойная выгода: пни не надо было корчевать, а плодовые тела опенка отличаются хорошими вкусовыми качествами.

### ГРИБЫ — ПРОДУЦЕНТЫ ЛЕКАРСТВЕННЫХ ПРЕПАРАТОВ И БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ

Давно известны лекарственные препараты — антибиотики, спасшие и спасающие жизни многих людей. С открытием пенициллина связывают первую революцию в медицине. Потом было получено множество разных антибиотиков не только из грибов, но и из прокариотов (актиномицетов). Но грибные антибиотики (пенициллины, цефалоспорины) не потеряли актуальности и в настоящее время. Вторая фармакологическая революция связана с опытами по пересадке органов человека. Методика пересадки органов была разработана нашим соотечественником — профессором В. П. Демиховым, но все опыты на животных были обречены, так как организмом отторгались пересаженные органы вследствие их иммунной некомпетентности. Только после открытия циклоспоринов — грибных антибиотиков, оказавшихся активными иммунодепрессантами, операции южноафриканского хирурга Бернара стали удачными.

В настоящее время ведутся работы по изучению биологически активных веществ грибов и использованию их в лечебных целях. В народной медицине грибы как лекарственные организмы были популярны давно. Есть сведения о том, что рак губы Владимира Мономаха лечили чагой. Мухомор красный (*Amanita muscaria*) применялся для лечения головных болей, склероза, ревматизма, артрита. Дождевики (*Lycoperdon*) использовались как кровоостанавливающее и бактерицидное средство, сыроежка пищевая (*Russula vesca*) — как мочегонное, белый гриб (*Boletus edulis*) — при ожогах, для лечения болей в суставах, как тонизирующее средство.

Грибы в лечебных целях применялись разными народами мира, но особенно они популярны в Восточной Азии.

В настоящее время здесь 272 вида грибов имеют лекарственное значение.

Ведется поиск новых видов грибов для получения из них лекарственных препаратов. Значительных успехов достигли ученые Японии, Китая, Кореи, Франции, Англии, Германии и США. Препараты получают из 24 видов грибов, собранных в естественных условиях или выращенных искусственно. В России из чаги были получены препараты «БИН-чага», «Бефунгин», обладающие противоопухолевой активностью. Ведутся исследования в поиске подобных веществ у лензитеса березового (*Lenzites betulina*), трутовика лакированного (*Ganoderma lucidum*) и др.

### ГРИБЫ — ЦЕННЫЙ ПРОДУКТ ПИТАНИЯ

В пищу человеком используются грибы как дикорастущие, так и культивируемые. Вкусовые качества и питательная ценность их зависит от химического состава. В грибах много белков, углеводов, жиров, органических кислот. Ценность грибов как пищевого продукта связана с наличием витаминов А, группы В, D, РР, С. Из минеральных веществ больше всего в них калия, фосфора, меньше натрия, кальция, железа. Населением России собирается традиционно около 20 видов грибов. Однако съедобных грибов насчитывается около 300 видов. Выращивание грибов (грибоводство) стало отраслью сельского хозяйства. В развитых странах в природных условиях грибы практически не собирают. В связи с ухудшающейся экологической обстановкой использование дикорастущих грибов небезопасно для здо-

ровья: в них накапливается и концентрируется большое количество токсинов, тяжелых металлов, поступающих из почвы и воздуха. В мировом производстве грибов на первом месте находится выращивание шампиньонов, на втором — сиитаке, или японского ароматного гриба (*Lentinula edodes*), который не только явля-



Рис. 158  
Гриб сиитаке  
(*Lentinula edodes*)

ется ценным съедобным грибом, но и обладает лечебными свойствами (повышает сопротивляемость организма человека гриппу, полиомиелиту, даже СПИДу) (рис. 158). Кроме того, успешно культивируются вешенки, опенок зимний и другие грибы, являющиеся сапротрофами.

### ГРИБЫ, ПОЛЕЗНЫЕ В РАСТЕНИЕВОДСТВЕ

**Микоризные грибы.** Большую роль в нормальном развитии сельскохозяйственных растений играют микоризные грибы, образующие эндомикоризы (см. стр. 220).

**Гиббереллины.** Всего известно более 60 видов гиббереллинов. Широко распространены у высших растений, являются эндогенными регуляторами роста. В более высоких концентрациях они обнаружены у грибов. Например, гиббереллины являются метаболитами гриба *Fusarium moniliforme*, паразитирующего на рисе, кукурузе. Пораженные побеги удлиняются, желтеют и погибают (телеоморфа — сумчатый гриб гибберелла (*Gibberella*)). Один из наиболее активных гиббереллинов — гибберелловая кислота, производится в промышленных масштабах и используется в сельском хозяйстве для повышения урожайности бессемянных сортов винограда (рис. 159), увеличения

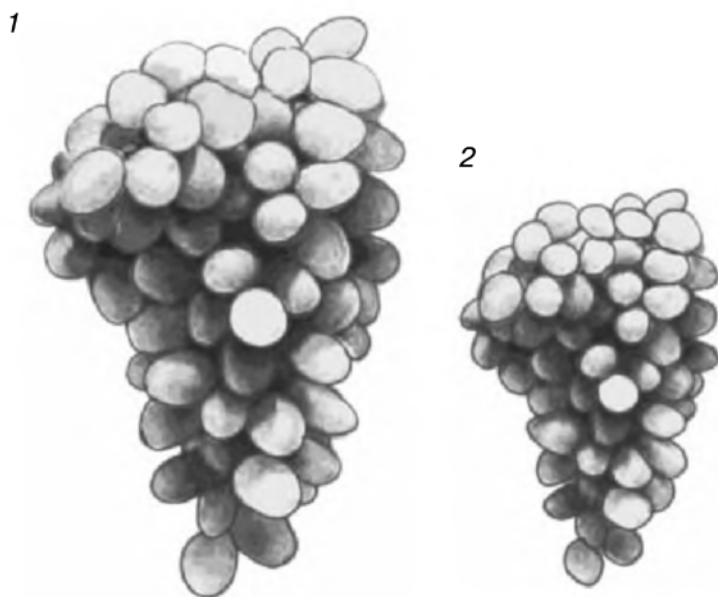


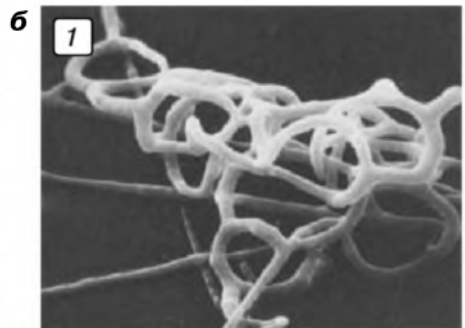
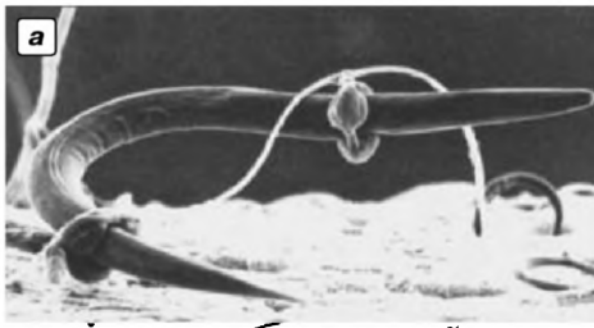
Рис. 159

Влияние гиббереллина на урожай винограда:

1 — обработанная гроздь; 2 — необработанная гроздь.



Рис. 160  
Насекомое,  
пораженное грибами рода  
*Beauveria*



30  $\mu\text{m}$

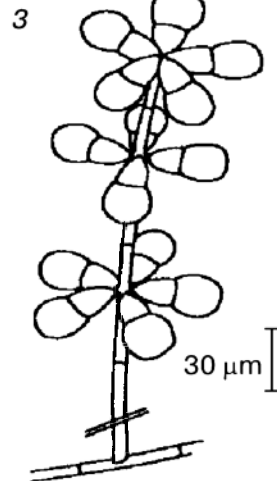
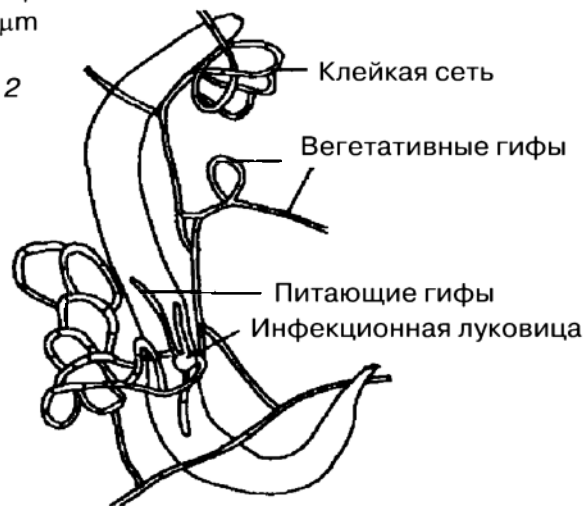


Рис. 161  
Хищные грибы:

*a* — *Arthrobotrys dactyloides*; *б* — *Arthrobotrys oligospora*: 1 — ловчие сети; 2 — пораженная нематода; 3 — конидиеносец с конидиями.

выхода волокна льна и конопли, стимуляции прорастания семян, луковиц и клубней.

У двулетних растений гиббереллин способен вызывать цветение и плодоношение в первый год.

**Паразитические грибы.** Многие паразитические грибы, обитающие на насекомых, могут быть использованы в

борьбе с вредными насекомыми. Грибные болезни могут поражать как вредных, так и полезных насекомых. Поэтому биологический метод борьбы необходимо использовать с большой осторожностью. Белая мюскардина — болезнь вредных и полезных насекомых — вызывается развитием гриба боуверия (*Beauveria*), относящегося к анаморфным грибам (рис. 160). Препарат «Боуверин» использовался в борьбе со свекловичным долгоносиком. Существуют также заболевания насекомых — розовая и зеленая мюскардина.

**Хищные грибы.** Имеют особое строение. Известны грибы рода Артроботрис (*Arthrobotrys*), у которых на мицелии образуются ловчие кольца, ловчие сети или другие приспособления для улавливания жертв. У гриба *Arthrobotrys dactyloides* (= *A. anchonia*) ловчие кольца состоят из трех клеток, клейких изнутри. Как только нематоды (микроскопические черви) попадают в кольцо, клетки мгновенно увеличиваются в объеме и сжимают тело нематоды (рис. 161а, 1, 2). Ферменты гриба растворяют покровы нематоды, внутрь прорастает гифа, образуется инфекционная луковица и развивается питающий мицелий, заполняющий все тело нематоды. Впоследствии нематода погибает. В отсутствие нематод гриб питается сапротрофно. У другого вида этого рода (*Arthrobotrys oligospora*) развиваются клейкие ловчие сети, в которых нематоды запутываются, а гриб прорастает в тело нематоды. Бесполое размножение осуществляется с помощью конидий (рис. 161б, 3).

## ГРИБЫ, ВРЕДНЫЕ ДЛЯ ЧЕЛОВЕКА

### ГРИБЫ, ПОРТЯЩИЕ ПИЩЕВЫЕ ПРОДУКТЫ И КОРМА

Порчу пищевых продуктов грибами можно рассмотреть с нескольких сторон:

- грибы расщепляют углеводы, другие органические вещества, что снижает питательную ценность продуктов;
- образующиеся метаболиты грибов (смолы, ароматические вещества и др.) изменяют вкусовые свойства продуктов;

- многие грибы выделяют токсические вещества, оказывающие отрицательное влияние на здоровье человека и животных;
- грибы могут паразитировать на человеке и животных, поражая внутренние органы и наружные покровы.

В основном это грибы родов *Aspergillus*, *Mucor*, *Rhizopus*, *Cladosporium*, *Penicillium*. Особого внимания заслуживают **микотоксины**, имеющиеся примерно у 150 видов грибов. Наиболее опасны **афлатоксины** — потенциальные канцерогены. Они также являются сильными мутагенами, вызывающими во многих случаях рак печени и пищевода. В 1993 г. ООН классифицировала афлатоксины как канцерогены 1-го класса. Особенно много афлатоксинов выделяют грибы *Aspergillus flavus*, *A. parasiticus*. Они содержатся в продуктах растительного происхождения, но по пищевым цепям попадают в продукты животноводства. Наибольший риск представляет употребление молока, яиц и мяса. Прожаривание уменьшает количество афлатоксинов.

Отравление человека спорыньей известно под названием злые корчи, антонов огонь. Похожие симптомы вызывает отравление спорыньей домашних животных, прежде всего крупного рогатого скота. Для пчел опасность представляет медвяная роса, образующаяся в результате развития на злаках конидиальной стадии спорыньи (сфацилия). Зерно, пораженное грибами рода *Fusarium*, также токсично. Хлеб, выпеченный из такой муки, называется пьяный хлеб. Симптомы отравления: головные боли, головокружение, слабость, расстройство пищеварения.

Отравления грибами, когда они съедаются не сознательно, а представляют собой незаметный компонент пищи, называются **микотоксикозами**.

### РАЗРУШЕНИЕ ГРИБАМИ ДРЕВЕСИНЫ

Дереворазрушающие грибы сопровождают древесину от места ее заготовки, складирования до превращения в строительные сооружения, строительные материалы или предметы обихода. Особенно опасны домовые грибы. В 1880 г.

в России наблюдалось массовое развитие домовых грибов, которые уничтожали железнодорожные шпалы, деревянные строения (полы, балки). Описывают случай, происшедший в соборе Брест-Литовской крепости. Батюшка-проповедник изрек: «Да будут богохульники и лиходеи низвергнуты в огненную пропасть!» При этом он топнул ногой и на глазах у изумленного народа провалился сквозь пол. Оказывается, балки под алтарем были разрушены домовым грибом.

Некоторые грибы (опенок летний (*Kuehneromyces mutabilis*)) применяются человеком в производстве микодревесины, идущей после пропитки некоторыми веществами на изготовление карандашей, линеек и заменяющей древесину ливанского кедра. Микодревесина получается легкая, пористая. Она используется также для изготовления форм для выдувки стекла, шлифовки мелких металлических деталей.

### ГРИБЫ — ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ ДЕРЕВЬЕВ И СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

В предыдущих разделах достаточно подробно освещались вопросы развития паразитических грибов на древесных и травянистых растениях, наносящих существенный ущерб народному хозяйству. Практически в каждом отделе есть паразитические грибы (головневые, ржавчинные, мучнисторосяные и др.). В случае массового развития этих грибов гибли целые народы, а сельскохозяйственные угодья превращались в пустыню. Печально известен фитофтороз картофеля в Европе, особенно в Ирландии (середина XIX в., см. стр. 43). Все знают, что на острове Цейлон выращивают чай, а в Южной Америке — кофе. Но в XIX в. была совсем другая картина. На Цейлоне возделывали кофе, но после эпидемии ржавчины плантации кофе погибли и были засажены чаем. Почти полностью были уничтожены каштановые леса в результате ракового поражения коры (*Cryphonectria parasitica*) в восточных штатах США. В некоторых странах Западной Европы практически погибли все ильмы.

## ГРИБЫ — ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Заболевания, вызванные патогенными грибами, носят название **микозы** (некоторые примеры микозов были рассмотрены выше). По данным ВОЗ (Всемирная организация здравоохранения), пятая часть населения страдает различными грибковыми заболеваниями. Широко распространены кожные заболевания, участились случаи поражения легких. До 15% всех подострых и хронических гайморитов вызываются грибами. Грибковые синуситы имеют тенденцию к количественному росту. Патогенные грибы развиваются десятилетиями, иногда в скрытой форме, проявляются при осложнениях, в старости, при заболевании сахарным диабетом, ВИЧ-инфекции. Особенно живучи дерматофиты, поражающие наружные покровы человека. Заражение происходит через поверхностные покровы, дыхательные пути, при заглатывании с пищей при отсутствии гигиены, а также в парикмахерских, бассейнах, при пользовании чужими вещами, расческами, при контакте с кошками, собаками.

Большой ущерб рыбному хозяйству наносят сапролегниевые грибы.

### ГРИБЫ, ВРЕДЯЩИЕ В БЫТУ

Грибы поселяются в жилых помещениях — на стенах в ваннных комнатах, кухнях. Споры, образующиеся в больших количествах, могут быть причиной аллергии, астмы. То же самое можно сказать о книгохранилищах. Грибы разрушают фрески, лепные украшения, картины. Они могут развиваться даже на пластмассовых изделиях. Мицелий может расти в тормозной жидкости, закупоривая насосы и клапаны. Даже оптические инструменты, линзы теряют качество под воздействием растущих на них грибов.

---

---

# ЛИШАЙНИКИ (ЛИХЕНИЗИРОВАННЫЕ ГРИБЫ)

Лишайники — уникальные организмы живой природы, тело которых образовано грибами и водорослями. Некоторые представители известны со времен Теофраста (III в. до н. э.). Долгое время они оставались загадкой для исследователей. Впервые раскрыл двойственную природу этого явления С. Швенденер (1867), но до настоящего времени нет единого взгляда на положение лишайников в системе органического мира. Раньше их причисляли к царству растений, называя мхами, водорослями, а то и вообще считали хаосом природы. Позднее лишайники стали рассматривать в царстве грибы в качестве самостоятельного отдела. Но так как в состав лишайников входят грибы из разных отделов и групп (*Ascomycota* — ~ 98%; *Basidiomycota* — ~ 2%, анаморфные грибы), то лишайники в системах последних лет разделили на несколько порядков, входящих в соответствующие классы и отделы. Поскольку систематика лишайников претерпевает существенные изменения, то мы для удобства изучения рассматриваем их как сборную группу царства грибы, насчитывающую в настоящее время около 20 тыс. видов.

## ОТЛИЧИТЕЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИШАЙНИКОВ

1. Лишайники — это специфический симбиоз грибов (микобионт) и водорослей (фотобионт), характеризующийся тесными взаимоотношениями. Основной формирующей компонент — гриб. Вне лишайника микобионты

и фотобионты чаще всего не встречаются. Грибы не имеют своего названия. Видовое название есть у фотобионта и у лишайника в целом.

2. У лишайников имеются особые морфологические типы строения, жизненные формы, которых нет ни у водорослей, ни у грибов. По форме лишайники могут быть накипные, листоватые, кустистые.

3. Для лишайников характерен очень медленный рост.

4. Лишайники отличаются особыми способами размножения.

5. Лишайники обладают специфическим биохимическим составом (например, наличием лишайниковых кислот) и особым типом метаболизма.

6. У лишайников имеются свои физиологические особенности. Их изучение затруднительно, так как слоевище содержит два компонента — **микобионт и фотобионт**. В целом физиологическим особенностям свойственно следующее:

- интенсивность фотосинтеза ниже, чем у высших растений;
- ассимиляция углекислого газа может осуществляться при низкой температуре ( $-5...10^{\circ}\text{C}$ );
- в отличие от большинства растений, при высокой температуре ( $35^{\circ}\text{C}$ ) процесс фотосинтеза останавливается;
- дыхание менее интенсивное, чем у высших растений;
- высокая устойчивость к высушиванию и низким температурам.

7. У лишайников наблюдается избирательное накопление соединений, например цинка, радиоактивных веществ. Поэтому лишайники чаще всего остро реагируют на изменение экологических условий и могут служить индикатором состояния чистоты окружающей среды.

### **ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МИКОБИОНТОВ И ФОТОБИОНТОВ В СОСТАВЕ ЛИШАЙНИКОВ**

С момента открытия лишайников как симбиотических организмов существовало множество версий о характере взаимоотношений грибов и водорослей.

**Только гриб паразитирует на водоросли.** По утверждению С. Швенденера, гриб является хозяином, а водоросль

находится в подчинении, становится рабом. Швенденер предположил, что гриб, паразитируя на водоросли, поглощает органические соединения. При этом чаще всего, но не всегда, водоросли остаются живыми, их клетки способны к делению.

**Мутуалистический симбиоз.** Согласно этой теории водоросль для гриба является источником органических соединений. При этом она извлекает выгоду из такого сожительства — забирает воду, минеральные вещества, поставляемые грибным компонентом. Гриб способствует защите водоросли от чрезмерного нагревания и освещения. На этом основании взаимоотношения компонентов лишайников считали мутуалистическим симбиозом, взаимовыгодным сожительством.

**Эндопаразитосапрофитизм.** Французский ученый Е. Борне (1873) обнаружил, что гифы гриба, находясь около клеток водорослей, внедряются в них с помощью гаусторий. В последующие годы были выявлены и другие образования, способствующие поглощению веществ из тела водорослей. То есть гриб паразитирует на водоросли. При этом гаустории в большинстве случаев проникают лишь в клеточную оболочку, не разрушая целостность наружного слоя цитоплазмы — плазмалемму. Либо гифы гриба плотно присасываются к клеткам водорослей, образуя апрессории (рис. 162). Предполагают, что поглощение питательных веществ происходит с помощью этих структур, но механизм данного явления окончательно не выяснен.

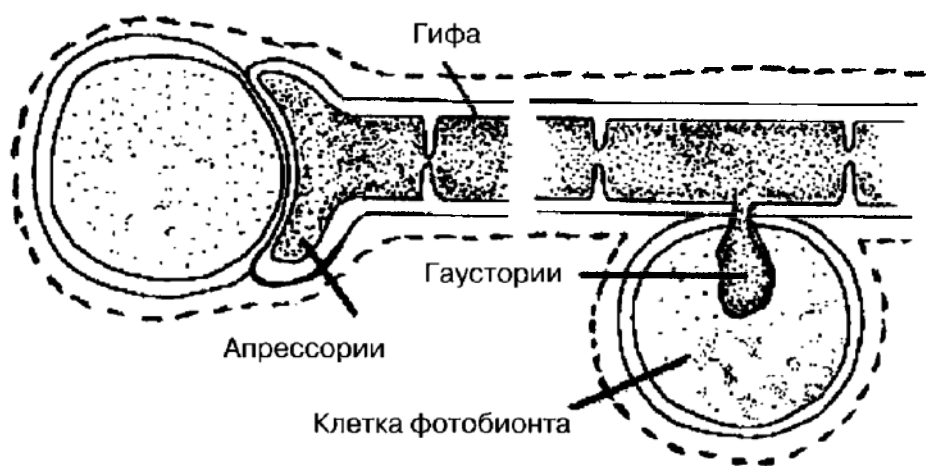


Рис. 162

Поглощение органических веществ микобионтом [25]

Гриб, используя отмершие клетки водорослей, может быть и сапротрофом. Русский ботаник А. А. Еленкин (1902) охарактеризовал отношения между компонентами лишайников как **эндопаразитосапрофитизм**.

**Умеренный паразитизм.** В 1960-х гг. советский лихенолог А. Н. Окснер пришел к выводу о том, что водоросль в слоевище лишайника тоже паразитирует на грибе. Поскольку водоросли находятся внутри слоевища лишайника, отграничены от внешней среды гифами гриба, они используют все необходимые для своей жизнедеятельности соединения, имеющиеся в грибах. При этом они способны к фотосинтезу.

Более четко проявляется паразитизм микобионта в сравнении с паразитизмом фотобионта. Тем не менее клетки водорослей способны к росту, развитию и размножению, долгое время оставаясь в живом состоянии. В последнее время исследователи склоняются к тому, что взаимоотношения гриба и водоросли — **умеренный паразитизм**.

Опровергнуть или подтвердить гипотезы опытным путем пока не представляется возможным, так как пока никому еще не удалось осуществить подобный симбиоз в лабораторных условиях. Одна из причин — медленный рост лишайников. В лесных ценозах умеренных широт слоевище лишайника формируется за 20...50 лет, на севере этот период растягивается до 300 лет.

## ХАРАКТЕРИСТИКА КОМПОНЕНТОВ ЛИШАЙНИКОВ

**Микобионт.** Грибы, входящие в состав лишайников, называются **лихенизированными грибами**. Тело лишайника (слоевище) состоит в основном из переплетающихся септированных гиф грибов с апикальным ростом, у которых есть приспособления для существования в воздушной среде.

Для защиты от неблагоприятных условий окружающей среды гифы имеют двухслойную оболочку. В местах образования поперечных перегородок гифы расширены, в результате чего образуется больше перфораций, через которые осуществляется связь с соседними клетками.

Оболочка гиф содержит пектиновые вещества, поэтому она может разбухать и ослизняться.

В нижней части слоевища, в месте прикрепления к субстрату, могут быть жировые клетки или жировые гифы.

Гифы различаются функционально. Так, у грибов есть **ищущие**, или **охватывающие**, гифы, которые находят и охватывают клетки водорослей. **Двигающие** гифы способствуют переносу клеток водорослей в растущий край слоевища.

Особенностью строения клетки является наличие небольшого числа мелких хромосом. Микобионт может проявлять избирательную способность в отношении фотобионта.

**Размножение.** Грибы способны размножаться вегетативно в результате фрагментации мицелия. Наличие бесполого размножения является дискуссионным вопросом. У грибов образуются пикнидии шаровидной или грушевидной формы, с развивающимися в них конидиями (анаморфная стадия) (рис. 163).

Форма и размеры конидий являются диагностическим признаком в определении видов и родов некоторых лишайников. Одни исследователи считают их элементами бесполого размножения, другие же отводят им роль сперматиев, участвующих в половом размножении.

**Половое размножение** происходит с образованием плодовых тел. Анаморфные грибы плодовых тел не образуют. Если в состав лишайника входят грибы, относящиеся к отряду *Basidiomycota*, то развиваются соответствующие плодовые тела (см. рис. 164, 1). Базидиальные лишайники обитают чаще всего в тропиках, но встречаются и в умеренных широтах. Плодовые тела могут быть многолетними: их развитие и созревание длится 4...10 лет. Грибы из отдела *Ascomycota* образуют апотеции, перитеции, псевдотеции.

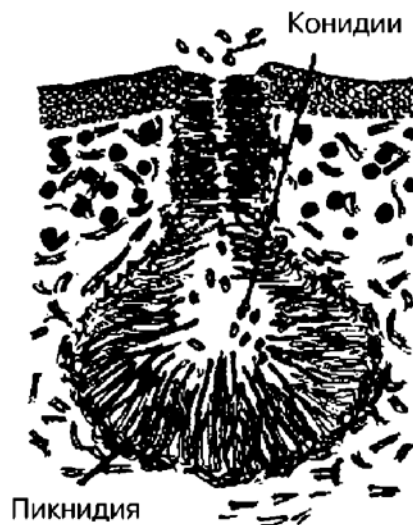


Рис. 163  
Продольный разрез через слоевище лишайника с пикнидией [25]



Рис. 164

Плодовые тела микобионтов:

1 — шляпочное плодовое тело (род *Lichenomphalia*) [25]; 2 — перитеций [25]; 3 — гистеротеции [34].

**Перитеции** имеют выводное отверстие. С поверхности лишайника они выглядят как темные точки. В перитециях образуются сумки со спорами. Между сумками развиваются гифы — **парафизы**. Около выводного отверстия формируются **перифизы** — гифы, выполняющие функцию защиты и способствующие выбрасыванию аскоспор (рис. 164, 2).

**Апотеции** обнаружены у большинства видов лишайников. Чаще всего они имеют типичную блюдцевидную форму, но иногда бывают линейно вытянуты.

### ТИПЫ СТРОЕНИЯ АПОТЕЦИЕВ

В строении блюдцевидного апотеция различают плоский диск, который может быть окружен валиком, образованным слоевищем лишайника (**слоевищный край**). На продольном разрезе различимы слои, образующие эпитеций, теций, гипотеций, эксципул (рис. 165).

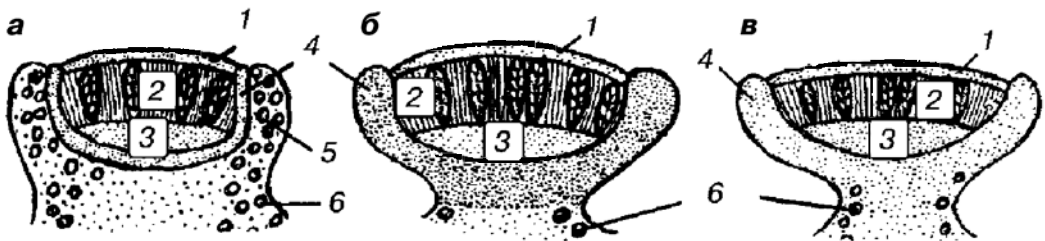


Рис. 165

Типы апотециев:

*a* — леканоровый; *b* — лецидеевый; *c* — биаторовый: 1 — эпитеций; 2 — теций (гимениальный слой); 3 — гипотеций; 4 — эксципул; 5, 6 — зона водорослей [34].

**Теций** (гимений) — средний слой апотеция, состоящий из сумок и бесплодных гиф — парафиз, служащих для защиты сумок со спорами. Вершины парафиз обычно несколько расширены, поэтому примыкают друг к другу, образуя эпитеций, выполняющий защитную функцию. Окраска диска связана с окраской эпитеция.

**Гипотеций** — слой из плотно переплетенных гиф, расположенных под гимением. Именно здесь образуются гаметангии, происходит половой процесс, в результате которого развиваются сумки.

**Эксципул** — слой плотно переплетенных гиф, окружает перечисленные составные части апотеция.

В зависимости от строения края различают следующие типы апотециев: **леканоровый**, **лецидеевый**, **биаторовый** (рис. 165).

**Леканоровый тип.** Диск окружен заметным валиком, сформированным **слоевищным краем**, содержащим водоросли и примыкающим к тонкому эксципулу. Слоевищный край окрашен идентично слоевищу.

**Лецидеевый тип.** У апотециев такого типа слоевищный край с водорослями отсутствует, поэтому наружным слоем оказывается эксципул, образующий валик вокруг диска. Такой край апотеция носит название **собственного края**. Апотеции этого типа обычно черного цвета, твердые.

**Биаторовый тип.** Апотеции по строению похожи на лецидеевый тип, но отличаются мягкой консистенцией, имеют светлую окраску. Собственный край также лишен водорослей, вокруг диска формируется эксципул.

**Сумки** чаще всего унитарные, разной формы и с определенным количеством спор (8...32).

**Споры** различаются у разных видов рядом признаков: окраской, размерами, поверхностью, количеством клеток. Споры прорастают гифами, которые образуют первичные талломы (прототалломы). В дальнейшем для развития лишайника необходим контакт с водорослью.

**Фотобионт.** Водоросли, входящие в состав лишайников, относятся к разным отделам и даже надцарствам. Это могут быть различные одноклеточные, колониальные,

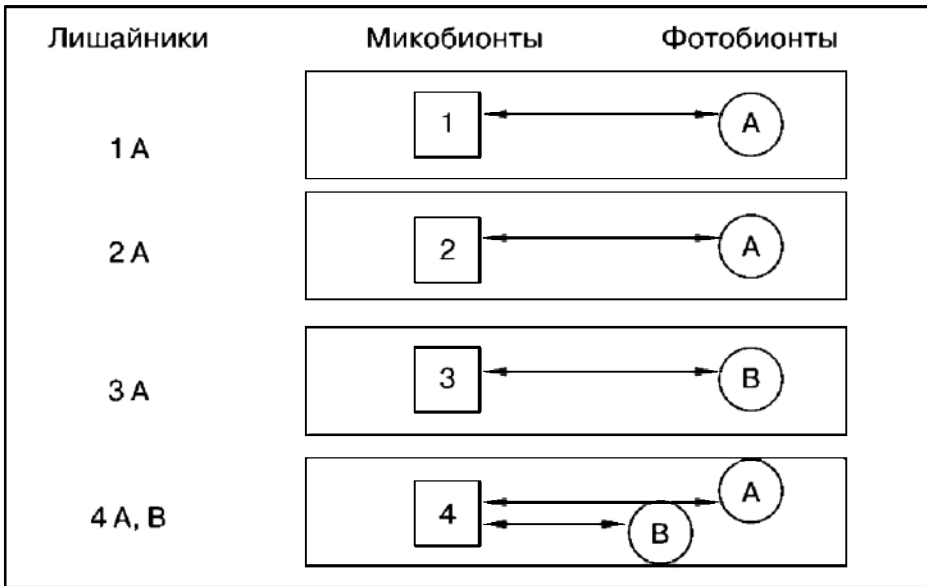


Рис. 166

Схема взаимодействия микобионтов и фотобионтов в лишайниках

нитчатые сине-зеленые (цианобактерии), зеленые, желто-зеленые и даже бурые водоросли. В составе лишайников они видоизменяются: нитчатые талломы распадаются на клетки, деформируются. Наиболее часто в качестве фотобионта содержится одноклеточная зеленая водоросль **требуksия** (*Trebouxia*), не встречающаяся в природе и имеющаяся лишь в слоевищах лишайников. Другие фотобионты могут быть типа зеленой водоросли хлореллы, типа цианобактерий — ностока, глеокапсы или являться представителями родов трентеполия, кладофора. Всего известно около 100 видов водорослей, входящих в состав почти 20 тыс. лишайников. Следовательно, в разных лишайниках может встречаться один и тот же вид водорослей. Обычно в состав лишайника входит один вид водорослей, иногда — один или два фотобионта (рис. 166). Например, зеленая водоросль (первичный фотобионт) и цианобактерия (вторичный фотобионт). С помощью цианобактерий лишайники способны усваивать атмосферный азот. На рис. 166 показано, что два вида водорослей (А, В), взаимодействуя с разными грибами, являются компонентами четырех видов лишайников.

Видовой состав водорослей зависит от климатических условий. Так, в умеренных широтах 83% фотобионтов

являются в основном хлорококковыми (зелеными) водорослями. В тропиках чаще распространена трентеполия (около 48%). Главная их черта — неприхотливость, так как водоросли окружены гифами грибов и получают свет в небольших количествах. В контакте с грибом у водорослей изменяется не только морфологическая структура, но и физиологические свойства. У фотобионтов практически отсутствуют запасные вещества (крахмал, липиды и др.). При выделении водорослей в культуру восстанавливаются структура и обмен веществ, но все же они отличаются медленным ростом, устойчивостью к высоким температурам и высыханию.

Размножение водорослей осуществляется апланоспорами или делением таллома. Подвижных спор (зооспор, гамет) нет.

### АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СЛОЕВИЦА ЛИШАЙНИКОВ

У лишайников выделяют два основных типа слоевищ: гомеомерный и гетеромерный.

Гомеомерное строение слоевища встречается у более 100 видов. В таких лишайниках гифы гриба и водоросль равномерно распределены в слоевище (рис. 167а). Внешне такие лишайники в сухом состоянии похожи на черноватые

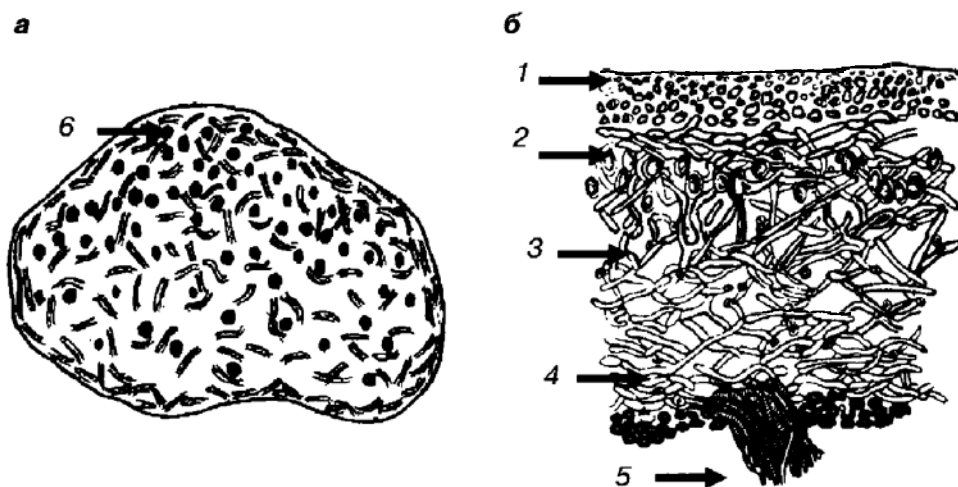


Рис. 167

Гомеомерное (а) и гетеромерное (б) строение слоевищ лишайников:

1 — верхняя кора; 2 — зона водорослей; 3 — сердцевина; 4 — нижняя кора; 5 — ризины; 6 — клетки водорослей [25, 34].

корочки, которые при набухании становятся слизистыми. Фотобионтом являются цианобактерии. Встречаются, например, на камнях, скалах, основаниях стволов деревьев, на почве среди мхов.

**Гетеромерное строение** лишайников распространено довольно широко (рис. 167б). Различают верхнюю и нижнюю кору, состоящую из плотно соединенных гиф гриба, водорослевый слой, сердцевину и структуры, способствующие прикреплению к субстрату.

Коровой слой выполняет защитную и механическую функции. Благодаря коре лишайники могут быстро впитывать влагу из окружающей среды и быстро высыхать. Через кору осуществляется газообмен, так как в ней есть участки с рыхло расположенными гифами, простые поры и щели. У высокоспециализированных лишайников имеются особые структуры (**цифеллы** и **псевдоцифеллы**) для осуществления газообмена и транспирации.

В середине слоевища слабоветвистые гифы расположены рыхло и образуют сердцевину. Значение этого слоя — проведение воздуха к клеткам водорослей. В слоевище более или менее четко выделяется зона водорослей, где осуществляется фотосинтез.

Иногда в составе лишайника могут быть два вида водорослей. Например, в зоне водорослей обитает зеленая водоросль, а вторичный фотобионт, цианобактерии, находится в особых образованиях — **цефалодиях**. Чаще всего они бывают внешними и выглядят как небольшие комочки, шарики черного цвета на поверхности таллома. Так, у пельтигеры пупырчатой (*Peltigera aphthosa*), кроме зеленых водорослей, в состав лишайника входит цианобактерия — носток (*Nostoc punctiformis*), обитающий в цефалодиях (см. рис. 169, 2).

Под сердцевинной может быть нижняя кора. У лишайников, плотно прижатых к субстрату, нижняя кора не развивается.

**Прикрепление** лишайников к субстрату возможно с помощью **ризоидов**, **ризин**, **гомфа** (рис. 168).

**Ризоиды** имеют нитчатую структуру и отходят от нижней коры. Каждый ризоид берет начало от одной клетки.

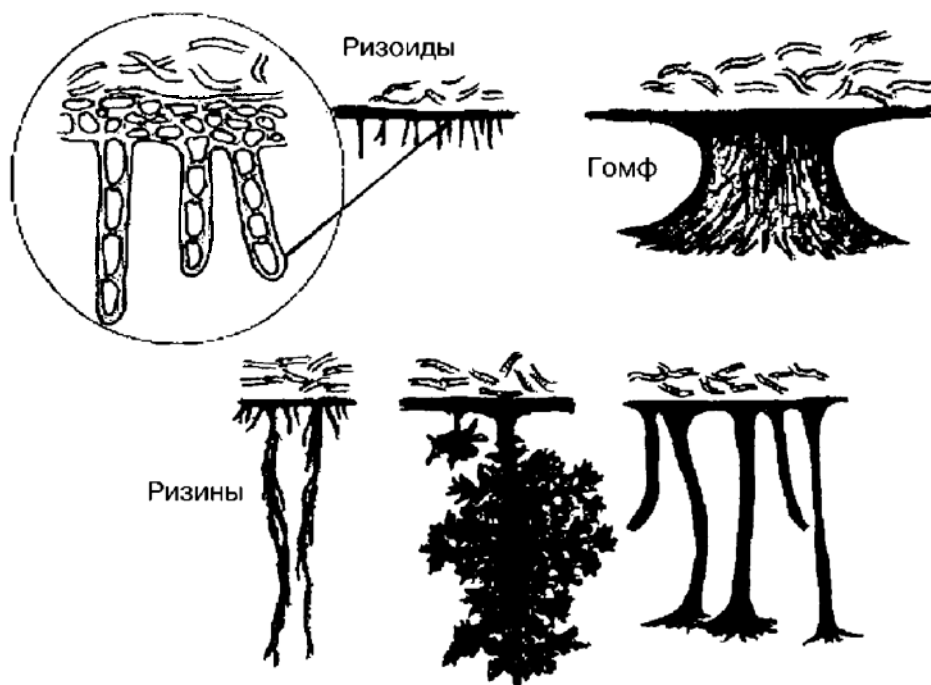


Рис. 168

Способы прикрепления лишайников к субстрату [25]

**Ризины** образованы гифами нижней коры в совокупности с гифами сердцевины. Поэтому у ризин снаружи находятся гифы коры, а внутри — гифы сердцевины.

**Гомф** — короткая ножка, обычно отходящая от центра слоевища, образованная гифами коры и сердцевины. Гифы имеют толстую оболочку.

## МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ

Слоевища лишайников весьма разнообразны и отличаются друг от друга размерами, окраской, формой.

**Окраска** лишайников связана с наличием различных пигментов зеленого, синего, фиолетового, красного, коричневого цвета. На интенсивность окраски влияет свет. Иногда цвет лишайников зависит от лишайниковых кислот, кристаллы которых обычно прозрачны, но могут быть желтого, оранжевого, красного цвета. Их синтез связан с интенсивностью освещения, и они откладываются на поверхности гиф. Возможно, наружные окрашенные слои выполняют защитную функцию, предохраняя клетки водорослей. Обычно ярко окрашены лишайники высокогорий и полярных районов Арктики и Антарктики.

**Размеры** слоевищ лишайников варьируют от нескольких миллиметров до десятков сантиметров. Особенно длинные слоевища, до нескольких метров, у повисающих кустистых лишайников (род уснея (*Usnea*)).

По **форме таллома** лишайники могут быть объединены в три основные группы: накипные, листоватые и кустистые. Между этими основными формами существует много переходных форм.

*Накипные* лишайники прочно срастаются с субстратом нижней поверхностью слоевища и могут иметь вид порошкообразного налета, бугорков или зернышек, плотных корочек. Поселяются такие лишайники на каменных субстратах в горах, на коре деревьев и древесине. Особенно суровые условия складываются для лишайников, обитающих на скалах, где перепад дневных и ночных температур может быть до 70°C (от 60...70°C днем до 0°C ночью). Основным источником влаги для них — роса. Различают несколько вариантов накипных лишайников:

- *лепрозное слоевище*. Получило название от рода лепрария (*Lepraria*). Это наиболее примитивный тип слоевища в виде белого или желтого порошкообразного налета на коре деревьев или на скалах. Гифы гриба оплетают клетки водорослей без определенного порядка;
- *однообразно-накипной таллом* в виде корочек с цельной поверхностью;
- *трещиноватый накипной таллом*. Поверхность корочек с трещинками, особенно у слоевища в сухом состоянии. Такая структура способствует быстрому поглощению воды;
- *ареолированный таллом*. Состоит из отдельных бугорков (ареолы), которые могут находиться на общей корочке — подслоевище, которое не содержит водорослей и отличается по цвету от слоевища;
- *чешуйчатый таллом* (иногда рассматривают как переходный к листоватому слоевищу). Ареолы уплощены в виде чешуек. Таллом похож на черепитчатую крышу.

Накипные лишайники могут быть гомеомерными и гетеромерными.

**Листоватые** лишайники имеют форму почти цельных или рассеченных пластиночек, прикрепленных к субстрату разными способами (ризоиды, ризины, гомф). Для них характерен радиальный рост. В слоевище выражены обычно три слоя, иногда — четыре, как у пельтигеры (*Peltigera*).

Листоватые талломы могут быть представлены одной пластинкой, прикрепляющейся к субстрату с помощью короткой ножки — гомфа. Например, умбиликария (*Umbilicaria*) (рис. 169, 1). Или таллом расчленяется на отдельные лопасти, например у пельтигеры (*Peltigera*) (рис. 169, 2), лобарии (*Lobaria*), гипогимнии (*Hypogymnia*) (рис. 169, 3). Прикрепление к субстрату осуществляется посредством ризин, ризоидов.

**Кустистые** лишайники. Само название говорит о том, что эти лишайники могут быть в виде кустиков, вертикально расположенных на субстрате или свисающих с него. Широко распространены в таежной зоне, но особенно их

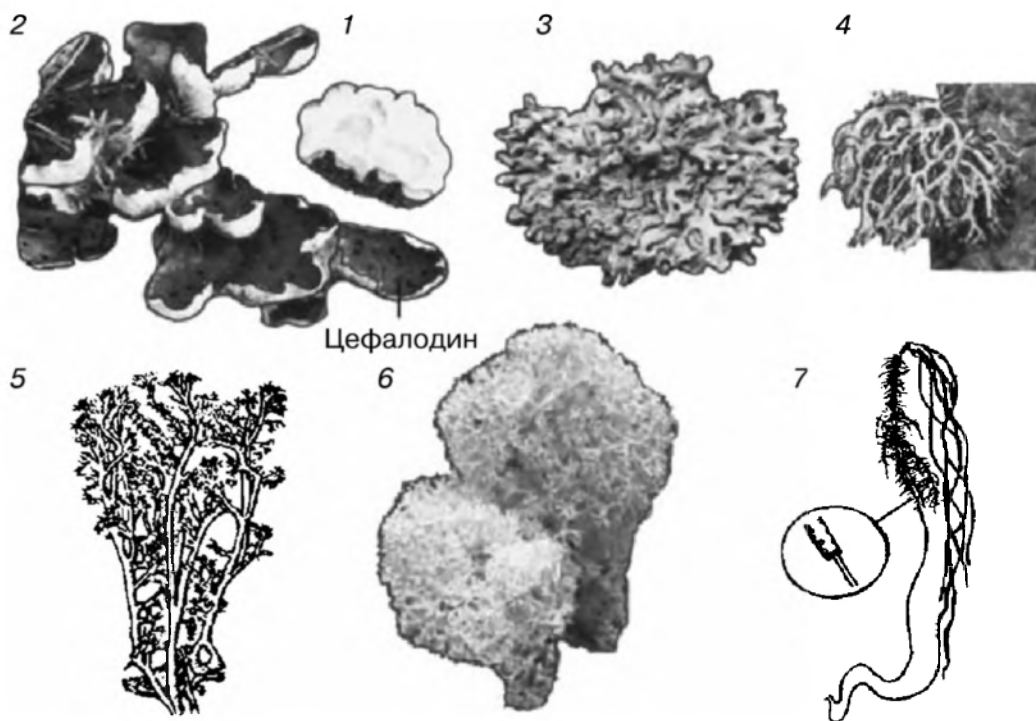


Рис. 169

Листоватые и кустистые лишайники:

Листоватые лишайники: 1 — умбиликария шерстистая (*Umbilicaria vellea*) [25]; 2 — пельтигера пупырчатая (*Peltigera aphthosa*); 3 — гипогимния вздутая (*Hypogymnia physodes*). Кустистые лишайники: 4 — эверния сливовая (*Evernia prunastri*); 5 — кладония оленья (*Cladonia rangiferina*); 6 — кладония звездчатая (*Cladonia stellaris*); 7 — уснея нитчатая (*Usnea filipendula*) [25].

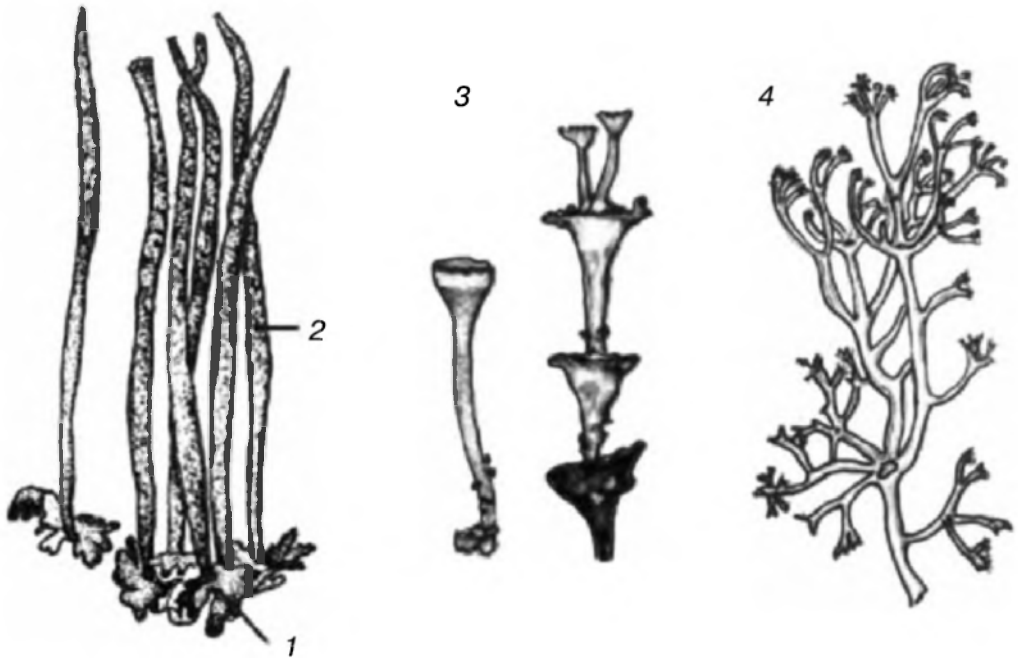


Рис. 170  
Слоевидце лишайников:

1 — первичное слоевище; 2 — вторичное слоевище (палочковидные подеции); 3 — сцифовидные подеции [25]; 4 — ветвящиеся подеции [25].

много в тундре, где образуют сплошной покров под названием ягель.

Обычно такие лишайники прикрепляются к субстрату ризоидами. Кустистые лишайники могут быть с округлыми (**радиально-кустистый таллом**) или плоскими (**уплощенно-кустистый таллом**) лопастями. Радиально-кустистый таллом характерен для многих видов рода кладония (*Cladonia*) (см. рис. 169, 5, 6), уплощенно-кустистый — для рода эверния (*Evernia*) (рис. 169, 4). Существует множество переходных форм от листоватых лишайников к кустистым. По периферии таллома располагается кора. Коровой слой может быть сплошным и разорванным, что является диагностическим признаком. Центр может быть полым, заполненным рыхлой сердцевинной из однородных гиф (алектория (*Alectoria*)), заполненным плотным тяжом из склеенных гиф (уснея (*Usnea*)) (рис. 169, 7).

Особым строением отличаются лишайники рода *Cladonia*, у которых выделяют нижнюю часть (**первичное слоевище**) в виде накипной корочки или чешуек. На первичном слоевище вырастают вертикальные веточки — **вторичное слоевище**, или **подеции**. Подеции могут быть

ветвящиеся и неветвящиеся. Неветвящиеся могут быть палочковидными, в виде кубка. Кубковидные веточки называются **сцифы** (сцифовидные подеции) (рис. 170). На них в дальнейшем развиваются апотеции и пикнидии. Первичное слоевище сохраняется в течение всей жизни лишайника или рано отмирает.

## РАЗМНОЖЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ КАК ЕДИНОГО ЦЕЛОГО

Лишайники являются уникальными организмами, способными размножаться вегетативно как единое целое.

**Вегетативное размножение** осуществляется кусочками слоевища и специальными структурами — **соредиями**, **изидиями** (рис. 171).

**Фрагментация.** В сухую погоду лишайники становятся очень хрупкими, и под ногами человека или животных

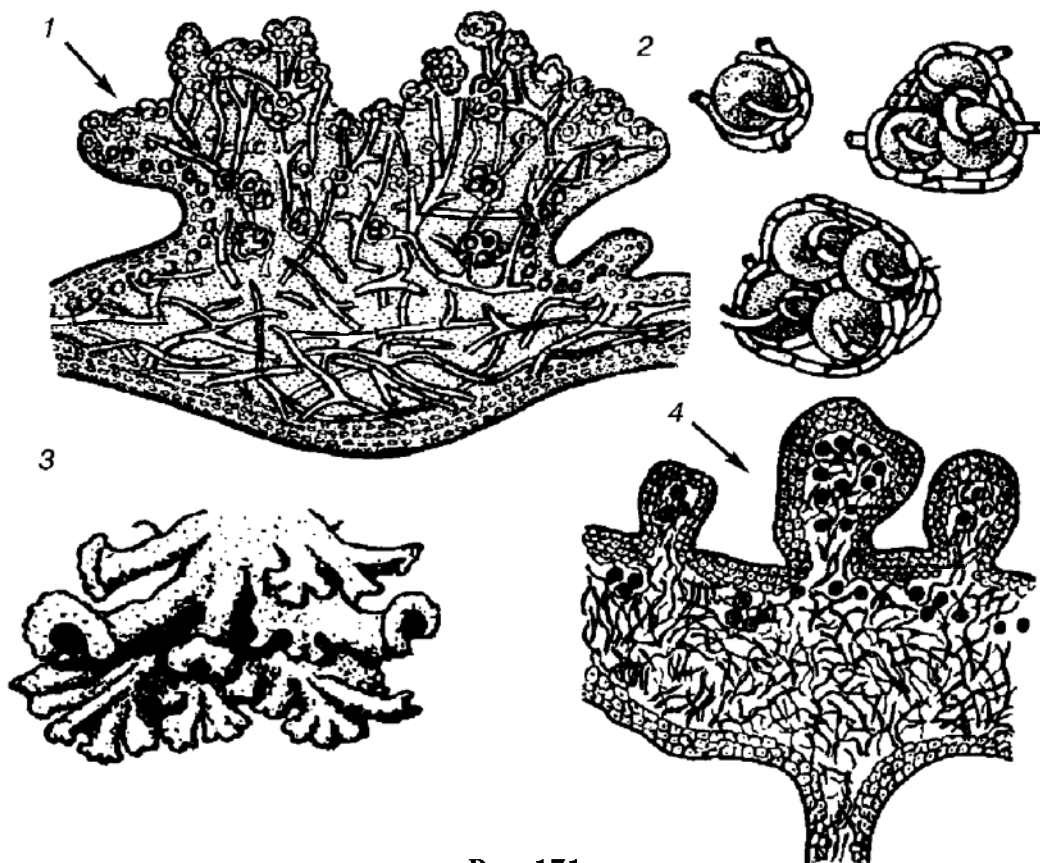


Рис. 171

Размножение лишайников:

1 — сорали; 2 — соредии; 3 — губовидные сорали (гипогимния вздутая (*Hypogymnia physodes*)); 4 — изидии [34].

разламываются на отдельные частички, которые в подходящих условиях начинают развиваться дальше.

**Соредии** образуются в слое водорослей и выглядят в виде пылинок, в которых одна или несколько клеток водорослей оплетены гифами гриба (см. рис. 171, 2). Морфологически оформленные скопления соредий называются **сораль** (рис. 171, 1). Когда соредиев становится много, кора разрывается и они высыпаются. Облик соралей и расположение на слоевище характерны для определенных видов. Сорали могут быть губовидными (гипогимния вздутая (*Hypogymnia physodes*)) (рис. 171, 3), каемчатými (вульпицида (*Vulpicida*)), головчатými, манжетовидными и др.

**Изидии** образуются снаружи слоевища в виде чешуек, выростов палочковидной, коралловидной формы (рис. 171, 4). Снаружи находится кора из гиф гриба, внутри обитают водоросли. Если у лишайника кора отсутствует, то изидии также будут без коры. Изидии отламываются и затем начинают самостоятельное развитие. Форма изидий характерна для каждого вида. У лишайников, отличающихся массовым развитием соредий и изидий, реже образуются апотеции и перитеции.

### ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЛИШАЙНИКОВ

Химический состав лишайников специфичен и разнообразен. Различают две группы веществ — первичные и вторичные.

Первичные вещества принимают участие в обмене веществ, из них состоит слоевище лишайника. Оболочки гиф содержат хитин, лихенин (лишайниковый крахмал), гемицеллюлозу. К этой группе относятся ферменты, аминокислоты, витамины, пигменты (хлорофилл *a*, *b*, иногда каротины и ксантофиллы).

Вторичные вещества — конечные продукты обмена веществ. Всего насчитывается около 250 соединений, из которых 75 специфичны и нигде, кроме лишайников, больше не обнаружены. В первую очередь это лишайниковые кислоты (салициловая, усниновая, леканоровая и др.).

Функция их окончательно не установлена, но они способствуют разрушению минерального субстрата, подавляют всхожесть семян цветковых растений, а также рост и развитие бактерий, мхов, грибов. Некоторые вещества отличаются горьким вкусом, поэтому не поедаются животными. Другие, напротив, придают лишайнику приятный аромат и яркий цвет, что используется человеком в парфюмерной промышленности и для производства красителей. Специфика веществ, синтезируемых отдельными видами лишайников, имеет большое значение в их классификации (**хемотаксономия**).

### ОТНОШЕНИЕ К СУБСТРАТУ

По отношению к субстрату выделяют следующие экологические группы лишайников: эпилитные, эпифитные, эпигейные, эпиксильные.

**Эпилитные** поселяются на камнях и скалах. Лишайники, обитающие на бетоне, железе, выделяют в специальную группу — **лишайники техногенных субстратов**. В основном к ним относятся накипные лишайники, придающие скалам своеобразную окраску. Реже встречаются листоватые формы. Велика их роль в почвообразовательном процессе, так как гифы проникают в трещины между камнями, лишайниковые кислоты растворяют субстрат, что в конечном счете приводит к разрушению камней и началу образования почвы. Эпилитные лишайники отличаются приуроченностью к определенному типу камней в зависимости от их химического состава.

**Эпигейные** лишайники обитают на почвах. В основном это кустистые формы, заселяющие бедные почвы. Например, ковер лишайников характерен для сосновых лесов (сосняки лишайниковые). Широко распространены кустистые эпигейные лишайники на севере, в тундре и лесотундре, они образуют ягель — корм для оленей.

На почве можно обнаружить накипные лишайники, тоже относящиеся к этой группе. На мхах развиваются листоватые формы (их выделяют в группу **эпибриофитных** лишайников).

К эпигейным лишайникам причисляют кочующие лишайники, практически не имеющие связи с почвой, типа перекаати-поле.

**Эпифитные** лишайники могут иметь листоватые, накипные, кустистые формы. Они заселяют кору деревьев и кустарников.

**Эпиксильные** лишайники, обитающие на голой древесине, рассматривают в качестве самостоятельной группы. Это могут быть накипные, листоватые и кустистые формы, большая часть которых может заселять и другие субстраты.

## ЗНАЧЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ

### ЗНАЧЕНИЕ ЛИШАЙНИКОВ В ПРИРОДЕ

Велика роль лишайников как пионеров растительности. Они заселяют субстраты, непригодные для растений, грибов и водорослей. Гифы грибов проникают между трещинками пород, выделяемые ими «лишайниковые кислоты» способствуют «растворению» субстрата. Поселяясь, например, на камнях или даже внутри горных пород, на застывших лавовых потоках после извержения вулканов, они дают начало почвообразовательному процессу.

Лишайники способствуют повышению плодородия почвы. Те лишайники, у которых фотобионтом являются цианобактерии, обогащают почву азотом.

Лишайники отрицательно влияют на развитие микроорганизмов и микоризообразование, снижают прорастание семян растений, спор мхов.

### ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЛИШАЙНИКОВ ЧЕЛОВЕКОМ

На севере лишайники являются ценным кормом для животных, например исландский мох (*Cetraria islandica*), ягель (*Cladonia sp.* и др.).

Лишайники используются в пищу человеком, особенно в Китае и Японии. Предполагают, что библейская манна небесная есть не что иное, как сорванные ветром талломы накипного лишайника, растущего в горах, аспидилия съедобная (*Aspicilia esculenta*). Этот лишайник составлял

значительную часть рациона племен, населявших пустыни. Есть сведения об использовании лишайников в пищу египтянами, индейцами, жителями северных стран.

Применение лишайников в лечебных целях уходит корнями в Средневековье. В народной медицине использовали и используют в настоящее время, например, лобаррию (*Lobaria pulmonaria*), цетрарию исландскую (*Cetraria islandica*) для лечения легочных заболеваний. В лишайниках обнаружено много биологически активных веществ, в частности антибиотиков. Были разработаны некоторые антимикробные препараты на основе усниновой кислоты.

Из лишайников получали красители для тканей, лакмус. В парфюмерной промышленности используют лишайниковые вещества для придания стойкости духам.

По размерам слоевища лишайников, зная ежегодный прирост, можно определить возраст того субстрата, на котором они обитают (от нескольких десятилетий до нескольких тысячелетий).

Лишайники чутко реагируют на загрязнение атмосферы, особенно фтором, оксидами серы, азота, поэтому их используют в качестве индикатора состояния окружающей среды. Существует метод определения чистоты окружающей среды — лишеноиндикация. Выяснено, что в экологически неблагополучных районах сначала исчезают кустистые, затем некоторые листоватые и накипные лишайники.

Отрицательное значение лишайников состоит в том, что они, поселяясь на скульптурах, памятниках архитектуры, разрушают их.

## СИСТЕМАТИКА ЛИШАЙНИКОВ

Единого взгляда на классификацию лишайников в настоящее время не существует. Лишайники состоят из двух компонентов, фотобионта и микобионта. В основу классификации положены признаки, характерные для микобионта: развитие и строение плодовых тел, строение сумок, спор, конидий. Учитывается также таксономическая принадлежность фотобионта и особенности слоевища как единого целого. Большое значение имеет химический состав, метаболиты лишайников (хемотаксономия).

Учитывая систематическую принадлежность микобионта, лишайники рассматривают в составе отделов *Ascomycota* и *Basidiomycota*.

#### ОТДЕЛ *Ascomycota* (СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ)

Лихенизированные грибы входят в состав двух классов: *Arthoniomycetes* (артониомицеты) и *Lecanoromycetes* (леканоромицеты). Виды класса *Arthoniomycetes* распространены чаще всего в тропических и субтропических областях.

Наиболее обширным является класс *Lecanoromycetes* (леканоромицеты) и порядок *Lecanorales* (леканоральные). У представителей порядка образуются плодовые тела в виде апотециев леканорового, лецидеевого и биаторового типов. Разнообразны типы слоевищ — от накипных до кустистых. Фотобионт может быть один (зеленые водоросли или цианобактерии) или оба вместе. Из зеленых водорослей часто встречается требуксия (*Trebouxia*). Наиболее известны роды биатора (*Biatora*), леканора (*Lecanora*), кладония (*Cladonia*), пармелия (*Parmelia*), гипогимния (*Hypogymnia*), цетрария (*Cetraria*), эверния (*Evernia*) и уснея (*Usnea*).

Из других порядков этого класса распространены представители родов умбиликария (*Umbilicaria*), лобария (*Lobaria*), пельтигера (*Peltigera*), ксантория (*Xanthoria*) и фисция (*Physcia*).

#### ОТДЕЛ *Basidiomycota* (БАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ)

Считают, что базидиальные лишайники являются наиболее молодой группой в эволюционном плане. Эта малочисленная группа лишайников относится к классу *Agaricomycetes* (агарикомицеты). Обитают они не только в тропических и субтропических областях, но и в умеренных широтах. Фотобионтом являются чаще цианобактерии, но могут быть и зеленые водоросли или и те, и другие вместе. Плодовые тела микобионтов — базидиомы. Заслуживают внимания такие роды, как диктионема (*Dictyonema*), мультиклавула (*Multiclavula*) и лихеномфалия (*Lichenomphalia*).

---

---

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Азбукина, З. М.* Определитель грибов России. Порядок головневые (Семейство тиллецеиновые) // З. М. Азбукина, И. В. Каратыгин. — СПб. : Наука, 1995. — Вып. 2. — 262 с.
2. *Александрова, А. В.* Род *Trichoderma* Pers.: Fr. // Новое в систематике и номенклатуре грибов / А. В. Александрова // под ред. Ю. Т. Дьякова, Ю. В. Сергеева. — М. : Национальная академия микологии ; Медицина для всех, 2003. — С. 219–275.
3. *Багирова, С. Ф.* *Phytophthora*: диагностика, идентификация, таксономическое положение и классификация // Новое в систематике и номенклатуре грибов / под ред. Ю. Т. Дьякова, Ю. В. Сергеева. — М. : Национальная академия микологии; Медицина для всех, 2003. — С. 71–105.
4. *Беккер, З. Э.* Физиология грибов и их практическое использование. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1963. — 269 с.
5. *Белова, Н. В.* Макромицеты: полвека экспериментальных исследований в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН // Современная микология в России : тр. I съезда микологов России. — М. : Национальная академия микологии, 2002. — С. 129–130.
6. *Бондарцев, А. С.* Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1953. — 1106 с.
7. *Бондарцева, М. А.* Определитель грибов России. Порядок Афиллофоровые. — СПб. : Наука, 1998. — Вып. 2. — 391 с.
8. *Бондарцева, М. А.* Семейства гименохетовые, лахнокладиевые, кониофоровые, щелелистниковые / М. А. Бондарцева, Э. Х. Пармасто // Определитель грибов СССР: порядок афиллофоровые. — Л. : Наука, 1986. — Вып. 1. — 192 с.
9. *Белякова, Г. А.* Ботаника : в 4 т. — Т. 1: Водоросли и грибы : учебник для студ. высш. учеб. заведений // Г. А. Белякова, Ю. Т. Дьяков, К. Л. Тарасов. — М. : Изд. центр «Академия», 2006. — 320 с.
10. *Белякова, Г. А.* Ботаника : в 4 т. — Т. 2: Водоросли и грибы : учебник для студ. высш. учеб. заведений // Г. А. Белякова, Ю. Т. Дьяков, К. Л. Тарасов. — М. : Изд. центр «Академия», 2006. — 320 с.
11. Ботаника: курс альгологии и микологии : учебник // под ред. Ю. Т. Дьякова. — М. : Изд-во МГУ, 2007. — 559 с.
12. *Булах, Е. М.* Грибы — источник жизненной силы. — Владивосток : Русский остров, 2001. — 64 с.
13. *Бургефф, Х.* Проблематика микоризы // Микориза растений. — М. : Сельхозгиз, 1963. — С. 333–354.

14. Бурова, Л. Г. Экология грибов макромицетов. — М. : Наука, 1986. — 221 с.
15. Горленко, М. В. Все о грибах / М. В. Горленко, Л. В. Гарибова, И. И. Сидорова [и др.] — М. : Лесная промышленность, 1985. — 280 с.
16. Гарибова, Л. В. В царстве грибов. — М. : Лесная промышленность, 1982. — 191 с.
17. Гарибова, Л. В. Основы микологии: морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов : учеб. пособие / Л. В. Гарибова, С. Н. Лекомцева. — М. : Товарищество научных изданий КМК, 2005. — 220 с.
18. Горленко, М. В. Положение грибов в системе органического мира // Эволюция и систематика грибов. Теоретические и прикладные аспекты. — Л. : Наука, 1984. — С. 5–9.
19. Даракон, О. Грибной огород — и здоровье, и доход. — М., 1995. — 191 с.
20. Дьяков, Ю. Т. Грибы и их значение в жизни природы и человека // Соросовский образовательный журнал. — 1997. — №. 3. — С. 38–45.
21. Дьяков, Ю. Т. Структура комплексных видов базидиальных грибов // Новое в систематике и номенклатуре грибов / под ред. Ю. Т. Дьякова, Ю. В. Сергеева. — М. : Национальная академия микологии: Медицина для всех, 2003. — С. 382–401.
22. Жизнь растений : в 6 т. — Т. 1: Введение. Бактерии и актиномицеты. — М. : Просвещение, 1974. — 488 с.
23. Жизнь растений : в 6 т. — Т. 2: Грибы. — М. : Просвещение, 1976. — 479 с.
24. Жуков, А. М. Грибы — друзья и враги леса / А. М. Жуков, Л. С. Миловидова. — Новосибирск : Наука, 1980. — 192 с.
25. Заварзин, А. А. Лишайники // А. А. Заварзин, Д. Е. Гимельбрант, Н. М. Алексеева. — СПб. : Геликон-Пресс, 2000. — 146 с.
26. Иванушкина, Н. Е. Род *Aspergillus*: номенклатура, классификация, распространение // Новое в систематике и номенклатуре грибов / под ред. Ю. Т. Дьякова, Ю. В. Сергеева. — М. : Национальная академия микологии: Медицина для всех, 2003. — С. 136–165.
27. Каратыгин, И. В. Значение грибов в экосистемах прошлого // Грибы в природных и антропогенных системах : тр. Междунар. конф., посвящ. 100-летию начала работы проф. А. С. Бондарцева в Ботан. ин-те им. В. Л. Комарова РАН. Санкт-Петербург, 24–28 апреля 2005 г. — СПб., 2005. — Т. 1. — С. 246–251.
28. Каратыгин, И. В. Коэволюция грибов и растений. — СПб. : Гидрометеоиздат, 1993. — 118 с.
29. Каратыгин, И. В. Проблемы макросистематики грибов // Микол. и фитопатология. — 1999. — Т. 33, вып. 3. — С. 150–165.
30. Коваленко, А. Е. Определитель грибов СССР. Порядок *Hymenophorales*. — Л. : Наука, 1989. — 173 с.
31. Кочкина, Г. А. Грибы порядка *Mucorales*: таксономия, проблемы идентификации, патогенность // Новое в систематике и номенклатуре грибов / под ред. Ю. Т. Дьякова, Ю. В. Сергеева. — М. : Национальная академия микологии: Медицина для всех. — 2003. — С. 106–135.
32. Кубанова, А. А. Руководство по практической микологии // А. А. Кубанова, Н. С. Потекаев, Н. Н. Потекаев. — М. : Фин. изд. дом «Деловой экспресс», 2001. — 144 с.
33. Кудряшева, З. Н. Микология с основами фитопатологии. — Минск : Высшая школа, 1968. — 283 с.
34. Курс низших растений : учебник для студ. ун-тов / под ред. М. В. Горленко. — М. : Высшая школа, 1981. — 504 с.

35. *Кутафьева, Н. П.* Морфология грибов : учеб. пособие. — 2-е изд., испр. и доп. — Новосибирск : Сиб. университет изд-во, 2003. — 215 с.
36. *Левкина, Л. М.* Род *Alternaria nees* // Новое в систематике и номенклатуре грибов / под ред. Ю. Т. Дьякова, Ю. В. Сергеева. — М. : Национальная академия микологии: Медицина для всех, 2003. — С. 276–303.
37. *Лекомцева, С. Н.* Грибы рода *Puccinia pers.* // Новое в систематике и номенклатуре грибов / под ред. Ю. Т. Дьякова, Ю. В. Сергеева. — М. : Национальная академия микологии; Медицина для всех. — 2003. — С. 402–417.
38. *Литвинов, М. А.* Определитель микроскопических почвенных грибов. — Л. : Наука, 1967. — 302 с.
39. *Мазин, В. В.* Грибы, растения, люди / В. В. Мазин, Л. С. Шашкова. — М. : Агропромиздат, 1986. — 208 с.
40. *Барсукова, Т. Н.* Малый практикум по ботанике: водоросли и грибы : учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / Т. Н. Барсукова, Г. А. Белякова, В. П. Прохоров, К. Л. Тарасов. — М. : Изд. центр «Академия», 2005. — 240 с.
41. *Маргелис, Л.* Роль симбиоза в эволюции клетки. — М. : Мир, 1983. — 351 с.
42. Международный кодекс ботанической номенклатуры. — Л. : Наука, 1980. — 282 с.
43. *Мезенцева, Л. М.* Баланс веществ, образующихся при микогенном разложении листового опада / Л. М. Мезенцева, Н. Т. Степанова // Экология. — 1981. — № 4. — С. 32–37.
44. *Мельник, В. А.* Определитель грибов СССР. Класс *Coelomycetes*. — СПб. : Наука, 1997. — Вып. 1. — 380 с.
45. *Мухин, В. А.* Роль базидиальных дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах // Лесоведение. — 1981. — № 1. — С. 46–51.
46. *Мюллер, Э.* Микология : пер. с нем. / Э. Мюллер, В. Лёффлер. — М. : Мир, 1995. — 343 с.
47. *Нездойминого, Э. Л.* Определитель грибов СССР. Порядок агариковые. Семейство паутинниковые. — СПб. : Наука, 1996. — Вып. 1. — 407 с.
48. *Новожилов, Ю. К.* Определитель грибов СССР. Отдел слизевика. — СПб. : Наука, 1993. — Вып. 1. — 288 с.
49. *Переведенцева, Л. Г.* Агариковые грибы / Соросовский образовательный журнал. — 1999. — № 3. — С. 69–74.
50. *Переведенцева, Л. Г.* Конспект агариковых грибов (пор. *Agaricales s. lat.*) Пермской области, Коми-Пермяцкого национального округа. — Пермь : Изд-во Перм. гос. пед. ун-та., 1997. — 76 с.
51. *Переведенцева, Л. Г.* Грибы России / Л. Г. Переведенцева, В. М. Переведенцев. — Пермь : Изд-во ПГПУ, 1995. — Кн. 1. — 190 с.
52. *Пыстина, К. И.* Определитель грибов России. Класс оомицеты. Порядки сапролегниевые, лептомитовые, лагенидиевые. — СПб. : Наука, 1994. — Вып. 1. — 186 с.
53. *Рейвн, П.* Современная ботаника : в 2 т. / пер. с англ. П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн. — М. : Мир, 1990. — Т. 1. — 348 с.
54. *Рипачек, В.* Биология дереворазрушающих грибов. — М. : Лесная пром-сть, 1967. — 275 с.
55. *Ролл-Хансен, Ф.* Болезни лесных деревьев / Ф. Ролл-Хансен, Х. Ролл-Хансен // под ред. В. А. Соловьева. — СПб. : СПб ЛТАб, 1998. — 120 с.
56. *Селиванов, И. А.* Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. — М. : Наука, 1981. — 231 с.
57. *Сергеев, Ю. В.* Порядок *Onygenales* и медицинская микология / Ю. В. Сергеев, А. Ю. Сергеев // Новое в систематике и номенклатуре

- грибов / под ред. Ю. Т. Дьякова, Ю. В. Сергеева. — М. : Национальная академия микологии: Медицина для всех, 2003. — С. 164–191.
58. Сидорова, И. И. Макросистема грибов: методология и изменения последнего десятилетия // Новое в систематике и номенклатуре грибов / под ред. Ю. Т. Дьякова, Ю. В. Сергеева. — М. : Национальная академия микологии; Медицина для всех. — 2003. — С. 7–70.
59. Смицька, М. Ф. Пецицові гриби України. — Київ : Наукова думка, 1975. — 171 с.
60. Соколова, Э. С. Лесная фитопатология / Э. С. Соколова, И. Г. Семенкова. — М. : Лесная пром-сть, 1981. — 312 с.
61. Сосин, П. Е. Определитель гастеромицетов СССР. — Л. : Наука, 1973. — 64 с.
62. Дудка, И. А. Справочник миколога и грибника / И. А. Дудка, С. П. Вассер. — Киев : Наукова думка, 1987. — 535 с.
63. Тахтаджян, А. Л. Система органического мира. — БСЭ, 1976. — Т. 23. — С. 466–468.
64. Тахтаджян, А. Л. Четыре царства органического мира. — Природа. — 1973. — № 2. — С. 22–32.
65. Тетеревникова-Бабаян, Д. Н. Современное состояние палеомикологии // Эволюция и систематика грибов. Теоретические и прикладные аспекты. — Л. : Наука, 1984. — С. 9–18.
66. Вассер, С. П. Флора грибов Украины. Агариковые грибы. — Киев : Наукова думка, 1980. — 328 с.
67. Хоуксворт, Д. Л. Общее количество грибов, их значение в функционировании экосистем, сохранение и значение для человека // Микология и фитопатология. — 1991. — Т. 26, вып. 2. — С. 152–166.
68. Хохряков, М. К. Вредные и полезные грибы. — Л. : Колос, 1969. — 110 с.
69. Частухин, В. Я. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе // В. Я. Частухин, М. А. Николаевская. — Л. : Наука, 1969. — 325 с.
70. Черепанова, Н. П. Систематика грибов : учеб. пособие. — 2-е изд. — СПб. : Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2005. — 344 с.
71. Чернов, И. Ю. Род *Candida verhout* / Новое в систематике и номенклатуре грибов // под ред. Ю. Т. Дьякова, Ю. В. Сергеева. — М. : Национальная академия микологии: Медицина для всех, 2003. — С. 342–356.
72. Шипилова, Н. П. Систематика грибов рода *Fusarium* / Новое в систематике и номенклатуре грибов // под ред. Ю. Т. Дьякова, Ю. В. Сергеева. — М. : Национальная академия микологии: Медицина для всех, 2003. — С. 192–218.
73. Шкараба, Е. М. Использование лишайников в качестве индикаторов загрязнения окружающей среды / Е. М. Шкараба, А. Е. Селиванов. — Пермь : Изд-во ПГПУ, 2001. — 117 с.
74. Ainsworth, J. Dictionary of the Fungi / J. Ainsworth, H. Bisby's // 9<sup>th</sup> ed. by P. F. Kirk, P. F. Cannon, J. C. David, J. A. Stalpers. — CAB International, Bioscience, 2001. — 624 p.
75. Dermek, P. Malý atlas húb / P. Dermek, P. Lizot. — Bratislava : Slovenské pedagogické nakladateľstvo, 1980. — 548 s.
76. Kreisel, H. Grundzuge eines natuerlichen systems Pilze. — Jena : VEB Gustav Fischer Verlag, 1969. — 245 s.
77. Mykologie Pilzkunde / hrsg. Von Heinrich Dörfelt. 1. Aufl. — Leipzig : Bibliographisches institut, 1988. — 432 s.
78. Urania Pflanzenreich. Niedere Pflanzen. — Leipzig, Jena, Berlin : Urania-Verlag, 1974. — 501 s.

---

---

## УКАЗАТЕЛЬ

- Aleuria aurantia** 98, 126  
**Allomyces** 81  
**Archaeomarasmius legetti** 22  
**Armillaria** 174  
**Armillaria mellea** 223  
**Arthoniomycetes** 258  
**Arthrobotrys** 62  
**Arthrobotrys dactyloides** 234  
**Arthrobotrys oligospora** 235  
**Ascochyta pisi** 216  
**Ascomycota** 92  
**Aspergillus** 210  
**Aspergillus flavus** 109, 236  
**Aspergillus fumigatus** 211  
**Aspergillus itaconicus** 229  
**Aspergillus niger** 211  
**Aspergillus oryzae** 109, 227  
**Aspergillus soyae** 227  
**Aspergillus parasiticus** 236  
**Asterophora lycoperdoides**  
171, 172, 226  
**Auricularia aururicola-judae**  
205  
**Auriculariaceae** 204  
**Auriculariales** 204  
**Auriscalpiaceae** 155  
**Auriscalpium vulgare** 155  
**Amanita citrina** 176  
**Amanita crocea** 176  
**Amanita fulva** 176  
**Amanita muscaria** 135, 176, 231  
**Amanita pantherina** 176  
**Amanita phalloides** 135, 175  
**Absidia corymbifera** 87  
**Absidia glauca** 87  
**Absidia septata** 87  
**Achlya proliferata** 41  
**Acrasiomycota** 18  
**Agaricaceae** 177  
**Agaricales** 141, 161, 170  
**Agaricomycetes** 134, 204  
**Agaricus bernardii** 177  
**Agaricus bisporus** 177  
**Bacteria** 18  
**Bankeraceae** 156  
**Basidiomycota** 130  
**Battarrea** 144  
**Beauveria** 234  
**Bisporella citrina** 121  
**Blastociadiaceae** 81  
**Blastocladales** 81  
**Blastomycetes** 217  
**Boletales** 166  
**Boletinus asaticus** 168  
**Boletus edulis** 167, 231  
**Boletus pinophilus** 167  
**Boletus satans** 167  
**Boletus subtomentosus** 168  
**Bondarzewiaceae** 155  
**Botryotinia fuckeliana** 120, 214  
**Botrytis cinerea** 120, 212  
**Calocera viscosa** 203  
**Calvatia utriformis** 142  
**Candida** 101, 217  
**Cantharellaceae** 159  
**Cantharellales** 157, 159  
**Cantharellus cibarius** 138, 159  
**Cercospora concors** 214  
**Cetraria islandica** 256  
**Chaetomium** 110  
**Chaetomium uniporum** 97  
**Chlorophyllum rhacodes** 178  
**Chromista** 18  
**Chytridiaceae** 79  
**Chytridiomycetes** 75  
**Chytridiomycota** 74  
**Cladonia rangiferina** 251  
**Cladonia stellaris** 249  
**Cladosporium herbarum** 230  
**Clavaria** 161  
**Clavariaceae** 161  
**Clavariadelphus ligula** 158  
**Claviceps purpurea** 62, 97, 111  
**Clavicipitaceae** 111  
**Clitocybe clavipes** 172

- Clitocybe gibba* 172  
*Collybia tuberosa* 171  
*Coltricia perenni* 153  
*Coprinus comatus* 178  
 Cortinariaceae 178  
*Cortinarius armillatus* 180  
*Cortinarius orellanus* 179  
*Cortinarius violaceus* 179  
*Craterellus cornucopioides* 159  
*Crucibulum leave* 144  
*Cryphonectria parasitica* 237  
 Cudoniaceae 122  
*Cunninghamella echinulata* 89  
 Cunninghamellaceae 88  
*Cyathus striatus* 144  
**Dacrymycetaceae** 203  
 Dacrymycetes 202  
*Daedalea quercina* 138, 151  
*Darluca filum* 217  
*Dictyonema* 258  
*Dictyophora duplicata* 147  
*Dictyosteliomycota* 18  
*Didymium* 29  
 Discinaceae 127  
**Ectrogella perforans** 37  
 Ectrogellaceae 37  
*Elaphomyces* 112  
*Elaphomyces granulatus* 109  
 Elaphomycetaceae 110  
*Elsinoe ampelina* 217  
*Emericella* 109, 210  
 Endogonales 89  
 Endomycetales 100  
*Entomophaga aulicae* 90  
*Entomophthora muscae* 90  
 Entomophthorales 89  
*Epidermophyton* 214  
 Erysiphaceae 116  
 Erysiphales 116  
*Erysiphe graminis* 116  
*Eucaryota* 16  
*Eudarlucia caricis* 217  
*Eupenicillium* 210  
*Eurotium* 109, 210  
*Evernia prunastri* 251  
*Exidia glandulosa* 205  
 Exidiaceae 205  
 Exobasidiales 201  
*Exobasidium vaccinii* 202  
*Exobasidium vexans* 202  
*Flammullina velutipes* 173  
*Fomes fomentarius* 138, 148, 223  
 Fomitopsidaceae 151  
*Fomitopsis pinicola* 151  
*Fuligo septica* 29  
*Fusarium* 115  
*Fusarium avenaceum* 212  
*Fusarium graminearum* 212  
*Fusarium moniliforme* 233  
*Fusarium oxysporum* 212  
*Fusarium solani* 210  
**Galerina** 180  
*Ganoderma applanatum* 223  
*Ganoderma lucidum* 232  
 Ganodermataceae 152  
 Geastraceae 145  
 Geastrales 145  
*Geastrum* 145  
*Gibberella* 212  
*Gloeosporium ampelophagum* 217  
 Glomeraceae 91  
 Glomerales 91  
 Glomeromycetes 91  
 Glomeromycota 90  
 Glomites 21  
 Gomphaceae 157  
 Gomphales 157  
 Gomphidiaceae 169  
*Gomphidius glutinosus* 169  
*Gymnosporangium cornutum* 191  
*Gyromitra esculenta* 98, 129  
*Gyromitra infula* 129  
**Handkea utrififormis** 143  
 Helotiaceae 122  
 Helotiales 119  
*Helvella crispa* 129  
*Helvella lacunosa* 98  
 Helvellaceae 127  
 Hericiaceae 155  
*Hericium cirrhatum* 155  
*Hericium coralloides* 155  
*Heterobasidium annosum* 155  
*Humaria haemisphaerica* 126  
 Hydnceae 157  
*Hydnum repandum* 157  
 Hygrophoropsidaceae 170  
 Hymenochaetaceae 153  
 Hymenochaetales 152  
*Hyphochytridiomycota* 18  
*Hypholoma capnoides* 181  
*Hypholoma fasciculare* 181  
*Hypholoma lateritium* 182  
 Hyphomycetes 210  
*Hypocrea* 212  
*Hypocrea pulvinata* 115  
*Hypocrea rufa* 115  
 Hypocreaceae 115  
 Hypocreales 110  
*Hypogymnia physodes* 251  
**Inocybe geophylla** 180  
**Inocybe rimosa** 180  
*Inonotus obliquus* 153  
**Kuehneromyces mutabilis**  
 181, 182, 231  
**Labirintulomycota** 18  
*Lactarius deliciosus* 185  
*Lactarius helvus* 185  
*Lactarius resimus* 185  
*Lactarius volemus* 185

- Langermannia gigantea* 143  
*Lecanoromycetes* 258  
*Leccinum aurantiacum* 168  
*Leccinum percandidum* 168  
*Leccinum scabru* 14  
*Leccinum scabrum* 168  
*Leccinum versipelle* 168  
*Lentinula edodes* 234  
*Lenzites betulina* 138, 232  
*Leocarpus fragilis* 29  
*Leotiomyces* 115  
*Lepista nebularis* 172  
*Lepista nuda* 172  
*Lepraria* 250  
*Leucoagaricus nympharum* 178  
*Liceales* 27  
*Lichenomphalia hudsoniana* 171, 172  
*Lobaria pulmonaria* 257  
*Lophodermium pinastri* 123  
*Lophodermium seditiosum* 123  
*Lycogala epidendrum* 27  
*Lycoperdaceae* 141  
*Lycoperdon perlatum* 141  
*Lycoperdon pyriforme* 143  
*Lysurus gardneri* 147  
*Macrolepiota procera* 177, 225  
*Marasmiaceae* 173  
*Marasmius* 22  
*Marasmius androsaceus* 173  
*Marasmius rotula* 172, 173  
*Melampsora lini* 191  
*Melampsora populnea* 191  
*Melampsoraceae* 191  
*Melampsorella caryophyllacearum* 192  
*Microsphaera* 116  
*Microsporium canis* 215  
*Monera* 17  
*Monilia* 120  
*Monilinia fructigena* 119, 214  
*Monoblepharidales* 82  
*Morchella conica* 128  
*Morchella esculenta* 128  
*Morchellaceae* 127  
*Mucor* 70  
*Mucor hiemalis* 86  
*Mucor mucedo* 85  
*Mucor pusillum* 86  
*Mucor racemosus* 86  
*Mucoraceae* 85  
*Mucorales* 84  
*Multiclavula* 258  
*Mycosphaerella* 213  
*Mycosphaerella graminicola* 216  
*Mycota* 50  
*Myxomycetes* 27  
*Myxomycota* 18, 25  
*Myzocytiopsidales* 37  
*Nectria* 110  
*Nectria cinnabarina* 96, 114  
*Nectriaceae* 114  
*Neurospora crassa* 11  
*Nidulariaceae* 143  
*Nostoc punctiformis* 248  
*Olpidiaceae* 76  
*Olpidium brassica* 57  
*Olpidium brassicae* 76  
*Oomycetes* 37  
*Oomycota* 18, 35  
*Paxillaceae* 169  
*Paxillus involutus* 169  
*Peltigera aphthosa* 248, 251  
*Penicillium* 108, 210  
*Penicillium chrysogenum* 210  
*Peniophora* 154  
*Peniophoraceae* 154  
*Peronospora destructor* 49  
*Peronospora parasitica* 48  
*Peronospora farinosa* 49  
*Peronospora tabacina* 49  
*Peronosporaceae* 47  
*Peronosporales* 46  
*Pezizaceae* 124  
*Pezizales* 124  
*Pezizomycetes* 124  
*Phallaceae* 145  
*Phallales* 145  
*Phallus duplicatus* 146  
*Phallus impudicus* 145  
*Phellinus igniarii* 153  
*Phellinus tremulae* 153  
*Pholiota aurivell* 182  
*Pholiota carbonaria* 182  
*Physarales* 28  
*Physarum cinereum* 28  
*Phytophthora infestans* 43  
*Pilobolaceae* 87  
*Pilobolus* 87  
*Piptoporus betulinus* 152  
*Plantae* 18  
*Plasmodiophora brassicae* 32  
*Plasmodiophoraceae* 32  
*Plasmodiophorales* 32  
*Plasmodiophoromycetes* 32  
*Plasmodiophoromycota* 18, 31  
*Plasmopara helianthi* 49  
*Plasmopara viticola* 49  
*Pleurotaceae* 174  
*Pleurotus ostreatus* 175  
*Pluteaceae* 174  
*Pluteus cervinus* 176  
*Podosphaera* 116  
*Polyphagus euglenae* 58, 80  
*Polyporaceae* 148  
*Polyporales* 148  
*Polyporus umbellatus* 148  
*Procaryota* 16  
*Protista* 17  
*Protoctista* 17  
*Protomyces* 24  
*Protosteliomycetes* 27  
*Protozoa* 25  
*Pseudohydnum gelatinosum* 205

- Psilocybe semilanceata* 182  
*Ptychoverpa bohemica* 128  
*Puccinia coronata* 190  
*Puccinia graminis* 188  
*Puccinia recondita* 189  
Pucciniaceae 186  
Pucciniastraceae 192  
*Pucciniastrum areolatum* 192  
*Pyronema* 225  
*Pyronema omphalodes* 127  
Pyronemataceae 126  
Pythiaceae 42  
Pythiales 41  
*Pythium debaryanum* 45  
*Pythium gracile* 46  
**Ramaria** 158  
*Ramaria abietina* 158  
*Ramaria flava* 158  
Rhizinaceae 126  
*Rhizophydium pollinis-pini* 79  
*Rhizopus nigricans* 87, 230  
*Rhizopus oryzae* 87  
*Rhytisma acerinum* 122  
Rhytismataceae 122  
Rhytismatales 122  
*Rozites caperatus* 180  
*Russula emetica* 184  
*Russula vesca* 184, 231  
Russulaceae 183  
Russulales 155  
Russulales 183  
**Saccharomyces cerevisiae** 101  
Saccharomycetaceae 101  
Saccharomycetales 100  
Saccharomycetes 100  
Saccharomycodaceae 102  
*Saccharomycodes ludwigii* 102  
*Saprolegnia* 38  
Saprolegniaceae 38  
Saprolegniales 38  
*Sarcodon imbricatum* 138  
*Sarcosoma globosum* 125  
Sarcosomataceae 125  
*Schizosaccharomyces* 103  
Schizosaccharomycetaceae 103  
Schizosaccharomycetales 103  
Schizosaccharomycetes 103  
*Sclerotinia sclerotiorum* 120  
*Sclerotinia tuberosa* 62  
Sclerotiniaceae 119  
*Scutellinia scutellata* 126  
*Septoria graminum* 216  
*Serpula lacrymans* 141, 154  
*Sparassis crispa* 160  
*Sphacelia* 111  
*Sphaerellopsis filum* 217  
*Sphaerotheca* 71, 116  
Spizellomycetales 75  
*Spongospora solani* 34  
Stemonitales 31  
*Stropharia aeruginosa* 181  
*Stropharia rugoso-annulata* 182  
Strophariaceae 181  
*Suillus granulatus* 168  
*Suillus grevillei* 168  
*Suillus luteus* 168  
*Suillus clintonianus* 168  
Synchytriaceae 77  
*Synchytrium endobioticum* 78  
*Synchytrium macrosporium* 77  
**Talaromyces** 210  
*Talaromyces helicus* 109  
*Taphrina betulina* 105  
*Taphrina padi* 106  
*Taphrina pruni* 106  
Taphrinales 103  
Taphrinomycetes 103  
*Tapinella atrotomentosa* 170  
*Tarichium* 90  
Thamnidiaceae 88  
*Thamnidium* 88  
*Thelephora terrestris* 160  
Thelephoraceae 160  
Thelephorales 156, 160  
*Tilletia caries* 199  
*Torulopsis* 229  
*Trametes versicolor* 149  
*Trebouxia* 246  
*Tremella fuciformis* 204  
*Tremella mesenterica* 204  
Tremellaceae 203  
Tremellales 203  
Tremellomycetes 203  
Trichiales 31  
Trichocomaceae 108  
Trichoderma 212  
*Trichoderma viride* 213  
*Trichoderma viridis* 115  
*Tricholoma equestre* 171  
*Tricholoma portentosum* 172  
Tricholomataceae 171  
Trichomycetes 83  
*Trichophyton rubrum* 215  
*Tuber melanosporum* 130  
Tuberaceae 129  
*Tubercularia vulgaris* 110, 114  
*Tulostoma* 144  
Tulostomataceae 144  
*Tylopilus felleus* 168  
**Uncinula salicis** 116  
Uredinales 186  
Urediniomycetes 185  
Urocystidiaceae 197  
Urocystidiales 197  
*Urocystis occulta* 197  
*Usnea filipendula* 251  
Ustilaginaceae 194  
Ustilaginomycetes 193  
*Ustilago avenae* 196  
*Ustilago tritici* 195

- Ustomycetes 193  
 Verticillium 212  
 Volvariella volvacea 177  
 Zoophthora 90  
 Zygomycetes 84  
 Zygomycota 82  
 алейроспоры 208  
 анаморфа 92  
 анастомозы 67  
 аннелоспоры 208  
 антеридий 66, 94  
 антракноз 216  
 апотечий 92  
 апотечий, биаторовый тип 245  
 апотечий, леканоровый тип 245  
 апотечий, лецидеевый тип 245  
 ашпрессории 60  
 арбускулы 91  
 ареолированный таллом 250  
 артроспоры 208  
 аскогенные гифы 67, 94  
 аскогон 66, 94  
 аскостромы 96  
 афлатоксин 236  
 базидиома 133  
 биотрофы 219  
 битуникатные 96  
 бластоконидии 207  
 Везикулы 91  
 виды однохозяйные 186  
 виды разнохозяйные 186  
 воздушный мицелий 51  
 вторичное слоевище 252  
 вторичные метаболиты 56  
 Гаметангиогамия 66  
 гаметогамия 65  
 гамманато 228  
 гаплоидный рекомбинант 68  
 гаустории 63  
 геносистематика 11  
 гетеробазидии 133  
 гетерозиготный диплоид 68  
 гетерокариоз 67  
 гетеромерная трама 164  
 гетероталлизм 60  
 гиалоспоры 207  
 гиббереллины 115  
 гимений 98, 139  
 гименофор 137  
 гиперплазия 32  
 гипертрофия 32  
 гипотечий 245  
 гистеротеции 244  
 гомемерная трама 164  
 гомобазидии 133  
 гомоталлизм 59  
 гомф 250  
 грибоподобные организмы 18  
 гумусовые сапротрофы 225  
 диаспора 63  
 диморфизм 40  
 дипланетизм 40  
 долипоровые септы 60  
 дрожжеподобный таллом 58  
 зернистая масса 92  
 зигогамия 67  
 зооспоры 64  
 Изидии 253  
 Кандидомикозы 217  
 капиллиций 26, 142  
 карботрофы 225  
 кариогамия 67  
 клейстотеций 92, 96  
 конидиеносец 65  
 конидиомы 65  
 копротрофы 226  
 коремии 209  
 картина 179  
 ксилотрофы 223  
 кустистые лишайники 251  
 Лепрозное слоевище 250  
 лишеноиндикация 257  
 ловчие гифы 63  
 ломасомы 53  
 Метабазидия 132  
 микобионт 240  
 микозы 238  
 микориза арбускулярно-везикулярная 92  
 микоризные грибы 220  
 микотоксикозы 236  
 микотоксины 236  
 микотрофы 226  
 микропоровые септы 59  
 микроспория 215  
 мицелиальные стромы 63  
 мицелиальные тяжи 61  
 монилиоз 214  
 мукоморикоз 83  
 муреин 16  
 мутуалистический симбиоз 241  
 Накипные лишайники 250  
 неполный цикл развития 186  
 Общее покрывало (вольва) 135  
 онихомикоз 215  
 оосфера 44  
 орелланины 179  
 Парасексуальный процесс 68  
 парафизы 97, 244  
 первичное слоевище 252  
 первичные метаболиты 56  
 перидий 97, 141  
 перидиоли 143  
 перистом 136, 142  
 перитеций 92, 97  
 перифизы 244  
 пикнида 93

- пикниды 209  
 пикнии 187  
 пикноспоры 187  
 пионноты 209  
 плазмодий 25, 34  
 плазмодиокарп 27  
 плектенхима 59  
 плеоморфизм 7, 68  
 подеции 252  
 подстилочные сапротрофы 224  
 полифильные слоевища 251  
 полный цикл развития 186  
 пороспоры 208  
 пробазидии 133  
 прокариоты 16  
 промицелий 194  
 пропативные споры 64  
 пропагула 63  
 простые септы 59  
 прототуникатные 95  
 пряжка 13  
 псевдокапиллиций 26  
 псевдомицелий 59, 100  
 псевдотеций 99  
 псевдоэталии 27
- Р**изоиды 248  
 ризоиды 60  
 ризомицелий 58  
 ризоморфы 61  
 ризины 250
- Сапролегниоз 38  
 сапротрофы 219  
 септы 59  
 сеть Гартига 221  
 симгенез 13  
 склероций 62, 111  
 слоевищный край 244  
 соматогамия 67  
 сорали 253  
 соредии 253  
 сперматизация 93, 130, 188  
 спермации 94, 187  
 спермогонии 187  
 спорангиеносец 64  
 спорангий 27  
 спорангиоли 64  
 спорангиоспоры 64  
 споридии 194  
 спородохии 209  
 спороложе 209  
 столоны 60  
 строма 97  
 субстратный мицелий 51  
 сфероцисты 164  
 сцифы 253
- Таллоконидии 207  
 телеоморфа 93
- телии 189  
 телиоспоры 185, 189  
 теций 245  
 токсины 57  
 трама 135  
 трама билатеральная 165  
 трама инверсная 165  
 трама неправильная 165  
 трама правильная 165  
 трама псевдобилатеральная 165  
 трахеомикоз 214  
 трегалоза 56  
 трихогина 94  
 триходермин 213
- умеренный паразитизм 242  
 урединии 188  
 урединиоспоры 188
- Ф**еоспоры 207  
 ферменты 56  
 фиалиды 108  
 фиалоспоры 208  
 фитофтороз 42  
 фотобионт 240  
 фрагмобазидии 132  
 фузариоз 212  
 фунгициды 119  
 фуникулюс 144
- хламидоспоры 62  
 холобазидии 132
- Ц**еркоспороз 214  
 цефалодии 248  
 цистиды 135, 139  
 цифеллы 248
- Экзогенные споры 65  
 экзоперидием 141  
 экзоферменты 51  
 эксципул 245  
 эктотрофная микориза 221  
 эндоаском 96  
 эндогенные споры 64  
 эндопаразитосапрофитизм 241  
 эндоперидий 141  
 эндотрофная микориза 222  
 эпигейные лишайники 255  
 эпиксильные лишайники 256  
 эпилитные лишайники 255  
 эpiteций 98, 245  
 эпифитные лишайники 256  
 эталии 27  
 эталий 26  
 эукариоты 16  
 эутуникатные сумки 95  
 эции 188  
 эциоспоры 188
- Я**понский процесс кодзи (койя)  
 227

---

---

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие .....	3
Становление и развитие микологии как науки .....	4
Систематика и методы изучения грибов .....	12
Методы изучения грибов .....	13
Номенклатура и таксономические категории грибов .....	14
Место грибов в системе органического мира .....	16
Время появления грибов .....	21
Гипотезы происхождения грибов .....	23
Царство <i>Protozoa</i> .....	25
Отдел <i>Мухомycota</i> ( <i>Мycetozoa</i> ).	
Миксомикота, или настоящие слизевики .....	25
Отдел <i>Plasmodiophoromycota</i> (плазмодиофоромикота, или паразитические слизевики) .....	31
Класс <i>Plasmodiophoromycetes</i> (плазмодиофоромицеты) .....	32
Царство <i>Chromista</i> (хромиста) .....	35
Отдел <i>Oomycota</i> (оомикота) .....	35
Класс <i>Oomycetes</i> (оомицеты) .....	37
Царство <i>Mycota, Fungi</i> (грибы) .....	50
Характерные признаки грибов .....	50
Строение клетки грибов .....	52
Химический состав грибов .....	54
Вегетативное тело грибов .....	57
Размножение грибов .....	63
Размножение анаморфных грибов .....	67
Циклы развития грибов .....	69
План характеристики отделов грибов .....	73
Отдел <i>Chytridiomycota</i> (хитридиомикота) .....	74
Класс <i>Chytridiomycetes</i> (хитридиомицеты) .....	75
Отдел <i>Zygomycota</i> (зигомикота) .....	82
Класс <i>Trichomycetes</i> (трихомицеты) .....	84
Класс <i>Zygomycetes</i> (зигомицеты) .....	84

Отдел <i>Glomeromycota</i> (гломеромикота) . . . . .	90
Класс <i>Glomeromycetes</i> (гломеромицеты) . . . . .	91
Отдел <i>Ascomycota</i> (аскомикота), сумчатые грибы . . . . .	92
Общая характеристика сумчатых грибов . . . . .	92
Бесполое размножение (анаморфа) . . . . .	93
Половое размножение (телеоморфа) . . . . .	93
Типы сумок и их функции . . . . .	95
Типы плодовых тел (аском) . . . . .	96
Классификация . . . . .	99
Класс <i>Saccharomycetes</i> (сахаромицеты) . . . . .	100
Класс <i>Schizosaccharomycetes</i> (схизосахаромицеты) . . . . .	103
Класс <i>Taphrinomycetes</i> (тафриномицеты) . . . . .	103
Класс <i>Eurotiomycetes</i> (эуроциомицеты, плектомицеты) . . . . .	107
Класс <i>Sordariomycetes</i> (сординиомицеты) . . . . .	110
Класс <i>Leotiomycetes</i> (леоциомицеты) . . . . .	115
Класс <i>Pezizomycetes</i> (пезизомицеты) . . . . .	124
Отдел <i>Basidiomycota</i> (базидиомикота, базидиальные грибы) . . . . .	130
Класс <i>Agaricomycetes</i> (агарикомицеты) . . . . .	134
Грибы с трубчатым, лабиринтоподобным (иногда пластинчатым) гименофором. Твердомясистые . . . . .	148
Грибы с шиповатым гименофором . . . . .	155
Грибы с гладким (или бугорчатым, или жилковатым) гименофором . . . . .	157
Класс <i>Urediniomycetes</i> (урединиомицеты, ржавчинные грибы) . . . . .	185
Класс <i>Ustilaginomycetes</i> (= <i>Ustomycetes</i> ) (устилагиномицеты, головневые грибы) . . . . .	193
Класс <i>Exobasidiomycetes</i> (экзобазидиомицеты) . . . . .	201
Класс <i>Dacrymycetes</i> (дакримицеты) . . . . .	202
Класс <i>Tremellomycetes</i> (тремелломицеты) . . . . .	203
Дрожалковидные грибы . . . . .	204
Класс <i>Agaricomycetes</i> (агарикомицеты) . . . . .	204
Группа анаморфные грибы (дейтеромицеты, митогрибы, несовершенные грибы) . . . . .	205
Характерные признаки анаморфных грибов . . . . .	206
Класс <i>Hyphomycetes</i> (гифомицеты) . . . . .	210
Класс <i>Coelomycetes</i> (целомицеты) . . . . .	215
Класс <i>Blastomycetes</i> (бластомицеты) . . . . .	217
<b>Экологические группы грибов и грибоподобных организмов</b> . . . . .	218
Характерные признаки экологических групп грибов . . . . .	218
Биотрофы . . . . .	220
Сапротрофы . . . . .	223
<b>Значение грибов в жизни человека</b> . . . . .	227
Полезные для человека грибы . . . . .	227
Использование грибов в пищевой промышленности . . . . .	227
Использование грибов в производстве органических кислот . . . . .	229

Использование грибов в текстильной и кожевенной промышленности . . . . .	230
Использование грибов в рециклизации отходов . . . . .	230
Грибы — продуценты лекарственных препаратов и биологически активных веществ . . . . .	231
Грибы — ценный продукт питания . . . . .	232
Грибы, полезные в растениеводстве . . . . .	233
Грибы, вредные для человека . . . . .	235
Грибы, портящие пищевые продукты и корма . . . . .	235
Разрушение грибами древесины . . . . .	236
Грибы — возбудители болезней деревьев и сельскохозяйственных растений . . . . .	237
Грибы — возбудители болезней человека и животных . . . . .	238
Грибы, вредящие в быту . . . . .	238
<b>Лишайники (лихенизированные грибы) . . . . .</b>	<b>239</b>
Отличительные особенности лишайников . . . . .	239
Взаимоотношения микобионтов и фотобионтов в составе лишайников . . . . .	240
Характеристика компонентов лишайников . . . . .	242
Типы строения апотециев . . . . .	244
Анатомическое строение слоевища лишайников . . . . .	247
Морфологическое строение лишайников . . . . .	249
Размножение лишайников как единого целого . . . . .	253
Химический состав лишайников . . . . .	254
Отношение к субстрату . . . . .	255
Значение лишайников . . . . .	256
Значение лишайников в природе . . . . .	256
Использование лишайников человеком . . . . .	256
Систематика лишайников . . . . .	257
Отдел <i>Ascomycota</i> (сумчатые грибы) . . . . .	258
Отдел <i>Basidiomycota</i> (базидиальные грибы) . . . . .	258
<b>Список литературы . . . . .</b>	<b>259</b>
<b>Указатель . . . . .</b>	<b>263</b>

*Лидия Григорьевна ПЕРЕВЕДЕНЦЕВА*

**МИКОЛОГИЯ**  
**ГРИБЫ И ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ**  
**У Ч Е Б Н И К**

Издание второе, исправленное и дополненное

Зав. редакцией лесохозяйственной  
и лесоинженерной литературы *И. О. Туренко*  
Ответственный редактор *Е. А. Мармылева*  
Художественный редактор *С. Ю. Малахов*  
Технический редактор *Е. Е. Егорова*  
Корректоры *Т. А. Кошелева, И. Е. Вильман*  
Подготовка иллюстраций *Е. В. Ляпусова*  
Верстка *М. И. Хетерели*  
Выпускающие *Е. П. Королькова, Н. В. Черезова*

ЛР № 065466 от 21.10.97  
Гигиенический сертификат 78.01.07.953.П.007216.04.10  
от 21.04.2010 г., выдан ЦГСЭН в СПб

**Издательство «ЛАНЬ»**  
lan@lanbook.ru; www.lanbook.com  
192029, Санкт-Петербург, Общественный пер., 5.  
Тел./факс: (812) 412-29-35, 412-05-97, 412-92-72.  
Бесплатный звонок по России: 8-800-700-40-71

**ГДЕ КУПИТЬ**

**ДЛЯ ОРГАНИЗАЦИЙ:**

*Для того чтобы заказать необходимые Вам книги, достаточно обратиться  
в любую из торговых компаний Издательского Дома «ЛАНЬ»:*

**по России и зарубежью**  
«ЛАНЬ-ТРЕЙД». 192029, Санкт-Петербург, ул. Крупской, 13  
тел.: (812) 412-85-78, 412-14-45, 412-85-82; тел./факс: (812) 412-54-93  
e-mail: trade@lanbook.ru; ICQ: 446-869-967  
www.lanpbl.spb.ru/price.htm

**в Москве и в Московской области**  
«ЛАНЬ-ПРЕСС». 109263, Москва, 7-я ул. Текстильщиков, д. 6/19  
тел.: (499) 178-65-85; e-mail: lanpress@lanbook.ru

**в Краснодаре и в Краснодарском крае**  
«ЛАНЬ-ЮГ». 350072, Краснодар, ул. Жлобы, д. 1/1  
тел.: (861) 274-10-35; e-mail: lankrd98@mail.ru

**ДЛЯ РОЗНИЧНЫХ ПОКУПАТЕЛЕЙ:**

*интернет-магазины:*

Издательство «Лань»: <http://www.lanbook.com>  
«Сова»: <http://www.symplex.ru>; «Ozon.ru»: <http://www.ozon.ru>  
«Библион»: <http://www.biblion.ru>

Подписано в печать 21.06.12.  
Бумага офсетная. Гарнитура Школьная. Формат 84×108<sup>1</sup>/<sub>32</sub>.  
Печать офсетная. Усл. п. л. 14,28. Тираж 1000 экз.

Заказ №

Отпечатано в полном соответствии  
с качеством предоставленных диапозитивов  
в ОАО «Издательско-полиграфическое предприятие «Правда Севера».  
163002, г. Архангельск, пр. Новгородский, д. 32.  
Тел./факс (8182) 64-14-54; www.ippps.ru