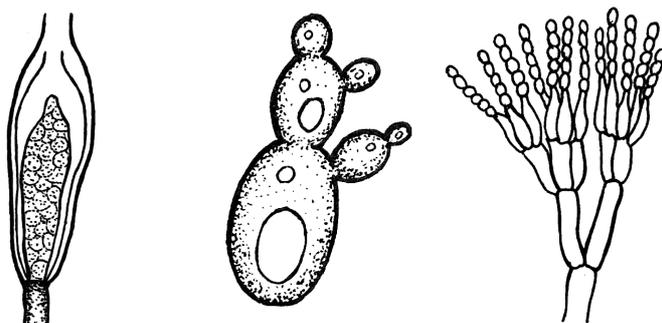


Министерство образования Республики Беларусь

**Учреждение образования
«Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»**



АЛЬГОЛОГИЯ И МИКОЛОГИЯ: Грибы и грибоподобные организмы



Гомель 2009

УДК 582.26/27 + 582.28 (075.8)

ББК 28.591 я73

А 566

Авторы:

В. А. Собченко, О. М. Храмченкова, Ю. М. Бачура, А. Г. Цуриков

Рецензенты:

кафедра ботаники и физиологии растений учреждения образования «Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины»;

Л.А. Евтухова, доцент, кандидат сельскохозяйственных наук

Рекомендовано к изданию научно-методическим советом учреждения образования «Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины»

Альгология и микология: Грибы и грибоподобные организмы:

А 566 практическое пособие для студ. спец. 1 – 31 01 01–02 – «Биология (научно-педагогическая деятельность)» / В. А. Собченко [и др.]; Министерство образования РБ, Гомельский гос. ун-т им. Ф. Скорины. – Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, 2009. – 100 с.

ISBN 978-985-439-399-5

В предлагаемом практическом пособии грибы рассматриваются как полифилетическая группа гетеротрофных организмов в составе различных таксонов высшего порядка. Приводятся краткие характеристики отделов грибов и грибоподобных организмов, более полно изложены жизненные циклы ключевых представителей, запланированных к изучению на лабораторном практикуме.

Пособие может быть использовано как на лабораторных занятиях по соответствующим темам курса «Альгология и микология», так и для самостоятельной подготовки студентов.

УДК 582.26/27 + 582.28 (075.8)

ББК 28.591 я73

ISBN 978-985-439-399-5

© Собченко В. А., Храмченкова О. М., Бачура Ю. М.,
Цуриков А. Г., 2009

© УО «Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины», 2009

Содержание

Введение	4
Занятие 1 Грибоподобные организмы: псевдогрибы и слизевики	6
Занятие 2 Отделы хитридиомикотовые (<i>Chytridiomycota</i>) и зигомикотовые грибы (<i>Zygomycota</i>)	21
Занятие 3 Отдел аскомикотовые грибы (<i>Ascomycota</i>): классы схизосахаромицеты (<i>Schizosaccharomycetes</i>), сахаромицеты (<i>Saccharomycetes</i>) и эвроциомицеты (<i>Eurotiomycetes</i>)	35
Занятие 4 Класс леотиомицеты (<i>Leotiomycetes</i>).....	50
Занятие 5 Классы сордариомицеты (<i>Sordariomycetes</i>) и пециомицеты (<i>Pezizomycetes</i>)	59
Занятие 6 Отдел базидиомикотовые грибы (<i>Basidiomycota</i>): классы базидиомицеты (<i>Basidiomycetes</i>) и телиомицеты (<i>Teliomycetes</i>)	68
Занятие 7 Класс устомицеты или головневые грибы (<i>Ustomycetes</i>)	91
Литература	99

Введение

В практическом пособии приводятся основные теоретические сведения по разделу «Грибы и грибоподобные организмы», которые необходимы для подготовки и проведения лабораторных занятий по одноименному разделу в курсе «Альгология и микология». Применение предлагаемого пособия, в котором сконцентрированы основные сведения по соответствующим темам, сделает занятия более эффективными и повысит качество усвоения студентами сложного учебного материала.

Пособие включает семь занятий. Материал по каждому из них начинается с плана, затем следует изложение теоретической части, перечисляются материалы и оборудование, ставится цель занятия, приводится систематика объектов, изучаемых по теме. Далее перечисляются задания для самостоятельной работы студентов на лабораторном занятии. В конце каждого занятия приведены вопросы, которые можно использовать для текущего контроля усвоения знаний студентами, а также для самоконтроля.

Основная задача пособия – дать представление о многообразии и сложности строения различных групп грибов, характерных особенностях структурной организации грибов и грибоподобных организмов различного таксономического положения. В практическом пособии содержится минимальный объем знаний, на основе которых можно организовать эффективную самостоятельную работу по более глубокому их изучению. Особое внимание уделяется таксономическим группам, систематика которых в последнее время претерпела значительные изменения. В соответствующих разделах приводится краткое сравнение соответствующих систематик.

В настоящее время единой общепринятой классификации грибов и грибоподобных организмов нет, поэтому в предлагаемом практическом пособии за основу взята систематика, изложенная в учебном пособии «Ботаніка. Водорості та гриби / І. Ю. Костиков [та інш.]. Київ: Арістей, 2006». Систематика аскомикотовых грибов приведена по «Outline of ascomycota – 2007 / Ed. H. T. Lumbsch, S. M. Nuhndorf – Myconet, vol. 13». Данные источники информации, на наш взгляд, в наибольшей степени соответствуют современному уровню научных знаний. Изложенная в них систематика основана не только на результатах применения морфологических и цитологических методов, но и методов электронной микроскопии, микрохимических и молекулярно-генетических методов, на основании анализа молекулярно-

филогенетических реконструкций других авторов. В свою очередь такие реконструкции построены по результатам секвенирования 5S и 18S rRNA-генов рибосом эукариот и генов, кодирующих синтез RuBisCo, цитохрома с, актина, тубулина и других ключевых белков.

При подготовке практического пособия также использована информация и некоторые иллюстрации из классических пособий и учебников: Курс низших растений / под ред. М. В. Горленко. – М. : Высшая школа, 1981.; Жизнь растений: в 6 т. / редкол.: М. В. Горленко (гл. ред.) [и др.]. – М. : Просвещение, 1976. – Т. 2: Грибы.

Значительная часть иллюстраций и схемы жизненных циклов выполнены авторами. На классические иллюстрации, использованные в пособии, приведены ссылки.

Пособие адресовано студентам специальности I – 31 01 01-02 – «Биология (научно-педагогическая деятельность)», может быть полезно для учителей биологии и студентов специализации «Ботаника».

Занятие 1

Грибоподобные организмы: псевдогрибы и слизевики

- 1 Общая характеристика псевдогрибов
- 2 Основные таксоны и представители отдела оомикотомые грибы (*Oomycota*)
- 3 Общая характеристика слизевиков
- 4 Основные представители отдела плазмодиофоровые слизевики (*Plasmodiophoromycota*)

1 Общая характеристика псевдогрибов

Грибы в широком смысле – это филогенетически разнородная группа гетеротрофных организмов сочетающих в себе признаки, как животных, так и растений. В настоящее время среди них принято выделять настоящие грибы, псевдогрибы и слизевики. Последние две группы часто называют обобщающим термином «грибоподобные организмы».

Псевдогрибы – это гетеротрофные организмы, питающиеся осмотрофным путем, для которых характерно наличие как минимум одного локомоторного жгутика, покрытого ретронемами (трехчленными мастигонемами), начальные стадии образования которых происходят между мембранами ядерной оболочки. Гетеротрофность псевдогрибов, вероятно, вторичная, поскольку их происхождение связывается с хромофитовыми водорослями, утратившими по различным причинам фотосинтетический аппарат.

Под общим названием «псевдогрибы» в настоящий момент объединяются представители трех отделов: Оомикотомые грибы (*Oomycota*), Гифохитридиомикотомые грибы (*Hyphochytriomycota*), Лабиринтуломикотомые грибы, часто именуемые также сетчатые слизевики (*Labyrinthulomycota*). Выделение отделов псевдогрибов происходит на основе данных по организации жгутикового аппарата, общему плану строения вегетативного тела, способам размножения.

Положение псевдогрибов в системе органического мира неоднозначно трактуется разными авторами. В учебном пособии Л. В. Гарибовой и С. Н. Лекомцевой (2005) они рассматриваются в составе самостоятельного царства *Chromista*. В системе И.Ю. Костикова с соавт.

(2006) группа отделов псевдогрибы вошла в состав подцарства Страменопилы *Stramenopiles* (царство *Tubulocristates*), которое наряду с ними включает большую группу отделов хромофитовых водорослей (*Raphidophyta*, *Chrysophyta*, *Eustigmatophyta*, *Xanthophyta*, *Phaeophyta*, *Bacillariophyta*, *Dictyochophyta*) с вторично симбиотическими четырёхмембранными пластидами родофитного происхождения и разножгутиковыми монадными стадиями.

2 Основные таксоны и представители отдела оомикотовые грибы (*Oomycota*)

Ключевым и наиболее широко представленным среди псевдогрибов является **отдел** оомикотовые грибы (*Oomycota*), который включает большую группу водных грибов, обитающих на растительных остатках, трупах животных или паразитов водорослей, других водных грибов, беспозвоночных животных, амфибий, рыб. Некоторые живут в почве. Наиболее высокоразвитые из них – облигатные паразиты высших наземных растений. Зооспоры этих грибов характеризуются двумя жгутиками примерно равной длины. Один из них снабжен мастигонемами (перистый), другой – гладкий. Состав клеточной стенки также уникален: ее основу составляют целлюлоза и глюканы, хитин отсутствует. Кроме того, кристы митохондрий имеют трубчатое строение с базальной перетяжкой.

Вегетативное тело варьирует от одноклеточного образования у более примитивных форм до хорошо развитого несептированного мицелия.

Бесполое размножение осуществляется зооспорами, у немногих – конидиями (их структура принципиально отличается от конидий настоящих грибов). Половой процесс оогамный, но содержимое антеридия не дифференцировано на гаметы. Оплодотворенные яйцеклетки покрываются многослойной оболочкой и превращаются в ооспоры (зиготы).

В состав отдела входит один класс с несколькими порядками, из которых важнейшими являются сапролегниальные (*Saprolegniales*), пероноспоральные (*Peronosporales*) и питиальные (*Pythiales*), выделенные из пероноспоральных в самостоятельный порядок.

Порядок сапролегниальные (*Saprolegniales*). Большинство представителей – водные сапротрофы на остатках животных или растений. Некоторые паразитируют на икре рыб и лягушек, на рыбах, беспозвоночных животных, на морских и пресноводных водорослях, на вод-

ных грибах, на корнях высших наземных растений.

У некоторых видов вегетативное тело одноклеточное, микроскопических размеров, у большинства – хорошо развитый несептированной мицелий.

Бесполое размножение происходит с помощью двужгутиковых зооспор, причем у многих представителей существуют две стадии зооспор различных по внешнему виду и последовательно сменяющих друг друга через стадию цисты. Такое явление называется дипланетизм.

Половой процесс оогамный, причем в оогонии образуются у некоторых одна, а у большинства много яйцеклеток, на формирование которых идет все содержимое оогония, а антеридий не дифференцирован на гаметы. Оплодотворение происходит путем переливания цитоплазмы и ядра из антеридия в яйцеклетку через оплодотворяющий отросток, отходящий от антеридия и проникающий внутрь оогония. Такая форма оогамного полового процесса с признаками гаметангиогамии носит название сифоногамии. В результате полового процесса образуется ооспора, которая обычно прорастает зооспорангием или короткой гифой с зооспорангием на конце.

В культуре хорошо развитый неклеточный мицелий сапролегниевых грибов можно получить на «приманках». Если бросить в сосуд с прудовой водой трупы мух, куколки муравьев, семена конопли (лучше предварительно раздавленные) или подвесить на ниточке кусочки вареного куриного яйца (белка), то через четыре – шесть дней вокруг субстрата разовьется белый пушок мицелия длиной 1 см и более. В субстрат внедряются короткие тонкие ризоидальные гифы, а пушок состоит из более толстых и маловетвящихся вегетативных гиф. Через некоторое время на концах свободных гиф образуются булавовидные или цилиндрические зооспорангии, отделяющиеся перегородкой от несущей гифы. Зооспоры выходят через отверстие на вершине зооспорангия.

Жизненный цикл. У видов рода *Saprolegnia* вегетативное тело представлено хорошо развитым несептированным (неклеточным) мицелием, состоящим из субстратного мицелия (более тонкие ризоидальные гифы), пронизывающего субстраты и воздушного мицелия (более толстые вегетативные гифы), несущего органы бесполого и полового размножения (рисунок 1).

Бесполое размножение осуществляется зооспорами, которые формируются в зооспорангиях булавовидной формы. Сами зооспорангии образуются из утолщенных концов вегетативных гиф, цито-

плазма которых сгущается и отделяется от мицелия перегородкой. После выхода из них через верхушечное отверстие зооспор в опустевший зооспорангий может вращать новый зооспорангий от той же гифы (пролиферация), этот процесс может повторяться несколько раз.

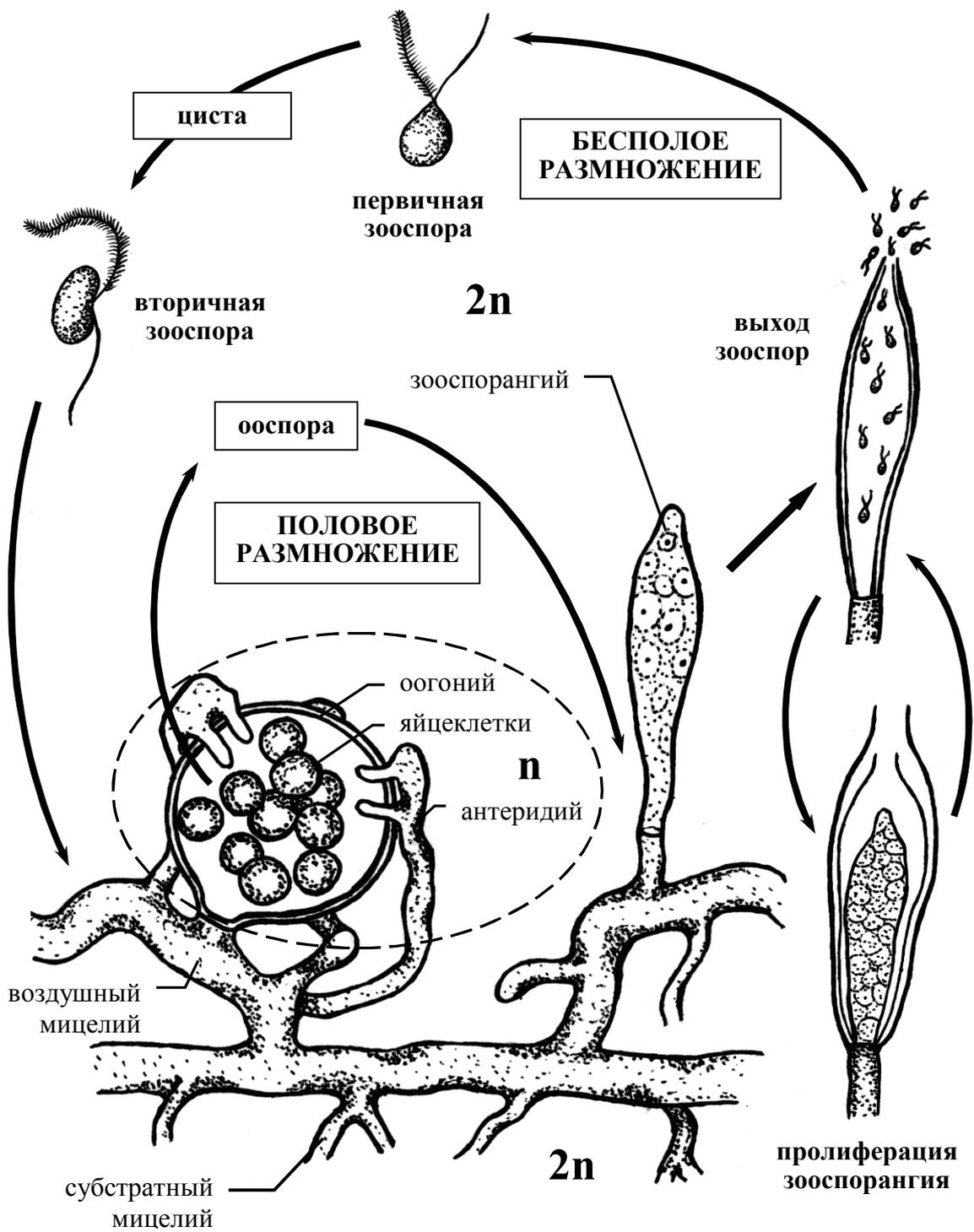


Рисунок 1 – Схема жизненного цикла представителей рода сапролегния (*Saprolegnia*)

Зооспоры, вышедшие из зооспорангия, являются первичными, имеют грушевидную форму и несут два жгутика на переднем конце. Поплавав некоторое время (около получаса), они останавливаются, одеваются оболочкой и переходят в состояние покоя (циста), а затем прорастают, выпуская почковидную вторичную зооспору со жгутиками, прикрепленными сбоку. Эти зооспоры имеют обычно более длительный период плавания. Найдя подходящий субстрат, они садятся на него, втягивают жгутики, одеваются оболочкой и прорастают в мицелий.

При половом процессе на мицелии развиваются оогонии и антеридии. Оогонии представляют собой шаровидное вздутие на короткой боковой ветви, отделенное от нее перегородкой, где развивается несколько яйцеклеток, на построение которых идет весь протопласт оогония. Антеридии представляют собой небольшие конечные многоядерные участки так называемых антеридиальных ветвей мицелия, также отделенные перегородками.

У одних сапролегниевых грибов они развиваются на том же мицелии, что и оогонии (гомоталлические виды), а у других – на другом (гетероталлические виды). Антеридиальные ветви подрастают к оогонию. Антеридий плотно прикладывается к его оболочке и пускает оплодотворяющие отростки (один или несколько) внутрь оогония через поры, заметные в виде маленьких кружочков в оболочке оогония. Ядро и цитоплазма антеридия попадают в яйцеклетку. Один антеридий может оплодотворить одну или несколько яйцеклеток. После оплодотворения развивается ооспора, одевающаяся толстой оболочкой.

Таллом сапролегниевых грибов – диплоидное образование, а число хромосом редуцируется при формировании гамет. Ооспора прорастает зооспорангием или короткой гифой с зооспорангием. (Необходимо отметить, что в более старой учебной литературе отстаивается точка зрения о гаплоидности таллома сапролегниевых).

В середине 20 столетия было установлено, что вся последовательность формирования половых органов и полового процесса у гетероталлических грибов в целом направляется рядом половых гормонов нестероидной природы, поочередно выделяемых партнерами в окружающую среду.

В аквариумах и в природе, в водоемах со слабо текущей и недостаточно аэрируемой водой сапролегниевые грибы могут развиваться на икре рыб, мальках и взрослых ослабленных или пораненных рыбах, вызывая их гибель. Это заболевание (сапролегниоз) наносит большой ущерб при разведении таких ценных пород рыб, как осетро-

вые, судак, а во время зимовки – карпу и другим растительноядным рыбам.

Некоторые виды сапролегниевых грибов паразитируют на рачках, моллюсках, крабах, губках, коловратках. Летом 1950 и 1951 гг отмечалась массовая гибель планктонного рачка *Eurytemora hirundoides* у шведского побережья Ботнического залива Балтийского моря в результате поражения грибом *Leptolegnia baltica*. Это привело к снижению промысла сельди, для которой эти планктонные организмы служат основной пищей, составляя обычно более 50, а часто 80-90 % всего зоопланктона.

В условиях влажной почвы многие растения поражаются видами рода афаномицес (*Aphanomyces*). Заболевание называется «корнеедом», так как гриб развивается главным образом в области корневой шейки. Особенно страдают проростки таких растений, как свекла, люцерна, горох.

Порядок пероноспоральные (*Peronosporales*) содержит более 500 видов грибов, весьма разнообразных по образу жизни и по морфологии. В пределах порядка ясно прослеживается эволюция от водных форм к наземным и от сапротрофного образа жизни к облигатному паразитизму.

От сапролегниальных грибов пероноспоральные прежде всего отличаются тем, что при формировании оогония не все его содержимое идет на построение единственной яйцеклетки, часть его остается в виде так называемой периплазмы, окружающей яйцеклетку. Периплазму можно рассматривать как прогрессивный признак, так как она обеспечивает развитие ооспоры и формирование ее оболочки.

Порядок включает следующие семейства: пероноспоровые (*Peronosporaceae*), альбуговые (*Albuginaceae*) и питиевые (*Pythiaceae*), которые в последнее время выделены в самостоятельный **порядок** питиальные (*Pythiales*), отличающиеся разветвленными спорангиеносцами и зооспорангиями, способными в зависимости от условий прорасти зооспорами или гифой.

Очень важное практическое значение среди питиальных имеет род фитифтора (*Phytophthora*), в рамках которого известно около 70 видов. Они характеризуются более развитым и толстым мицелием, симподиально ветвящимися спорангиеносцами, которые отличаются от гиф вегетативного мицелия. Зооспорангии имеют лимонovidную, яйцевидную, шаровидную форму и сосочек на вершине, у некоторых видов вскрывающийся крышечкой. Они опадают со спорангиеносцев и так распространяются. Зооспоры формируются в зооспорангиях и

выходят из него поодиночке, реже одетые общим пузырем. В некоторых случаях зооспорангии прорастают гифой.

В пределах этого рода наблюдается определенная эволюция. Некоторые виды могут длительно жить в почве как сапротрофы на растительных остатках. При благоприятных условиях они временно переходят к паразитизму на растениях, которые заражаются грибом обычно через поврежденные места и быстро гибнут под действием его токсинов, а грибок снова может вернуться к сапротрофной жизни в почве. Эти так называемые факультативные паразиты, не специализированные как по отношению к растениям-хозяевам, так и по отношению к их органам и тканям. Для других видов характерна более длительная по времени жизнь в качестве паразитов. Они заражают живые ткани через устьица, при этом мицелий распространяется преимущественно по межклетникам, внедряя в клетки особые ответвления – гаустории, посредством которых грибок питается. Его воздействие на хозяина становится более мягким, постепенным, так как возрастает его зависимость от растения-хозяина, а возврат к сапротрофной жизни в почве становится все менее возможным. Такие виды отличаются более узкой специализацией в отношении выбора хозяина и поражаемых органов растений. К этой категории относится много опасных паразитов высших наземных растений.

Жизненный цикл. Наибольшее значение имеет паразит фитофтора инфекционная (*Phytophthora infestans*), или картофельный грибок, который поражает картофель, томаты и другие пасленовые (рисунок 2).

Мицелий грибка распространяется преимущественно по межклетникам листа, а в клетки внедряет гаустории. Пораженные участки быстро отмирают, и на листьях появляются бурые пятна отмершей ткани. По краю такого пятна с нижней стороны листа бывает хорошо заметен, особенно во влажную погоду, беловатый пушок. Он представляет собой скопление спорангиеносцев (конидиеносцев), высовывающихся из устьиц целыми пучками. Они симподиально ветвятся и несут лимонovidные зооспорангии, которые всегда отваливаются целиком и переносятся на новый лист или с каплями дождя попадают через почву на клубни. В капле воды они прорастают зооспорами, которые после некоторого периода движения округляются, а затем развивают гифы, проникающие или внутрь листа (через устьица или непосредственно через эпидермис), или в клубень. В сухую погоду спорангии могут прорасти прямо в гифы, т. е. фактически по способу прорастания превращаются в конидии.

Образование спорангиеносцев, прорастание зооспорангиев (или

конидий, как их чаще называют) и заражение растений происходит главным образом ночью или под утро. В дождливую погоду или при обильных росах и туманах ботва гибнет в течение 7–10 дней на десятках и сотнях гектаров. Массовое заражение клубней наблюдается в основном при уборке картофеля. На клубнях появляются пятна свинцово-серого цвета. При хранении недостаточно просушенных клубней в условиях повышенной влажности и температуры они начинают гнить. Присутствие паразита стимулирует амилазу клубня, и крахмал переходит в сахар. На зараженных клубнях обильно развиваются бактерии, и гниль из сухой превращается в мокрую.

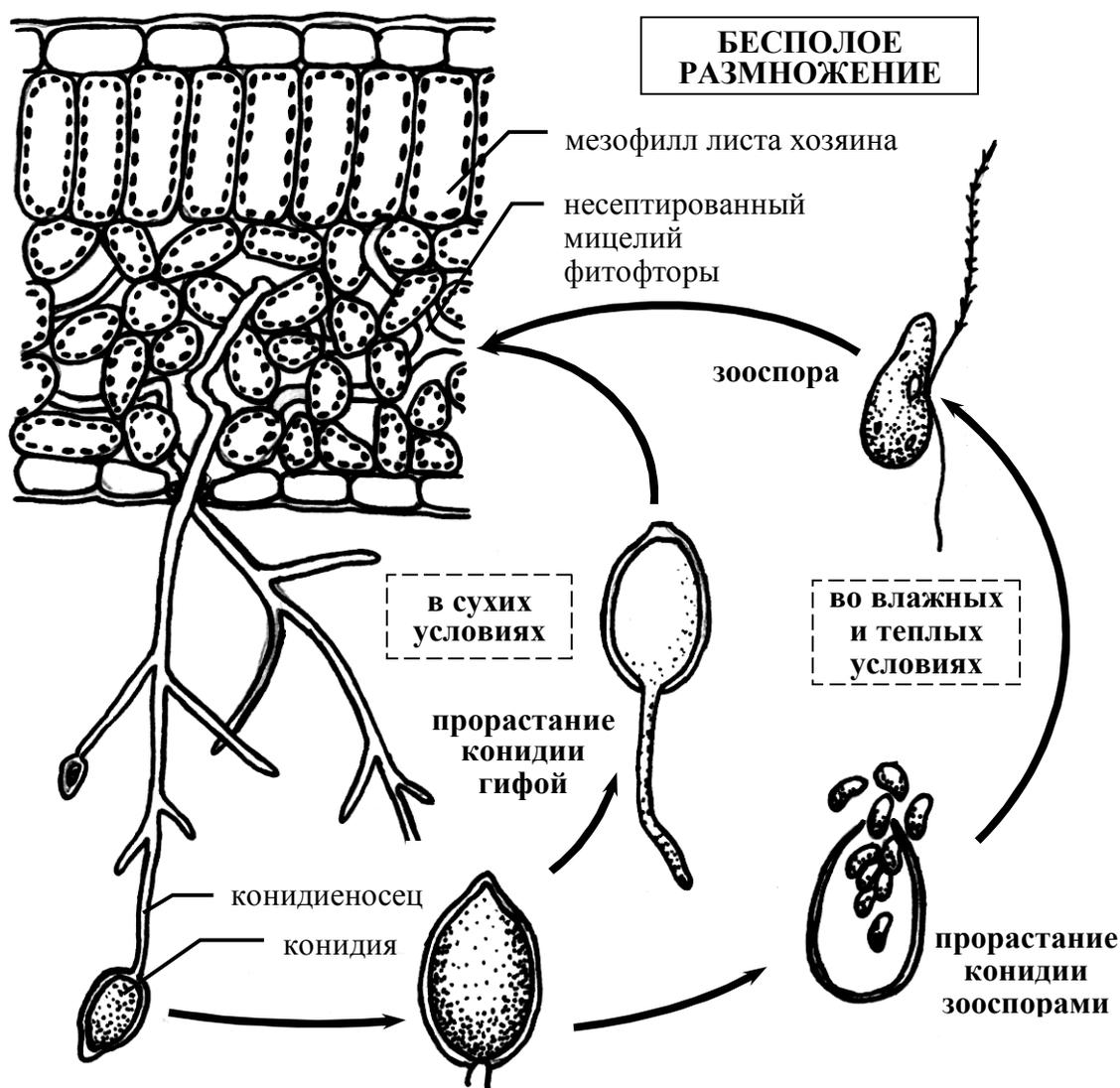


Рисунок 2 – Схема бесполого размножения *Phytophthora infestans*

Половой процесс наблюдается редко, потому что гриб гетероталличен, и для его протекания необходимо присутствие штаммов обоих

типов спаривания.

Паразит был завезен в Европу из Южной Америки в 30-х годах позапрошлого столетия и быстро распространился по всему земному шару. В 1845 г. констатирована первая очень сильная вспышка фитофтороза, в результате которой в ряде стран Европы, особенно в Ирландии, погибла значительная часть урожая. С тех пор и по настоящее время наблюдаются вспышки фитофтороза, особенно сильные в районах с влажным климатом. В настоящее время разработана система мероприятий, обеспечивающих борьбу с фитофторозом, среди которых на первое место можно поставить выведение устойчивых сортов.

3 Общая характеристика слизевиков

Под общим названием **слизевики** объединяется свыше 450 видов бесхлорофилльных организмов, довольно разнообразных по строению и образу жизни. Среди них есть как свободноживущие в почве, на разлагающихся растительных остатках и тому подобных субстратах, так и паразиты водорослей, водных грибов и высших водных и наземных растений. Существенная часть слизевиков обнаружена и описана только в середине 20 века.

Вегетативное тело слизевиков представлено тремя основными типами:

1) одноядерная или многоядерная *амебоидная клетка* (характерна для некоторых из слизевиков, имеющих микроскопически малые размеры);

2) *плазмодий* – вегетативное тело в виде крупного многоядерного цитоплазменного образования, достигающего в отдельных случаях даже нескольких десятков сантиметров;

3) *псевдоплазмодий* – вегетативное тело, по внешнему виду напоминающее плазмодий, но представляющее собой скопление амёб, которые не теряют своей индивидуальности, однако при этом ведут себя как единое целое.

В вегетативной стадии большинство слизевиков, представленных амебоидными клетками, размножается делением этих клеток. Для некоторых слизевиков с плазмодиями показано также, что в течение вегетативной жизни от плазмодиев могут отделяться небольшие участки, далее существующие в виде двужгутиковых зооспор.

В жизненных циклах разных групп слизевиков имеются некоторые особенности. Так, у слизевиков с вегетативными телами в виде свободноживущих плазмодиев в определенный момент развития, за-

висящий от состояния плазмодия и от условий среды, формируются плодовые тела, содержащие споры, одетые твердой оболочкой. У паразитов таких плодовых тел не образуется и плазмодий распадается на споры в клетках хозяина, служащих им вместилищем. **Спороношения** слизевиков разнообразны. Самый простой его тип представляет собой так называемый *плазмодиокарп*, развивающийся таким образом, что плазмодий, не меняя формы, покрывается перепончатой или хрящеватой оболочкой (перидием), а находящаяся внутри цитоплазма распадается на споры, одетые твердой оболочкой. У некоторых слизевиков известен только такой тип спороношения, у большинства же (иногда наряду с ним) формируются многочисленные одиночные *спорокарпы* (представляют собой головку с одной или несколькими спорами), одетые перидием, сидячие или на ножках. У некоторых слизевиков такие спороношения (спорокарпы) сливаются на ранних стадиях развития, одеваясь общей оболочкой. Эти образования называются *эталлиями*. Тип спороношения часто зависит от внешних условий: виды со спорокарпами на ножках могут развивать сидячие спорокарпы, или наоборот, ножка сильно удлиняется; виды, формирующие отдельные спорокарпы, могут дать плазмодиокарпы.

Зрелые споры в благоприятных условиях прорастают, т. е. из их оболочки выходят (в зависимости от степени влажности субстрата) или зооспоры с двумя гладкими жгутиками неравной длины, или амебы. Те и другие могут размножаться делением, увеличиваясь в количестве, а затем клетки попарно сливаются. Возникает диплоидная клетка, развивающаяся затем в плазмодий. *У слизевиков с псевдоплазмодиями полового процесса нет, а псевдоплазмодий образуется в результате агрегации амеб.*

Для ряда слизевиков характерно образование *склероциев* (утолщенная твердеющая масса), которые сохраняют жизнеспособность в течение не одного десятка лет.

Длительное время слизевики объединялись в один отдел, включавший классы, различающиеся по организации и особенностям циклов развития своих представителей: протостелиевые (*Protosteliomycetes*), миксогастровые, или собственно слизевики (*Mixogasteromycetes*), плазмодиофоровые (*Plasmodiophoromycetes*), акразиевые, или клеточные слизевики (*Acrasiomycetes*). В некоторых системах слизевики объединялись в царство простейшие (*Protozoa*) и делились на два (*Myxomycota* и *Plasmodiophoromycota*) или четыре отдела (*Myxomycota*, *Dyctiosteliomycota*, *Acrasiomycota* и *Plasmodiophoromycota*).

В системе, предлагаемой Костиковым И.Ю. с соавт. (2006) слизи-

вики на основании строения митохондриального аппарата и особенностей биохимии внутриклеточных процессов в ранге отделов разнесены по разным царствам: акразиомикотовые слизевики (*Acrasiomycota*) отнесены к царству дискокрисчатые (*Discicristates*); миксомикотовые слизевики (*Muxomycota*), которые включают и диктиостелиевые слизевики в ранге класса – к царству трубчатокривчатые (*Tubulocristates*); плазмодиофоромикотовые слизевики (*Plasmodiophoromycota*) отнесены к царству пластинчатокривчатые (*Platicristates*).

Во всех современных системах рассматриваемые нами на лабораторных занятиях плазмодиофоромикотовые слизевики имеют ранг отдела *Plasmodiophoromycota*.

4 Основные представители отдела плазмодиофоровые слизевики (*Plasmodiophoromycota*)

Отдел плазмодиофоромикотовые слизевики (*Plasmodiophoromycota*), имеющий в своем составе один класс (*Plasmodiophoromycetes*), включает внутриклеточных паразитов, в отличие от других слизевиков не образующих органов спороношений, споры развиваются внутри клеток хозяина и имеют хитиновую клеточную оболочку. Ряд биохимических процессов, например, синтез триптофана, идет с участием ферментных систем как у хитридиомикотовых и сумчатых грибов. Кристы митохондрий трубчатые, но без базальной перетяжки и гомологичны пластинчатым кристам настоящих грибов. Жгутиковый аппарат подвижных стадий состоит из двух неравных гладких жгутиков.

Наиболее характерный представитель класса – плазмодиофора капустная (*Plasmodiophora brassicae*). Она является возбудителем болезни капустных (крестоцветных), называемой «кила». Заболевание выражается в уродливых разрастаниях корней в виде наростов и вздутий, которые со временем преобразуются в неправильной формы опухоли. При этом нарушается проводимость корней, они почти не ветвятся. Нарушение нормальной работы корневой системы приводит к гибели растения (если заражение произошло на ранних этапах его развития) либо к увяданию листьев. Зараженные растения капусты не образуют кочанов, либо они недоразвиты.

Цикл развития. Споры плазмодиофоры сохраняются в почве годами (до 7–10 лет). Их распространению способствуют животные (дождевые черви, насекомые), токи воды (дождь, полив), деятельность человека (например, на орудиях обработки почвы). При подхо-

дующих условиях влажности и температуры, а также при стимулирующем действии корневых выделений растений-хозяев споры прорастают зооспорами с двумя жгутиками (расположены на переднем конце, гладкие, неравной длины) (рисунок 3).

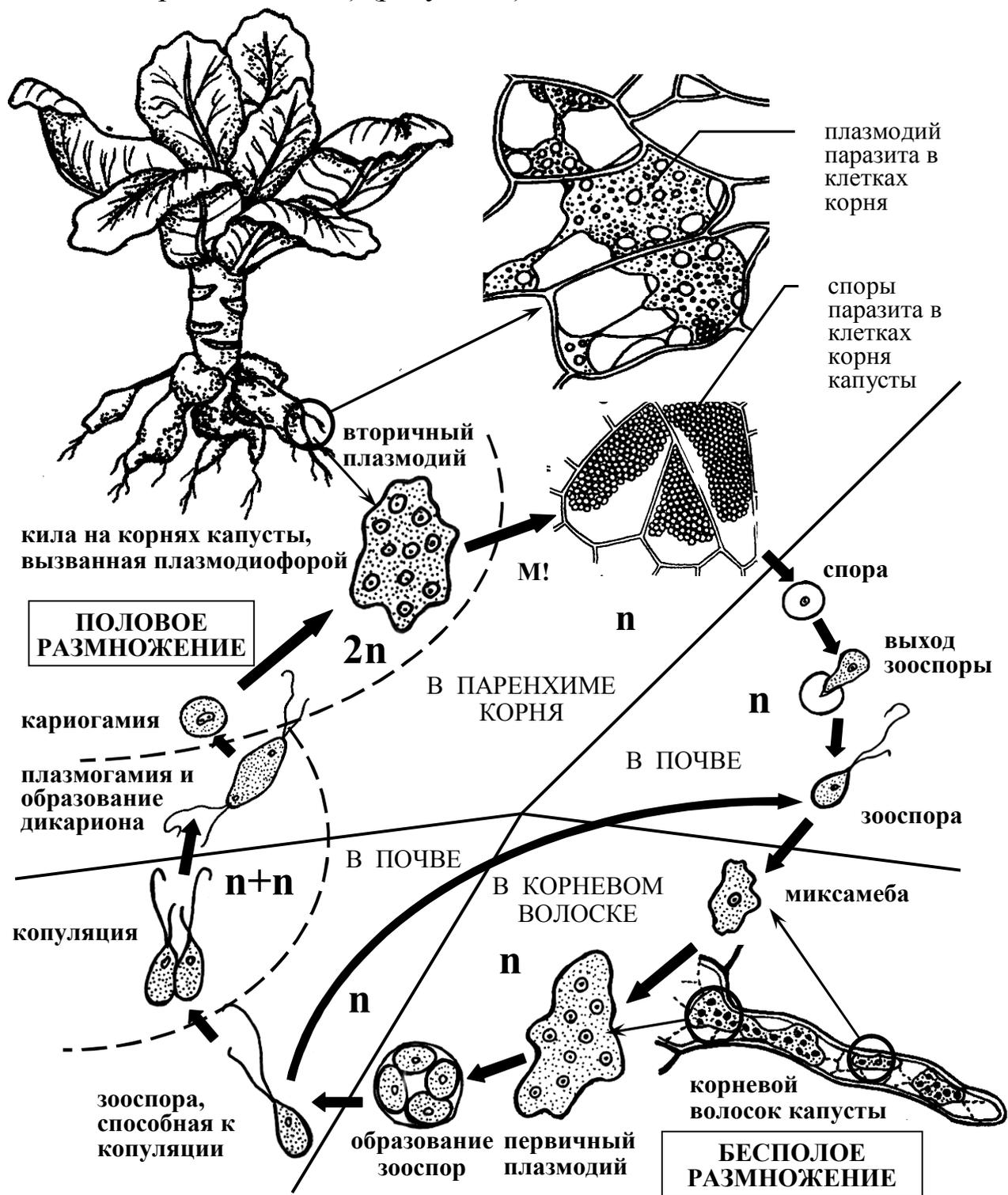


Рисунок 3 – Схема жизненного цикла плазмодиофоры капустной (*Plasmodiophora brassicae*)

Зооспоры проникают в корневые волоски хозяина, где превращаются в миксамебы. Миксамебы способны сливаться без слияния ядер (плазмোগамия), что приводит к формированию первичных гаплоидных плазмодиев, количество ядер в которых несколько увеличивается за счет митотического деления ядер.

Из первичного плазмодия вновь могут образовываться зооспоры, которые способны выходить в почву и заражать новые корневые волоски. При определенных условиях зооспоры попарно копулируют с образованием двуядерной клетки, последняя проникает в клетки более глубоких тканей корня, где преобразуется во вторичный плазмодий, что сопровождается кариогамией и переходом в диплоидное состояние.

Необходимо отметить, что в научной литературе вопрос о месте смены ядерных фаз в жизненном цикле плазмодиофоры до сих пор дискутируется, и иногда подаются диаметрально противоположные варианты. По одним данным вторичный плазмодий может образовываться напрямую из первичного путем попарного слияния его ядер, по другим – даже вторичный плазмодий является дикарионтичным, а попарное слияние ядер (кариогамия) происходит только перед образованием спор.

Вторичный плазмодий более жизнеспособен, его протопласт разрастается, часто отчленяет новые плазмодии, проникающие в соседние клетки. Под его действием к пораженным участкам обильно притекают пластические вещества хозяина, клетки которого усиленно делятся и гипертрофируются, в результате чего получаются крупные опухоли. Через некоторое время происходит редукционное деление ядер, и плазмодий распадается на многочисленные (до 25 000), покрытые плотной оболочкой споры. Споры высвобождаются после сгнивания корней. Таким образом, часть жизненного цикла плазмодиофоры проходит в корневых волосках, часть – в почве, часть – в клетках более глубоких тканей корня.

Другой представитель этого класса, имеющий важное практическое значение, – возбудитель порошистой парши картофеля спонгоспора (*Spongospora solani*). Многоядерные плазмодии спонгоспоры развиваются в периферических клетках клубня и образуют затем губчатые комочки плотно спаянных спор. Пораженный клубень покрыт язвочками с коричневым порошистым содержимым, состоящим из скоплений этих комочков. Иногда развивается корневая форма в виде небольших белых желвачков, темнеющих и затем распадающихся. Кроме картофеля поражаются томаты и другие виды пасленовых.

Имеются и другие роды, представители которых паразитируют в клетках водорослей, некоторых водных грибов, наземных растений.

Материалы и оборудование. Чашки Петри с мертвыми мухами, на которых развивается сапролегния; листья и клубни картофеля, пораженные фитофторой; фиксированный материал пораженных растений (капустная кила). Микроскопы МБР – 1Е, препаровальные иглы, бритвы, скальпель, пинцет, предметные и покровные стекла, склянки с водой, пипетки, фильтровальная бумага, таблицы.

Цель: Ознакомиться с представителями псевдогрибов и слизевиков, их практическим значением, особенностями протекания жизненных циклов.

Задания

1 Ознакомиться с систематическим положением объектов исследования. **Записать систематику:**

Отдел оомикотомые грибы – *Oomycota*;

Класс оомицеты – *Oomycetes*;

Порядок сапролегниальные – *Saprolegniales*;

Род сапролегния – *Saprolegnia sp.*;

Порядок питиальные – *Pythiales*;

Вид фитофтора инфекционная – *Phytophthora infestans*;

Отдел плазмодиофоромикотомые слизевики – *Plasmodiophoromycota*;

Класс плазмодиофоромицеты – *Plasmodiophoromycetes*;

Порядок плазмодиофоральные – *Plasmodiophorales*;

Вид плазмодиофора капустная – *Plasmodiophora brassicae*.

2 Рассмотреть пораженных сапролегнией мертвых мух, обратить внимание на белый в виде пуха мицелий, пронизывающий тело насекомого и разрастающийся от него радиально во все стороны. Приготовить препарат и изучить строение мицелия, зооспорангиев. Для этого небольшое количество пуха помещают в каплю воды на предметное стекло, накрывают покровным и рассматривают при малом и при большом увеличении микроскопа. **Зарисовать: 1) выход зооспор из зооспорангия, 2) пролиферацию зооспорангия; 3) оогоний с яйцеклетками и антеридий** (можно использовать постоянные препараты): **жизненный цикл.**

3 Изучить пораженные фитофторой листья и клубни картофеля. Приготовить временный препарат, соскоблив немного налета с ниж-

ней стороны листа препаровальной иглой в каплю воды на предметное стекло, накрыть покровным и рассмотреть при большом увеличении микроскопа. **Зарисовать: 1) разрез листа картофеля с гифами и конидиеносцами; 2) прорастание конидии в гифу; 3) образование зооспор: жизненный цикл.**

4 Рассмотреть на фиксированном материале и **зарисовать пораженные плазмодиофорой корни капусты.** Приготовить временный препарат, срезав небольшой кусочек пораженного корня капусты и поместив его в воду или КОН на предметное стекло. При малом и большом увеличении микроскопа рассмотреть клетки корневой паренхимы с плазмодием и спорами паразита. **Составить схему цикла развития плазмодиофоры.**

Вопросы для самоконтроля

- 1 Приведите общую характеристику псевдогрибов.
- 2 Опишите цикл развития представителей рода сапролегния.
- 3 Приведите жизненный цикл фитофторы инфекционной.
- 4 Перечислите признаки фитофтороза и назовите способы борьбы с ним.
- 5 Назовите основные признаки слизевиков.
- 6 Опишите цикл развития плазмодиофоры капустной, заболевание, которое она вызывает и меры борьбы с ним.
- 7 Начните заполнение таблицы 1 «Общая характеристика отделов грибов и грибоподобных организмов»

Таблица 1 – Общая характеристика отделов грибов и грибоподобных организмов

Отделы грибов и грибоподобных организмов	Признаки						
	Вегетативное тело	Строение клетки			Размножение	Распространение и значение	Деление на таксоны, представители
		Клеточная стенка	Особенности протопласта	Запасные питательные вещества			
Плазмодиофоровые микотозы слизевики							
Оомицетовые грибы							

Занятие 2

Отделы хитридиомикотовые (*Chytridiomycota*) и зигомикотовые грибы (*Zygomycota*)

- 1 Общая характеристика настоящих грибов (*Fungi*)
- 2 Общая характеристика и основные представители хитридиомикотовых грибов (*Chytridiomycota*)
- 3 Отдел зигомикотовые грибы (*Zygomycota*), характерные черты строения и основные представители

1 Общая характеристика настоящих грибов (*Fungi*)

Первоначально единое царство грибы (*Fungi*) постепенно из одной системы к другой разделялось на ряд самостоятельных таксонов высшего порядка. Однако группа отделов в составе хитридиомикотовых (*Chytridiomycota*), зигомикотовых (*Zygomycota*), аскомикотовых (*Ascomycota*) и базидиомикотовых (*Basidiomycota*) грибов во всех системах оставалась единой, изменялся только ранг объединяющего их таксона высшего порядка. В учебном пособии Л. В. Гарибовой и С. Н. Лекомцевой (2005) – это царство грибы (*Fungi*). В системе И. Ю. Костикова с соавт. (2006), которого мы придерживаемся, подцарство настоящие грибы (*Fungi*) вместе с подцарствами растения (*Plantae*) и животные (*Animalia*) составляют царство пластинчатокристные (*Platicristates*).

У настоящих грибов имеются **признаки, сближающие их с растениями**: образование хорошо выраженной клеточной стенки; осмотрофное питание; размножение спорами; неподвижность в вегетативном состоянии; неограниченный рост; а также **признаки, сближающие грибы с животными**: первично гетеротрофный способ питания; наличие в клеточной стенке хитина; запасной продукт – гликоген; выделение продукта жизнедеятельности – мочевины; отсутствие пластид и неспособность к фотосинтезу; путь синтеза лизина через аминокислоту (у растений – через диаминопимелиновую кислоту). Кроме того, имеются и **специфические признаки**: способность к синтезу маннитола (за исключением зигомикотовых грибов), собственные ферментативные системы синтеза триптофана, отсутствие комплекса Гольджи и его замена видоизменениями эндоплазматического ретикула.

Вегетативное тело большинства грибов представляет собой *ми-*

целий, состоящий из ветвящихся нитей – гиф с апикальным (верхушечным) ростом и боковым ветвлением. Мицелий пронизывает субстрат и всей поверхностью поглощает из него питательные вещества (субстратный мицелий), а также располагается на его поверхности и может подниматься над субстратом (поверхностный и воздушный мицелий). На воздушном мицелии обычно образуются органы размножения.

Различают *неклеточный* (*несептированный*, или *ценоцитический мицелий*) лишенный перегородок и представляющий как бы одну гигантскую клетку с большим числом ядер, и *клеточный* (*септированный*) *мицелий*, разделенный перегородками – септами на отдельные клетки, содержащие от одного до многих ядер. Для представителей отделов хитридиомикотовых и зигомикотовых характерен неклеточный мицелий. У представителей отделов аскомикотовых и базидиомикотовых мицелий клеточный, с настоящими септами, образующими упорядочение, синхронно делению ядер.

Септа развивается центрипетально, т. е. от стенки гифы к ее центру. В центре септы остается пора, через которую перемещаются питательные вещества, а также клеточные органеллы. Строение септы у разных групп грибов неодинаково. У аскомикотовых и некоторых базидиомикотовых образуется простая септа с порой в центре. Большинству базидиомикотовых свойственна так называемая долипоровая септа, имеющая трубчатое расширение у поры. С обеих сторон пора прикрыта мембранными структурами, называемыми парентосомами или поровыми колпачками.

У некоторых грибов, например дрожжей, вегетативное тело представлено одиночными почкующимися или делящимися клетками. Если такие почкующиеся клетки не расходятся, образуется *псевдомицелий*.

Некоторые примитивные грибы имеют одноклеточный таллом, иногда лишенный клеточной стенки. Такие одноклеточные талломы грибов способны развивать *ризомицелий* – разветвленные нитевидные структуры, лишенные ядер.

При формировании плодовых тел и некоторых вегетативных структур гифы грибов плотно переплетаются, образуя ложную ткань – *плектенхиму*. По происхождению она отличается от настоящей ткани, возникающей в результате деления клеток в трех направлениях. Настоящие ткани у грибов встречаются довольно редко. Тканевое строение имеют, например, талломы лабульбениомицетов (*Laboulbeniomycetes*) из отдела аскомикотовые грибы.

У многих грибов гифы соединяются параллельно в мицелиальные тяжи, выполняющие проводящие функции. Хорошо развитые и дифференцированные мицелиальные тяжи называют *ризоморфами*. Они известны, например, у опенка осеннего. Ризоморфы достигают нескольких метров длины. Гифы их наружных слоев имеют утолщенные, часто темноокрашенные стенки и выполняют защитную функцию, а внутренние гифы – проводящую.

Другой тип видоизменений мицелия представляют широко распространенные у многих групп грибов *склероции* – плотные переплетения мицелия, служащие для перенесения неблагоприятных условий. Клетки склероциев богаты запасными питательными веществами. Часто склероции дифференцированы на кору – наружные слои клеток, обычно толстостенных и темноокрашенных, и внутреннюю часть, состоящую из тонкостенных светлоокрашенных клеток.

Строение клетки. Клеточная стенка грибов содержит до 80–90 % *полисахаридов, связанных с белками и липидами*. Кроме того, в ее состав входят *полифосфаты, пигменты*, например меланины, и другие вещества. Микрофибриллярные скелетные компоненты клеточной стенки состоят из *хитина*. Аморфный матрикс образован преимущественно глюканами с разными типами связей.

Состав полисахаридов клеточной стенки специфичен для представителей крупных таксономических групп грибов. У хитридиомицетовых, аскомицетовых и базидиомицетовых грибов в клеточных стенках содержатся хитин и глюканы. По этому признаку зигомикотовые резко отличаются от перечисленных отделов: клеточные стенки их мицелия содержат хитозан – полимер D-глюкозамина, но в них отсутствуют глюканы. У грибов с дрожжеподобным талломом, вне зависимости от их систематического положения количество хитина в клеточных стенках снижено, но содержатся *маннаны* – полимеры маннозы.

В цитоплазме клеток настоящих грибов хорошо различимы рибосомы, митохондрии и типичные эукариотические ядра. Протопласт грибов окружен цитоплазматической мембраной – *плазмалеммой*. На границе между цитоплазмой и вакуолью также расположена мембрана – *тонопласт*. Между тонопластом и плазмалеммой находится внутренняя мембранная система – *эндоплазматическая сеть*.

Митохондрии настоящих грибов имеют пластинчатые кристы и сходны с митохондриями высших растений и животных.

По современным представлениям типичный аппарат Гольджи отсутствует, а его функцию выполняют различные видоизменения эн-

доплазматической сети. В растущих участках гиф в большом количестве содержатся *пузырьки, или везикулы*, происходящие от эндоплазматической сети. Они участвуют в транспорте веществ к месту синтеза клеточной стенки.

В цитоплазме клеток грибов часто присутствуют *микротельца* – круглые или овальные мембранные структуры. Возможно, они идентичны или являются предшественниками лизосом или пероксисом – органелл, содержащих соответственно гидролитические ферменты или каталазу.

В клетках грибов находится от одного до 20–30 ядер. Их размер обычно около 2–3 мкм. Они окружены оболочкой, состоящей из двух мембран. В нуклеоплазме содержатся ядрышко и хромосомы. При митотическом делении ядра ядерная оболочка часто сохраняется.

В клетках грибов присутствуют многочисленные *включения: гранулы гликогена, капли липидов*. В вакуолях часто находятся *гранулы белков и волютина*.

Подвижные клетки грибов – зооспоры и гаметы среди настоящих грибов характерны только для хитридиомикотовых. Жгутики настоящих грибов построены по типу, характерному для всех эукариот: их главный стержень (аксонема) состоит из двух одинарных центральных микротрубочек, окруженных кольцом из девяти дублетов микротрубочек. Аксонемы у грибов соединяются с кинетосомой, или базальным телом, разными способами. У некоторых хитридиомикотовых передняя часть ядра и его бока окружены так называемым ядерным колпачком, а кинетосома почти полностью опоясана большой полушаровидной митохондрией. Жгутики у настоящих грибов в отличие от псевдогрибов, бичевидные гладкие, расположены на заднем конце.

На поверхности одиночных клеток некоторых грибов – спор головневых и клеток дрожжей – обнаружены тонкие нитевидные структуры, названные *фимбриями*. Они имеют длину 0,5–10 мкм и толщину 6–7 нм. Предполагают, что фимбрии играют существенную роль в агрегации клеток.

Грибы размножаются вегетативным, бесполом и половым путем.

При вегетативном размножении от мицелия отделяются *неспециализированные его части*, которые дают начало новому мицелию. Одной из форм вегетативного размножения можно считать и образование *хламидоспор* – толстостенных клеток, предназначенных для перенесения неблагоприятных условий. У дрожжей вегетативное размножение происходит путем *почкования клеток*.

Бесполое размножение происходит при помощи специализированных неполовых клеток (реже многоклеточных структур) – *спор*. Споры у грибов развиваются эндогенно – внутри спорангиев или экзогенно – на особых веточках мицелия – конидиеносцах.

У зигомицетов в спорангиях развиваются неподвижные споры, называемые *спорангиоспорами*. Спорангии находятся на специализированных гифах – спорангиеносцах, поднимающихся над субстратом.

Конидии, как и спорангиоспоры, – неподвижные споры, пассивно переносимые токами воздуха, каплями дождя, насекомыми и другими способами. Однако в отличие от эндогенных спорангиоспор они образуются на мицелии или его специализированных ветвях – конидиеносцах экзогенно. Известно несколько типов формирования конидий из конидиогенных клеток. Конидиеносцы грибов имеют весьма разнообразное строение, часто наблюдается их агрегация в коремии, ложка или образование полузамкнутых структур – пикнид, в которых развиваются конидиеносцы и конидии. Бесполое размножение при помощи конидий характерно для базидиомикотовых и аскомикотовых, в том числе и анаморфных, где бесполое размножение достигло максимального разнообразия.

Половое размножение отмечено у всех групп грибов, кроме анаморфных, называемых также несовершенными грибами. Формы полового процесса у грибов разнообразны. Их можно разделить на три большие группы: *гаметогамия*, *гаметангиогамия* и *соматогамия*.

2 Общая характеристика и основные представители хитридиомикотовых грибов (*Chytridiomycota*)

Представители *отдела хитридиомикотовые грибы (*Chytridiomycota*)* еще тесно связаны с водной средой. Большинство паразитирует на водорослях, других водных грибах, водных высших растениях и на беспозвоночных животных. Некоторые встречаются как паразиты высших наземных растений, главным образом во влажной почве. Значительно меньшая часть ведет сапротрофный образ жизни, поселяясь на ветвях, листьях, плодах, попавших в воду, на трупах насекомых и других животных, находящихся в воде. Немногие используют в качестве субстрата, а иногда и для питания сброшенные во время линьки или оставшиеся после гибели животного хитиновые покровы.

Вегетативное тело представителей этого класса у многих внутриклеточных паразитов в виде голой плазменной массы, очень похожей на плазмодий слизевиков. Оно всей своей поверхностью впитыва-

вают питательные вещества из клетки хозяина. Более высокоорганизованные формы имеют ризомицелий или зачаточный мицелий. У еще более высокоорганизованных паразитных хитридиомикотовых грибов вегетативное тело представлено ветвящимся ризомицелием, или системой гиф, который у паразитов может захватывать несколько клеток хозяина, а у сапротрофных грибов состоит из тонких ризоидов, внедряющихся в субстрат, и свободных ветвящихся гиф без перегородок.

Основа клеточной стенки хитридиомикотовых грибов – *хитин* (до 60 %).

Бесполое размножение осуществляется *зооспорами* различного строения и формы с одним бичевидным гладким жгутиком, прикрепленным сзади. Зооспоры образуются в зооспорангиях. У некоторых хитридиомикотовых грибов все вегетативное тело превращается в спорангий, и жизнь данной особи прекращается (так называемые холокарпические формы), у других только какая-то часть становится зооспорангием, и зооспорангии могут развиваться по несколько одновременно или последовательно (эукарпические формы).

Способы *полового воспроизведения* разнообразны. У некоторых в качестве гамет при определенных условиях функционируют зооспоры, у других сливаются сами особи (хологамия), у третьих развиваются одинаковые гаметы (изогамия) или различающиеся по размерам, а иногда, кроме того, по окраске и активности движения (гетерогамия). Наконец, есть формы с оогамным половым процессом. Гаметы образуются в специальных клетках – гаметангиях. Зигота превращается в покоящуюся клетку – цисту, одетую толстой оболочкой, содержащей хитин. В некоторых случаях цисты образуются без полового процесса. Большинство хитридиомикотовых грибов гаплоидны в вегетативном состоянии, и диплоидная фаза у них представлена зиготой, прорастающей после периода покоя, чаще всего как зооспорангии. У ряда видов имеются жизненные циклы со сменой поколений (иногда выделяется и дикарионтическая ядерная фаза).

Практически важен возбудитель «черной ножки» капустной рассады *вид* ольпидиум капустный (*Olpidium brassicae*). Растения заражаются в парниках, особенно при избыточной влажности почвы и загущенных посевах, после появления на растениях семядолей или первых листьев. Стебель пораженного растения темнеет, утончается, нередко загнивает, а само растение поникает и гибнет.

Жизненный цикл. Заражение растения происходит зооспорами, которые при наличии воды прилипают к поверхности стебелька капусты, утрачивают жгутики и переливают свое содержимое в клетку эпидермиса (рисунок 4).

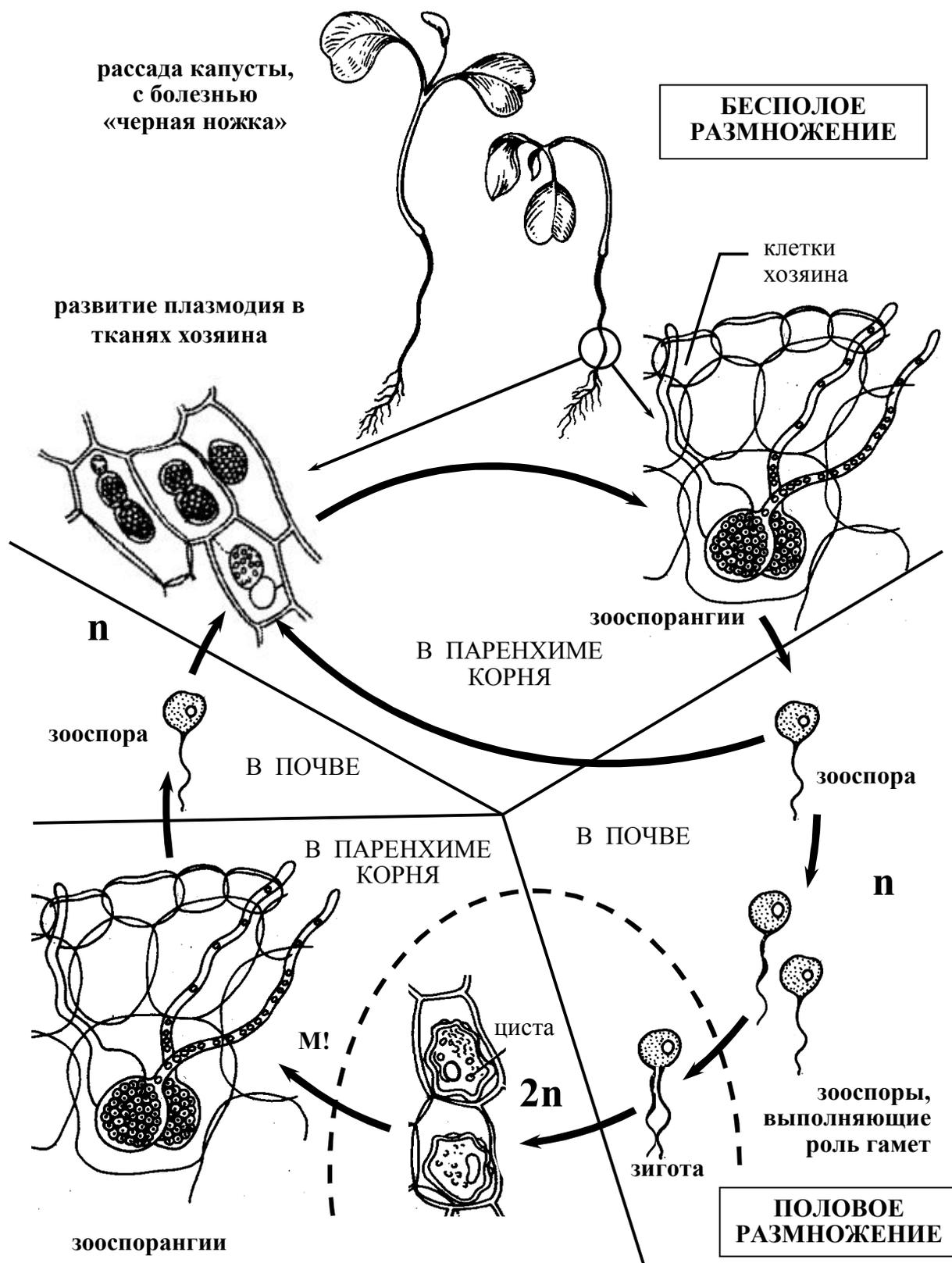
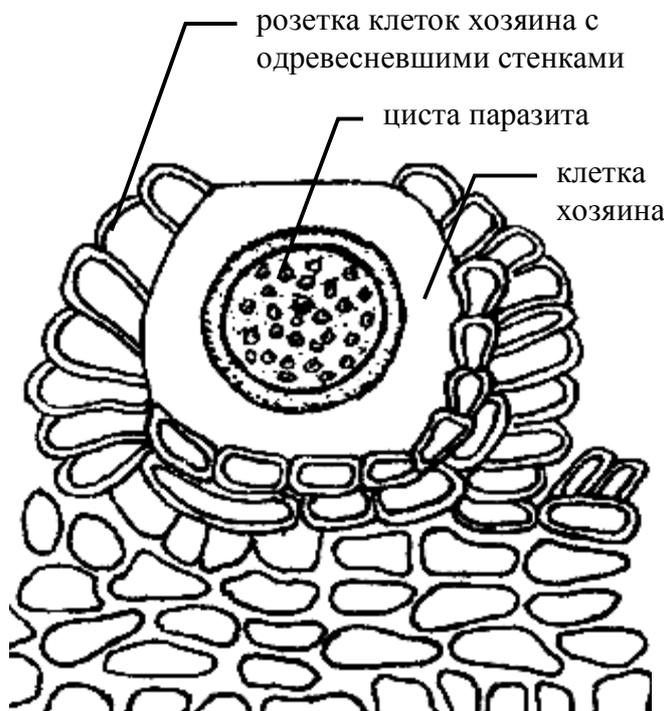


Рисунок 4 – Схема жизненного цикла ольпидиума капустного (*Olpidium brassicae*), возбудителя «черной ножки» рассады капусты

Паразит не ограничивается клетками эпидермиса, а проникает в клетки первичной коры. Прорастание зооспоры сопровождается формированием многоядерной плазменной массы (плазмодий), которая покрывается оболочкой и превращается в зооспорангий с длинным горлышком, через которые зооспоры выходят наружу и поражают новые растения.

При неблагоприятных условиях зооспоры попарно копулируют, образуя двужгутиковую зиготу, которая проникает в клетку хозяина, увеличивается, покрывается плотной бородавчатой оболочкой и превращается в цисту, которая является покоящейся стадией и зимует. Весной циста прорастает зооспорангием с зооспорами.

Очень важное практическое значение также имеет возбудитель рака картофеля *вид* синхитриум внутриклеточный (*Synchytrium endobioticum*) (рисунок 5).



циста в клетке растения-хозяина



внешний вид пораженных клубней и столонов

Рисунок 5 – Синхитриум внутриклеточный (*Synchytrium endobioticum*), возбудитель рака картофеля

На клубнях картофеля, пораженного раком, появляются бугристые опухоли, напоминающие губку. Они разрастаются, часто превышая размеры клубня, чернеют и затем разрушаются. Вегетативное тело (плазмодий) желтое или красноватое, редко бесцветное.

Жизненный цикл. Заражение клубней происходит так же, как у

ольпидиума. Под действием паразита клетка эпидермиса разрастается, а соседние клетки усиленно делятся и оболочки их одревесневают. Из таких клеток образуется розетка, в центре которой находится крупная клетка с телом паразита. Она одевается оболочкой и превращается в летнюю цисту, развивающуюся в сорус из 5–9 зооспорангиев, содержащих до 300 зооспор в каждом. Освобождаясь из разрушающейся опухоли, зооспоры снова заражают растения. Это может повторяться много раз в течение лета. Осенью в клубнях развиваются покоящиеся цисты (покоящиеся споры), которые могут сохраняться в почве много лет, и при благоприятных условиях прорастают пузырьвидным выростом, в котором содержимое цисты распадается на отдельные зооспорангии.

Заболевание встречается в Европе, США, Канаде, Южной Америке, Японии, Южной Африке. Потери урожая от рака могут составлять 40–60 %. Основные меры борьбы – выведение устойчивых сортов и обеззараживание почвы.

3 Отдел зигомикотовые грибы (*Zygomycota*), характерные черты строения и основные представители

Отдел зигомикотовые грибы (Zygomycota) с центральным *классом* зигомицеты (*Zygomycetes*) в своем составе содержит более 500 видов. За немногим исключением, почти все представители отдела ведут наземный образ жизни. Среди них имеются как сапротрофы, так и паразиты грибов, высших растений, насекомых, других животных и человека.

Мицелий состоит из бесцветных гиф, сильно ветвится и обычно не имеет перегородок, которые появляются у некоторых только при старении или при культивировании в жидкой среде. В последнем случае мицелий часто распадается по перегородкам на отдельные клетки, которые затем размножаются почкованием (так называемые мукоровые дрожжи, например, *Mucor racemosus*). Кроме того, перегородки, как правило, отделяют спорангии и копулирующие клетки. В клеточных стенках мицелия содержатся хитин и хитозан.

Бесполое размножение осуществляется неподвижными спорами, одетыми оболочкой или развивающимися внутри особых вместилищ – спорангиев (спорангиоспоры), либо экзогенно на конидиеносцах (конидии). В ряде случаев можно проследить эволюцию, связанную с наземным существованием, от размножения при помощи спорангиоспор к размножению при помощи конидий.

Основная особенность зигомикотовых, отраженная в названии отдела, заключается в своеобразном половом процессе – зигогамии, при котором сливается содержимое двух клеток (отделяющихся при этом перегородками от несущих гиф), не дифференцированных на гаметы. У некоторых видов эти клетки принадлежат одному и тому же мицелию (гомоталлические виды), у большинства – к разным мицелиям (гетероталлические виды). Явление гетероталлизма было впервые обнаружено, описано и изучено А. Блексли (1904г.) как раз у представителей зигомицетов.

Копулирующие клетки большей частью не различимы по величине и внешнему виду, у некоторых же одна из клеток больше, а другая – меньше, или одна из гиф несет придатки за пределами перегородки, отделяющей эту клетку, у другой этих придатков нет. На месте слияния клеток, функционирующих у большинства как гаметангии (так как они многоядерны) или как гаметы (в случае их одноядерности), развивается покоящаяся зигоспора. На образовавшейся зиготе (зигоспоре, зигозиготе) обычно остаются участки гиф, отделившие гаметангии. Их называют подвесками, суспензорами или зифорами. Иногда зигота как бы приподнимается на них (у *Pilobolus*).

У некоторых мукоровых грибов (например, у *Phycomyces*) от подвесков развиваются выросты – придатки, охватывающие зиготу. Есть представители, зиготы которых окружены рыхлым сплетением таких выростов, с которыми часто соединяются и ответвления вегетативных гиф, и все это вместе образует зачаточное плодовое тело (род *Mortierella*). Иногда покоящиеся образования развиваются без слияния клеток (азигоспоры). При прорастании покоящихся спор образуется гифа со спорангием на конце.

Центральный класс *Zygomycetes* делится на следующие порядки: мукоральные (*Mucorales*), энтомофторальные (*Entomophthorales*), эндогональные (*Endogonales*), зоопагальные (*Zoopagales*).

Порядок мукоральные (*Mucorales*) – это самый большой порядок по числу видов (около 400) среди зигомицетов. Мукоровые грибы живут сапротрофно в почве, особенно окультуренной, на растительных остатках, на навозе травоядных животных, некоторые паразитируют на растениях, на других грибах (главным образом на мукоровых же или на шляпочных), на животных и человеке. Часто они образуют пушистые плесневые налеты белого и серого цвета на пищевых продуктах растительного происхождения (хлебе, варенье, плодах, овощах), развиваются на семенах при их хранении и т. п.

Мицелий обычно развивается в субстрате, пронизывая его, а

кверху от гиф вырастают спорангиеносцы, оканчивающиеся спорангиями. В спорангиях в большом количестве формируются споры бесполого размножения – спорангиоспоры. У некоторых мукоровых грибов наряду со спорангиями имеются еще маленькие спорангии с небольшим числом спор (и даже до одной) – спорангиоли. Есть мукоровые грибы, для которых характерны только спорангиоли. И, наконец, имеются представители с бесполом спороношением в виде конидий.

Роду мукор (*Mucor*) принадлежит центральное место в порядке. Вегетативное тело – в виде хорошо развитого несептированного мицелия, пронизывающего субстрат и распростертого по его поверхности. Мицелий белого или серого цвета, спорангии заметны простым глазом в виде буроватых или черных точек.

Жизненный цикл. Для мукора характерны только многоспоровые спорангии. Когда на верхушке спорангиеносца появляется вздутие – будущий спорангий, оно отделяется от спорангиеносца куполообразной перегородкой, вследствие чего спорангиеносец вдается в полость спорангия. Та часть спорангиеносца, которая находится внутри спорангия, называется колонкой. Существование колонки – отличительная особенность бесполого спороношения не только мукора, но и представителей всего его семейства. Зрелые спорангии не отделяются от спорангиеносца. Генетически однородные спорангиоспоры освобождаются в результате расплывания или разрушения оболочки спорангия. Споры дают начало новым мицелиям (рисунок 6).

Половой процесс представляет собой типичную зигогамии (гаметангиогамия, при которой происходит слияние неспециализированных одно- или многоядерных участков несептированного мицелия). Началом полового процесса служит столкновение кончиков обычно коротких гиф мицелия, несколько вздувающихся на концах и отделяющихся перегородкой от несущей гифы. Перегородка между образовавшимися конечными клетками исчезает, и они сливаются. Заканчивается половой процесс попарным слиянием ядер (так называемая множественная кариогамия). Зигота после состояния покоя прорастает, образуя короткую гифу со спорангием на конце (так называемый зачаточный спорангий). Ее прорастанию обычно предшествует редукционное деление диплоидных ядер, что обуславливает генетическую разнородность спор, образованных в зачаточном спорангии. Необходимо отметить, что двуядерное состояние зиготы сохраняется весь период покоя, а кариогамии происходят непосредственно перед прорастанием.

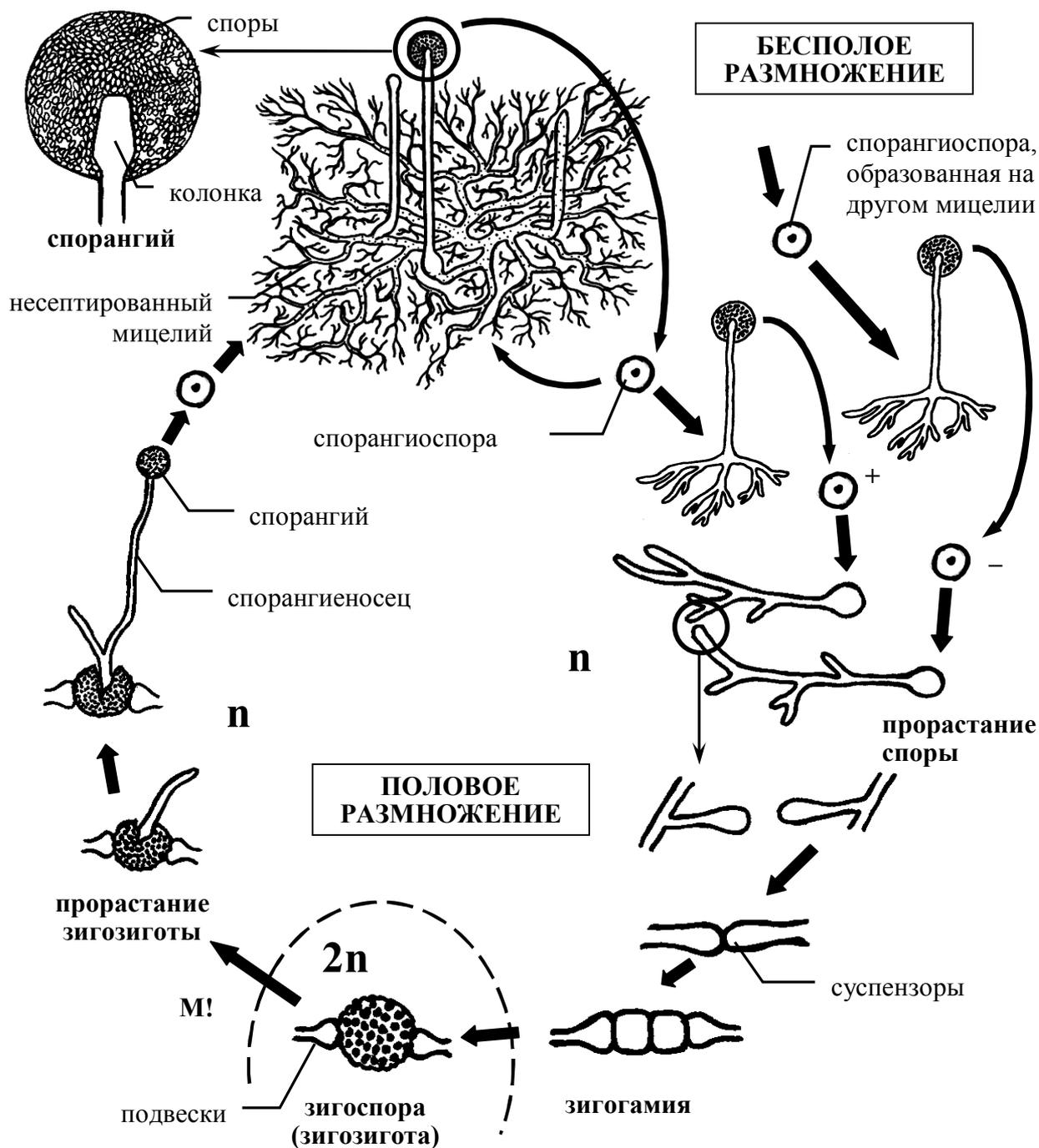


Рисунок 6 – Схема жизненного цикла представителей рода муکور (*Mucor*)

Муко́ровые особенно характерны для окультуренных почв, где участвуют в круговороте органических веществ, особенно азотсодержащих. Есть виды, которые энергично расщепляют пектиновые вещества (*M. hiemalis*). Многие используются, особенно в Юго-Восточной Азии, для получения алкогольных напитков (*M. racemosus*, *M. genevensis* - в виде муко́ровых дрожжей, *M. javanicus*, *M. circinelloides*

и др. – в виде мицелия) или некоторых специфических продуктов восточной кухни. Ряд видов патогенны: *M. racemosus* вызывает заболевания легких у птиц, *M. paronychia* может быть причиной дерматомикозов у людей, *M. pusillus* и некоторые другие виды поражают центральную нервную систему или органы слуха человека.

Определенное практическое значение среди представителей **порядка** *Entomophthorales* имеют виды из **рода** энтомофтора (*Entomophthora*). В основном это облигатные паразиты насекомых, их покоящиеся споры используются при разработке препаратов для борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур. Наиболее часто в быту можно встретить проявление деятельности *Entomophthora muscae* – возбудителя «осенней болезни мух».

Осенью на оконных стеклах, потолке можно увидеть высохших мух, плотно приклеенных к поверхности и окруженных ореолом мучнистого беловатого налета, который образован шаровидными конидиями. Конидии отстреливаются булавовидными конидиеносцами, формирующимися в тонких местах хитинового покрова мухи и в дыхательных отверстиях. Прорастая, конидии дают короткую гифу, которая внедряется в муху. Если прорастание произошло не на необходимом энтомофторе хозяине, то из конидии вырастает короткая гифа, вздувающаяся на конце, и снова развивается конидия. Она снова отбрасывается, и так происходит несколько раз. После заражения мухи в ней развивается хорошо развитый мицелий, образованный толстыми шаровидными гифами, часто септированными. В жировом теле мухи образуются гифенные тела (многоядерные клетки), которые разносятся по всему телу мухи. Через 2–3 дня муха погибает, и на ней появляются конидиеносцы.

Материалы и оборудование. Фиксированный материал пораженных растений капусты (черная ножка) и клубней картофеля (рак картофеля), кристаллизатор с хлебом, на котором выращен мукор; постоянные препараты. Микроскопы МБР – 1Е, препаровальные иглы, бритвы, скальпель, чашки Петри, пинцет, предметные и покровные стекла, склянки с водой, пипетки, фильтровальная бумага, таблицы.

Цель: Ознакомиться с представителями хитридиомикотовых и зигомикотовых грибов, их практическим значением, особенностями протекания жизненных циклов.

Задания

1 Ознакомьтесь с систематическим положением объектов исследования. **Записать систематику:**

Отдел Хитридиомикоты – *Chytridiomycota*;

Класс хитридиомикоты – *Chytridiomycetes*;

Порядок спицеломикоты – *Spizellomycetales*;

Вид ольпидиум капустный – *Olpidium brassicae*;

Порядок хитридиальные – *Chytridiales*;

Вид синхитриум внутриклеточный – *Synchitrium endobioticum*;

Отдел Зигомикоты – *Zygomycota*;

Класс зигомикоты – *Zygomycetes*;

Порядок мукооральные – *Mucorales*;

Вид мукор головчатый – *Mucor mucedo*.

2 Рассмотреть и **зарисовать растение рассады капусты, пораженное ольпидиумом**. Сделать поперечный срез через место поражения, рассмотреть под микроскопом и **зарисовать возбудителя на разных стадиях (плазмодий в клетках хозяина, зооспорангии)**.

3 На пораженных синхитриумом клубнях картофеля рассмотреть внешнее проявление рака картофеля. **Зарисовать общий вид пораженного клубня**

4 Рассмотреть невооруженным глазом и под лупой общий вид плесневого гриба – мукора. Приготовить временный препарат, поместив небольшое количество плесени пинцетом или препаровальной иглой в каплю воды и рассмотреть (без покровного стекла) при малом и при большом увеличении микроскопа. **Зарисовать часть несептированного мицелия и схему жизненного цикла мукора**.

Вопросы для самоконтроля

1 Каковы образ жизни, особенности строения и размножения хитридиомикотных грибов?

2 Расскажите о цикле развития ольпидиума капустного и вызываемого им заболевания, назовите меры борьбы с ним.

3 Опишите цикл развития синхитриума, заболевание, которое он вызывает и меры борьбы с ним.

4 Дайте характеристику отдела зигомикоты, укажите признаки сходства и отличия данного отдела с уже изученными.

5 Охарактеризуйте жизненный цикл мукора.

6 Продолжите заполнение таблицы 1 «Общая характеристика отделов грибов и грибоподобных организмов».

Занятие 3

Отдел аскомикоты грибы (*Ascomycota*): классы схизосахаромицеты (*Schizosaccharomycetes*), сахаромицеты (*Saccharomycetes*) и эвроциомицеты (*Eurotiomycetes*)

- 1 Общая характеристика отдела аскомикоты грибы (*Ascomycota*)
- 2 Принципы систематики аскомикоты грибов
- 3 Краткое сопоставление представителей дрожжей классов *Schizosaccharomycetes* и *Saccharomycetes*
- 4 Характеристика класса эвроциомицеты (*Eurotiomycetes*)

1 Общая характеристика отдела аскомикоты грибы (*Ascomycota*)

Отдел аскомикоты, или сумчатые грибы (*Ascomycota*) один из обширнейших отделов грибов, включающий более 50 000 видов (включая около 16 000 видов лишайниковообразующих грибов), с широким диапазоном жизненных форм. Сюда относятся дрожжи, представленные одиночными почкующимися клетками, многочисленные микроскопические грибы и грибы с крупными плодовыми телами, достигающими нескольких сантиметров, а у некоторых видов – 10–30 см (сморчки, строчки и др.). Все это многообразие грибов связано общим происхождением и имеет ряд общих черт.

Основной признак аскомикоты – формирование в результате полового процесса сумок, или асков – замкнутых одноклеточных структур, содержащих определенное число эндогенных аскоспор (2–128), обычно восемь.

Вегетативное тело большинства аскомикоты – разветвленный гаплоидный мицелий, состоящий из одноядерных или многоядерных клеток. Монадные стадии отсутствуют. Перегородки (септы) образуются в мицелии аскомикоты упорядоченно, синхронно с делением ядер. Септа развивается центрипетально – от стенок гифы к центру – и напоминает сужение диафрагмы в объективе фотоаппарата. В центре септы остается пора, через которую передвигается цитоплазма, а также могут мигрировать органеллы клетки, даже ядра. Поры в септах играют существенную роль в переносе питательных веществ по гифам в зону роста.

У некоторых аскомикоты (например, дрожжи) настоящего мицелия нет, а вегетативное тело представлено одиночными почкующими

щимися или делящимися клетками, иногда образующими псевдомицелий. Дрожжеподобный рост при определенных условиях наблюдается у некоторых мицелиальных аскомицетов, например у представителей класса тафриномикоты – *Taphrinomycetes*, грибов-дерматофитов и др.

Настоящие ткани у аскомикоты формируются только у высокоспециализированных паразитов насекомых из класса лабульбениомицетов – *Laboulbeniomycetes*, вегетативное тело которых – рецептакул – состоит из настоящей ткани.

Основные полисахариды, входящие в состав клеточных стенок аскомикоты, – хитин и глюканы (полимеры D-глюкозы, отличающиеся от целлюлозы характером связи между мономерами). Содержание хитина у аскомикоты ниже, чем у хитридиомикоты и зигомикоты, и составляет не более 20–25 % от всех полисахаридов клеточной стенки (у ряда хитридиомикоты – до 60 %). У дрожжей хитин содержится в небольших количествах (например, у *Saccharomyces* – около 1 %), а у некоторых он отсутствует (род *Schizosaccharomyces*). Большую часть полисахаридов клеточной стенки составляют глюканы (до 80–90 %). У дрожжей кроме глюканов обнаружены маннаны – полимеры маннозы.

В цикле развития многих аскомикоты большую роль играет бесполое размножение. Споры бесполого размножения – конидии – образуются на гаплоидном мицелии экзогенно (реже эндогенно) на конидиеносцах разного строения. Конидиеносцы образуются на мицелии одиночно, соединяются в пучки (коремии) или подушечки (спородохии), развиваются плотным слоем на поверхности сплетения гиф (ложа) или внутри шаровидных или грушевидных структур с отверстием на вершине (пикниды).

Конидиальные споронии развиваются в период вегетации грибов и служат для их массового расселения. У аскомицетов-паразитов они обычно образуются на живых растениях, а сумчатые споронии (за немногими исключениями) – после отмирания растения или его частей в конце вегетации или после перезимовки.

У некоторых аскомикоты конидиальное спороние неизвестно, у других оно преобладает в цикле развития. В отдельных группах этого класса сумчатая стадия образуется редко. Иногда ее трудно обнаружить в природе и получить в искусственной культуре грибов, поэтому многие аскомикоты как в природе, так и в коллекциях культур чаще встречаются в конидиальной стадии.

Для большого числа грибов, встречающихся в природе в гаплоидной конидиальной стадии, совершенные (половые) стадии, телио-

морфы, неизвестны. Такие грибы относят к формальному отделу дейтеромикотовые, или несовершенные (анаморфные) грибы.

Типичный для аскомикотовой половой процесс – слияние двух специализированных клеток мицелия, не дифференцированных на гаметы. Такие клетки обычно называют гаметангиями, а тип полового процесса – гаметангиогамией. Однако «гаметангии» аскомикотовых не гомологичны настоящим гаметангиям, в которых развиваются гаметы, а происходят, вероятно, от недифференцированных копулирующих ветвей мицелия соматогамных грибов.

У ряда аскомикотовых половой процесс сходен с зигогамией зигомикотовых (рисунок 7). Гаметангии разного пола морфологически сходны или малоразличимы и представляют выросты или веточки мицелия. После их слияния сразу наступает кариогамия, и сумка развивается непосредственно из зиготы. Однако в отличие от большинства зигомикотовых в многоядерных гаметангиях аскомикотовых сливаются только два ядра. Зигота не переходит в состояние покоя, а сразу развивается в сумку. В цикле развития таких аскомикотовых имеются только гаплоидная и диплоидная фазы.

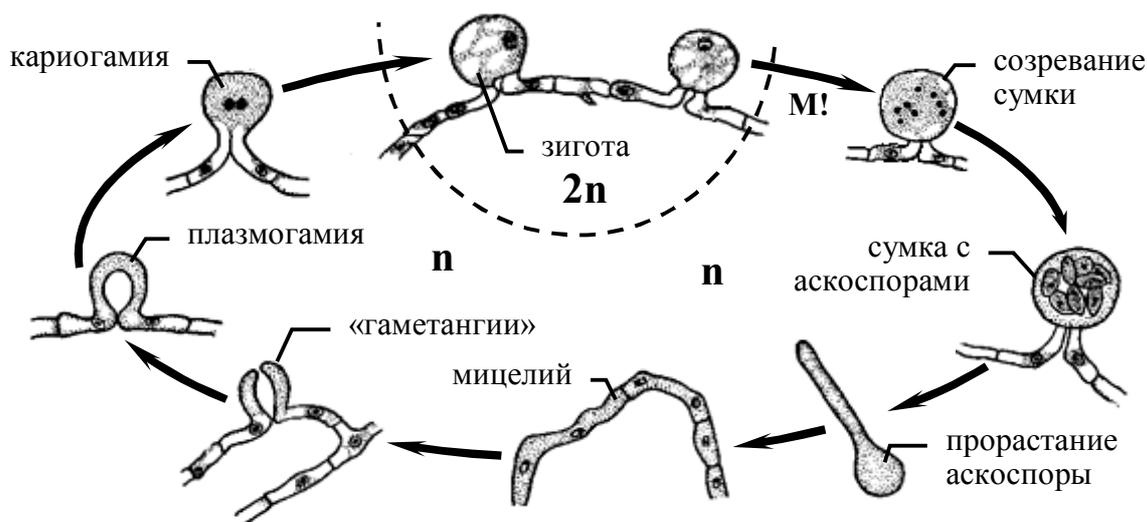


Рисунок 7 – Схема полового процесса и смены ядерных фаз на примере эремаскуса фертильного (*Eremascus fertilis*), по [7]

У более высоко организованных аскомикотовых наблюдаются дифференциация и усложнение строения гаметангиев. Женский гаметангий состоит из двух частей – аскогона и нитевидно вытянутой трихогины, мужской гаметангий – антеридий – одноклеточный. При слиянии содержимое антеридия по трихогине переходит в аскогон. После плазмогамии гаплоидные ядра разного пола сразу не сливаются, а объединяются попарно, образуя дикарионы. Из аскогона выра-

тают аскогенные гифы, в которых ядра дикариона синхронно делятся. Эти гифы ветвятся и разделяются септами на двухъядерные клетки (рисунок 8).

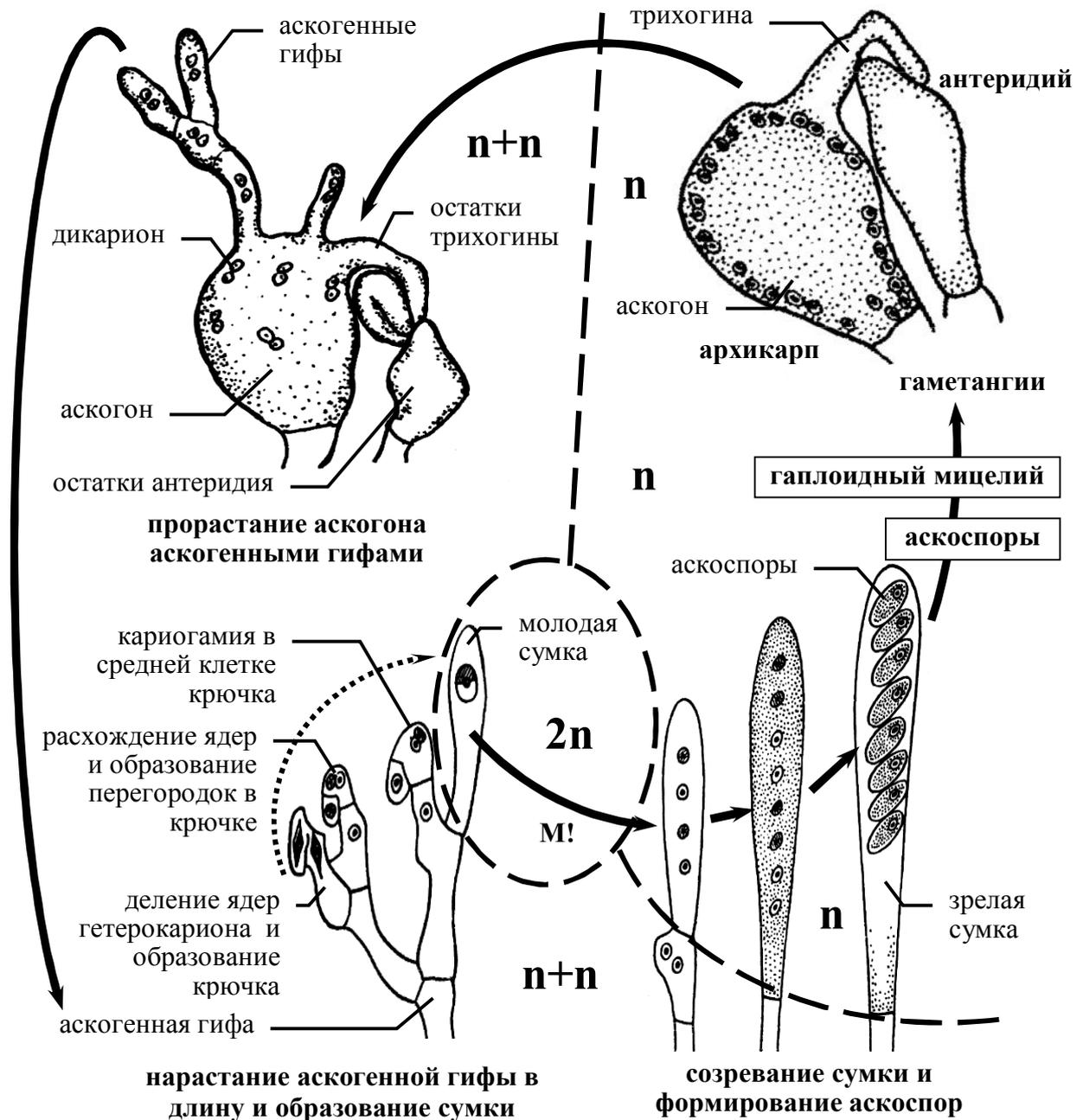


Рисунок 8 – Схема полового процесса и смены ядерных фаз у высокоорганизованных сумчатых грибов

На аскогенных гифах развиваются сумки. Конечная клетка такой гифы загибается крючком, ядра дикариона располагаются в месте перегиба и одновременно делятся. Пара ядер разного пола остается в месте перегиба крючка, одно ядро переходит в его кончик, еще одно – в основание. Затем образуются две перегородки, отделяющие одно-

ядерные конечную (верхушка крючка) и базальную (основание крючка) клетки. В результате слияния этих клеток восстанавливается дикарион и образуется нижняя клетка, из которой крючок может сформироваться повторно. Средняя двухъядерная клетка крючка развивается в сумку. Сумка увеличивается в размерах, ядра дикариона сливаются, диплоидное ядро делится редукционно и, затем, митотически. Вокруг образовавшихся восьми гаплоидных ядер обособливается цитоплазма, и формируются аскоспоры.

По строению оболочки и функциям сумки делят на две группы:

1 Протуникатные сумки имеют тонкую недифференцированную оболочку, которая разрушается или растворяется, пассивно освобождая аскоспоры. Такая сумка служит только местом формирования спор и не участвует в их распространении (рисунок 9).

2 Этуникатные сумки характеризуются более плотными, оболочками, часто со специальными приспособлениями для вскрытия сумки. Они активно участвуют в распространении аскоспор. Строение оболочки этуникатных сумок может быть двух типов:

а) оболочка унитуникатных сумок относительно тонкая и выглядит однослойной, на вершине сумок обычно имеется апикальный аппарат различного – строения, служащий для их вскрывания (оперкулятные сумки вскрываются крышечкой, иноперкулятные – щелью и разрывом на вершине);

б) битуникатные сумки имеют двухслойную оболочку, состоящую из жесткого наружного и эластичного внутреннего слоев. При созревании аскоспор наружный слой оболочки разрушается, начиная с вершины, внутренний слой под действием повышенного тургорного давления растягивается, и аскоспоры активно выбрасываются.



Рисунок 9 – Типы сумок грибов отдела *Ascomycota*

Типичный способ развития сумок был впервые описан П. Клаусеном у пецициомицета пиронема омфалодес – *Pyronema omphalodes* (*Pezizomycetes*) в 1907 и 1912 гг.

По способу формирования аскоспоры аскомикотовых отличаются от спорангиоспор зародышевого спорангия зигомикотовых. Если при образовании спорангиоспор происходит раскалывание цитоплазмы спорангия, то аскоспоры развиваются по способу так называемого «свободного образования клеток» – часть цитоплазмы сумки обособляется вокруг ядер и одевается оболочкой. При этом у сахаромицетов наблюдается индивидуальное отделение каждой аскоспоры, а у более высоко организованных аскомикотовых аскоспоры обособляются в результате инвагинации первоначально общей мембраны. В сумке аскоспоры окружены неиспользованной на их формирование цитоплазмой – эпиплазмой. К моменту созревания аскоспор в цитоплазме происходит превращение гликогена в сахар, тургорное давление в сумке резко возрастает и аскоспоры с силой выбрасываются на расстояние от долей миллиметра до 10 см и более.

В результате образования аскогенных гиф увеличивается число сумок, а, следовательно, и аскоспор, развивающихся из одного аскогона. Формирование сумок по способу крючка с восстановлением дикариона в его базальной клетке и повторным образованием крючков обеспечивает расположение сумок пучком или слоем, что облегчает активное освобождение аскоспор.

Таким образом, в цикле развития высших аскомикотовых чередуются три фазы: длительная – гаплоидная (от аскоспор до полового процесса), в течение которой происходит бесполое размножение, непродолжительная – дикарионтическая (аскогенные гифы) и очень короткая – диплоидная (молодая сумка).

Для многих аскомикотовых характерна морфологическая редукция полового процесса. У некоторых представителей этого класса антеридии отсутствуют или не функционируют. В этом случае их функции могут выполнять конидии, вегетативные гифы или мелкие специализированные клетки, называемые спермациями. Спермации часто образуются на другом мицелии, на значительном расстоянии от аскогона, и переносятся токами воздуха, каплями дождя, насекомыми. У некоторых аскомицетов трихогина хемотропична и подрастает к спермациям или конидиям совместимого типа.

В случае отсутствия обоих гаметангиев, дикарионтизация происходит в результате слияния клеток вегетативных гиф одного или двух совместимых мицелиев – соматогамии. Иногда дикарионы формиру-

ются без слияния клеток – в результате попарной ассоциации ядер в аскогене или в вегетативных клетках гифы.

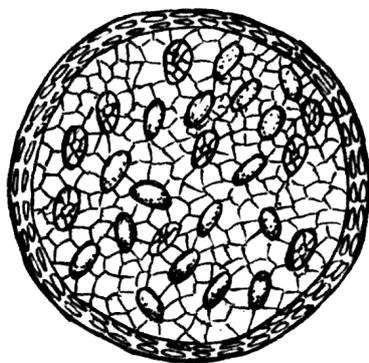
Среди аскомикотовых встречаются как гомоталлические, так и гетероталлические виды, причем гетероталлизм биполярный.

Форма аскоспор очень разнообразна – от шаровидных или эллипсоидальных до нитевидных. Они могут быть одноклеточными или иметь поперечные перегородки, реже – поперечные и продольные перегородки (муральные аскоспоры). Аскоспоры могут иметь разнообразные придатки, играющие роль в их распространении, например, слизистые придатки у копрофильных грибов. У одних видов сумки образуются непосредственно на мицелии, у других – в специальных вместилищах: плодовых телах и аскостромах.

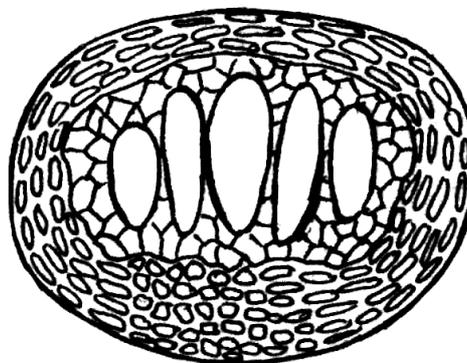
Настоящие плодовые тела развиваются по *аскогимениальному* типу, при котором перидий (оболочка) плодового тела образуется после плазмогамии из гаплоидных вегетативных гиф, которые оплетают аскогенные гифы и сумки.

Различают следующие типы плодовых тел:

1) *клеистотеций* – замкнутое плодовое тело, сумки расположены беспорядочно или упорядоченным слоем («гимением»), споры высвобождаются пассивно при разрушении перидия (рисунок 10);



клеистотеций, с беспорядочным расположением сумок



клеистотеций, с сумками, расположенными слоем

Рисунок 10 – Клеистотеции

2) *перитеций* – полузамкнутое, обычно кувшиновидное плодовое тело с отверстием на вершине, сумки расположены слоем, чередуются со стерильными элементами: настоящими парафизами (растут между сумками от основания перитеция), апикальными парафизами (врастают в полость перитеция сверху), в носике перитеция иногда наблюдаются перифизы – короткие гифы, направленные к выходу;

3) *апотеций* – открытое, обычно чашевидное плодовое тело, на

верхней стороне которого расположен гимений – упорядоченный слой сумок и парафиз (рисунок 11).

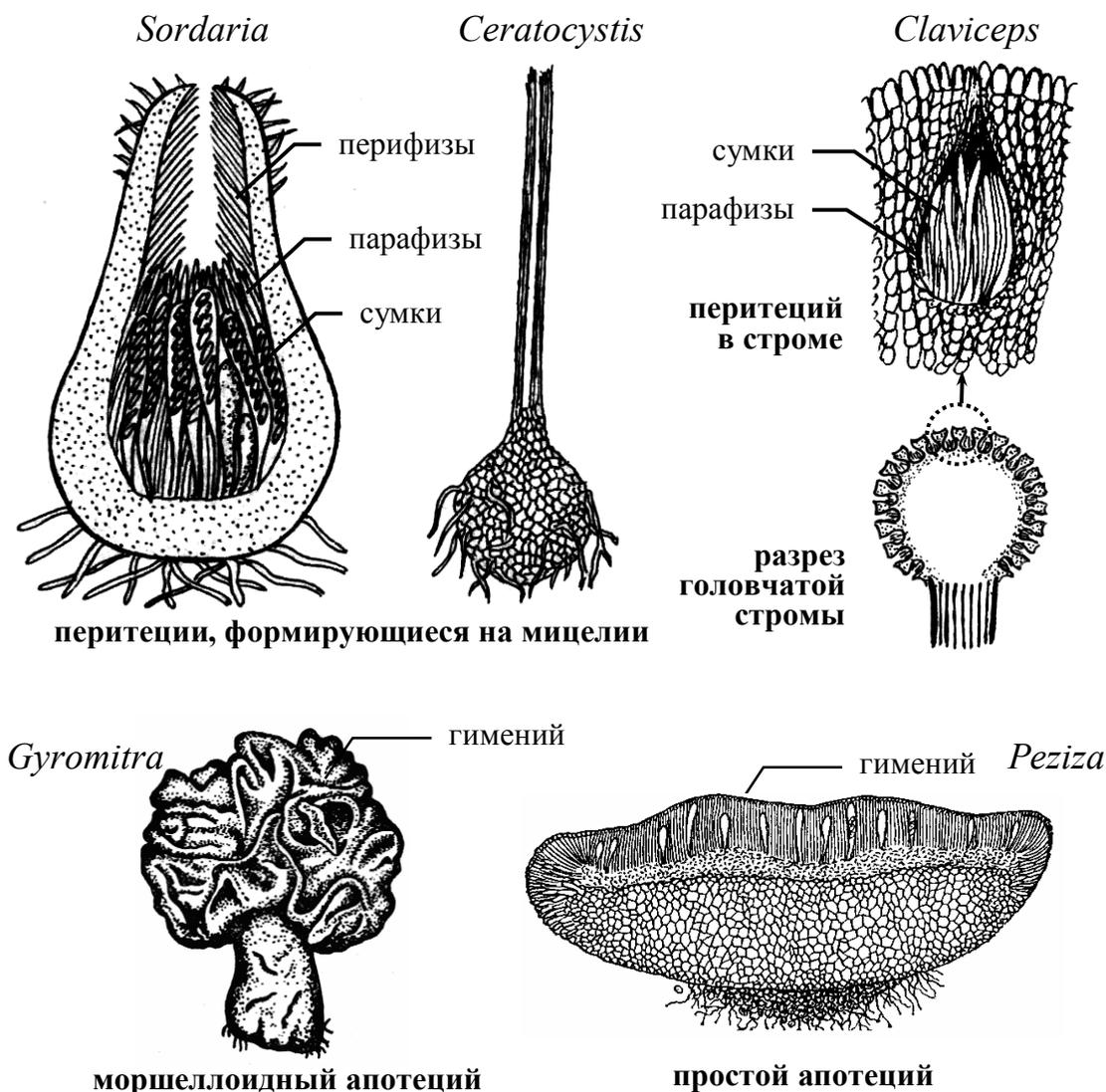


Рисунок 11 – Примеры перитециев и апотециев

Настоящие плодовые тела могут развиваться как непосредственно на мицелии, так и на стромах – плотных сплетениях гиф различной формы, размера и консистенции. Однако в отличие от аскостром они всегда имеют собственный перидий, заметный хотя бы на ранних стадиях развития плодового тела.

Ложные плодовые тела (аскостромы) развиваются по *асколюк-нарному* типу. Сначала закладывается строма из переплетающихся гиф. В ней образуются аскогоны и происходит половой процесс. Аскогенные гифы и появляющиеся на них сумки раздвигают или разрушают плектенхиму стромы, освобождая в ней полость (локулу). Каждая локула содержит одну или несколько сумок. Строма над локулой

разрушается и образуется отверстие, через которое освобождаются аскоспоры. По внешнему виду аскостромы часто похожи на настоящие перитеции, но отличаются от них отсутствием собственного перидия, их оболочкой служит плектенхима стромы.

2 Принципы систематики аскомикотовых грибов

Ранее аскомикотовые грибы на основе таких морфологических признаков, как отсутствие или наличие плодовых тел и их типа, традиционно делили на голосумчатые (*Hemiascomycetidae*); эуаскомицеты (*Euascomycetidae*) и асколокулярные грибы (*Loculoascomycetidae*). В дальнейшем систематика сумчатых грибов многократно менялась и пересматривалась.

В настоящее время над системой аскомикотовых работает ряд крупных специалистов-микологов и лишенологов. Результатом их работы является классификация родов и таксонов высшего уровня, публикуемая в журналах «Systema Ascomycetum» и «Myconet». В связи с периодическими изменениями положения многих таксонов журнал «Myconet» выпускается ежегодно (с 1997 г.). В настоящей работе систематика аскомикотовых грибов приводится согласно тринадцатому номеру «Myconet (Outline of ascomycota-2007)» от 31.12.2007 под редакцией Торстена Люмбша (H. Thorsten Lumbsch) и Сабины Хундорф (Sabine M. Huhndorf) с последней версией примечаний, датируемой маем 2008 года. Согласно данной системе отдел аскомикотовые грибы делится на три подотдела и ряд классов.

Подотдел тафриномикотовые (*Taphrinomycotina*) включает четыре класса, ключевой из которых – тафриномицеты (*Taphrinomycetes*). Данный класс включает представителей с псевдодикарионтическим мицелием, преобладающим в жизненном цикле. Первоначально гаплоидный мицелий формируется в результате почкования аскоспор, двухъядерность его клеток возникает в результате одного из митозов, вследствие чего клетки мицелия содержат генетически однородные ядра, и только морфологически напоминают дикарион. Образованию аскоспор предшествует слияние ядер одной из клеток (кариогамия) и последующий мейоз (представители: тафрина (*Taphrina*), протомицес (*Protomyces*)). К этому же отделу на основании молекулярных и цитогенетических данных относится и недавно выделенный **класс** схизосахаромицеты (*Schizosaccharomycetes*), объединяющий делящиеся, гаплоидные дрожжи (центральный род – схизосахаромицес (*Schizosaccharomyces*)).

Подотдел сахаромикотовые (*Saccharomycotina*) включает один **класс** сахаромицеты (*Saccharomycetes*), объединяющий почкующиеся диплоидные и гаплоидные дрожжи. Наиболее яркие представители: сахаромицес (*Saccharomyces*) и сахаромикодес (*Saccharomycodes*).

Подотдел пецицомикотовые (*Pezizomycotyna*) объединяет грибы, традиционно называемые локуло- и эуаскомицетами. Если локулоаскомицеты остались в прежнем объеме (**класс** *Dothideomycetes*), то разбиение эуаскомицетов на таксоны в значительной степени пересмотрено. Так, **класс** эвроциомицеты (*Eurotiomycetes*) включает грибы с плодовыми телами в виде клейстотециев, внутри которых разбросаны прототуникатные сумки, у карпогона отсутствует трихогина. У ряда видов преобладает анаморфная стадия, а часто сумчатая стадия (телиоморф) редуцируется (представители: эвроциум (*Eurotium*) и эмерицелла (*Emericella*), анаморфные стадии которых имеют собственные названия и отнесены к формальным родам несовершенных грибов, например, *Penicillium* и *Aspergillus*).

Представители **класса** сордариомицеты (*Sordariomycetes*) имеют плодовые тела в виде микроскопических перитециев, расположенных на мицелии или в стромах. Сумки унитарные, иноперкулятные. Есть конидиальное спороношение. Ключевые порядки: сордариальные (*Sordariales*), ксилариальные (*Xylariales*) и гипокреальные (*Hypocreales*).

Класс леотиомицеты (*Leotiomycetes*) включает грибы, у которых плодовые тела представлены микроскопическими апотециями разнообразного строения или клейстотециями; и в первом, и во втором случаях иноперкулятные сумки в плодовом теле расположены гимением или слоем. Редко встречаются микроскопические стромы. Есть конидиальное спороношение, бесполое стадии жизненного цикла – облигатные паразиты растений. Ключевые порядки: эризифальные (*Erysiphales*), гелоциальные (*Helotiales*) и ритизмотальные (*Rhytismatales*).

Представители **класса** пецицомицеты (*Pezizomycetes*) характеризуются макроскопическими апотециями, с унитарными оперкулятными сумками. Стромы и конидиальное спороношение не характерны. Ключевые порядки: пецицальные (*Pezizales*) и туберальные (*Tuberales*).

Класс лабульбениомицеты (*Laboulbeniomycetes*) объединяет облигатных паразитов наружного скелета насекомых и клещей, микроскопическое плодовое тело этих грибов (рецептакул) сформировано настоящими тканями.

Вследствие пересмотра отношения к лишайникам как к автотрофным организмам, они включены в состав различных таксонов отделов *Ascomycota* и *Basidiomycota* и рассматриваются как лишайниковообразующие грибы. Сумчатые лишайники в составе отдела *Ascomycota* формируют несколько самостоятельных **классов**: леканоромицеты (*Lecanoromycetes*), лихиномицеты (*Lichinomycetes*), артониомицеты (*Arthoniomycetes*), а также входят в состав классов эвриомицеты (*Eurotiomycetes*) и дотидеомицеты (*Dothideomycetes*).

3 Краткое сопоставление представителей дрожжей классов *Schizosaccharomycetes* и *Saccharomycetes*

Под общим названием «дрожжи» в настоящее время объединяются грибы, для которых характерен одноклеточный таллом, делящийся или почкующийся, а также способность к осуществлению спиртового брожения. В данную группу входят, в основном, аскомицетовые грибы, реже встречаются мукоровые, базидиомицетовые и анаморфные дрожжи. В природных условиях они обитают на истечениях растений, поверхности плодов, в нектарниках и других сахаросодержащих субстратах. В жизни человека дрожжи используются в хлебопекарной, пивоваренной, винодельческой, медицинской отраслях промышленного производства, являясь едва ли не основным объектом биотехнологии.

Среди аскомицетовых грибов основная часть дрожжей относится к классам схизосахаромицеты (*Schizosaccharomycetes*) и сахаромицеты (*Saccharomycetes*). Ранее эти группы входили в состав одного порядка эндомицетовые, но в настоящий момент разнесены в разные подотделы. Общим для них является образование одиночных сумок, развивающихся из зиготы, без участия аскогенных гиф и дикарионтической ядерной фазы вообще. Мицелий отсутствует.

Класс схизосахаромицеты (*Schizosaccharomycetes*) объединяет делящиеся гаплоидные дрожжи (род схизосахаромицес – *Schizosaccharomyces*), у которых половой процесс протекает в виде копуляции гаплоидных соматических клеток, псевдомицей не формируется (рисунок 12). Дрожжи класса сахаромицеты (*Saccharomycetes*) – это почкующиеся представители. Чередование ядерных фаз и способы полового размножения разнообразны. Например, у сахаромикодеса Людвига (*Saccharomyces ludvigii*) гаплоидная ядерная фаза короткая, диплоидизация происходит в виде слияния аскоспор, часто уже в сумке (рисунок 13).

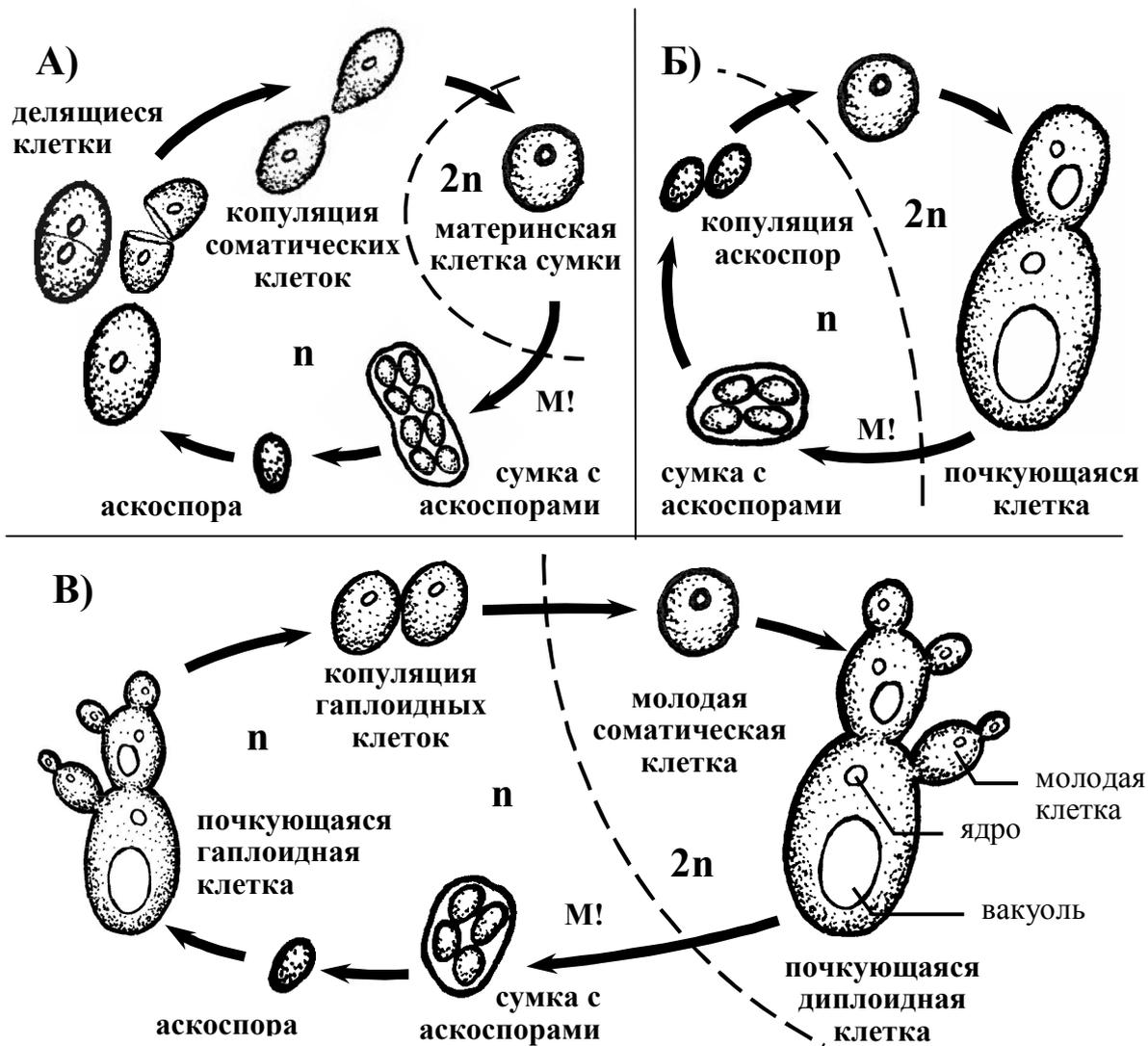


Рисунок 12 – Схемы жизненных циклов сумчатых дрожжей: А) схизосахаромицес – *Schizosaccharomyces*; Б) сахаромикодес Людвиги – *Saccharomycodes ludvigii*; В) пекарские дрожжи – *Saccharomyces cerevisiae*

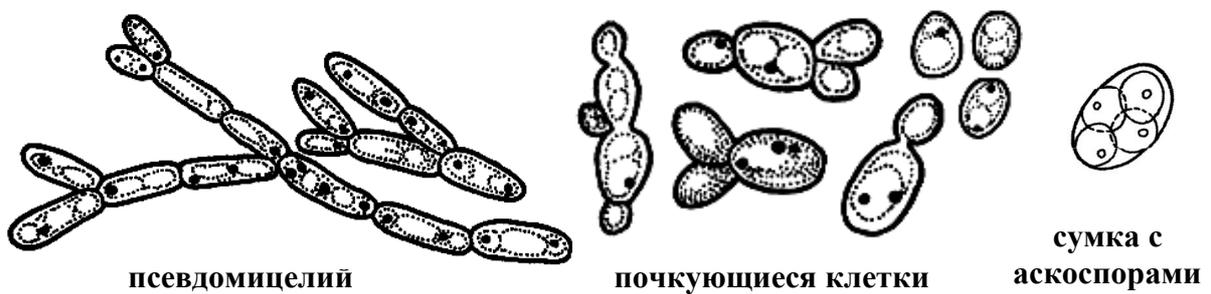


Рисунок 13 – Основные формы существования пекарских дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae*) [5]

У пекарских дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae*) к почкованию способны не только диплоидные, но и гаплоидные клетки, а половой

процесс протекает в виде слияния гаплоидных клеток или гаплоидной клетки и споры. При некоторых условиях нерасхождение клеток после почкования приводит к образованию псевдомицелия.

4 Характеристика класса эвриомицеты (*Eurotiomycetes*)

Класс эвриомицеты (*Eurotiomycetes*) включает грибы с плодовыми телами в виде клейстотециев, внутри которых прототуникатные сумки разбросаны беспорядочно (см. рисунок 10). Плодовые тела шаровидной формы, светлоокрашенные, тонкостенные. Аскоспоры освобождаются пассивно после разрушения оболочки плодового тела.

У ряда видов преобладает анаморфная стадия, а часто сумчатая стадия (телиоморф) редуцируется вообще. Наиболее яркие представители: эвриоциум (*Eurotium*) и эмерицелла (*Emericella*), анаморфные стадии которых имеют собственные названия и отнесены к формальным родам несовершенных грибов *Penicillium* и *Aspergillus*. Под названием пеницилл объединяются конидиальные стадии и других видов эвриоциевых (*Eupenicillum*, *Talaromyces*), которые отличаются кистевидным строением конидиеносца. Его строение разнообразно, но в наиболее развитом виде конидиеносец состоит из ветвей, на которых расположены метулы с мутовками фиалид. На фиалидах образуются цепочки конидиоспор (рисунок 14).

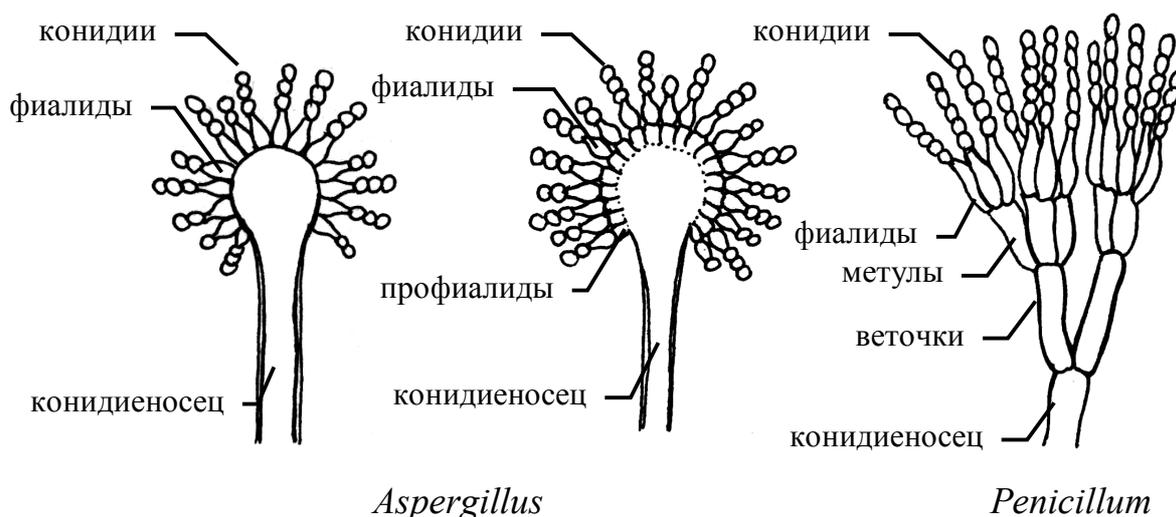


Рисунок 14 – Строение конидиеносцев эвриомицетов

У аспергилла конидиеносец одноклеточный или с поперечными перегородками. На верхушке конидиеносец вздут и образует пузырь.

На поверхности вздутия расположены короткие фиалиды с цепочкой отделяемых конидий (фиалоконидий). У некоторых аспергиллов фиалиды находятся не на самом вздутии, а на специализированных клетках – профиалидах.

Сумчатые стадии у ряда представителей формальных родов *Penicillium*, *Aspergillus*, а также *Acremonium* отсутствует или еще не обнаружены, поэтому большое количество грибов со сходным бесполом спороношением относится к формальному отделу дейтеромицетовые грибы (*Deuteromycota*). При обнаружении у них сумчатой стадии или установления родства цитогенетическими методами виды на полных правах относятся к эвразиомицетам. Зачастую виды даже после этого сохраняют тривиальное название по конидиальной стадии, поскольку половое спороношение образуется редко, а без него определение вида требует инструментального цитогенетического анализа.

Материалы и оборудование. Пекарские дрожжи, разведенные в теплой подсахаренной воде; культура аспергилла и пеницилла. Микроскопы МБР – 1Е, препаровальные иглы, чашки Петри, пинцет, предметные и покровные стекла, склянки с водой, пипетки, фильтровальная бумага, таблицы.

Цель: Ознакомиться с основными представителями аскомикотных, принципами деления отдела на таксоны более низкого ранга, наиболее хозяйственно значимыми представителями и особенностями протекания их жизненных циклов.

Задания

1 Ознакомиться с систематическим положением объектов исследования. **Записать систематику:**

Отдел аскомикотные грибы – *Ascomycota*;

Подотдел тафриномикотные грибы – *Taphrinomycotina*;

Класс схизосахаромицеты – *Schizosaccharomycetes*

Род схизосахаромицес – *Schizosaccharomyces*;

Подотдел сахаромицотные – *Saccharomycotina*;

Класс сахаромицеты – *Saccharomycetes*;

Вид пекарские, или хлебные, дрожжи – *Saccharomyces cerevisiae*;

Подотдел пециомицотные – *Pezizomycotina*;

Класс эвразиомицеты – *Eurotiomycetes*;

Порядок эвразиальные – *Eurotiales*;

Род аспергилл – *Aspergillus*;

Род пеницилл – *Penicillium*.

2 Приготовить препарат, нанеся каплю жидкости, содержащей дрожжи, на предметное стекло и накрыв покровным. Рассмотреть при большом увеличении микроскопа и *зарисовать: 1) почкующиеся клетки; 2) сумки со спорами; 3) псевдомицелий.*

3 Ознакомиться с отличиями жизненного цикла схизосахаромицеса от жизненного цикла типичных сахаромицетов.

4 Рассмотреть общий вид плесени (на хлебе, томатной пасте или другом субстрате), образованной пенициллом и аспергиллом. Приготовить временный препарат: взять небольшое количество плесени препаровальной иглой и осторожно опустить в каплю воды (или ледяной уксусной кислоты) на предметное стекло, накрыть покровным и рассмотреть при малом и большом увеличении микроскопа. *Зарисовать: 1) конидиеносцы и клейстотеций аспергилла; 2) конидиеносцы пеницилла.*

Вопросы для самоконтроля

- 1 Дайте общую характеристику отделу сумчатые грибы.
- 2 Опишите типы настоящих и ложных плодовых тел
- 3 Охарактеризуйте аскогимениальный и асколокулярный способы образования плодовых тел.
- 4 Назовите типы плодовых тел и разновидности сумок, характерные для представителей отдела.
- 5 Какие таксоны включает отдел аскомикотовые грибы?
- 6 Опишите особенности строения и циклов развития схизосахаромицеса, пекарских дрожжей и сахаромикодеса Людвига. Каково практическое значение дрожжей?
- 7 Расскажите об особенностях строения, размножения и роли пеницилла и аспергилла в природе и в жизни человека.
- 8 Продолжите заполнение таблицы 1 «Общая характеристика отделов грибов и грибоподобных организмов».

Занятие 4

Класс леотиомицеты (*Leotiomyces*)

- 1 Общая характеристика леотиомицетов (*Leotiomyces*), ключевые представители порядка эризифальные (*Erysiphales*)
- 2 Характеристика порядка гелоциальные (*Helotiales*)
- 3 Отличительные особенности и практическое значение представителей порядка ритизмотальные (*Rhytismatales*)

1 Общая характеристика леотиомицетов (*Leotiomyces*), ключевые представители порядка эризифальные (*Erysiphales*)

Класс леотиомицеты (*Leotiomyces*) включает грибы, у которых плодовые тела представлены микроскопическими апотециями различного строения или клейстотециями; и в первом, и во втором случаях иноперкулятные сумки в плодовом теле расположены гимением или слоем. Редко встречаются микроскопические стромы. Есть конидиальное спороношение, бесполое стадии жизненного цикла – облигатные паразиты растений, половые – паразиты и сапротрофы. В биохимическом плане представители класса леотиомицеты отличаются от сордариомицетов повышенной чувствительностью к серосодержащим препаратам. Ключевые порядки: эризифальные (*Erysiphales*), гелоциальные (*Helotiales*) и ритизмотальные (*Rhytismatales*).

Порядок эризифальные, или мучнисторосяные (*Erysiphales*) объединяет аскомицеты, образующие клейстотеции, в которых сумки в зрелости располагаются правильным пучком или слоем. Представители этого порядка – облигатные паразиты высших растений, вызывающие у них заболевания, известные под общим названием «мучнистая роса». Белый, позднее темнеющий мицелий мучнисторосяных грибов находится обычно на поверхности пораженных органов растений. На нем образуются специальные структуры – апрессории, от которых отходят гаустории, проникающие в клетки эпидермиса растения-хозяина. На мицелии мучнисторосяных через несколько дней после заражения развивается конидиальная стадия – прямые неразветвленные конидиеносцы с цепочками конидий. В это время пораженные органы растения покрыты мучнистым налетом конидий – отсюда название заболевания – «мучнистая роса». Конидии распространяются

воздушными течениями и заражают новые растения. Сумчатая стадия развивается у мучнисторосяных в конце периода вегетации. На мицелии гриба образуются аскогоны (без трихогины) и антеридии. Содержимое антеридия переходит в аскогон, который делится после этого на ряд клеток, одна из которых содержит дикарион. Эта клетка или непосредственно трансформируется в сумку (у мучнисторосяных, образующих только одну сумку в клейстотеции), или из нее развиваются аскогенные гифы, а на них – сумки. Одновременно формируется перидий клейстотеция. Наружный и внутренний слой перидия различаются морфологически и функционально. Наружный слой его состоит из толстостенных гиф и является защитным, а внутренний – из тонкостенных, быстро лизирующих гиф – выполняет питательную функцию. Из наружных слоев перидия развиваются придатки различного строения. Их форма, так же как и число сумок в клейстотеции – характерный признак родов мучнисторосяных (рисунок 15).

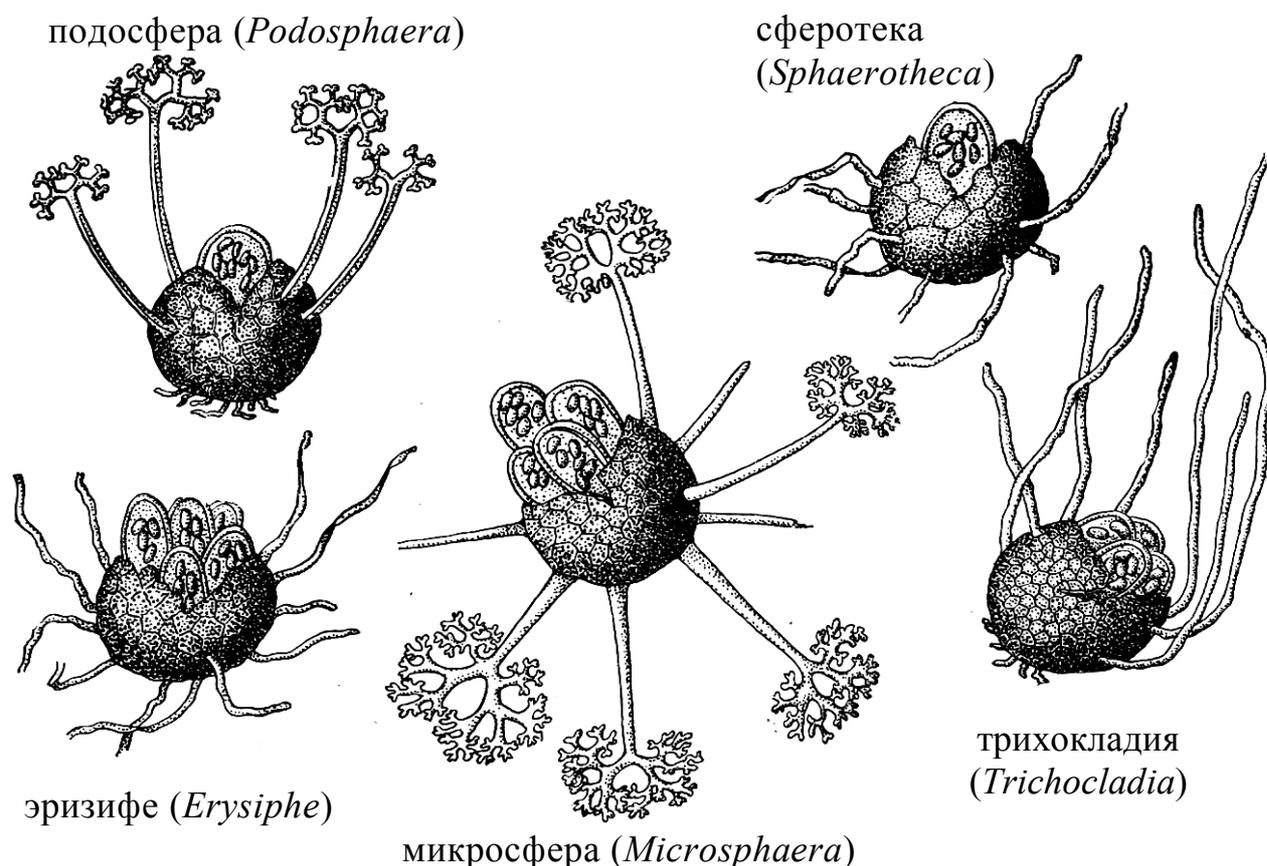


Рисунок 15 – Плодовые тела (клеистотеции) эризифовых грибов [7]

Развитие клейстотециев и сумок – длительный процесс. Сумки созревают только осенью, а у некоторых мучнисторосяных – к весне. Зимующей стадией являются клейстотеции, однако у некоторых грибов из этой группы мицелий может сохраняться в зимующих частях

растений. В странах с тёплым и мягким климатом клейстотеции часто совсем не образуются. Аскоспоры освобождаются из сумок активно. Сумки с созревшими аскоспорами набухают и разрывают перидий клейстотеция. Дальнейшее набухание сумок вызывает разрыв их оболочки, и аскоспоры разбрасываются во всех направлениях.

Pod сферотека (*Sphaerotheca*) характеризуется тем, что у его представителей в клейстотеции образуется только одна сумка, а придатки напоминают вегетативные гифы. Один из наиболее распространенных видов этого рода – сферотека крыжовника (*S. mors-uvae*) – возбудитель американской мучнистой росы крыжовника. Этот гриб происходит из Северной Америки, откуда он был завезен во многие страны. Он поражает ягоды, стебли и листья крыжовника, а также смородину. При сильном заражении кусты гибнут. Ягоды покрываются войлочным налетом мицелия гриба, сначала светлым, а затем темнеющим, они не созревают и теряют товарную ценность.

Для представителей **рода** *Microsphaera* характерны жесткие экваториальные придатки, дихотомически ветвящиеся на концах. В клейстотециях образуется по несколько сумок. Широко распространена микросфера альфитоидес (*M. alphitoides*) – возбудитель мучнистой росы дуба, сильно поражающая молодые побеги и поросль, часто вызывая их засыхание. На листьях и стеблях молодых побегов образуется характерный белый порошистый налет конидий, а к осени развиваются клейстотеции.

2 Характеристика порядка гелоциальные (*Helotiales*)

Для **порядка** гелоциальные (*Helotiales*) характерны сумки, вскрывающиеся при освобождении аскоспор в виде трещины или поры. Плодовые тела большей частью типичные апотеции небольшого размера, хотя у некоторых известны нетипичные апотеции булавовидной, шпательевидной или других форм. Половое размножение – гаметангиогамия, но достаточно распространена и настоящая соматогамия, когда аскогон и антеридий не образуются, а плазмोगамия происходит между двумя клетками вегетативных, гаплоидных гиф (например, у *Sclerotinia sclerotiorum*).

Конидиальное спороношение представлено одиночными конидиеносцами. Бесполое стадии в жизненных циклах ряда грибов имеют собственные названия и традиционно относятся к формальным родам анаморфных грибов (*Monilia*, *Botrytis*, *Melasmia* и др.).

Один из наиболее распространенных **видов** паразитических гело-

циевых – *Monilinia fructigena*. Для видов этого рода характерно образование полых склероциев в плодах растений из семейств розоцветные и брусничные. В цикле их развития всегда наблюдается конидиальная стадия типа монилия – *Monilia* – подушечки коротких конидиеносцев, на которых образуются длинные, часто ветвящиеся цепочки конидий (рисунок 16).

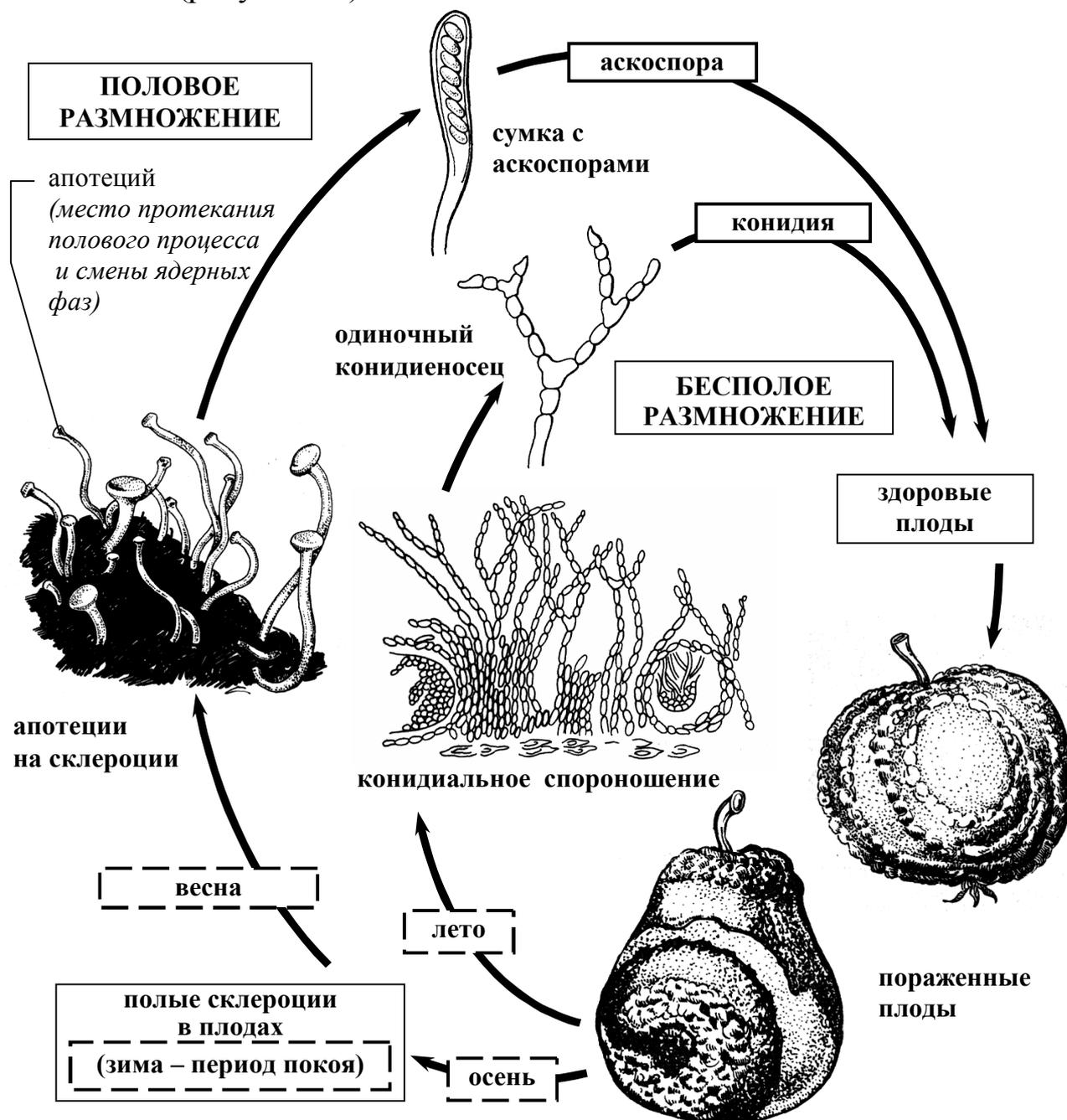


Рисунок 16 – Схема жизненного цикла монилии (*Monilinia fructigena*)

M. fructigena вызывает плодовую гниль яблок и груш. Гриб заражает плоды с поврежденной кожицей. Инфекция часто переносится жуком-казаркой. Питаясь пораженными плодами, жук при откладывании яиц переносит конидии паразита в здоровый плод на лапках, брюшке и в экскрементах. Конидии гриба прорастают одновременно с развитием личинок жука, которые питаются зараженной грибом мякотью плода. На пораженных плодах образуются пятна отмершей ткани, а на них концентрическими кольцами развиваются желтоватые подушечки конидиального спороношения гриба. Зараженные плоды опадают с дерева и служат источником инфекции. Плоды, оставшиеся на дереве, превращаются в склероции. В пораженных плодах формируются полые шаровидные склероции, снаружи и внутри покрытые черной корой. Они располагаются под эпидермисом пораженных яблок, приобретающих в связи с этим черную окраску. Склероции зимуют, а весной на них снова развивается конидиальное спороношение гриба. Апотеции у этого вида образуются редко.

Наиболее важный *вид* другого рода гелоциевых – склеротиния (*Sclerotinia sclerotiorum*), вызывающая белую гниль различных растений (рисунок 17).

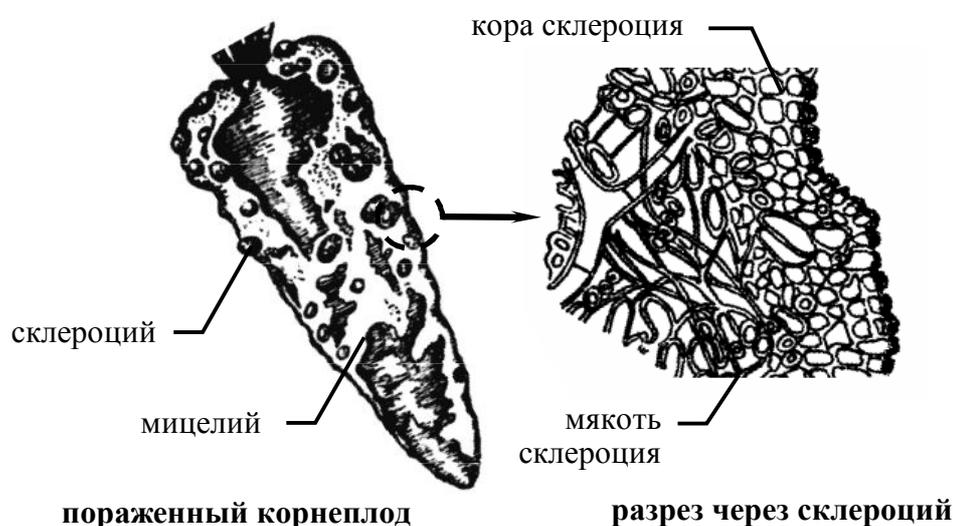


Рисунок 17 – Склеротиния (*Sclerotinia sclerotiorum*) на корнеплоде моркови

Он поражает как вегетирующие растения, так и овощи при хранении. Этот вид развивается на стеблях и соцветиях подсолнечника, на плодах кабачков, томатов и других растений, на моркови, свекле и кочанах капусты при хранении. На поверхности пораженных частей растения гриб образует войлочный белый мицелий, на котором в большом количестве формируются склероции. Форма их зависит от

формы полостей в тех частях растения, где они развивались. Склероции имеют белую или сероватую мякоть и черную кору. Конидиальное спороношение у видов этого рода отсутствует. Апотеции образуются из склероциев весной. Пораженная ткань растений под действием ферментов гриба размягчается и разрушается.

Представители порядка обитают как сапротрофы на различных растительных субстратах, принимая активное участие в разложении растительного опада. Среди гелоциевых известны и многочисленные паразиты растений, вызывающие такие заболевания, как упомянутые плодовая гниль яблок и груш (монилиния фруктовая – *Monilinia fructigena*) и белая гниль растений (склеротиния склероциорум – *Sclerotinia sclerotiorum*), а так же серая гниль растений (ботриотиния Фукеля – *Botryotinia fuckeliana*), рак лиственницы (лахнеллула Уилкомма – *Lachnellula willkommii*) и многие другие.

Ботриотиния Фукеля – *Botryotinia fuckeliana* вызывает серую гниль как вегетирующих растений, так и хранящихся овощей и плодов. Она часто наблюдается на землянике, пионах, винограде и многих других растениях. Этот вид встречается в природе преимущественно в конидиальной стадии (ботритис серый – *Botrytis cinerea*), образуя на пораженных частях растений пушистый серый налет. На мицелии этого вида могут также формироваться склероции типичного строения.

3 Отличительные особенности и практическое значение представителей порядка ритизмотальные (*Rhytismatales*)

У представителей **порядка** ритизмотальные (*Rhytismatales*) ацидиевых апотеции образуются на субстрате или в стромах и долго прикрыты сплетением мицелия. Они вскрываются к моменту созревания в результате разрыва прикрывающего их сплетения гиф щелью или лопастью. Форма апотециев у этой группы округлая или линейная. Конидиальное спороношение представлено пикнидиальными формами (ранее причислялись к таким формальным родам, как, например, *Melasmia*, *Leptostroma* и *Cylindrosporium*). К этому порядку относятся сапротрофы, обитающие на растительном опаде, ветвях деревьев и кустарников, и паразиты высших растений.

Широко распространенный **вид** этого порядка – ритизма кленовая (*Rhytisma acerinum*), вызывает черную пятнистость листьев различных видов клена. На листьях клена образуются черные блестящие

пятна, представляющие склероциальные стромы гриба. Развитие апотециев начинается в строме после опадения листьев. К весне в каждой строме появляется большое число радиально расположенных линейных, часто слегка извитых апотециев, раскрывающихся щелью. Аскоспоры у этого гриба нитевидные, прямые или слегка изогнутые. Растения заражаются ими в конце весны (рисунок 18).

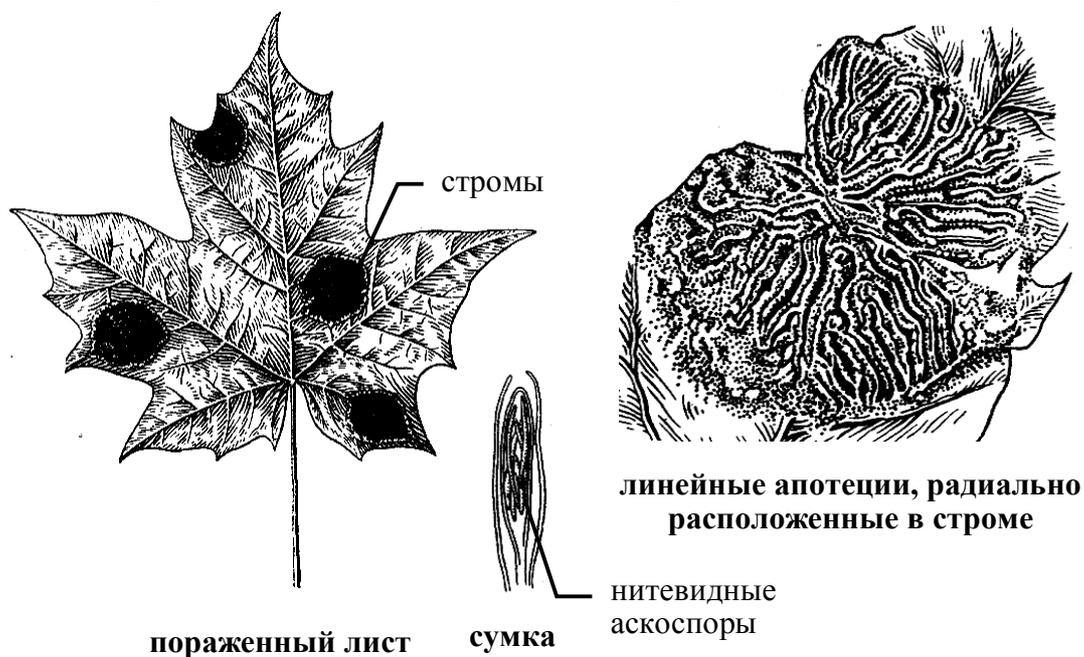


Рисунок 18 – Ритизма кленовая (*Rhytisma acerinum*) [5]

Большое практическое значение имеют **виды** грибов из рода лофодермиум (*Lophodermium*). Лофодермиум сосновый (*L. pinastri*) вызывает массовую гибель сеянцев сосны в лесных питомниках – болезнь шютте. Гриб поражает хвою сосны, вызывая ее опадение. Зараженная хвоя желтеет, летом на ней образуются продолговатые черные апотеции гриба, при созревании раскрывающиеся продольной щелью.

На почве хвойных лесов часто можно встретить довольно крупные шпательевидные апотеции спатулярии желтоватой – *Spathularia flavida* или образующие «ведьмины кольца» апотеции кудонии закрученной – *Cudonia circinans*, состоящие из тонкой ножки и волнистой шляпки. Необходимо отметить, что упомянутые два вида ранее относились к порядку гелоциальные.

Материалы и оборудование. Сухие и фиксированные плоды яблок, пораженные монилиозом; корнеплоды моркови или свеклы, пораженные склеротинией. Сухие и фиксированные плодовые тела сморчка съедобного, строчка обыкновенного, пецицы. Микроскопы МБР – 1Е, препаровальные иглы, чашки Петри, пинцет, предметные и

покровные стекла, склянки с водой, пипетки, фильтровальная бумага, таблицы.

Цель: Ознакомиться с общей характеристикой класса леотиомицеты, рассмотреть особенности строения и жизненных циклов основных представителей данного класса.

Задания

1 Ознакомиться с систематическим положением объектов исследования. **Записать систематику:**

Отдел аскомикоты – *Ascomycota*;

Подотдел пециомицоты – *Pezizomycotyna*;

Класс леотиомицеты – *Leotiomyces*;

Порядок эризифальные или мучнисторосяные – *Erysiphales*;

Вид сферотека крыжовника – *Sphaerotheca mors-uvae*;

Род микросфера – *Microsphaera sp.*;

Порядок гелоциальные – *Helotiales*;

Вид монилиния фруктовая – *Monilinia fructigena*;

Вид склеротиния склеротийная – *Sclerotinia sclerotiorum*.

2 Рассмотреть и **зарисовать внешний вид побегов и ягод крыжовника, пораженного сферотекой**. Приготовить препарат, сняв препаративной иглой темный войлок с пораженного участка ягоды в каплю воды на предметное стекло и накрыв покровным. Изучить клеточный мицелий и клейстотеции сферотеки при малом и большом увеличении микроскопа. Рассматривая клейстотеций при малом увеличении, слегка надавить тупым концом иглы на покровное стекло и наблюдать, как лопнет оболочка плодового тела и выйдет сумка с аскоспорами. Изучить и **зарисовать** вскрывшийся **клеистотеций** при большом увеличении микроскопа.

3 Рассмотреть пораженные мучнистой росой листья дуба. Приготовить препарат, соскоблив клейстотеции с верхней стороны листа в каплю воды. Рассмотреть и **зарисовать клейстотеции с вильчато-разветвленными бесцветными придатками**.

4 Рассмотреть и **зарисовать пораженные монилиозом плоды яблони** с желтовато-бурыми подушечками конидиального спороншения, расположенными концентрическими кругами. Снять бритвой конидиальную подушечку в каплю воды на предметное стекло, раздавить ее иглой, приготовить препарат. Рассмотреть при малом и большом увеличении микроскопа, **зарисовать цепочку конидиеспор монилии**.

5 Рассмотреть и *зарисовать корнеплод моркови или свеклы, пораженный склеротинией*. Отметить мицелий белого цвета и черные склероции. Приготовить препарат из мицелия гриба, рассмотреть, обратить внимание на клеточное строение мицелия.

Вопросы для самоконтроля

1 Объясните особенности полового процесса и смены ядерных фаз у высокоорганизованных сумчатых грибов.

2 Перечислите основные признаки класса леотимицеты.

3 Охарактеризуйте порядок *Erysiphales*, назовите его основных представителей и их особенности развития.

4 Приведите характеристику порядка гелоциальные, охарактеризуйте особенности строения основных представителей порядка.

5 Опишите цикл развития монилинии фруктовой.

Занятие 5

Классы сордариомицетов (*Sordariomycetes*) и пецициомицеты (*Pezizomycetes*)

1 Общая характеристика сордариомицетов (*Sordariomycetes*)

2 Класс пецициомицеты (*Pezizomycetes*)

1 Общая характеристика сордариомицетов (*Sordariomycetes*)

Представители **класса** сордариомицеты (*Sordariomycetes*) имеют плодовые тела в виде микроскопических перитециев, расположенных на мицелии, как у сордариин и цератоцистиса (см. на рисунке 11), или в стромах. Сумки унитарные, иноперкулятные. Есть конидиальное спороношение. Ключевые порядки: сордариальные (*Sordariales*), ксиларийные (*Xylariales*) и гипокреальные (*Hypocreales*). Ранее выделяемый порядок спорыньевые, или клавицепсовые (*Clavicipitales*) в представленной систематике вошел в состав гипокреальных. Половые органы некоторых грибов данного класса настолько упрощены, что зачастую их половой процесс определяется как переходная форма между гаметаангиогамией и соматогамией (например, у некоторых видов рода *Sordaria*).

Порядок гипокреальные (*Hypocreales*) объединяет виды, которые образуют перитеции в хорошо развитых стромах, либо на мицелиальных сплетениях. Стромы обычно мясистые, яркоокрашенные, распростертые по субстрату, подушковидные или головчатые. Стромы развиваются на субстрате – обычно на пораженных органах растения-хозяина или из склероциев (виды спорыньи – *Claviceps*), или из мумифицированных, пронизанных гифами гриба тканей хозяина – псевдосклероциев (виды рода кордицепс – *Cordyceps*). Лишь у немногих представителей этого порядка строма отсутствует. Перитеции имеют типичное строение, погружены в стромы, так что на поверхность выступают только носики перитециев. К моменту созревания аскоспор в верхней утолщенной части сумки образуется пора, через которую они выходят наружу. Споры расположены в сумке параллельным пучком и выбрасываются поочередно.

Большинство представителей порядка – паразиты на цветковых растениях, грибах и членистоногих. Лишь очень немногие обитают как сапротрофы на почве или на древесине. Ключевые представители

порядка: нектрия (*Nectria*), спорынья (*Claviceps*), кордицепс (*Cordyceps*), эпихлое (*Epichloe*), гибберелла (*Gibberella*).

Наиболее распространенный из них – спорынья пурпурная (*Claviceps purpurea*), развивающаяся на многочисленных видах злаков, как культурных, так и дикорастущих (рисунок 19).

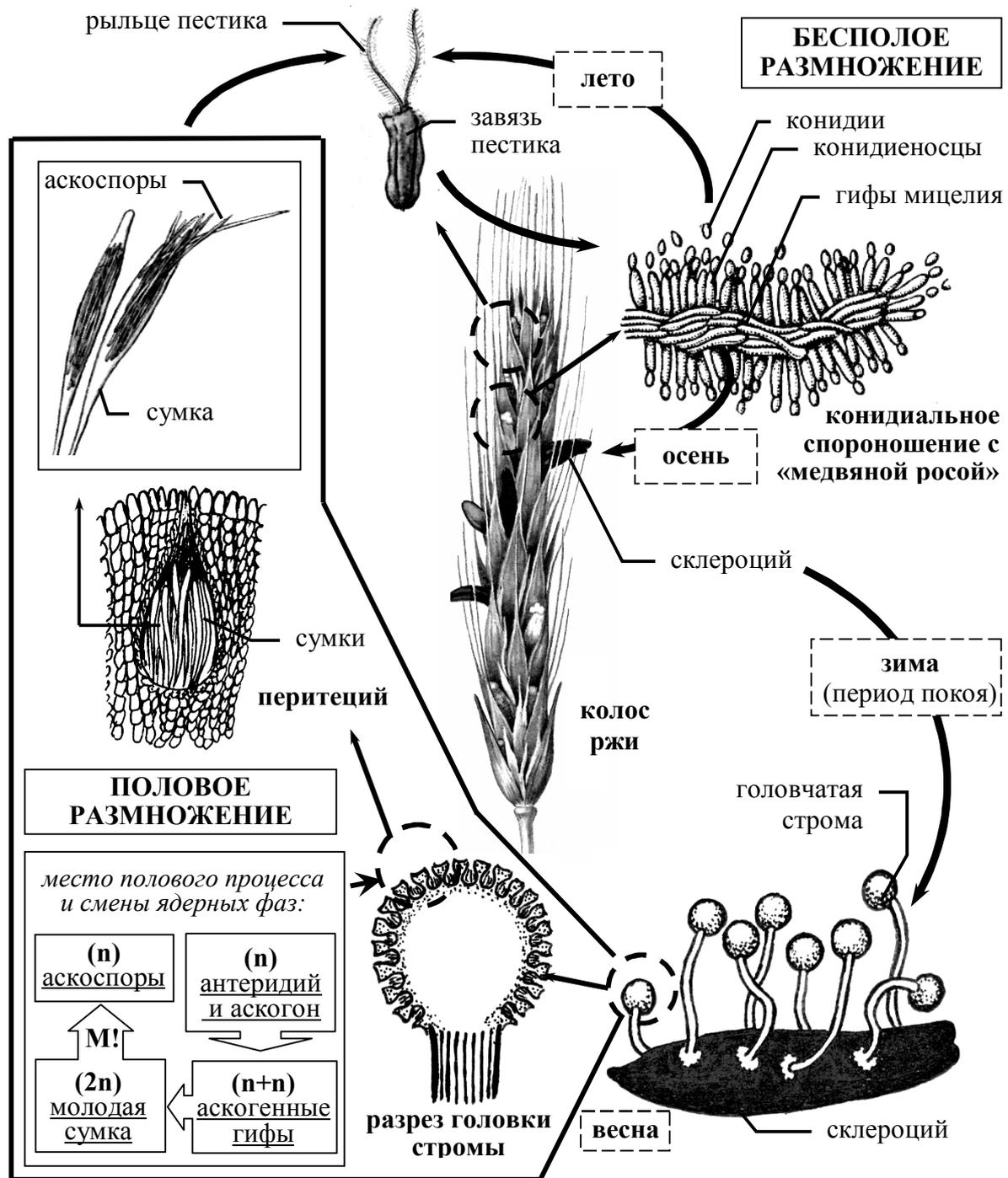


Рисунок 19 – Схема жизненного цикла спорыньи пурпурной (*Claviceps purpurea*)

Особенно часто она встречается на ржи, тимофеевке, пырее, коостре, поражает также пшеницу, особенно твердую, ячмень, райграс, молинию и другие травы, на пораженных спорыньей соцветиях образуются склероции, имеющие вид рожков черно-фиолетового цвета. Склероции зимуют в почве, куда они попадают при уборке урожая с культурных злаков или дикорастущих злаков, встречающихся по краям полей. Весной склероции прорастают несколькими головчатыми стромами. Их количество и размеры зависят от размеров склероциев. Стромы обычно красноватого цвета. По периферии головок стромы закладываются многочисленные камеры, каждая из которых содержит многоядерный аскогон без трихогины и расположенные на той же гифе многоядерные антеридии (спорынья гомоталлична). После плазмогамии развиваются аскогенные гифы, а на них сумки, содержащие по восемь аскоспор. Одновременно образуется тонкий перидий, отделяющий перитеций от ткани стромы – образуются перитеции.

После выбрасывания из перитециев аскоспоры разносятся ветром и попадают на растения. Аскоспоры спорыньи заражают злаки в период цветения. Если аскоспора попадает на цветковые чешуи, ее ростковая трубка не способна через них проникнуть и заражения не происходит. Если же цветковые чешуи открыты, аскоспоры попадают на рыльце пестика или в нектар, прорастают, и мицелий достигает завязи. Необходимо отметить, что до цветения культурных злаков спорынья с успехом поражает дикорастущие и образует на них конидиальное спороношение и даже склероции, дожидаясь массового цветения основного хозяина.

Через несколько дней после заражения на растениях развивается конидиальная стадия гриба, имеющая собственное название сфацелия (*Sphacelia*). В завязи образуется плотная масса мицелия, покрытая слоем конидиеносцев, продуцирующих огромное количество мелких конидий, погруженных в капли «медвяной росы». Медвяная роса – сладковатая жидкость, имеющая неприятный запах и содержащая большое количество сахаров. «Медвяная роса» играет существенную роль в распространении конидий гриба. Привлеченные ею насекомые переносят конидии на здоровые растения. Конидии могут распространяться и каплями дождя, при трении колосьев друг о друга под действием ветра, а после высыхания капель «медвяной росы» они могут переноситься ветром. В пораженных цветках ткани завязи полностью разрушаются и замещаются мицелием гриба.

Ко времени окончания цветения злаков и созревания зерна мицелий спорыньи уплотняется и превращается в склероций. Склероции

развиваются медленно. Сначала они желтовато-коричневые, затем приобретают серо-фиолетовую или черно-фиолетовую окраску. Полное их созревание приурочено ко времени спелости зерна.

2 Класс пециномицеты (*Pezizomycetes*)

Класс пециномицеты (*Pezizomycetes*) включает представителей с макроскопическими апотециями, сумки унитарные, оперкулятные. Стромы и конидиальное спороношение не характерны. Ключевые порядки: пецицальные (*Pezizales*) и туберальные (*Tuberales*).

Порядок пецицальные (*Pezizales*) характеризуется сумками, открывающимися на вершине крышечкой и плодовыми телами в виде типичных апотециев (рисунок 20) от очень мелких, не превышающих 1 мм в диаметре, до крупных, размером до 10 см.

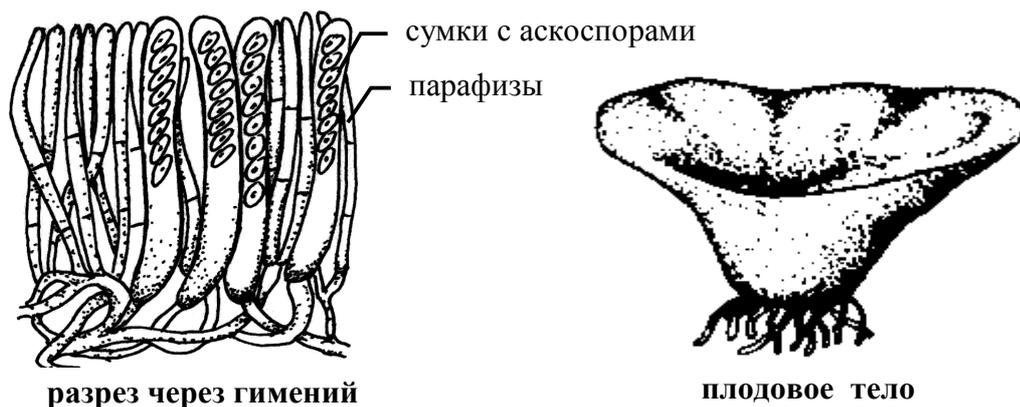


Рисунок 20 – Строение типичного апотеция пецицы (*Peziza*)

Реже образуются апотеции со стерильной ножкой: гельвеллоидные (гимений на верхней поверхности лопастной шляпки) и моршеллоидные (гимений на верхней поверхности складчатой шляпки). Такие апотеции достигают в высоту 10–12 см и более (рисунок 21).

Апотеции имеют мясистую, реже студенистую или кожистую консистенцию. Их окраска разнообразна: от яркой, оранжевой или красной у одних представителей до коричневой или черной у других.

В гимении пецицевых всегда присутствуют парафизы. Обычно по длине они равны сумкам, но у некоторых выступают за пределы гимения. Концы парафиз часто расширены и окрашены, у некоторых представителей они ветвятся. Сумки ряда пецицевых при созревании удлиняются, и выступают над гимением.



Рисунок 21 – Нетипичные апотеции пецицевых грибов, по [7]

Пецицевые, как правило, сапротрофы, лишь немногие могут паразитировать на растениях.

Для *рода* пецица (*Peziza*) характерны типичные блюдцевидные или чашевидные апотеции размером 1–5 см, бурого или коричневого цвета, снаружи гладкие или мучнистые (см. рисунок 20).

Представители этого рода встречаются преимущественно в лесах на влажной почве (*P. badia*, *P. pustulata* и др.). Немногие из них лигнофилы, как, например, пецица фиолетово-черная (*P. violaceo-nigra*), развивающаяся на гнилой древесине и пнях лиственных деревьев. В этом роде есть также карбофилы и копрофилы.

Весной и летом в лесах, особенно на старых кострищах, нередко можно встретить крупные фиолетово-коричневые апотеции пецицы фиолетовой (*P. violacea*). Другой распространенный вид этого рода пецица коричневая (*P. badia*) встречается с лета до осени на влажной почве в хвойных лесах, вдоль дорог, на опушках. Ее крупные каштаново-коричневые апотеции обычно собраны большими группами.

У видов *рода* сморчок (*Morchella*) апотеции крупные, не менее 6–10 см высотой, мясистые, четко разграничены на ножку и шляпку. Шляпка правильных очертаний: яйцевидная, коническая, с сетью складок, как продольных, так и поперечных, часто косых. Складки образуют ячейки, выстланные гимением. Разделяющие их ребра остаются стерильными. Края шляпки срастаются с ножкой, внутри она полая (см. рисунок 21).

В противоположность большинству крупных пецицевых у сморчков не наблюдается «взрыва», когда сразу много сумок в гимении,

выстреливают споры. Выбрасывание аскоспор у сморчков происходит постепенно и регулируется интенсивностью солнечной радиации.

Наиболее распространены два *вида* сморчков – сморчок съедобный (*M. esculenta*) и сморчок конический (*M. conica*). У первого шляпка яйцевидная или яйцевидно-округлая, по краю плотно срастающаяся с ножкой. Окраска шляпки от желто-бурой до бурой, ячейки округлые. Этот вид обильно развивается весной, с середины апреля до июня, особенно после теплых дождей. Обычно он встречается в лесах на более или менее плодородной почве под лиственными деревьями.

M. conica появляется с начала или середины апреля на только что прогретой земле в смешанных или хвойных лесах, на опушках и полянах. Шляпка удлинненно-коническая, полая, по краю приросшая к ножке, желто-бурая или коричнево-черно-бурая, иногда она бывает серовато-черных тонов. Ее поверхность ребристо-ячеистая, с вытянутыми правильными прямоугольными ячейками. Все сморчки съедобны. Особенно ценно то, что они появляются весной, когда нет других грибов.

Для *рода* строчок (*Gyromitra*) характерны крупные апотеции неправильных очертаний. Шляпка неправильно-яйцевидная или бесформенная, с неупорядоченной складчатостью, бурая или темно-бурая, реже более светлая. Ножка толстая, неправильной формы, часто бороздчатая, белая или светлая. Виды этого рода – сапротрофы на почве, обильно развивающиеся весной.

Наиболее распространенный *вид* этого рода – строчок обыкновенный, или съедобный (*G. esculenta*), часто в массе развивающийся весной на почве в лесах, преимущественно сосновых. Иногда встречается до осени. Строчок обыкновенный считают условно съедобным грибом. При его употреблении в пищу рекомендуется прокипятить собранные грибы, а воду слить. Однако недавно в апотециях строчков обнаружен токсин гиromитрин, не удаляющийся из них даже длительным кипячением. По характеру воздействия на организм гиromитрин напоминает токсин бледной поганки, хотя структурно от него отличается. Интересно отметить, что содержание этого токсина в строчках, по-видимому, зависит от условий развития или штамма гриба. В некоторых странах Европы известны случаи отравления этим грибом, в то время как в других странах строчки употребляют в пищу без каких бы то ни было последствий. У сморчков гиromитрин не обнаружен.

Порядок трюфелевые, или туберальные (*Tuberales*). К порядку

относится около 100 видов, образующих подземные плодовые тела, в зрелом состоянии вторично замкнутые. Плодовые тела имеют клубневидную форму, их размеры колеблются от 1 до 10 см, реже более крупные. Перидий плодового тела плотный, кожистый, его поверхность гладкая или покрыта бородавками разных размеров. Внутренняя ткань плодового тела на разрезе имеет мраморный рисунок из чередующихся светлых и темных полос. Их называют соответственно внутренними и наружными венами (рисунок 22). Сумки трюфельевых располагаются в плодовых телах гимениальным слоем или гнездообразно. Освобождение аскоспор у этой группы всегда пассивное, после разрушения плодового тела или поедания его животным. Изучение развития плодовых тел трюфельевых показало, что они закладываются в виде блюдцевидных образований, на вогнутой складчатой поверхности которых формируются зачатки гимения. В дальнейшем такое плодовое тело, находясь в почве, не может расти вширь, на поверхности его гимения развиваются многочисленные складки, а позднее оно замыкается. Складки превращаются во внутренние вены, а щели между ними – в наружные вены, которые заполняются рыхлой тканью из парафиз. У основания парафиз позднее образуются сумки.

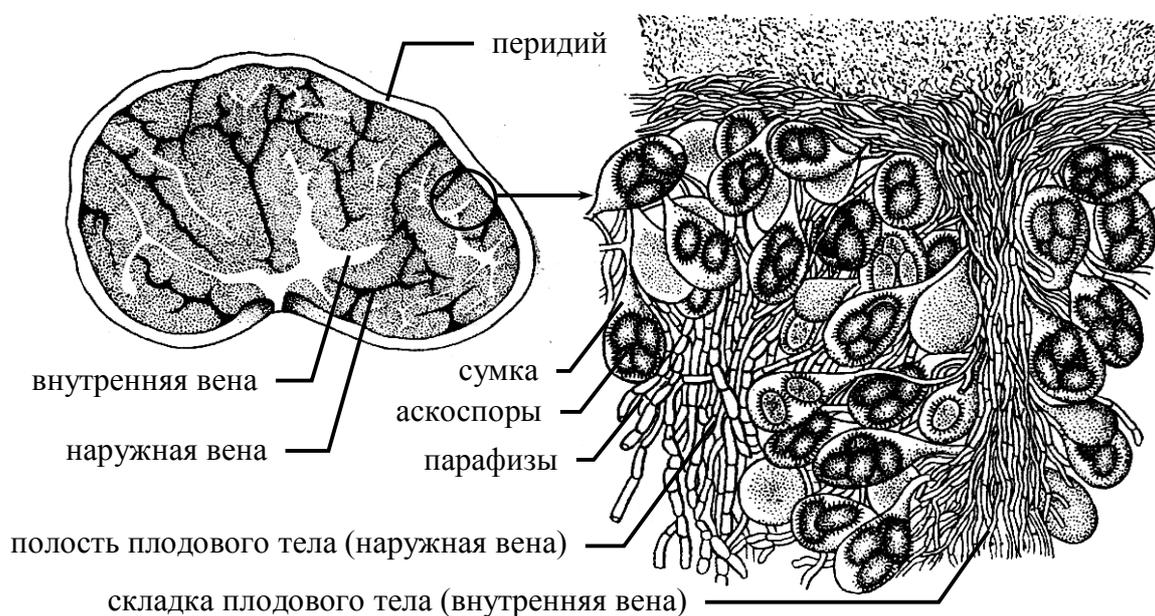


Рисунок 22 – Строение плодового тела трюфеля (*Tuber*) по [7]

Трюфельевые – обязательные микоризообразователи. Наиболее ценный представитель этого порядка – черный французский трюфель (*Tuber melanosporum*) формирует микоризу с дубом, буком и грабом. Этот вид распространен в Южной Франции. В некоторых районах нашей страны встречается другой вид этого рода – летний трюфель

(*T. aestivum*), образующий микоризу с теми же деревьями. Его плодовые тела довольно крупного размера, покрыты крупными бородавками черновато-бурого цвета. Мякоть плодового тела желтовато-белая, с многочисленными буроватыми и беловатыми плотными жилками. Гриб съедобен, но по качеству значительно уступает черному французскому трюфелю.

Материалы и оборудование. Гербарий колосьев ржи со склероциями спорыньи, отдельно собранные склероции. Сухие и фиксированные плодовые тела сморчка съедобного, строчка обыкновенного, пецицы. Микроскопы МБР – 1Е, препаровальные иглы, чашки Петри, пинцет, предметные и покровные стекла, склянки с водой, пипетки, фильтровальная бумага, книги – «Малый практикум по низшим растениям», таблицы.

Цель: Ознакомиться с общей характеристикой классов сордариомицеты и пецицомицеты, рассмотреть особенности строения и жизненных циклов основных представителей данных классов.

Задания

1 Ознакомиться с систематическим положением объектов исследования. **Записать систематику:**

Отдел аскомикоты – *Ascomycota*;

Подотдел пецицомикоты – *Pezizomycotyna*;

Класс сордариомицеты – *Sordariomycetes*;

Порядок гипокреальные – *Hypocreales*;

Вид спорынья пурпурная – *Claviceps purpurea*;

Класс пецицомицеты – *Pezizomycetes*;

Порядок пецицальные – *Pezizales*;

Род пецица – *Peziza sp.*;

Вид сморчок съедобный – *Morchella esculenta*;

Вид строчок обыкновенный – *Gyromitra esculenta*.

2 Изучить внешний вид злаков, пораженных спорыньей, рассмотреть склероции. **Изобразить схему цикла развития спорыньи.**

3 Рассмотреть и **зарисовать внешний вид апотеция пецицы.** Приготовить срез через апотеций, рассмотреть и **зарисовать строение гимения**, отметить сумки с аскоспорами и парафизы.

4 Рассмотреть и **зарисовать внешний вид сморчка.** Отметить мицелий клеточного строения, плодовое тело, состоящее из ножки и шляпки, гимений, расположенный в ячейках шляпки. Приготовить препарат среза через гимениальный слой. Рассмотреть и **зарисовать**

часть гимения, состоящего из сумок с 8 аскоспорами и парафиз, расположенных между сумками.

5 Рассмотреть и **зарисовать внешний вид строчка**. Отметить мицелий клеточного строения, плодовое тело, состоящее из ножки и шляпки, гимений, расположенный в ячейках шляпки. Приготовить препарат среза через гимениальный слой. Рассмотреть и **зарисовать сумку с аскоспорами и парафизу**.

Вопросы для самоконтроля

- 1 Дайте общую характеристику классу сордариомицеты.
- 2 Опишите жизненный цикл и практическое значение спорыньи пурпурной.
- 3 Дайте общую характеристику классу пецициомицеты.
- 4 Что такое гимений и как осуществляется рассеивание спор с плодового тела апотеция?
- 5 Назовите и охарактеризуйте основных представителей порядков пецицальные и трюфелевые.
- 6 Приведите особенности строения типичных и нетипичных апотециев пецициомицетов.
- 7 Как развивается плодовое тело у трюфелевых?

Занятие 6

Отдел базидиомикотовые грибы (*Basidiomycota*): классы базидиомицеты (*Basidiomycetes*) и телиомицеты (*Teliomycetes*)

- 1 Общая характеристика отдела *Basidiomycota*
- 2 Принципы систематики класса базидиомицеты (*Basidiomycetes*)
- 3 Гименомицеты и гастеромицеты.
- 4 Класс телиомицеты (*Teliomycetes*)

1 Общая характеристика отдела *Basidiomycota*

Отдел базидиомикотовые грибы (*Basidiomycota*) насчитывает более 30 000 видов, которые характеризуются наличием вегетативного тела в виде многоклеточного мицелия (гаплоидного первичного и дикарионтичного вторичного) и полового спороношения в виде базидиоспор.

Монадные стадии отсутствуют. Основные компоненты многослойной клеточной стенки – хитин и глюканы. Септы между клетками простые (с простой порой) или долиповорые (с бочковидным расширением вокруг поры).

У базидиальных грибов встречается вегетативное, собственно бесполое и половое размножение. Вегетативное размножение осуществляется с помощью неспециализированных участков мицелия либо особых спор образующихся на дикарионтическом мицелии (эцидиоспоры, оидиоспоры, уредоспоры и т. д.). Собственно бесполое размножение встречается достаточно редко и представлено конидиальным спороношением.

Половых органов у базидиальных грибов не образуется. Половой процесс, в основном, осуществляется путем слияния двух вегетативных клеток гаплоидного мицелия, вырастающего из базидиоспор (соматогамия). Встречается половой процесс в виде слияния базидиоспор или продуктов их почкования (*Tilletia*), слияния гаплоидных клеток базидии без образования базидиоспор (*Ustilago*), половой процесс в виде сперматизации (*Puccinia*).

У гомоталличных видов могут сливаться гифы одного и того же мицелия. У гетероталличных, к которым относится большинство базидиальных грибов, сливаются клетки гиф, берущих начало от спор

противоположных половых знаков: «+» и «-». При этом происходит слияние цитоплазмы, а ядра объединяются в пары – дикарионы, которые затем синхронно делятся. Такой дикариотичный мицелий может существовать длительное время.

При синхронном делении пары ядер дикариона одновременно начинают формироваться пряжка в виде небольшого бокового выроста (рисунок 23, А-В), причем оси деления ядер лежат на одном уровне и вдоль клетки. В результате деления в клетке образуются четыре ядра. Сама клетка также делится перегородкой, разделяющей одну пару ядер: одно ядро оказывается в верхней (апикальной) клетке, другое – в нижней клетке (клетке-ножке) (рисунок 23, Г). Из оставшейся пары ядер одно остается в верхней клетке, а второе попадает в боковой вырост – пряжку, еще не отделенную перегородкой.

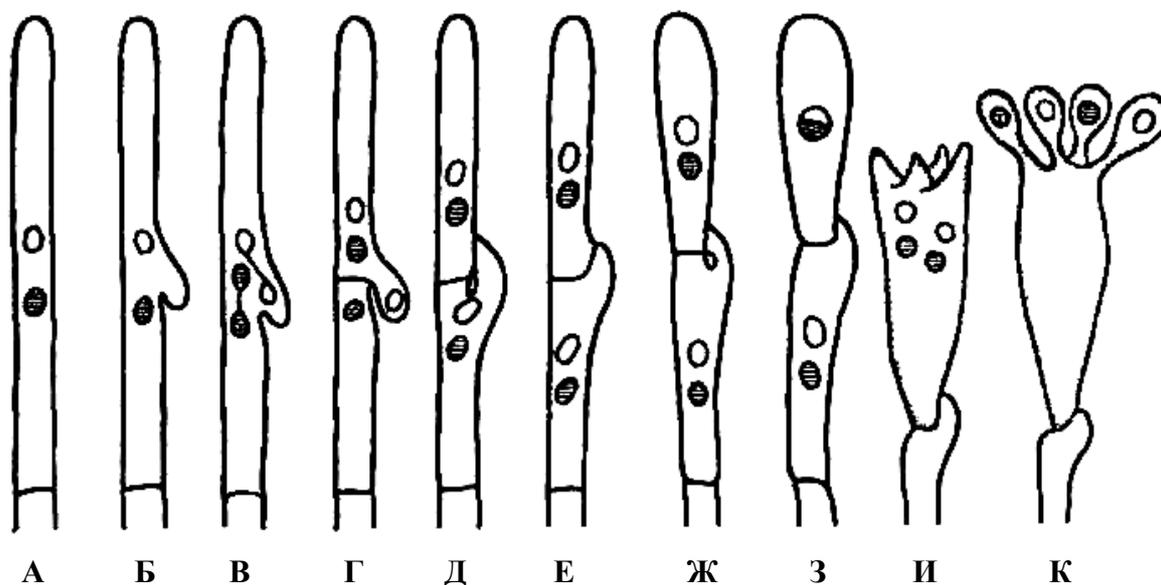


Рисунок 23 – Схема развития базидии
(объяснение буквенных обозначений в тексте), [7]

В дальнейшем пряжка отделяется перегородкой и от апикальной клетки, а вершина ее, загибаясь книзу, прирастает к клетке-ножке. Между ними образуется отверстие, через которое ядро из пряжки переходит в клетку-ножку, восстанавливая ее двухъядерность (рисунок 23, Д-Ж). Благодаря этому клетка-ножка способна к дальнейшему функционированию: она может развивать дикариотичный мицелий и базидии. В верхней клетке также остается одна пара несестринских ядер. В дальнейшем она способна образовать базидию, при этом ядра сливаются (рисунок 23, Ж-З), и диплоидное ядро редукционно делит-

ся. Сама клетка обычно вытягивается, на ее вершине формируются выросты – стеригмы, которые, вздуваясь на конце, развиваются в базидиоспоры (рисунок 23, И). В каждую базидиоспору через узкий просвет стеригмы проникает по одному ядру (рисунок 23, К). При созревании базидиоспоры отбрасываются со стеригмы на небольшое расстояние.

По своему развитию базидия напоминает сумку и гомологична ей. Схема нарастания дикариотичного мицелия и развития базидии происходит с образованием пряжки, которая также гомологична структуре аскомикотовых грибов – крючку.

Выделяют два типа базидий: холобазидии (одноклеточные) и фрагмобазидии (разделенные септами – продольными или поперечными). Ранее выделяемый тип гетеробазидия в настоящий момент рассматривается как одна из форм фрагмобазидии (рисунок 24).

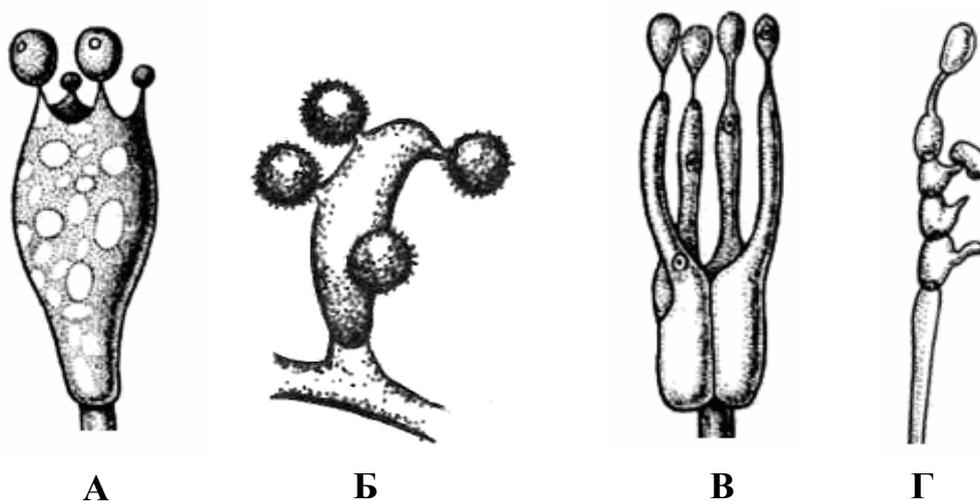


Рисунок 24 – Типы базидий: А,Б – холобазидии; В,Г – фрагмобазидии

Холобазидии – одноклеточные базидии, чаще цилиндрической, булабовидной, овальной или неправильной формы. При этом если базидиоспоры располагаются на одном уровне, базидия является акроспоровой (характерна для грибов с активным отбрасыванием базидиоспор (рисунок 24, А)), а если на разных уровнях, беспорядочно – плевроспоровой (у грибов с пассивным распространением базидиоспор (рисунок 24, Б)).

Фрагмобазидия – базидия, разделенная поперечными перегородками на две или четыре клетки, на которых формируются базидиоспоры. Их структура разнообразна и специфична для таксонов.

У большинства базидиомикотовых базидии образуются на пло-

довых телах, сложенных из дикариотичного мицелия или внутри них. Реже они могут возникать прямо на мицелии или на особых покоящихся стадиях (телиоспорах или телейстоспорах).

Таким образом, в цикле развития базидиальных грибов наблюдается чередование гаплоидной, дикариотичной и диплоидной ядерных фаз. В отличие от сумчатых грибов, преобладает дикариотичная фаза: вторичный мицелий, плодовые тела (рисунок 25); гаплоидная фаза короткая: базидиоспоры и первичный мицелий, выросший из них; диплоидная фаза представлена молодой базидией (базидиолой).

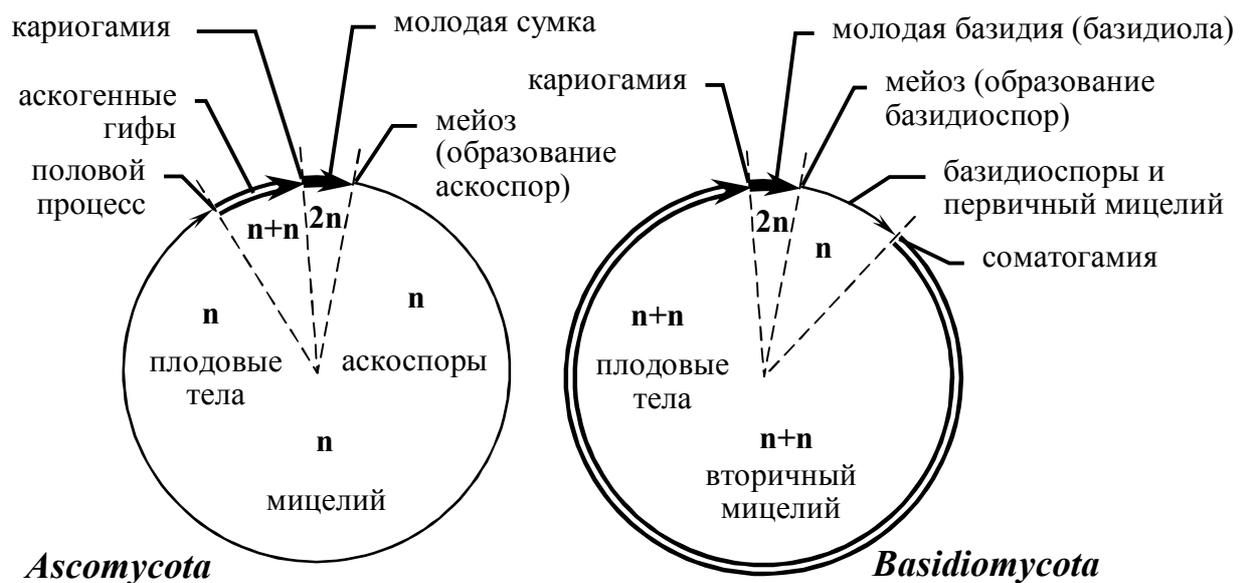


Рисунок 25 – Соотношение длительности ядерных фаз в жизненном цикле сумчатых и базидиальных грибов

Плодовые тела базидиальных грибов различны по форме и консистенции. Они бывают распростертые по субстрату – ресупинатные (паутинообразные, рыхлые, плотно-войлочные, кожистые, в форме пленок, корочек), прямостоячие (палочковидные и коралловидные), копытообразные или состоящие из шляпки и ножки. У ряда видов плодовые тела отличаются своеобразным строением и иногда причудливой формой (гастеромицеты).

Спороносный слой плодового тела (гимений) у более примитивных видов располагается на верхней, а у более высокоорганизованных видов – на нижней стороне плодового тела (нижняя поверхность шляпки). Гимений базидиальных грибов состоит из базидии с базидиоспорами, базидиол (молодые или недоразвитые базидии) и стерильных клеток (парафиз), отделяющих базидии друг от друга и предохраняющих базидиоспоры от слипания. У некоторых видов в гимении имеются цистиды – крупные клетки, возвышающиеся над гиме-

ниальным слоем. Они защищают гимениальный слой и особенно базидии от давления сверху. Форма цистид для многих видов постоянна и часто служит систематическим признаком.

Поверхность плодового тела, несущая гимений, называется гименофором. У низших представителей он гладкий, у более высокоорганизованных имеет форму зубцов, складок, трубочек, пластинок.

В закрытых плодовых телах правильный гимений часто не образуется – на его месте формируется особая спороносная «ткань» (глуба), а базидии имеют разнообразную форму и разное расположение спор.

Гименофор базидиальных грибов может быть различно окрашен, что зависит в основном от цвета зрелых базидиоспор (от бесцветных, бледно-желтых и розовых до темно-фиолетовых и черных).

Большинство базидиальных грибов являются сапротрофами, микоризообразователями. Виды, ведущие паразитический образ жизни, встречаются реже, однако причиняют огромный вред сельскому и лесному хозяйству.

Отдел *Basidiomycota* по наличию плодовых тел, строению и образованию базидии, способностью спор к почкованию, строению септ принято делить на три класса:

1) **класс** базидиомицеты (*Basidiomycetes*) характеризуется наличием плодовых тел, всегда дифференцированных на стерильную и фертильную части. Базидии одноклеточные или септированные, развиваются на гимении или в глебе. Базидиоспоры не почкуются, а сразу прорастают в первичный гаплоидный мицелий. Половой процесс – соматогамия. Септы долипоровые с пареносомой (поровым мембранным колпачком);

2) **класс** телиомицеты (*Teliomycetes*), или ржавчинные грибы (*Uredinomycetes*). Плодовые тела отсутствуют. Базидия многоклеточная (фрагмобазидия), образуется из телеитоспоры. Базидиоспоры всегда прорастают гаплоидной гифой. Половой процесс протекает в виде сперматизации. Септы простые с открытой порой;

3) **класс** устомицеты (*Ustomycetes*) или головневые грибы (*Ustilaginomycetes*). Плодовые тела отсутствуют. Базидии (чаще разделенная перегородками фрагмобазидия, реже – одноклеточная) развиваются из толстостенной клетки – телиоспоры. Половой процесс протекает в виде копуляции гаплоидных клеток базидии, самих базидиоспор или продуктов их почкования. Септы простые, закрыты мелкими вакуолями.

2 Принципы систематики класса базидиомицеты (*Basidiomycetes*)

Класс базидиомицеты (*Basidiomycetes*) включает большинство базидиальных грибов. Плодовые тела (карпофоры) закладываются на мицелии в виде зачатков (примордиев).

Систематика класса базидиомицеты является морфологической и построена на основании фенотипических признаков и цитологических признаков, основные из них: строение и способ образования базидии, тип и консистенция плодового тела, строение гимения, тип гименофора, наличие перфораций в парентосоме, наличие или отсутствие пряжки на дикарионтичном мицелии, орнаментация оболочки споры и ее химический состав.

В зависимости от сочетания перечисленных признаков выделяется до 14 порядков, которые объединяются в четыре несистематические морфологические группы:

– афилофороидные гименомицеты, включают порядки полипоральные (*Polyporales*), кантареллальные, или лисичковые (*Cantarellales*), телефоральные (*Telephorales*), гименохетальные (*Hymenochaetales*) и фистулиновые (*Fistulinales*);

– агарикоидные гименомицеты объединяют болетальные (*Boletales*), агарикальные (*Agaricales*) и руссулальные, или сыроежковые (*Russulales*);

– гастеромицеты: дождевиковые (*Lycoperdales*), ложнодождевиковые (*Sclerodermatales*), нидуллариальные, или гнездовковые (*Nidulariales*) и фаллальные, или веселковые (*Phallales*);

– фрагмобазидиомицеты со студенистыми плодовыми телами (ранее выделялись в таксон под названием гетеробазидиомицеты), которые объединяют порядки аурикулальные (*Auricullales*) и тремеллальные, или дрожалковые (*Tremellales*).

Необходимо отметить, что такое деление не в полной мере соответствует системе родственных отношений внутри класса, а больше отражает их морфологическую схожесть, сложившуюся конвергентно. Зачастую цитогенетический анализ постулирует значительно меньшее родство внутри перечисленных групп, чем между порядками разных морфологических групп. Так, компактную группу порядков формируют *Agaricales* (из агарикоидных гименомицетов), *Nidulariales*, *Lycoperdales* (порядки из группы гастеромицетов) и *Fistulinales* (из афилофороидных гименомицетов). Близкое родство имеет место между *Boletales* (агарикоидные гименомицеты) и *Scleroder-*

matales (гастеромицеты). Одну филогенетически связанную группу составляют такие морфологически несхожие порядки, как *Cantharellales*, *Hymenochaetales* (афилофоровые гименомицеты) и *Phallales* (гастеромицеты). Обособленную позицию среди агариикоидных гименомицетов занимает порядок *Russulales*. В процессе эволюции наиболее удалились от других базидиомицетов порядки *Auricullales* и *Tremellales*.

3 Гименомицеты и гастеромицеты

Афилофороидные и агариикоидные гименомицеты наиболее многочисленными группами по числу видов среди базидиальных грибов (более 12 000 видов, в Беларуси – свыше 1 200 видов) и наиболее известные. Их главная особенность – формирование базидий в составе гимениального слоя, расположенного на поверхности плодового тела различной формы и консистенции. Гименофор очень разнообразен; он может быть гладким, шиповатым, складчатым, трубчатый или пластинчатый.

Плодовое тело гименомицетов формируется по гимнокарпному или гемиангиокарпному пути. В первом случае при формировании примордия (зачатка плодового тела) гимениальный слой изначально закладывается на поверхности и до созревания спор остается открытым (как, например, у плодового тела лисички, вешенки, белого гриба, сыроежки). При гемиангиокарпном пути гименофор закладывается на боковой поверхности зачатка плодового тела, но он дополнительно защищен кожистыми покрывалами, которые разрываются только к моменту созревания базидиоспор (примером может служить плодовое тело мухомора).

Афиллофороидные гименомицеты характеризуются плодовыми телами разнообразной формы, консистенции и строения. Гименофор гладкий, бугорчатый, бородавчатый, шиповатый, складчатый, лабиринтовидный, трубчатый (но не отделяющийся от стерильной части плодового тела). Кроме базидий, базидиол и парафиз в гимении некоторых афиллороидных грибов имеются цистиды, щетинки и другие элементы гимения, предохраняющие его от повреждения и имеющие систематическое значение.

Гифы мицелия малозаметные, тонкие (2–10 мкм), бесцветные или слегка окрашенные. У афиллофороидных встречаются следующие типы плодовых тел: распростертые (ресупинатные), блюдцевидные или чашевидные, шляповидные, копытовидные, прямостоячие, була-

вовидные, цилиндрические или разветвленные.

Большинство видов – сапротрофы, развивающиеся на мертвой или обработанной древесине, лесном опаде, гумусе; некоторые виды – микоризообразователи; часть видов паразитирует на живых деревьях, незначительное количество – на травянистых растениях. Афиллофороидные грибы распространены во всех природных зонах, но особенно широко – в лесах, где являются основными разрушителями древесины.

В зависимости от комплекса ферментов, выделяемых грибами, различают целлюлозоразрушающие и лигнинразрушающие грибы. Целлюлозоразрушающие грибы вызывают бурые гнили, как результат ферментативного разложения целлюлозы клеточных стенок древесины. Наиболее опасными из них являются домовый гриб (*Serpula lacrymans*), губка дубовая (*Daedalea quercina*). Лигнинразрушающие грибы разлагают лигнин и частично целлюлозу, вызывая белые гнили. К данной группе относятся трутовик настоящий (*Fomes fomentarius*), трутовик чешуйчатый (*Polyporus squamosus*), трутовик ложный (*Phellinus igniarius*).

Порядок полипоральные (*Polyporales*). Гимнокарпные плодовые тела представителей данного порядка наиболее разнообразные: тонкокожистые, ресупинатные или деревянистые, черепитчато расположенные или одиночные, палочковидные, почковидные, коралловидные, шляповидные и копытообразные. Гименофор без щетинок, не отделяется от стерильной части плодового тела, разнообразного строения. Полипоральные грибы – сапротрофы на мертвой древесине и паразиты на живых деревьях, например, домовый гриб (*Serpula lacrymans*), березовая губка (*Piptoporus betulinis*), дубовая губка (*Daedalea quercina*), трутовик чешуйчатый (*Polyporus squamosus*), трутовик настоящий (*Fomes fomentarius*), грибная капуста (*Sparassis crispa*), культивируемый гриб – шиитаке (*Lenzites edodes*).

Древесину заражают базидиоспоры, развивающие мицелий, который распространяется внутри субстрата. Однолетние и многолетние плодовые тела трутовиков всегда образуются на его поверхности. Обычно они прикрепляются к субстрату боком и ориентированы гименофором вниз, что облегчает распространение базидиоспор. У видов рода фомитопсис (*Fomitopsis*) многолетние плодовые тела с ежегодно нарастающим трубчатим гименофором, ткань обычно окрашена в светлые тона. Трутовик окаймленный (*F. pinicola*) имеет копытообразное плодовое тело, почти черное, с яркой оранжево-красной каймой по краю. Он часто встречается на хвойных и лиственных по-

родах в лесах умеренной зоны, произрастая на мертвой древесине или паразитируя на ослабленных живых деревьях. Из представителей рода фомес (*Fomes*) наиболее обычен трутовик настоящий (*F. fomentarius*), который отличается от трутовика окаймленного серым цветом копытообразного плодового тела и обитает преимущественно на ослабленных или мертвых деревьях (рисунок 26).

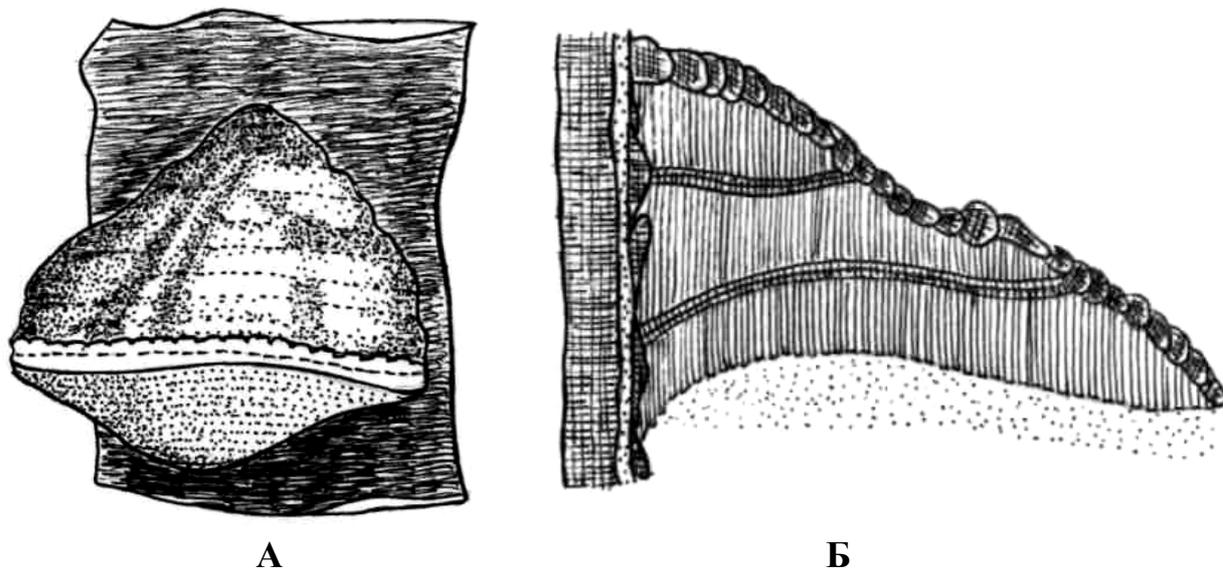


Рисунок 26 – Трутовик настоящий (*Fomes fomentarius*):
 А – плодовое тело, Б – распил трехлетнего плодового тела трутовика

Порядок гименохетальные (*Hymenochaetales*) характеризуется гимнокарпными плодовыми телами кожистой или деревянистой консистенции (от ресупинатных до копытообразных), как многолетними, так и однолетними. Отличительная особенность гимения этих грибов – присутствие щетинок. Кроме рода гименохете (*Hymenochaete*) в состав порядка входят грибы рода феллинус (*Phellinus*).

Трутовик ложный (*P. igniarius*) поселяется на живых и мертвых стволах многих лиственных пород и характеризуется коричневатосерым цветом гименофора. Вызывает поражение ряда лиственных пород (березы, ивы, осины, ольхи) в виде белой, слегка желтоватой центральной гнили. *Inonotus obliquus* известен под названием «чага». Он развивается в трещинах коры берез в виде черных, бугорчатых, неправильных очертаний наростов. Вытяжка из этого гриба применяется в медицине для лечения желудочных заболеваний.

Порядок кантареллальные, или лисичковые (*Cantharellales*) характеризуются трубковидными или шляповидными гимнокарпными однолетними мясистыми, но незагнивающими плодовыми телами. На

их внешней стороне располагается морщинистый, складчатый, желобчатый или почти гладкий гименофор. Окраска грибов желтая, охряная, буроватая или сероватая. Род кантареллус, или лисичка (*Cantharellus*) характеризуется мясистыми плодовыми телами с лопастными, слегка воронковидными шляпками на центральной или эксцентрической ножке. Гименофор в виде вильчато разветвленных складок, нисходящих по ножке. Наиболее распространена в нашей республике лисичка желтая (*C. cibarius*) – съедобный гриб, эктомикоризообразователь. Близкий к роду кантареллус род кратереллус (*Craterellus*) представлен охраняемым видом – лисичкой серой (*Craterellus cinereus*, известной под латинским синонимом *Cantharellus cinereus*). Яркими представителями порядка также являются виды родов рамария (*Ramaria*), клавария или рогатик (*Clavaria*), гиднум или ежовник (*Hydnum*).

Агарикоидные гименомицеты отличаются от афилофороидных загнивающими шляпочными плодовыми телами с пластинчатым гименофором. Реже они имеют хрящеватую или кожистую консистенцию и боковую ножку, для некоторых видов характерны сидячие плодовые тела без ножки. Из агарикоидных гименомицетов только у болетальных (*Boletales*) встречается трубчатый гименофор, но происхождению он связан с пластинчатым. Пластинки гименофора агарикоидных гименомицетов в сечении имеют вид конуса, с двух сторон которого расположен гимений. Центральная стерильная часть пластинки называется трамой.

У части агарикальных гименомицетов гименофор закладывается открыто – это представители с гимнокарпными плодовыми телами, например, сыроежки (род *Russula*). У другой части агариковых грибов гименофор сначала прикрыт сплетением гиф – покрывалом – это виды с гемиангиокарпными плодовыми телами (мухомор, шампиньон).

Немногие из агарикоидных гименомицетов – паразиты, подавляющее большинство – сапротрофы на почве, опаде и древесине, микоризообразователи (особенно с древесными породами). К ним относится основная масса шляпочных грибов – съедобных и ядовитых. Цикл развития агариковых грибов, как и всех базидиомикотных, характеризуется преобладанием дикарионтической ядерной фазы.

Размножение происходит базидиоспорами, которые при созревании осыпаются или активно отбрасываются от стеригм благодаря тургорному давлению внутри базидии. Созревающие базидии, базидиоспоры и вырастающий из них первичный мицелий – гаплоидные. Первичный мицелий существует непродолжительный период време-

ни, затем происходит половой процесс в виде слияния двух гаплоидных вегетативных клеток мицелия (соматогамия). Среди агариковых грибов преобладают гетероталлические (раздельнополюе) виды, у которых для слияния двух клеток при образовании дикариотического мицелия должны встретиться гифы, выросшие из базидиоспор разных знаков. У гомоталлических видов, которых значительно меньше, могут сливаться клетки одного и того же гаплоидного мицелия.

При соматогамии происходит слияние цитоплазмы, а ядра объединяются в пары – дикарионы, которые затем синхронно делятся. Вторичный дикариотический мицелий может существовать длительное время, интенсивно разрастается в субстрате и образует плодовые тела (рисунок 27).

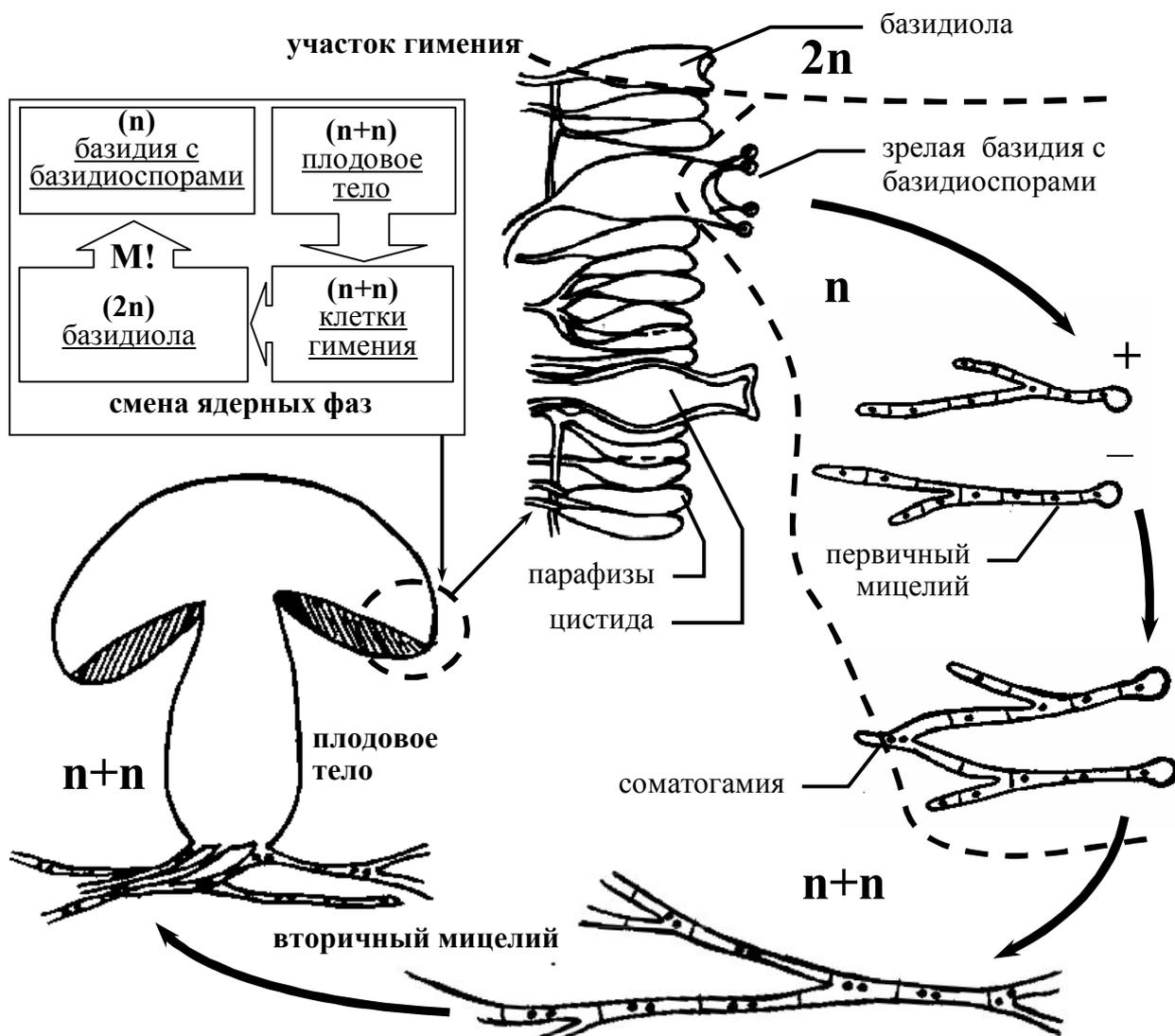


Рисунок 27 – Схема цикла развития базидиальных грибов (на примере агарикоидных гименомицетов)

Плодовые тела агариковых грибов, так же как грибница, пронизывающая субстрат, состоят из дикарионтичных гиф. На концах дикарионтичных гиф гимениального слоя происходит формирование базидий. В развивающейся базидии завершается половой процесс: сливаются ядра дикариона (молодая базидия – базидиола – диплоидна), а затем происходит редукционное деление, в результате которого образуется четыре гаплоидных ядра. Каждое ядро по специальному каналу (стеригме) переходит в вырост базидии, где после закрытия канала формируются обособленные базидиоспоры.

В настоящее время агарикоидные гименомицеты включают три порядка и ряд семейств.

Порядок болетальные (*Boletales*). Плодовые тела гимнокарпные, однолетние, загнивающие с трубчатым или пластинчатым гименофором (при этом трубчатый гименофор легко отделяется от мякоти плодового тела и по происхождению связан с пластинчатым). Споры темноокрашенные, с гладкой или мелкобородавчатой оболочкой. У некоторых видов образуется ложное покрывало (масленок, мокруха). Споровый порошок бурый, оливково-бурый, желтый или розовый. Большинство представителей – микоризообразователи. К порядку болетальные относятся: белый гриб (*Boletus edulis*) (рисунок 28), подосиновик (*Leccinum aurantiacum*), подберезовик (*L. scabrum*), виды родов масленок (*Suillus*), моховик (*Xerocomus*).

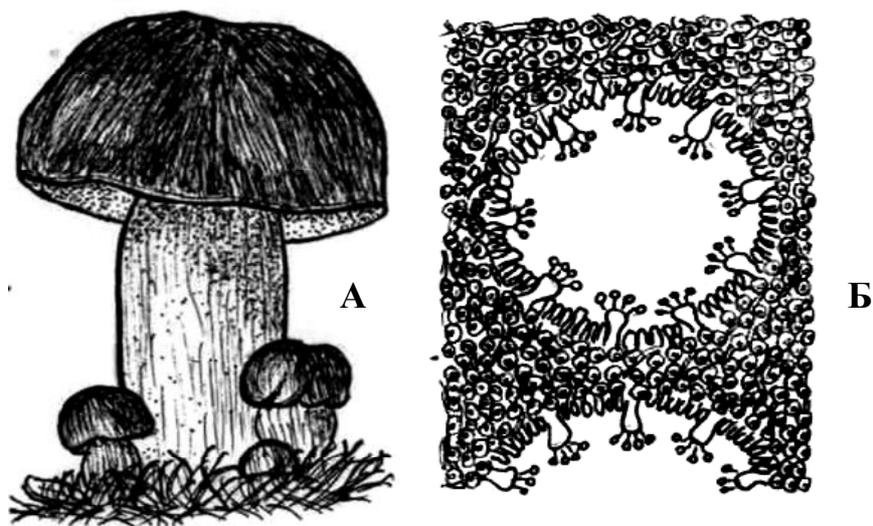


Рисунок 28 – Белый гриб (*Boletus edulis*): А – плодовое тело, Б – разрез трубчатого гименофора

Пластинчатый гименофор среди представителей порядка имеет, например, свиуха тонкая (*Paxillus involutus*), у мокрухи клейкой (*Gomphidium glutinosus*) между пластинками гименофора есть нечетко выраженные анастомозы.

Порядок агарикальные (*Agaricales*). Плодовые тела гимнокарпные или гемиангиокарпные с пластинчатым гименофором. Споры различного строения, но без сетчатой орнаментации оболочки. Гемиангиокарпные плодовые тела имеют два типа истинного покрывала: общее и частное (рисунок 29).

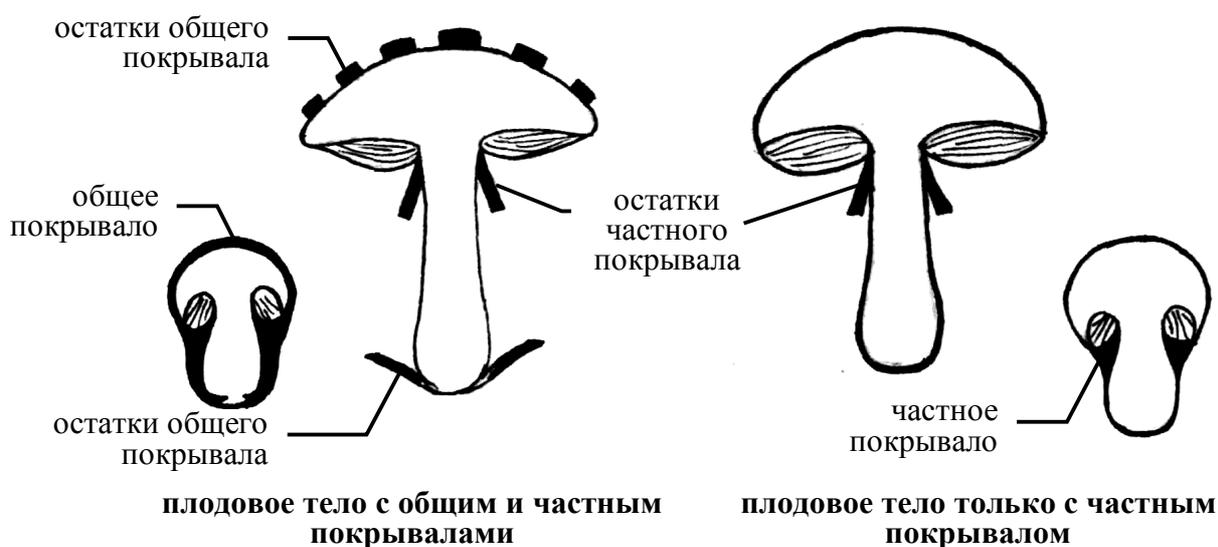


Рисунок 29 – Схема строения плодовых тел базидиальных грибов, имеющих настоящие покрывала

Общее покрывало одевает все плодовое тело вместе с ножкой и шляпкой. Плодовое тело, одетое общим покрывалом, в молодом возрасте имеет вид беловатого или сероватого яйца или шара. Затем по мере роста плодового тела ножка вытягивается, вынося вверх шляпку. Общее покрывало при этом разрывается и остается в виде влагалища (вольвы) у основания ножки и хлопьевидных чешуек на поверхности шляпки.

Второй тип покрывала – частное. У молодого плодового тела оно соединяет края шляпки с ножкой, прикрывая только формирующийся гименофор с гимением. При созревании края шляпки разворачиваются, частное покрывало разрывается и остается в виде кольца на ножке, а у ряда видов – как бахрома по краю шляпки. Плодовые тела могут иметь только частное покрывало (род *Agaricus*), только общее покрывало (род *Amanitopsis*), одновременно и общее, и частное покрывала

(род *Amanita*).

Гимнокарпные плодовые тела характерны для таких ярких представителей, как зеленушка (*Tricholoma flavorensis*), говорушка белая (*Clitocybe cerrucata*), вешенка (*Pleurotus osteriatus*).

Наиболее крупные и широко распространенные роды, имеющие частное покрывало, оставляющее на ножке кольцо или следы в виде чешуек – это шампиньон (*Agaricus*), зонтик (*Lepiota*), гриб-зонтик (*Macrolepiota*). Шампиньон двуспоровый (*A. bisporus*) – один из немногих грибов, который успешно культивируют уже более 300 лет.

У большинства представителей родов, ранее объединяемых в порядок мухоморовые, имеется общее покрывало, оставляющее вольву в основании ножки. Центральный род – мухомор (*Amanita*) с белыми спорами, вольвой и кольцом на ножке. Содержит ряд ядовитых видов, из которых бледная поганка (*A. phalloides*) и мухомор вонючий, или белая поганка, (*A. virosa*) смертельно ядовиты. Несколько менее ядовиты мухомор поганковидный (*A. mappa*), и мухомор красный (*A. muscaria*) (рисунок 30). Есть среди них и съедобные виды.

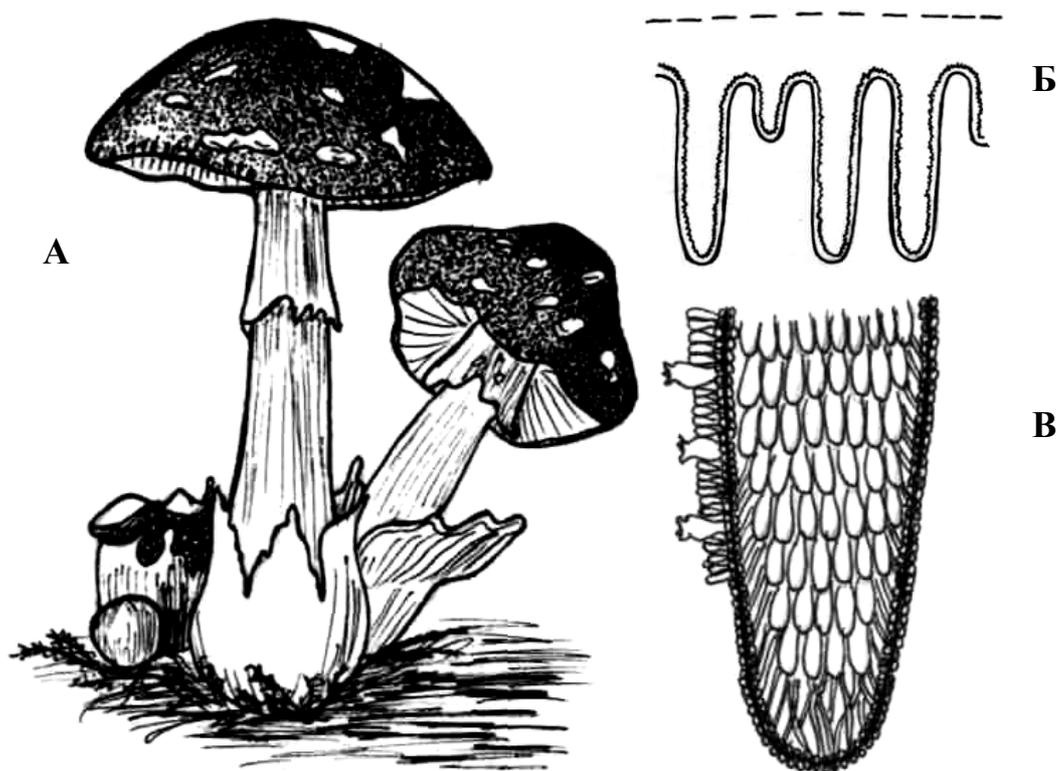


Рисунок 30 – Мухомор красный (*Amanita muscaria*):
А – плодовое тело, Б – разрез пластинчатого гименофора,
В – часть гименофора с гимением

Порядок сыроежковые (*Russulales*) также характеризуется однолетним капрофором (плодовым телом) с пластинчатым гименофором, но отличающимся присутствием сфероцист (крупных сферических клеток, делающих гименофор и все плодовое тело хрупкими) и амиллоидными базидиоспорами с сетчатой орнаментацией оболочки. Порядок включает два рода: сыроежка (*Russula*) и млечник (*Lactaris*). Род млечник отличается наличием в мякоти плодового тела млечного сока и объединяет такие виды, как рыжик (*L. deliciosus*), волнушка розовая (*L. torminosus*), груздь настоящий (*L. resimus*).

Гастеромицеты. Плодовые тела гастеромицетов разнообразны по форме и размерам. В начале развития они чаще всего шаровидные, грушевидные, яйцевидные, клубневидные или цилиндрические. У некоторых эта форма сохраняется до полного созревания, у большинства – по мере развития плодового тела его форма меняется на бокальчатую, кубковидную, звездообразную, шляпковидную или другую причудливую форму.

Плодовые тела гастеромицетов ангиокарпные, т. е. спороносный слой изначально закладывается не на поверхности зачатка плодового тела, а в его центре. Гименофор не образуется, а на его месте формируется глеба. В ней развиваются базидии с 4 (иногда 1–14) базидиоспорами. Глеба сначала белая, а при созревании спор приобретает темную окраску. В глебе могут находиться прослойки бесплодной ткани – трамы, из которой у некоторых видов развивается волокнистое образование – капиллиций. Нити капиллиция, обладая гигроскопическими свойствами, разрыхляют споровую массу и способствуют рассеиванию спор. Спороносный слой к моменту созревания базидиоспор почти всегда разрушается.

Глеба у разных видов организуется по одному из морфологических типов:

- диффузный (базидии в глебе расположены равномерно, не образуя гимения);
- локунарный (гимений развивается на поверхности округлых полостей – локунов, расположенных в глебе);
- кораллоидный (щелевидные разветвленные локуны с гимением радиально расположены в глебе);
- многошляпочный (в глебе имеется несколько шляпковидных локунов, изолированных друг от друга);
- одношляпочный (в глебе имеется только одна конусовидная локуна, которая дифференцирована на шляпковидную часть, на поверхности которой расположен гимений, и стерильную плодоносную

ножку – рецептакул).

Споры из плодового тела гастеромицетов освобождаются в результате местного разрыва или общего разрушения оболочки плодового тела. Оболочка плодового тела (перидий) может быть одно-, двух- или многослойной, гладкой или покрытой бородавками, чешуйками или шипами, собранными в звездообразные группы.

Гастеромицеты в основном почвенные сапротрофы, встречаются паразиты, некоторые являются микоризообразователями. Известны также съедобные (дождевики, головачи), ядовитые (ложный дождевик) и лекарственные (веселка) виды.

В настоящее время гастеромицеты собраны в 5 порядков, известно около 1 000 видов, относящихся к 110 родам.

Порядок дождевиковые (*Lycoperdales*). Плодовые тела напочвенные, шаровидные, грушевидные, булавовидные или звездообразные, сидячие или со стерильным основанием, часто вытянутым в ножку. Перидий двух- или четырехслойный. Глеба состоит из многочисленных извилистых камер и трам, которые при созревании превращаются в порошок. Хорошо развит капиллиций. Основные роды: дождевик (*Lycoperdon*), головач (*Calvatia*), порховка (*Bovista*), звездовик (*Geastrum*). Дождевик шиповатый – *L. perlatum* – один из самых широко распространенных видов, встречается на лугах, лесных полянах; почвенный сапротроф.

Порядок веселковые (*Phallales*). Молодые плодовые тела шаровидные, яйцевидные или цилиндрические, одетые толстым светлым перидием, у зрелых хорошо развит рецептакл различной формы, выходящий из перидия и несущий спороносную глебу (рисунок 31). Глеба мясистая или желатинозная, вначале разделена на лабиринтоподобные камеры. В зрелости глеба слизистая, так как камеры при ее созревании растворяются, и вся она превращается в слизистую массу, содержащую споры. Виды данного порядка обладают резким неприятным запахом, связанным с разложением глебы. Частично этот запах, привлекающий насекомых – переносчиков спор, издает и рецептакул. Порядок включает около 20 родов, распространенных преимущественно в тропических областях земного шара. На территории Беларуси наиболее часто встречается веселка обыкновенная, растущая преимущественно в лиственных лесах.

Молодое плодное тело веселки, одетое белой оболочкой – перидием, имеет вид крупного яйца. Внутри него в центре дифференцируется бесплодная часть – рецептакул в виде цилиндрической полой ножки с губчатыми стенками. У вершины рецептакула в виде колоко-

ла, свободно надетого на него, обособляется спороносная глеба. При созревании рецептакул быстро вытягивается в длину до 30 см (скорость вытягивания может достигать 5 мм/мин), разрывает оболочку и выносит на вершине зеленовато-оливковую глебу в виде конусовидной ячеистой шляпки. Вскоре глеба расплывается в черно-зеленую слизь, содержащую споры. В это время гриб легко обнаружить по издаваемому им неприятному запаху падали, привлекающему мух, разносящих его базидиоспоры.

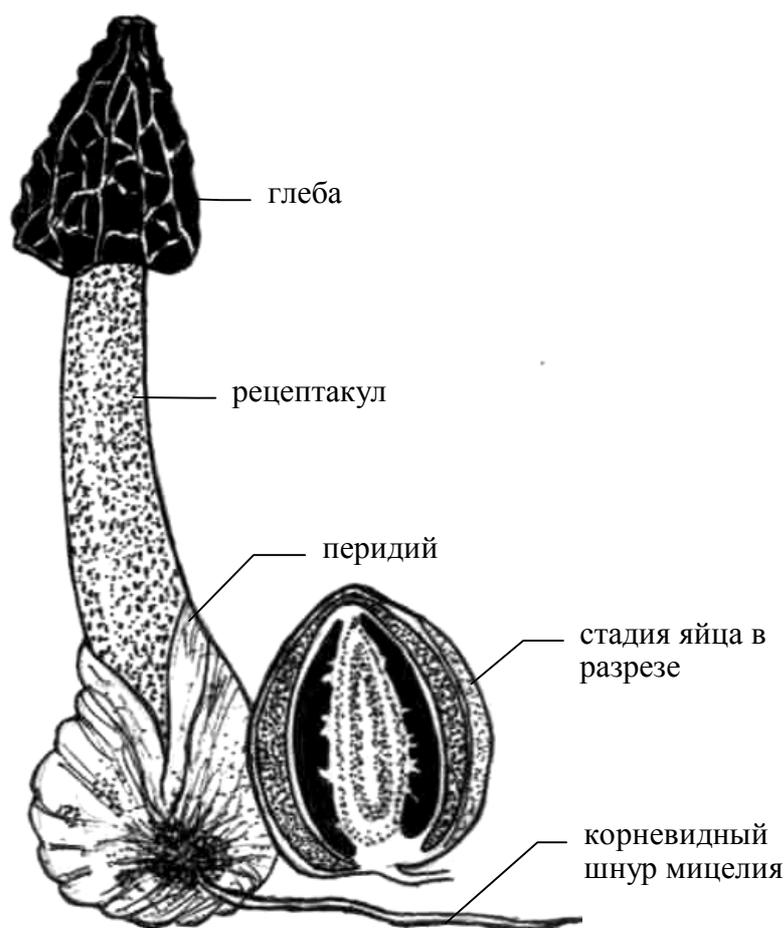


Рисунок 31 – Веселка обыкновенная (*Phallus impudicus*)

Веселку обыкновенную (*Phallus impudicus*) применяют в народной медицине как средство против подагры и ревматизма под названием «земляное масло», при этом используют внутренний слизистый слой оболочки. Молодое плодовое тело в стадии яйца съедобно.

4 Класс телиомицеты (*Teliomycetes*)

Класс телиомицеты, или ржавчинные грибы (*Teliomycetes*, *Uredinomycetes*) облигатные паразиты высших растений, особенно мятликовых и бобовых. Плодовые тела у всех представителей класса отсутствуют вследствие паразитического образа жизни, многоклеточные базидии образуются из телейтоспоры (толстостенной многоклеточной покоящейся споры). Базидиоспоры прорастают гифой, половой процесс – сперматизация.

В составе ключевого **порядка** урединальные (*Uredinales*) насчитывается около 5 000 видов, в Беларуси отмечено более 400. У ржавчинных грибов известны несколько следующих друг за другом спороношений. Цикл развития ржавчинных грибов удобно проследить на примере возбудителя стеблевой, линейной, или черной ржавчины (*Puccinia graminis*), паразитирующей на барбарисе и на многих злаках (рисунок 32).

Развитие гриба начинается с прорастания зимующих на соломе телейтоспор и образования базидии с базидиоспорами. Этому предшествует кариогамия (образование диплоидного ядра), а затем редукционное деление. Гаплоидные ядра по одному попадают в каждую клетку базидии, и каждая из них формирует одну базидиоспору, куда и переходят гаплоидные ядра.

Базидиоспоры – маленькие тонкостенные клетки, сидящие на тонких стеригмах. При созревании они отбрасываются на некоторое расстояние и затем распространяются воздушными течениями. Для дальнейшего развития базидиоспоры должны попасть на листья барбариса, где протекает весенняя фаза развития возбудителя стеблевой ржавчины. После проникновения ростка базидиоспоры в ткань листа сначала появляются оранжевые пятна, образованные гипертрофированной тканью листа, пронизанной по межклетникам мицелием гриба с гаусториями, внедрившимися в клетки. Гифы состоят из одноядерных клеток с оранжевыми каплями масла и принадлежат к гаплоидной стадии развития гриба. На таком мицелии закладываются кувшиновидные спороношения – спермогонии (пикниды, пикнии), в которых развиваются спермации (пикнидоспоры, пикниоспоры). Спермации вместе с выделяющейся сладковатой жидкостью выносятся на поверхность листа и переносятся насекомыми на другие спермогонии (сперматизация). Там они прорастают в гаплоидный мицелий, и его гифы, срастаясь с гифами другого полового знака, образуют дикариотический мицелий.

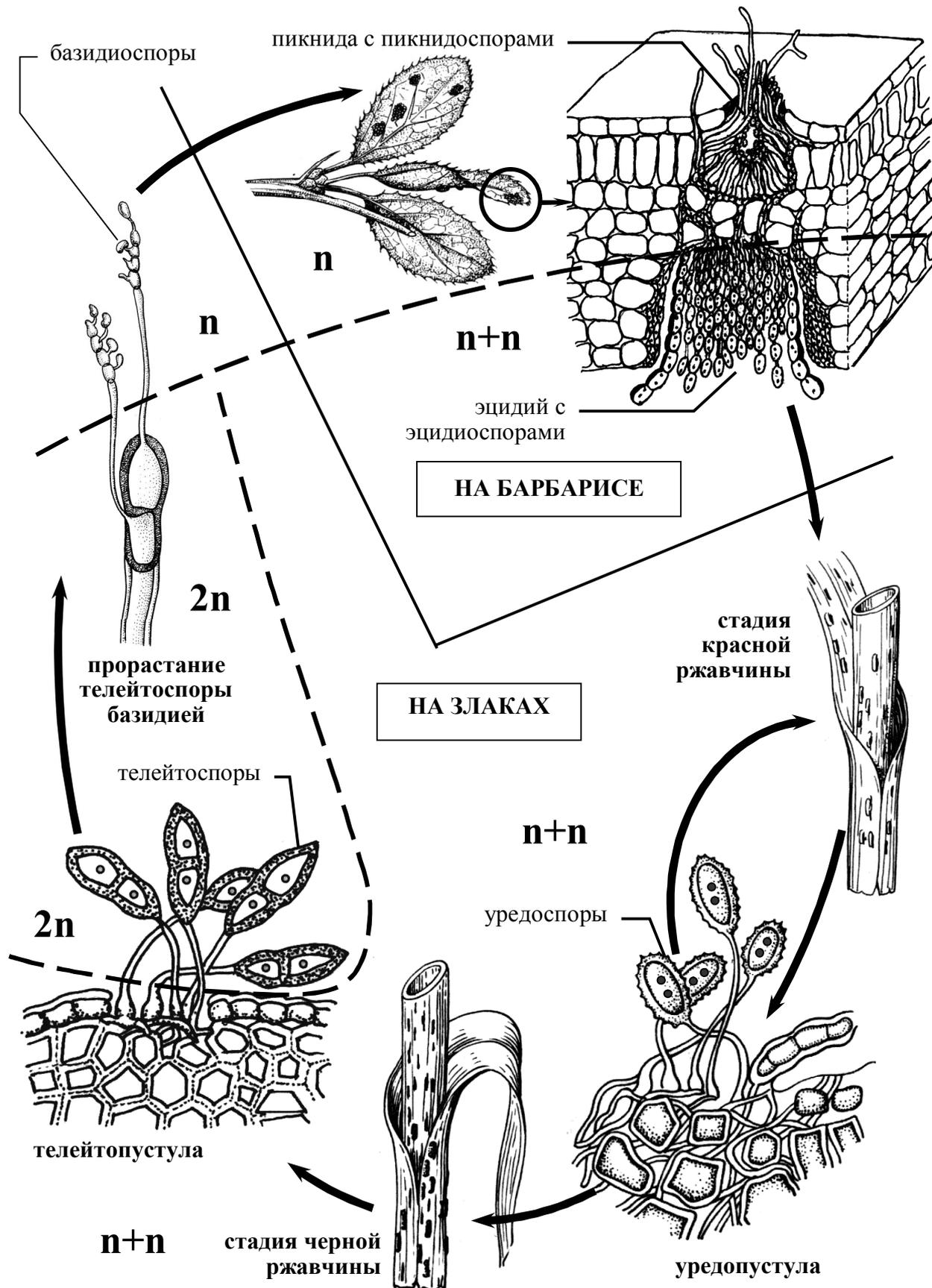


Рисунок 32 – Схема жизненного цикла стеблевой ржавчины злаков (*Puccinia graminis*)

Такой мицелий прорастает через толщу листа на его нижнюю сторону и образует зачатки эцидиального дикарионтического спороношения. Эцидии (эции) первоначально дифференцируются на две части: стерильную, сложенную из крупных, бедных содержимым пузыревидных клеток, и плодущую, сложенную из гиф, богатых цитоплазмой. На гифах дифференцируются базальные клетки, которые начинают отшнуровывать на своем конце цепочку материнских клеток эцидиоспор. Материнская клетка эцидиоспоры делится (каждая) на две двухъядерные неравные по объему клетки. У концевой, более крупной клетки, вырабатывается толстая оболочка, и она превращается в эцидиоспору (эциоспоры), промежуточная клетка остается тонкостенной и позднее разрушается.

Округлые двухъядерные эцидиоспоры по мере созревания выпадают из урновидного эцидия, и распространяются по воздуху. Заражать барбарис они не могут и для дальнейшего развития должны попасть на листья или стебли злаков. На злаках эцидиоспоры прорастают мицелием, который проникает через устьица в ткани, где формируется межклеточный дикарионтический мицелий с гаусториями. На таком двухъядерном мицелии развивается летнее спороношение гриба – уредопустулы с уредоспорами. Каждая уредоспора сидит на клетке-ножке. Под давлением уредоспороношений эпидермис листа или стебля разрывается, обнажая желтые, бурые, кирпично-красные или оранжевые подушечки уредоспор – то, что называется красной ржавчиной.

Уредоспоры рассеиваются в воздухе и могут снова заражать злаки. Прорастая, они развивают дикарионтический мицелий, проникающий через устьица в ткани растений. Через несколько дней снова образуются уредоспоры, вызывающие новые заражения растений. Таких новых поколений уредоспор за лето может быть до десяти. Чем быстрее проходит период от заражения до возникновения нового поколения уредоспор, тем сильнее развивается на злаках ржавчина.

По мере истощения питательного субстрата (растения) на том же дикариотическом мицелии возникают новые спороношения – телейтопустулы (телии) с телейтоспорами, или зимними спорами. У возбудителя стеблевой ржавчины они двухклеточные, сидят на ножке, каждая из клеток первоначально имеет по два ядра, позднее сливающихся в одно диплоидное ядро. Оболочки телейтоспор толстые, темно-бурые, с одной ростковой порой в каждой клетке. При поражении злаков стеблевой ржавчиной к концу вегетации подушечки телейтоспор покрывают стебли и листовые влагалища черными продольными

полосами: наступает стадия черной ржавчины. Телейтоспоры возбудителя стеблевой ржавчины служат для перезимовки гриба, прорастая лишь после периода покоя. Зимуют они на стерне или соломе (в скирдах), а на диких злаках также на стоящих зимующих стеблях. Весной каждая клетка телейтоспоры прорастает четырехклеточной базидией.

Таким образом, в цикле развития возбудителя стеблевой ржавчины наблюдается пять типов спороношений: пикниды с пикноспорами, эцидии с эцидиоспорами, уредопустулы с уредоспорами, телейтостулы с телейтоспорами, базидии с базидиоспорами. Происходит чередование гаплоидной, дикарионтической и диплоидной ядерных фаз. Все спороношения закладываются эндифитно, внутри тканей, между эпидермисом и кутикулой. Содержащиеся в них споры освобождаются через разрыв тканей растения.

Одни виды ржавчинных грибов имеют все типы спороношений (полный цикл развития), другие – только некоторые (неполный, или сокращенный, цикл развития). Считается, что неполноцикловые формы ржавчинных грибов произошли от полноцикловых форм путем редукции отдельных типов спороношения. Виды, весь цикл развития которых проходит на одном растении, называются однодомными, а виды, для которых характерно наличие двух хозяев в жизненном цикле, разнодомными или двудомными.

Неблагоприятные зимние условия ржавчинные грибы переносят в виде телейтостадии, ряд видов может зимовать в уредостадии, а некоторые – в виде мицелия.

Другими представителями ржавчинных грибов являются пукциния скрытая (*Puccinia recondita*) – возбудитель бурой (листовой) ржавчины ржи и пшеницы, ржавчина малины (*Phragmidium rubidaea*), ржавчина рябины и ветреницы (*Ochrospora sorbi*) ржавчина льна (*Melampsora lini*), ржавчина сосны (*Melampsora pinitorqua*).

Материалы и оборудование. Сухие и фиксированные плодовые тела трутовых грибов, белого гриба, красного мухомора, веселки и других представителей базидиомицетов. Гербарные образцы листьев барбариса, листьев и стеблей злаков, пораженных ржавчиной. Микроскопы МБР – 1Е, препаровальные иглы, чашки Петри, пинцет, предметные и покровные стекла, склянки с водой, пипетки, фильтровальная бумага, таблицы.

Цель: рассмотреть общую характеристику и принципы классификации отдела базидиомицетовые, познакомиться с особенностями ти-

пичных представителей классов базидиомицеты и телиомицеты.

Задания

1 Ознакомиться с систематическим положением объектов исследования. **Записать систематику:**

Отдел базидиомиктовые – *Basidiomycota*;

Класс базидиомицеты – *Basidiomycetes*;

Афилофороидные гименомицеты;

Порядок полипоральные – *Polyporales*;

Вид трутовик настоящий – *Fomes fomentarius*;

Агарикоидные гименомицеты;

Порядок болетальные – *Boletales*;

Вид белый гриб – *Boletus edulis*;

Порядок агарикальные – *Agaricales*;

Вид мухомор красный – *Amanita muscaria*;

Гастеромицеты;

Порядок веселковые – *Phallales*;

Вид веселка обыкновенная – *Phallus impudicus*;

Класс телиомицеты или ржавчинные (*Teliomycetes, Uredinomycetes*);

Порядок ржавчинные – *Uredinales*;

Вид пукциния злаковая – *Puccinia graminis* –

возбудитель стеблевой ржавчины злаков.

2 Рассмотреть и **зарисовать плодовое тело трутовика**, определить его возраст, **зарисовать продольный разрез плодового тела**.

3 Рассмотреть и **зарисовать внешний вид шляпочного плодового тела мухомора**, обозначив на рисунке ножку, шляпку, гименофор, остатки общего и частного покрывала, грибницу. Сделать поперечный срез пластинчатого гименофора. Под микроскопом изучить и **зарисовать строение гимениального слоя**, обозначив на рисунке базидии и базидиоспоры, псевдопарафизы и цистиды, субгимениальный слой и траму.

4 Рассмотреть и **зарисовать внешний вид плодового тела белого гриба**, отметить ножку, шляпку, гименофор, грибницу. Сделать бритвой тонкий поперечный срез трубчатого гимения, приготовить препарат и рассмотреть под микроскопом. **Зарисовать поперечный разрез трубчатого гимения. Составить схему жизненного цикла агариковых грибов** с указанием ядерных фаз.

5 Изучить и **зарисовать внешний вид плодового тела веселки обыкновенной**. На рисунке обозначить перидий, рецептакул, ячеистую шляпку с глебой, корневидный шнур мицелия.

6 Разобрать цикл развития и способы заражения растений ржавчинными грибами на примере возбудителя стеблевой ржавчины злаков. На гербарных образцах листьев барбариса, листьев и стеблей злаков рассмотреть в лупу спороношения гриба. Составить и *зарисовать* схему жизненного цикла пукцинии злаковой.

Вопросы для самоконтроля

- 1 Дайте характеристику отдела базидиомикотомые.
- 2 Приведите принципы систематики базидиомикотомых
- 3 Охарактеризуйте гименомицеты, назовите основных представителей и опишите их строение и развитие.
- 4 Перечислите характерные признаки гастеромицетов, укажите представителей данной группы и их особенности.
- 5 Опишите цикл развития линейной ржавчины злаков.
- 6 Продолжите заполнение таблицы 1 «Общая характеристика классов грибов»

Занятие 7

Класс устомицеты, или головневые грибы (*Ustomycetes*)

- 1 Общая характеристика класса устомицеты
- 2 Основные представители порядка устилягинальные
- 3 Основные представители порядка тиллециальные

1 Общая характеристика класса устомицеты

Класс устомицеты, или головневые грибы (*Ustomycetes*, или *Ustilaginomycetes*) включает базидиальные грибы, у которых отсутствует плодовое тело, базидии вырастают из толстостенной покоящейся клетки – устоспоры или телиоспоры (телиоспора по месту в жизненном цикле и ядерной фазе соответствует телейтоспоре ржавчинных грибов, зачастую между этими названиями ставится знак равенства). Данные споры являются фактором заражения растений, у большинства видов служат для перенесения неблагоприятных условий (в том числе для перезимовки).

Половой процесс представителей класса устомицеты протекает в виде копуляции базидиоспор, продуктов их почкования или в виде копуляции гаплоидных клеток базидии (без образования базидиоспор). В результате копуляции образуется дикарионтический мицелий. Появление таких форм полового процесса обусловлено паразитическим образом жизни головневых грибов и, как следствие, максимальной редукцией нежизнеспособных в этих условиях гаплоидных стадий. Данный тезис подтверждает тот факт, что полученные на стерильных искусственных средах головневые грибы существуют в гаплоидном состоянии.

Головневые грибы поражают цветки (тычинки, завязи), семена, вызывая их разрушение, а также листья и стебли, иногда корни, на которых появляются характерные вздутия в виде полос или галлов темного цвета. Иногда наблюдается деформация всего растения или отдельных его органов. Характерным признаком заболеваний, вызываемых представителями данного порядка, является образование и скопление массы черных головневых спор, которые выглядят как обугленные (отсюда название заболевания – «головня»).

Мицелий головневых грибов распространяется по межклетникам тканей зараженных растений, проникая в клетки при помощи гаусто-

рий. Мицелий двухъядерный (дикарионтический). Перед спорообразованием мицелий начинает усиленно ветвиться, затем распадается на отдельные клетки, из которых образуются двухъядерные головневые споры (телиоспоры) с более или менее утолщенной темноокрашенной, гладкой, бородавчатой, шиповатой или сетчатой оболочкой. Споры одноклеточные, одиночные или соединены по 2–3 и более спор (споррокучки). Телиоспоры чрезвычайно жизнестойки и могут сохранять способность к прорастанию в течение 20 и более лет. При прорастании двухъядерной телиоспоры вначале осуществляется кариогамия, а затем мейоз.

Класс насчитывает около 1 200 видов, в Беларуси известно более 100 видов. Представители данного класса приносят вред культурным злакам, могут приводить к большим потерям урожая.

Головневые грибы принято делить на два порядка: устилягинальные (*Ustilaginales*) и тиллециальные (*Tilletiales*). В последнее время к классу устомицеты все чаще относят порядок экзобазидиальные (*Exobasidiales*), в более старых системах причисляемый к классу базидиомицеты.

2 Основные представители порядка устилягинальные

В *порядке* устилягинальные (*Ustilaginales*) из телиоспоры (устоспоры) образуется разделенная поперечными перегородками четырехклеточная базидия (или промицелий), по бокам которой формируются базидиоспоры.

Наиболее известным в данном таксоне является род устиляго (*Ustilago*), у представителей которого довольно крупные одиночные темноокрашенные шиповатые, реже гладкие телиоспоры. Грибы, относящиеся к этому роду, поражают главным образом, репродуктивные органы.

Известно более 350 видов рода *Ustilago*, в Беларуси встречается около 40 видов. Наиболее распространены и вредоносны следующие виды: *U. tritici* (возбудитель пыльной головни пшеницы), *U. nuda* (возбудитель пыльной головни ячменя), *U. levis* (возбудитель твердой головни овса), *U. zae* (возбудитель пузырчатой головни кукурузы).

Возбудитель пыльной головни пшеницы (*U. tritici*) разрушает зерна и колоски злака (в колосе, вышедшем из листового влагалища, сохраняются лишь стержень и разрушенные боковые колоски), превращая остальные части колоса в темную пылящую массу телиоспор (рисунок 33).

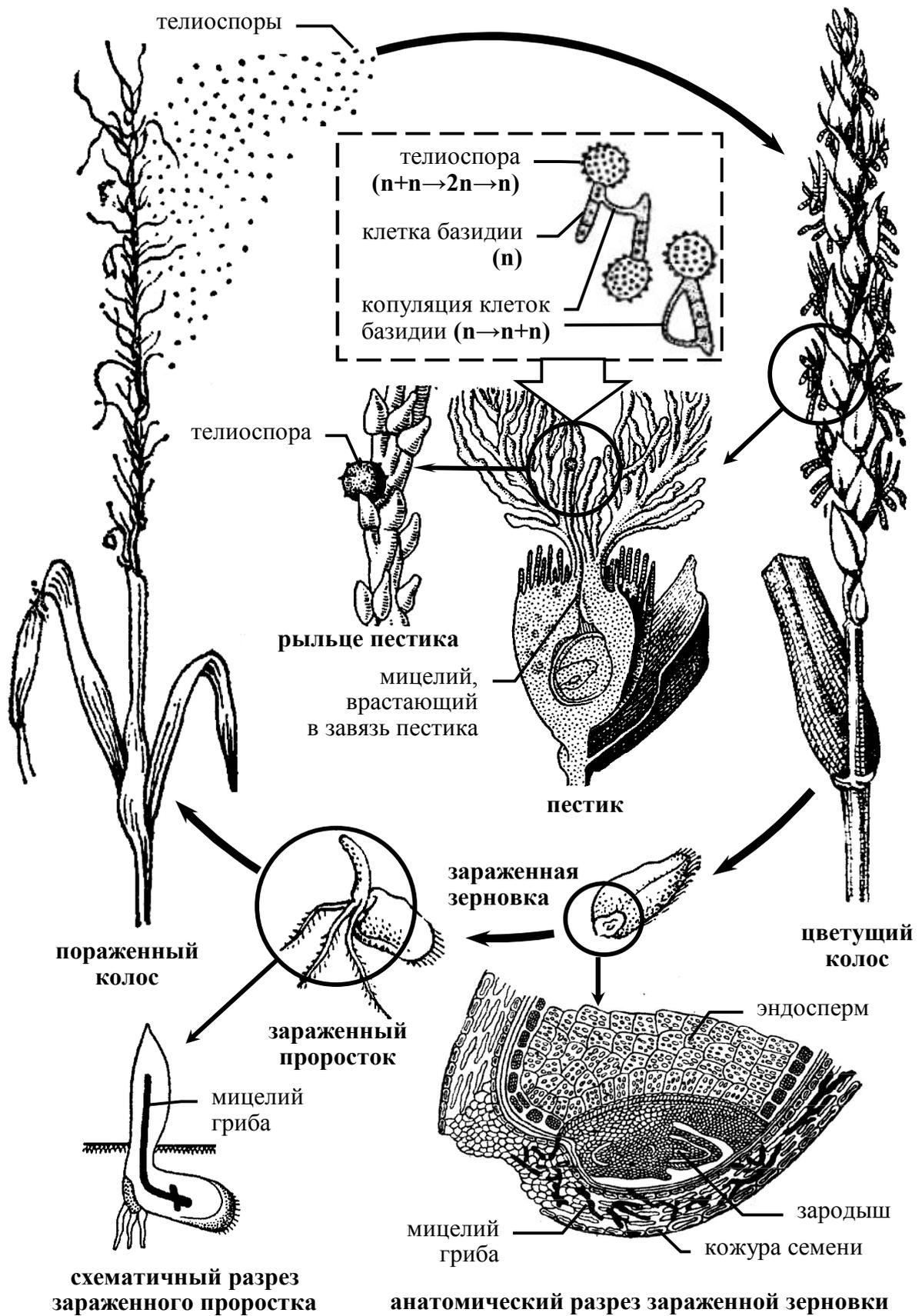


Рисунок 33 – Схема жизненного цикла пыльной головни пшеницы (*Ustilago tritici*), по [2, 5 и 7]

У данного представителя телиоспоры не являются зимующей (покоящейся) стадией, а служат для расселения гриба и прорастают без периода покоя. Они легко переносятся ветром на цветущие в это время колосья, заражая завязи, и, попав на рыльце пестика питающего растения, прорастают четырехклеточной базидией. При прорастании двухъядерной телиоспоры происходит кариогамия, а затем – редукционное деление с формированием гаплоидных ядер. Образования базидиоспор у возбудителя пыльной головки пшеницы не происходит, а дикарион возникает путем перехода ядер из одной клетки базидии в другую либо путем копуляции соседних клеток базидии или клеток соседних базидий. Из клетки базидии, ставшей двухъядерной, вырастает дикариотический мицелий, который по пыльцевой трубке проникает в завязь к зародышу семени. Внешне зараженные семена кажутся нормальными, хотя в тканях эндосперма и в зародыше у них находится мицелий гриба-паразита. В виде мицелия паразит и зимует.

При попадании в почву зараженные семена прорастают, и из них сначала развиваются внешне здоровые растения. Однако по мере дальнейшего развития растения одновременно трогается в рост и мицелий гриба, проникающий в конус нарастания и растущий вместе со стеблем. Так мицелий проникает в образующийся колос, обильно разрастается, разрушает зерна и колоски, не затрагивая только оси соцветия и некоторые колосковые чешуи. Заканчивается вегетация гриба образованием телиоспор, после чего вместо нормального колоса остается темная обугленная ось соцветия.

Таким образом, по сравнению не только со свободноживущими базидиальными грибами, но и другими паразитными наблюдается прогрессивная редукция гаплоидной ядерной фазы, которая в данном случае представлена только клетками базидии. Соответственно, соматогамия заменяется слиянием гаплоидных клеток базидии.

Возбудитель пузырчатой головки кукурузы (*U. zeae*) вызывает местные поражения различных органов растений: междоузлий стеблей, листьев, женских и мужских цветков (рисунок 34). Заражаться могут как молодые, так и взрослые растения, однако у взрослых восприимчивы лишь молодые растущие ткани.

Телиоспоры возбудителя пузырчатой головки кукурузы прорастают четырехклеточной базидией. Базидиоспоры начинают почковаться еще на базидии, образуя цепочки постепенно отпадающих клеток. Клетки эти воздушными течениями переносятся на те или иные органы растений кукурузы, где они копулируют, имея разные половые знаки («+» и «-»).



Рисунок 34 – Пузырчатая головня кукурузы (*Ustilago zeae*) [5]

Возникающий в результате дикариотический мицелий заражает растения. Проникая в ткани, мицелий разрастается, вызывая местные поражения в виде галлов, или вздутий, заполненных телиоспорами паразита. Патологический рост вздутий (опухолей) стимулируют образуемые грибом ростовые вещества. Внутри опухоли мицелий обильно разрастается, разрушая ткань опухоли и распадаясь затем на отдельные телиоспоры. В начале образования опухоли масса спор прикрыта эпидермисом, после разрыва которого споры рассеиваются воздушными течениями. Телиоспоры способны тотчас прорасти, вызывая новые заражения растений.

3 Основные представители порядка тиллециальные

Порядок тиллециальные (*Tilletiales*) включает представителей с одноклеточной базидией-промицелием, на конце которой образуются серповидные или палочковидные базидиоспоры. Базидия одноклеточная, на ее вершине расположены четыре серповидные базидиоспоры, часто уже соединенные копуляционным каналом. Телиоспоры крупные, шаровидные, споровая масса часто с характерным селедочным запахом.

Наиболее распространен из данного порядка род тиллеция (*Tilletia*), включающий около 100 видов. В Беларуси встречается око-

ло 10 видов, самым распространенным видом является *Tilletia caries* – возбудитель твердой головки пшеницы (рисунок 35).

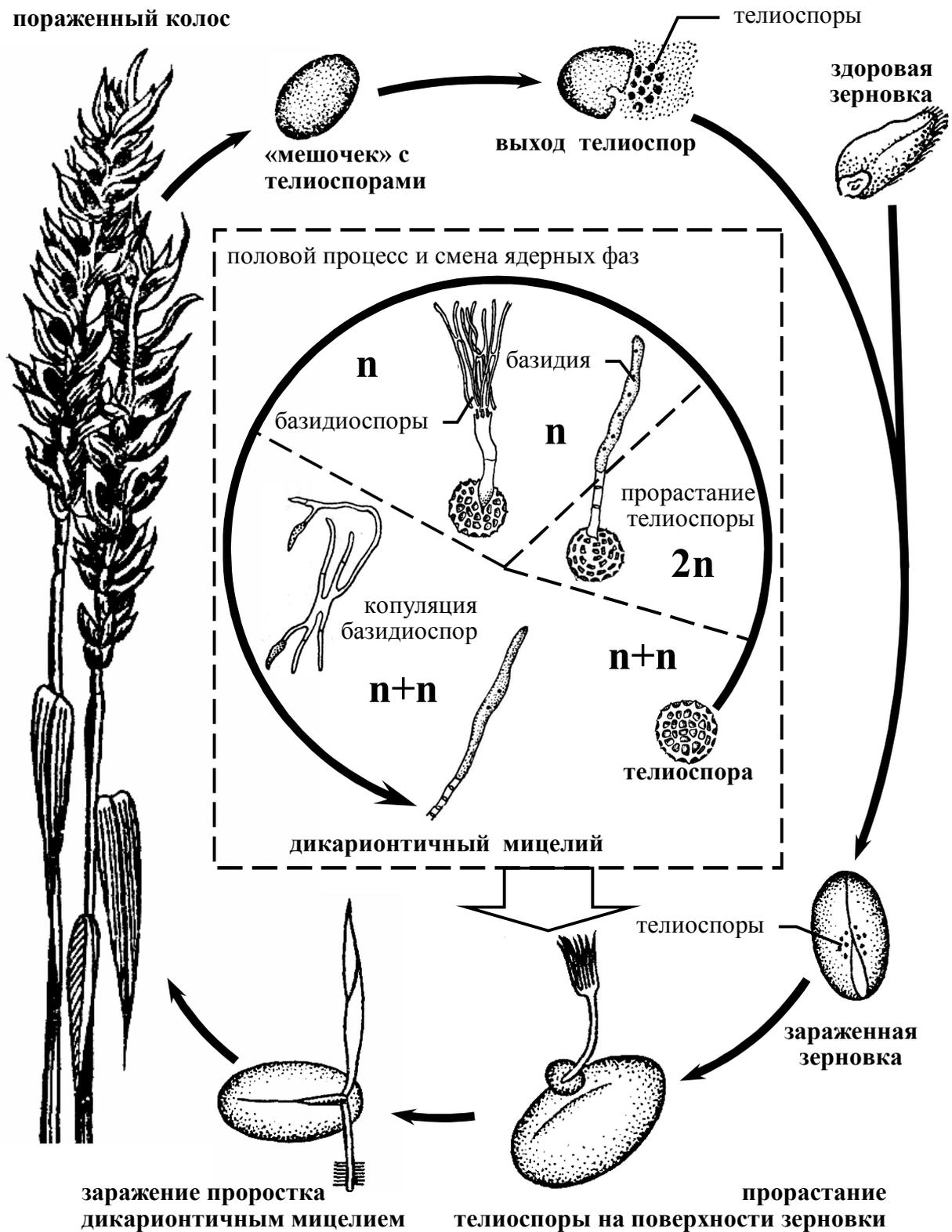


Рисунок 35 – Схема жизненного цикла возбудителя твердой головки пшеницы (*Tilletia caries*), по [2, 5 и 7]

Покоящейся стадией данного гриба-паразита являются телиоспоры, которые прикрепляются к зерновкам в конце периода вегетации растения либо при обмолоте зерновых. Вместе с зерновкой двухъядерные телиоспоры попадают в почву, где весной прорастают в базидию с длинными нитевидными базидиоспорами на вершине. Перед формированием базидий в телиоспорах происходит слияние ядер и редукционное деление. Палочковидные гаплоидные базидиоспоры попарно копулируют между собой через копуляционные мостики. Из образующихся двухъядерных клеток развивается дикарионтичный мицелий, проникающий в конус нарастания проростка, затем по мере развития растения – в завязь пестиков, где поглощает питательные вещества завязи. Мицелий разрастается и вскоре распадается на телиоспоры. Вместо зерновки образуется головневый мешочек, заполненный телиоспорами. При раздавливании околоплодника зерновки становится видна мажущаяся, жирная на ощупь, темно-коричневая масса спор с селедочным запахом, за что болезнь еще называют мокрой или вонючей головней.

Материалы и оборудование. Гербарные образцы здоровых и пораженных головней колосьев пшеницы, ячменя, початка и стебля кукурузы. Микроскопы МБР – 1Е, лупа, препаровальные иглы, чашки Петри, пинцет, предметные и покровные стекла, склянки с водой, пипетки, фильтровальная бумага, книги – «Малый практикум по низшим растениям», таблицы.

Цель: познакомиться с основными представителями класса головневые и ржавчинные грибы, рассмотреть особенности их циклов развития.

Задания

1. Ознакомиться с систематическим положением объектов исследования. **Записать систематику:**

Отдел Базидиомикотомы – *Basidiomycota*;

Класс устомицеты (головневые грибы) –

Ustomycetes (Ustilaginomycetes);

Порядок устилягинальные – *Ustilaginales*;

Вид устиляго пшеничный – *Ustilago tritici* –

возбудитель пыльной головки пшеницы;

Вид устиляго кукурузы – *Ustilago zaeae* –

возбудитель пузырчатой головки кукурузы;

Порядок тиллециальные – *Tilletiales*;

Вид тиллеция пшеничная – *Tilletia caries* –

возбудитель твердой (вонючей) головни пшеницы;

2 Рассмотреть пораженные пыльной головней растения пшеницы, описать внешний вид пораженных растений и изменения пораженных органов. Разобрать и **зарисовать цикл развития пыльной головни пшеницы.**

3 Рассмотреть пораженные твердой головней растения пшеницы, описать внешний вид пораженных растений и изменения пораженных органов. Разобрать и **зарисовать цикл развития твердой головни пшеницы.**

4 Рассмотреть и **зарисовать внешний вид початков кукурузы, пораженных *Ustilago zeae*** (пузырчатая головня кукурузы).

Вопросы для самоконтроля

- 1 Назовите основные признаки усточицетов.
- 2 В каких формах протекает у усточицетов половые процессы?
- 3 Как осуществляется смена ядерных фаз у головневых грибов?
- 4 Охарактеризуйте циклы развития пыльной головни пшеницы.
- 5 Назовите различия между порядками устилягинальные и теллециальные.
- 5 Охарактеризуйте циклы развития твердой головни пшеницы.
- 6 Каковы меры борьбы с головневыми грибами?

Литература

1 Гарибова, Л. В. Основы микологии: морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов / Л. В. Гарибова, С. Н. Лекомцева. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2005. – 220 с.

2 Ботаніка. Водорості та гриби / І. Ю. Костиков [та інш.]. – Київ: Арістей, 2006. – 476 с.

3 Лемеза, Н. А. Малый практикум по низшим растениям / Н. А. Лемеза, А. С. Шуканов. – Мн. : Университетское, 1994. – 228 с.

4 Лемеза, Н. А. Альгология и микология. Практикум : учеб. пособие / Н. А. Лемеза. – Минск: Выш.школа, 2008. – 319 с.

5 Курс низших растений / редкол. : М. В. Горленко [и др.]. – М. : Высшая школа, 1981. – 504 с.

6 Стрельская, О. Я. Низшие растения. Систематика. / О. Я. Стрельская; под ред. Н. А. Дорожкина. – Мн. : Вышэйшая школа, 1985. – 240 с.

7 Жизнь растений: в 6 т. / редкол. : М. В. Горленко (гл. ред.) [и др.]. – М. : Просвещение, 1976. – Т. 2: Грибы. – 479 с.

8 Мюллер, Э. Микология / Э. Мюллер, В. Леффлер. – М. : Мир, 1995. – 343 с.

9 Мир растений / редкол. : А. Л. Тахтаджян (гл. ред.) [и др.]. – М. : Просвещение, 1991. – Т. 2: Грибы. – 480 с.

10 Outline of ascomycota – 2007 [Electronic resource] / Ed. Н. Т. Lumbsch, S. M. Nuhndorf – Myconet, vol. 13. – Mode of access: <http://www.fieldmuseum.org/myconet/outline.asp>. – Date of access: 18.08.2008

11 Горбач, Н. В. Лишайники Белоруссии / Н. В. Горбач. – Мн. : Наука и техника, 1973. – 336 с.

Учебное издание

Собченко Владимир Анатольевич
Храмченкова Ольга Михайловна
Бачура Юлия Михайловна
Цуриков Андрей Геннадьевич

АЛЬГОЛОГИЯ И МИКОЛОГИЯ: Грибы и грибоподобные организмы

**Практическое пособие
для студентов специальности 1 – 31 01 01–02 –
«Биология (научно-педагогическая деятельность)»**

Редактор *В. И. Шкредова*
Корректор *В. В. Калугина*

Лицензия №02330/0133208 от 30.04.04

Подписано в печать 26.05.09 г. Формат 60×84 1/16.

Бумага писчая №1. Гарнитура «Таймс». Усл. печ. л. 5,81.

Уч.-изд. л. 6,35. Тираж 150 экз. Заказ № 109

Опечатано с оригинала-макета на ризографе
учреждения образования

«Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»

Лицензия № 02330/0150450 от 03.02.09

246019, г. Гомель, ул. Советская, 104