

ПЕРМСКИЙ  
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
НАЦИОНАЛЬНЫЙ  
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ  
УНИВЕРСИТЕТ

Л. Г. Переведенцева

# МИКОЛОГИЯ



МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Федеральное государственное автономное  
образовательное учреждение высшего образования  
«ПЕРМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Л. Г. Переведенцева

# МИКОЛОГИЯ

*Допущено методическим советом  
Пермского государственного национального  
исследовательского университета в качестве  
учебного пособия для студентов, обучающихся  
по направлению подготовки бакалавров  
«Биология»*



Пермь 2022

УДК 582.28(075.8)

ББК 28.591я73

П27

**Переведенцева Л. Г.**

П27 Микология [Электронный ресурс] : учебное пособие / Л. Г. Переведенцева ; Пермский государственный национальный исследовательский университет. – Электронные данные. – Пермь, 2022. – 10,01 Мб; 168 с. – Режим доступа: <http://www.psu.ru/files/docs/science/books/uchebnie-posobiya/perevedenceva-mikologiya.pdf>. – Заглавие с экрана.

ISBN 978-5-7944-3784-3

Изложены теоретические вопросы и представлены задания к лабораторным занятиям по курсу «Микология». Рассмотрена современная классификация грибов и грибоподобных организмов, дана характеристика отдельных таксонов, отмечены особенности циклов развития. Значительное внимание уделено значению грибов в экосистемах и хозяйственной деятельности человека. Приведены методические разработки для лабораторных занятий по курсу «Микология».

Предназначено для студентов биологического факультета ПГНИУ по направлению подготовки 06.03.01 «Биология».

УДК 582.28(075.8)

ББК 28.591я73

*Издается по решению ученого совета биологического факультета  
Пермского государственного национального исследовательского университета*

*Рецензенты:* отдел экологии и ресурсоведения растений ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт охотоведения и звероводства имени профессора Б.М. Житкова» (зав отделом, д-р биол. наук, профессор **Т. Л. Егошина**);

доцент кафедры биологии и гигиены животных Пермского государственного аграрно-технологического университета им. ак. Д.Н. Прянишникова, канд. биол. наук, доцент **Т. А. Шилкова**

ISBN 978-5-7944-3784-3

© ПГНИУ, 2022

© Переведенцева Л. Г., 2022

## ПРЕДИСЛОВИЕ

В предлагаемом издании рассмотрены вопросы современной классификации грибов и грибоподобных организмов, их место в системе органического мира. Приведена характеристика разных таксонов грибов, отмечено биоразнообразие, рассмотрены морфологические особенности, строение, образ жизни, циклы развития. Значительное внимание уделено вопросам экологии, роли грибов в экосистемах, использования их в хозяйственной деятельности человека.

Пособие будет способствовать освоению студентами довольно сложного материала о грибах, позволит им ориентироваться в научной, научно-популярной литературе, в массе информации, имеющейся в интернете.

Особенностью пособия является включение разработанной системы лабораторных занятий, на которых у студентов формируются умения и навыки изготовления микропрепаратов и их анализа, работы с коллекционным материалом, освоение методики создания биологического рисунка. С этой целью на занятиях ведется зарисовка микропрепаратов и других объектов изучения. Далее студентами проводится сравнительный анализ, делаются выводы.

Дополнительно сообщаются информационные материалы, где изложены некоторые факты о рассматриваемых представителях, приведены иллюстрации, что поможет студентам соотнести внешний вид живых и коллекционных образцов.

Для подготовки к занятиям в каждой теме имеются задания и вопросы, ответы на которые в значительной степени можно почерпнуть из теоретической части пособия.

Все замечания по материалам учебного пособия «Микология» будут с благодарностью приняты автором и учтены в дальнейшем.

# 1. СИСТЕМАТИКА И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ГРИБОВ

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

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

**Грибы чрезвычайно трудны для систематики** по ряду причин:

1. У грибов, в отличие от высших растений, невелико разнообразие морфологических признаков. Особенно это касается вегетативной части таллома. Имея перед собой лишь мицелий гриба, трудно установить принадлежность его даже к отделу. Например, у сумчатых и базидиальных грибов мицелий с перегородками (септы). Отличие лишь в том, что у базидиальных грибов (обычно, но не всегда) над перегородкой образуется вырост – **пряжка**.

2. Грибы часто обладают одинаковым строением в результате **конвергентного** сходства, например, в результате паразитического образа жизни. На схеме (рисунок 1) показано, что виды А, В, С в онтогенезе формируют похожие стадии развития D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub>, D<sub>3</sub>.

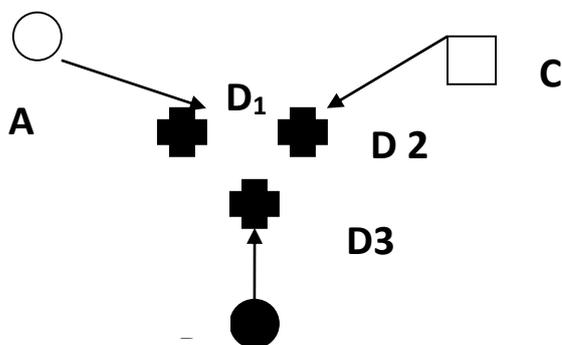


Рисунок 1 – Конвергентное сходство

3. Особый тип эволюционного процесса (**симгенез**). В результате этого процесса в ходе эволюции объединяются геномы организмов (A + B), относящихся даже к разным царствам. Новый организм (C) дает начало новой эволюционной линии (рисунок 2).

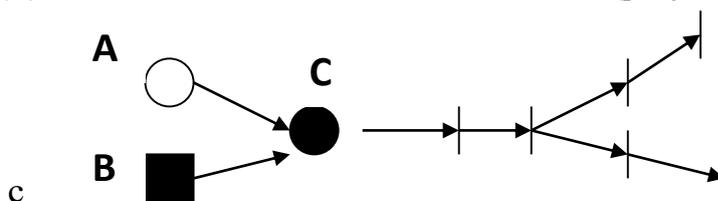


Рисунок 2 – Упрощенная схема симгенеза

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

### Методы изучения грибов

На разных этапах развития систематики грибов преобладали определенные методы их изучения, обусловленные уровнем знаний и развитием техники:

1. До XX века наиболее распространенным методом, используемым в построении классификационных систем, был сравнительно-морфологический.

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

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

4. Знание различий биохимического состава грибов используется в хемотаксономии. Учитывается состав полисахаридов клеточной стенки, путь синтеза лизина и др.

5. С 90-х годов XX века в построении систем используется молекулярная систематика (геносистематика), основанная на определении нуклеотидной последовательности определенных генов. Методы геносистематики имеют как положительные, так и отрицательные черты. Положительным является то, что они объективны, воспроизводимы, на молекулярном уровне редко возникает конвергенция, что позволяет проверить гипотезы филогенетических связей. Отрицательной оказывается тенденция судить об эволюции организмов по результатам исследования эволюции отдельных генов (18 S и 28 S РНК).

### Номенклатура и таксономические категории грибов

В названиях грибов, так же, как и в названиях других организмов, используется бинарная номенклатура, предложенная К. Линнеем. Основной единицей в систематике является вид. Каждый вид имеет научное название, состоящее из 2 слов, обозначающих родовую принадлежность и видовой эпитет. Кроме того, нередко есть народные названия, которых у организма может быть множество, что часто приводит к путанице. Например, *Leccinum scabrum* (Bull.: Fr.) S.F. Gray (первое слово – род, а все вместе – вид) – обабок обыкновенный. По-русски этот гриб называется березовик, подберезовик, обабок. После названия вида написаны сокращенные фамилии авторов. В скобках указан автор, который впервые обнаружил видовое название гриба. За скобками указывается автор, который произвел изменения и предложил данную комбинацию видового и родового названия. Существует Международный кодекс ботанической номенклатуры (МКБН), в котором детально разработаны правила наименования растений и грибов.

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

Таблица 1 – Таксономическая характеристика *Leccinum scabrum* (Bull.: Fr.) S.F. Gray

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

Кроме перечисленных выше основных таксономических рангов (вид, род, семейство, порядок, класс, отдел, царство) в сложных системах используются такие категории, как подцарство, подотдел, подкласс, подпорядок, подсемейство, подрод. У вида могут быть разновидности (*Varietas*), формы (*Forma*). При необходимости царства объединяют в надцарства (империи), отделы – в надотделы, классы – в надклассы и т. д.

## 2. МЕСТО ГРИБОВ В СИСТЕМЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Практически все живые организмы можно разделить по структурно-морфологическому строению на 2 группы (в разных системах их называют домены, империи, надцарства): прокариоты (доядерные) и эукариоты (ядерные).

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

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

Другой принцип классификации организмов – эколого-трофический. В соответствии с ним выделяют царства: растения, животные, грибы. К растениям относятся **автотрофные** (фотосинтезирующие) организмы. В экосистемах они являются **продуцентами**. К животным относятся **зоотрофные** организмы, питающиеся другими организмами. Они составляют группу **консументов**. Для грибов характерно **осмотрофное** питание (поглощение веществ всем телом). Они являются **редуцентами**.

Примером вышеизложенного подхода к построению классификационных систем являются системы Р. Уиттекера [75] – 2 надцарства, 5 царств – и А. Л. Тахтаджяна [38] – 2 надцарства, 4 царства. Система Р. Уиттекера, усовершенствованная Л. Маргелис [25], показана в упрощенном варианте на рисунке 3.

К прокариотам относится царство монеры – *Monera*. Эукариоты объединяют 4 царства: растения, животные, грибы, отличающиеся разными способами питания (фототрофный, зоотрофный, осмотрофный), различными способами развития, и царство протоктисты (*Protoctista*) или протисты (*Protista*), где сосредоточены организмы простого строения, имеющие, чаще всего, жгутиковые стадии в цикле развития. Перечисленные на схеме отделы организмов, относящиеся к протистам, ранее рассматривались в составе царства Грибы. Некоторые из них (*Oomycota*, *Hyphochytridiomycota*, *Labirintulomycota*) имеют мицелиальные талломы, а также другие морфологические структуры, сходные с грибами. Поэтому их называют **грибоподобными протистами, грибоподобными организмами, псевдогрибами**. Таким образом, грибы (в традиционном понимании) рассредоточены в 2 царствах (протисты и грибы).

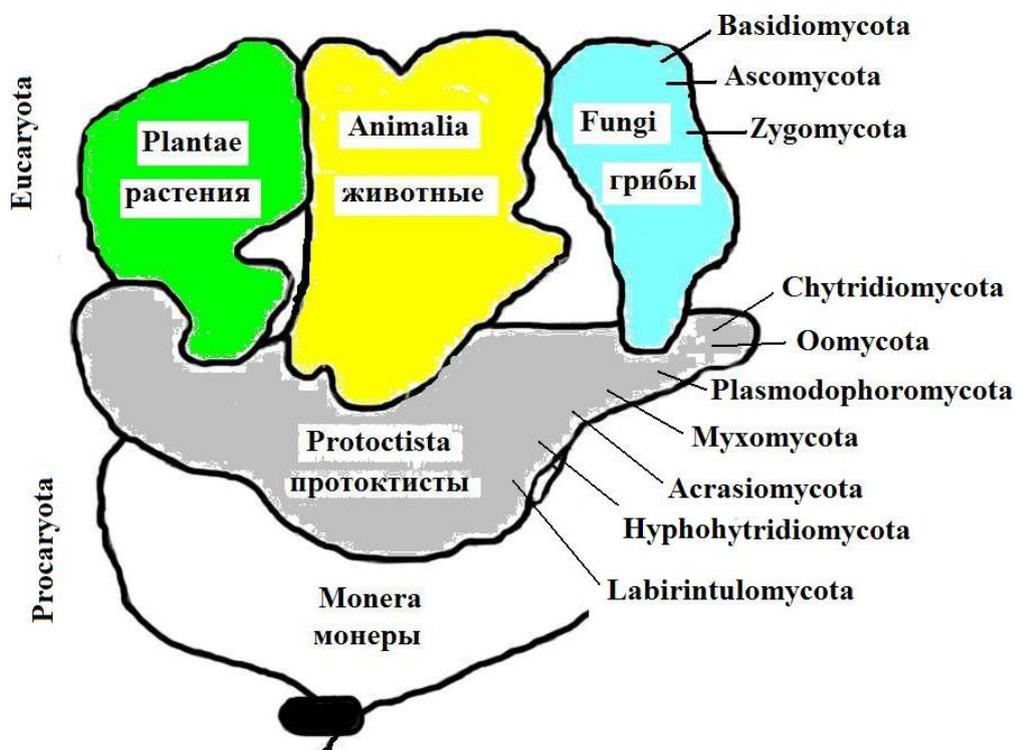


Рисунок 3 – Схема строения органического мира (упрощенный вариант)

В более поздних системах грибы входят в состав нескольких царств. Так, Т. Кавалье-Смит [50] предложил систему органического мира, состоящую из 2 надцарств и 6 царств.

Прокариоты содержат одно царство (*Bacteria*), а эукариоты распределены между пятью царствами (*Animalia*, *Protozoa*, *Fungi*, *Chromista*, *Plantae*). Организмы, ранее относившиеся к царству *Mycota* (грибы – в традиционном понимании), входят в состав трех царств: *Fungi* (собственно грибы), *Chromista* (хромисты, куда относятся и многие водоросли), *Protozoa* (простейшие животные). Разделение грибов по трем царствам основано на ряде признаков (состав клеточной стенки, путь синтеза лизина, подвижность в вегетативном состоянии, строение зооспор и гамет), что соответствует их происхождению тремя самостоятельными эволюционными линиями.

Современные системы во многом базируются на данных молекулярной биологии, электронной микроскопии, биохимии. Количество надцарств (империй) и царств в этих системах сильно варьируется и порой достигает десятков [21]. Особенностью этих систем является то, что в состав даже одного царства входят растения (водоросли), животные (простейшие) и грибы. Заслуживает внимания система организмов Adl S.M. et al. [45], над совершенствованием которой работают многие ученые-эволюционисты. На схеме (рисунок 4) авторами принята иерархическая система без формальных ранговых обозначений.

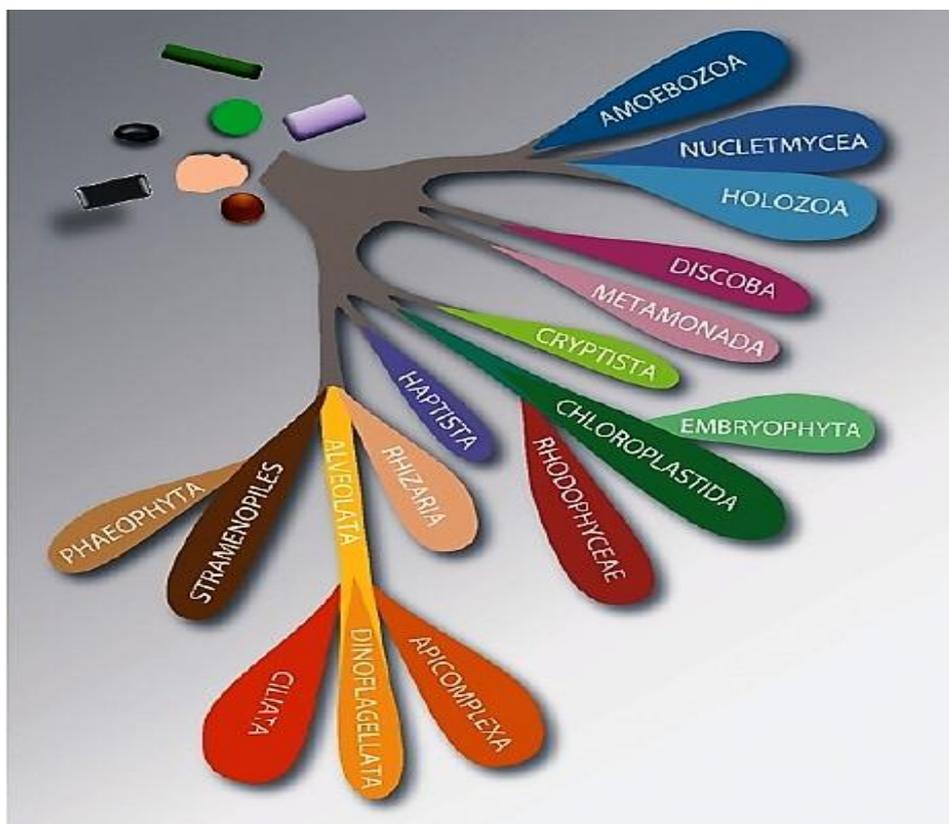


Рисунок 4 – Разнообразие эукариотных протистов [45]

Таким образом, параллельно сосуществуют разные классификации. В отношении грибов (в широком смысле) мы придерживаемся Международной базы данных Мусобанк [63].

### Царство *Protozoa* – Простейшие животные

Отделы: *Mухомycota* – миксомикота (слизевики);

*Plasmodiophoromycota* – плазмодиофоромикота (паразитические слизевики) и др.

### Царство *Chromista* – Хромисты

Отделы: *Оомycota* – оомикота и др.

### Царство *Fungi, Mycota* – грибы

Отделы: *Chytridiomycota* – хитридиомикота; *Olpidiomycota* – ольпидиомикота; *Mucoromycota* – мукоромикота (= *Zygomycota*); *Entomophthoromycota* – энтомофторомикота; *Glomeromycota* – гломеромикота; *Ascomycota* – аскомикота, сумчатые грибы; *Basidiomycota* – базидиомикота (базидиальные грибы) и др.

### 3. ЦАРСТВО ХРОМИСТА – *CHROMISTA*

К царству относятся несколько отделов, в том числе отдел *Ochrophyta* («водоросли») и отдел *Oomycota* (грибоподобные организмы).

#### ОТДЕЛ *ООМУСОТА* – *ООМИКОТА*

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

#### Характеристика отдела

- Тип питания – осмотрофный.
- Вегетативное тело в виде хорошо развитого несептированного мицелия с апикальным ростом.
- Состав клеточной оболочки специфичен, включает целлюлозу и глюканы. Иногда имеется хитин.
- Кристы митохондрий – трубчатые. В клетке присутствуют диктиосомы.
- Особенности химического состава клетки – синтез лизина по типу растений (через диаминопальмелат), не синтезируют сахароспирты и стероиды, имеют специфические ферменты.
- Запасные вещества – миколаминарин,  $\beta$ -глюкан.
- Среда обитания – вода, почва, наземная сфера.
- Наличие жгутиковых стадий в стадии размножения – гетероконтные, гетероморфные, двужгутиковые зооспоры.
- Вегетативное размножение – фрагментация.
- Бесполое размножение осуществляется с помощью гетероконтных и гетероморфных двужгутиковых диплоидных зооспор (один жгутик перистый, направлен вперед, другой – гладкий, направлен назад), у наземных видов имеются конидии. Зооспоры образуются в зооспорангиях, которые могут функционировать неоднократно, так как внутри материнского зооспорангия могут формироваться новые зооспорангии.
- Половое размножение хорошо выражено. Половой процесс – своеобразная оогамия. Антеридии представляют собой цилиндрические выросты мицелия, располагающиеся под оогониями. Оогонии обычно образуются терминально. Содержимое антеридия не дифференцируется на гаметы, переливается в оогоний, имеющий одну или несколько яйцеклеток. В жизненном цикле преобладает диплоидная стадия. Мейоз гаметический. Цикл развития – диплонты. Мейоз гаметический.
- Важнейшие экологические группы – сапротрофы, паразиты. По биологическим и экологическим особенностям оомицеты являются гетерогенным отделом, в котором: 1) прослеживается переход от водного существования к наземному; 2) происходит замена зооспор конидиями; 3) усиливается зависимость от субстрата; 4) наблюдается переход от облигатного сапротрофизма к облигатному паразитизму.
- Значение в хозяйственной деятельности человека – поражение сельскохозяйственных культур, ущерб в рыбном хозяйстве. Некоторые оомицеты широко распространены, например, представители пор. *Saprolegniales* (сапролегниальные), пор. *Peronosporales* (пероноспоральные).
- Принципы классификации. В отделе выделяется несколько классов, из которых наиболее представлен класс *Oomycetes*. Подразделение на порядки основано на отличительных особенностях бесполого размножения. Далее приведена характеристика наиболее распространенных порядков, семейств и родов.

## Класс *Oomycetes* – оомицеты (некоторые порядки)

- Порядок Pontismatales – понтисматальные, сем. *Diatomophthoraceae* – диатомофторовые: *Diatomophthora* – диатомофтора.
- Порядок Saprolegniales – сапролегниальные, сем. *Saprolegniaceae* – сапролегниевые: *Saprolegnia* – сапролегния, *Achlya* – ахлия.
- Порядок Pythiales – питиальные, сем. *Pythiaceae* – питиевые: *Pythium* – питиум.
- Порядок Peronosporales – пероноспоральные, сем. *Peronosporaceae* – пероноспоровые: *Phytophthora* – фитофтора, *Peronospora* – пероноспора, *Plasmopara* – плазмопара.

### Порядок *Pontismatales* – понтисматальные

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

#### ▲ Сем. *Diatomophthoraceae* – диатомофторовые

Род *Diatomophthora* – диатомофтора. Типичный представитель – *Diatomophthora perforans* (= *Ectrogella perforans*) – диатомофтора перфорирующая. Таллом неразветвленный, трубчатый или округлый, имеет целлюлозную оболочку, развивается внутри клеток хозяина. Затем, при истощении пищевого ресурса, таллом превращается в зооспорангий. В основном паразитируют на морских диатомовых водорослях. Даже кремнеземный панцирь диатомовых водорослей не является препятствием для диатомофторы. При массовом поражении диатомовых водорослей может погибнуть до 75 % популяции.

### Порядок *Saprolegniales* – сапролегниальные

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

▲ Сем. *Saprolegniaceae* – сапролегниевые. Грибы с хорошо развитым мицелием, давно стали объектами различных экспериментов по выяснению условий, способствующих вегетативному росту, бесполому размножению, половому процессу. Грибы можно «выманить» из прудовой воды на трупы мух, куриный белок, куколки муравьев. Через несколько дней на этих субстратах появляется белый пушок, состоящий из гиф сапролегниевых грибов. Некоторые виды паразитируют на беспозвоночных животных, икре рыб, лягушек, на водорослях, корнях высших наземных растений. Могут вызывать заболевание рыб – *сапролегниоз*.

Род *Saprolegnia* – сапролегния. Виды этого рода широко распространены в природе, паразитируют на мальках рыб. В цикле развития наблюдается два ядерных состояния ( $n$  и  $2n$ ). Преобладает диплоидная стадия, гаплоидны лишь гаметы (или ядра в антеридиях). Мейоз гаметический (рисунок 5).

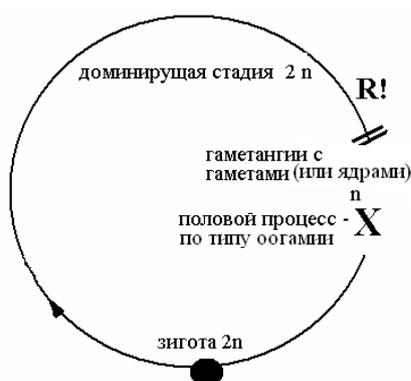


Рисунок 5 – Схема цикла развития грибов с доминирующей диплоидной стадией ( $n, 2n$ )

### Цикл развития *Saprolegnia* – сапролегния

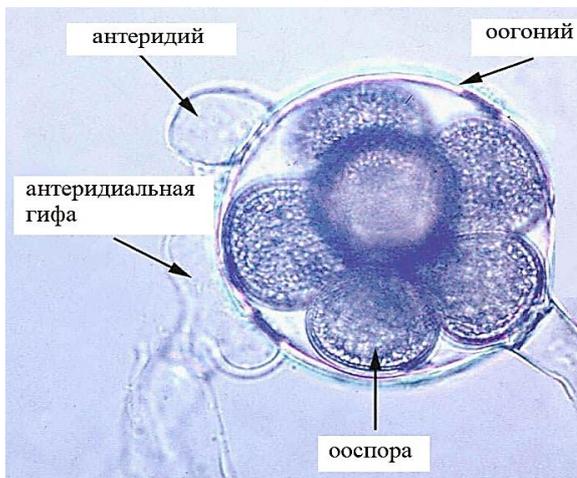
**Бесполое размножение.** Пораженная рыба становится вялой, а на теле рыбы образуется ватообразный пушистый мицелий (рисунок 6, *а*). На диплоидном мицелии образуются зооспорангии (рисунок 6, *б*), с грушевидными зооспорами, имеющими 2 гетероморфных (один гладкий, другой перистый) жгутика практически одинаковой длины, расположенных на переднем конце (**I** расселительная стадия). В оболочку пустого старого зооспорангия может вращать новый зооспорангий. Зооспоры выходят в воду, через некоторое время теряют жгутики, окружаются оболочкой и впадают в состояние покоя. Впоследствии протопласт покидает оболочку споры. Вновь образующаяся зооспора приобретает почковидную форму с двумя боковыми гетероморфными жгутиками (**II** расселительная стадия). Наличие двух разных расселительных стадий, связанных со способностью зооспор впасть в состояние покоя, а затем вновь прорастать, называется **дипланетизм**. Поскольку споры могут самостоятельно передвигаться, способствуя расселению вида, то их называют «**бродяжки**». Явление, при котором жгутики перемещаются с переднего конца на боковую сторону зооспор, называется **диморфизм**.

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

**Половое размножение.** При половом размножении на диплоидном мицелии формируются органы полового размножения – оогонии и антеридии. Оогонии имеют шаровидную форму, отчлениваются от гиф перегородкой (рисунок 6, *в*).



*а*



*в*



*б*

Рисунок 6 – *Saprolegnia*: *а* – внешний вид пораженной рыбы [71]; *б* – зооспорангий [58]; *в* – органы полового размножения [57]

Антеридии обычно цилиндрической формы. Содержимое оогониев **редукционно** делится с образованием, чаще всего, нескольких гаплоидных яйцеклеток. Содержимое антеридиев также **редукционно** делится, но гаметы не формируются, а образуются гаплоидные ядра (мейоз гаметический, смены поколений нет). Содержимое антеридиев переливается в оогоний, происходит оплодотворение. Зигота окружается двойной клеточной стенкой и превращается в ооспору. После периода покоя ооспора прорастает спорангием или гифами.

Схематично цикл развития изображен на рисунке 7.

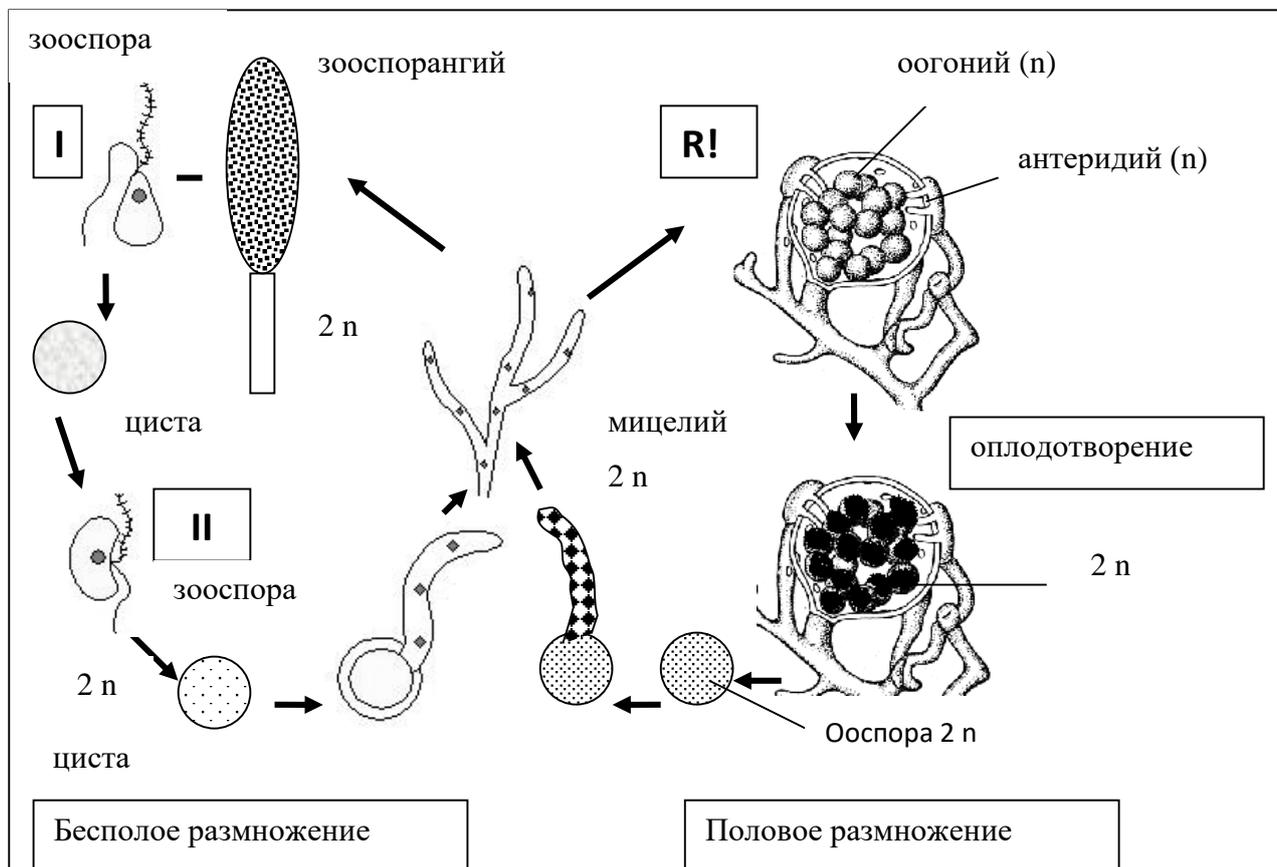


Рисунок 7 – Схема цикла развития *Saprolegnia* (пояснения в тексте)

Меры борьбы – содержание водоемов в аэрируемых условиях. Большое значение имеет чистота воды. Больным рыбам в аквариумах рекомендуют делать ванны с раствором поваренной соли, марганцовокислого калия, метиленовой сини, используют фунгициды.

**Род *Achlya* – ахлия.** Грибы этого рода часто встречаются вместе с сапролегнией как паразиты икры и рыбы, имеют похожий цикл развития, но стадия зооспор грушевидной формы довольно кратковременна.

### Порядок *Pythiales* – питиальные

Питиальные грибы широко распространены в природе, обнаружены в разных точках земного шара. К ним относятся сапротрофы и паразиты растений.

#### ▲ Сем. *Pythiaceae* – питиевые

**Род *Pythium* – питиум.** Грибы обитают в воде и почве, имеют тонкий паутинистый мицелий. Многие виды паразитируют на корнях всходов культурных растений, например сахарной свеклы. Пораженные участки буреют и загнивают, проростки погибают, так как гриб выделяет токсины, губительно действующие на клетки растения. В пораженных тканях обра-

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

### Порядок *Peronosporales* – пероноспоральные

▲ Сем. *Peronosporaceae* – пероноспоровые. В разграничении родов большое значение имеет строение органов бесполого размножения, конидиеносцев. Так, у рода фитофтора конидиеносцы ветвятся симподиально, у плазмодара – моноподиально, а у рода пероноспора – дихотомически. Пероноспоровые грибы вызывают заболевание, называемое «ложной мучнистой росой», в отличие от «настоящей мучнистой росы», которая связана с поражением сумчатыми грибами. Заражение растений возможно разными путями: через корневые волоски, устьица, эпидермальные клетки.

Род *Phytophthora* – **фитофтора**. Грибы этого рода вызывают заболевание растений – **фитофтороз**. Из 58 видов фитофторы на территории бывшего Советского Союза зарегистрировано 20. Поражают до тысячи видов растений из различных семейств. Этот род уникален, так как в пределах него можно проследить эволюцию паразитизма, и близкие виды сильно отличаются. Центр возникновения рода – тропики и субтропики.

**Вредоносность фитофторозов** заключается в следующем:

- 1) гибель отдельных растений, снижение качества плодов, поражение семенного материала;
- 2) нарушение физиологических процессов, раннее старение растений;
- 3) симптомы заболевания проявляются не сразу, пораженные органы выглядят как пострадавшие от абиотических факторов (низкой или высокой температуры воздуха);
- 4) в дальнейшем на фоне поражения фитофторой присоединяются грибные и бактериальные инфекции.

**Признаки фитофтороза:** полегание сеянцев, вершинная гниль, язвы, трещины и т.д. Гнили сначала твердые, сухие, но потом присоединяется бактериальная инфекция, и гниль переходит в мокрую.

Заболевание обнаруживается сначала на листьях картофеля, которые покрываются бурными некротическими пятнами, а с нижней стороны листьев заметен белый пушок (рисунок 8). Неспорифицированный мицелий развивается межклеточно, а внутрь клеток отходят гаустории. Через устьица на нижней стороне листа вырастают спораносцы, ветвящиеся **симподиально**. В зависимости от влажности воздуха они могут быть спорангиеносцами или конидиеносцами. Во влажную погоду грушевидные спорангии образуют несколько подвижных спор с двумя боковыми жгутиками (перистым и гладким). При сухой погоде спорангий целиком прорастает гифой, как конидия. Заражение клубней происходит в почве, в основном при уборке картофеля.

Жизненный цикл может включать половую стадию развития (оогонии, антеридии, ооспоры) или протекает без нее. Половое размножение отмечается редко на зимующей ботве или клубнях. Для фитофторы характерен гетероталлизм. Оогонии и антеридии развиваются на концах соприкасающихся «женских» и «мужских» гиф. После мейоза гаметангии содержат по несколько гаплоидных ядер (**мейоз гаметицкий!**). Внутри оогония различают цен-

тральную одноядерную часть (*оосферу*) и постенную *периплазму*, содержащую много ядер, которые постепенно дегенерируют. Оогоний прорастает через антеридий. Два ядра с разным половым знаком сначала объединяются, **не сливаясь**, а через некоторое время сливаются. После периода покоя зигота (*ооспора*) прорастает проростковой гифой, выходящей через ножку оогония и антеридий, образуя первичный спорангий.

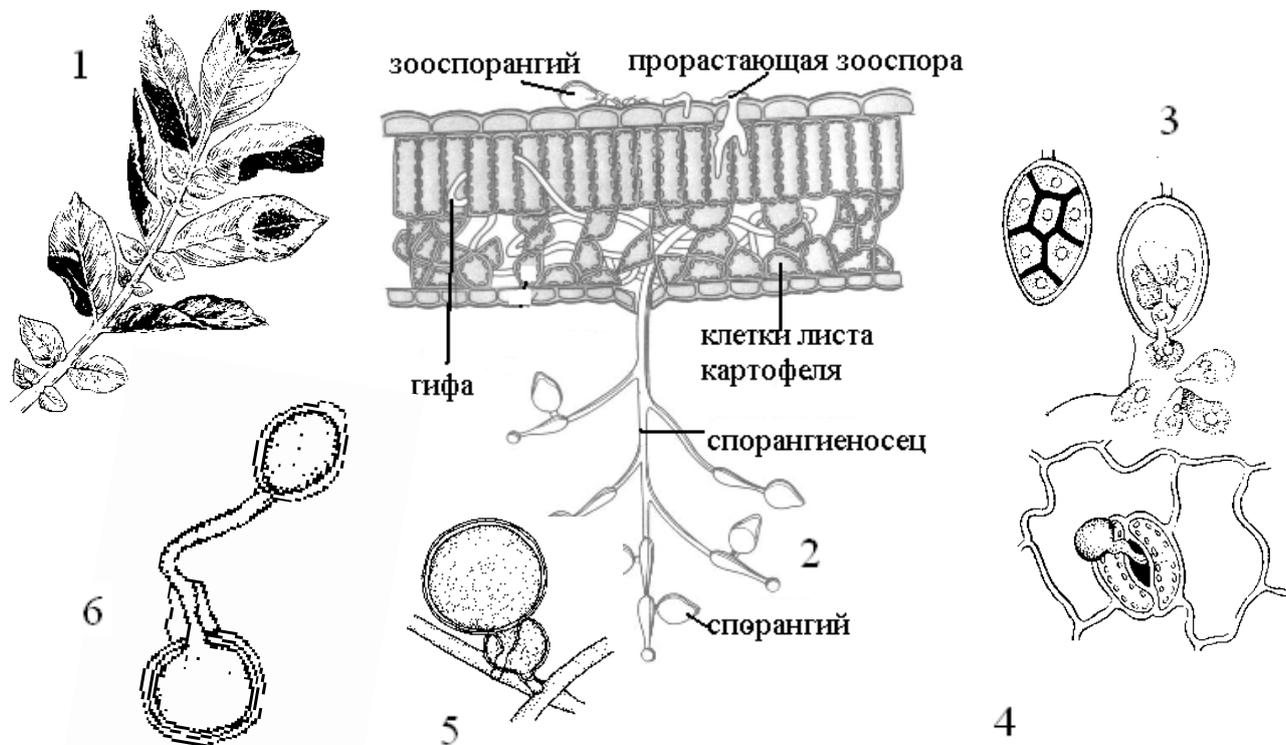


Рисунок 8 – Жизненный цикл *Phytophthora infestans*: 1 – внешний вид пораженного листа; 2 – спораносцы с зооспорангиями (или конидиями); 3 – образование зооспор; 4 – внедрение в ткань листа через устьице; 5 – оогоний (вверху), прорастающий через антеридий (внизу); 6 – прорастающая ооспора с развивающимся спорангием [15; 27; 33]

Долгое время считали, что в Европе у фитофторы нет полового процесса, а есть только на родине картофеля – в Мексике. Объясняется это тем, что в первую волну миграции гриба в Европу проникли штаммы только с одним половым знаком. Поскольку для фитофторы характерен гетероталлизм, то половой процесс был невозможен. Сейчас наблюдается вторая волна миграции гриба. Мигрировали штаммы обоих типов спаривания (+ и –). Жизненный цикл гриба изменился, и половой процесс у фитофторы выявлен и в Европе.

**Меры борьбы:** 1) опрыскивание бордосской жидкостью ( $\text{CuSO}_4$  + известь) и другими фунгицидами; 2) селекция – выведение фитофтороустойчивых сортов картофеля; 3) соблюдение правил агротехники; 4) усиление мощности и иммунитета растений с помощью плодородной органики и структурной почвы; 5) использование естественных стимуляторов и микробных культур.

**Род *Plasmopara* – плазмопара.** Отличительная особенность представителей этого рода – **моноподуальное** ветвление конидиеносцев. Спорангии находятся на заостренных в виде зубцов конечных веточках. Прорастают зооспорами либо функционируют как конидии (прорастают гифами). Зимует в виде покоящихся ооспор или в виде мицелия с пузырьвидными

гаусториями. Поражаются растения из сем. зонтичные, лютиковые и др. Для зараженных растений характерна карликовость, появление «маслянистых» пятен вдоль жилок растений, а также образование белого налета. Как правило, пораженные растения погибают. Наиболее распространенные виды: *P. viticola* паразитирует на виноградной лозе; болезнь была завезена в Европу из Северной Америки в XIX веке; *P. helianthi* – поражает листья и стебли подсолнечника. Заболевание называется «ложная мучнистая роса подсолнечника». Гриб завезен в Европу из Северной Америки в XX веке.

**Род *Peronospora* – пероноспора.** Насчитывает наибольшее количество видов, широко распространенных в природе. Характерная особенность – дихотомически ветвящиеся конидиеносцы, на которых образуются конидии, прорастающие гифами. Оогонии и антеридии находятся внутри тканей растения, в результате полового процесса формируются покоящиеся ооспоры. Грибы этого рода поражают только травянистые растения, у которых появляются пятна, налеты, карликовость. Распространение конидий возможно несколькими путями: активно и пассивно. Некоторые представители, например *P. tabacina* – пероноспора табака, вызывают заболевание «ложная мучнистая роса табака». Гриб был обнаружен в 1850 году в Австралии. В настоящее время встречается повсеместно. Заболевание скоротечно, особенно у проростков. Наносит большой экономический ущерб; *P. schachtii* – пероноспора сахарной свеклы (ложная мучнистая роса сахарной свеклы). Поражаются листья, которые впоследствии деформируются (курчавость листьев); *P. destructor* – пероноспора разрушающая. Паразитирует на луке репчатом (*Allium*) и других растениях. Пораженные листья и цветы деформируются, отстают в росте.

#### 4. ЦАРСТВО *MYCOTA, FUNGI* – ГРИБЫ

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

##### Характерные признаки грибов

- Тип питания – осмотрофный. Поглощение питательных веществ идет всей поверхностью мицелия, погруженного в субстрат. У грибов нет специальных структур, приспособленных для питания. В качестве источников энергии грибы используют сложные органические полимерные соединения, имеющие большую молекулярную массу. Поэтому грибы обладают широким набором ферментов, выделяющихся в окружающую среду (*экзоферменты*), разрушающих высокомолекулярные полимеры до мономеров, поступающих в клетку.
- Вегетативное тело в основном в виде разветвленного мицелия, обладающего неограниченным апикальным ростом. Поскольку основная масса мицелия погружена в субстрат (*субстратный мицелий*), то для распространения спор органы размножения возвышаются над субстратом в воздушной среде (*воздушный мицелий*).

- Состав клеточной оболочки – чаще всего, хитин.
- Клетка имеет гетерогенный ядерный аппарат  $n$ ,  $2n$ ,  $(n+n)$  – дикарион). **Геном:** 25–40 млн нуклеотидных пар (2–28 хромосом), в 3–5 раз больше, чем у бактерий, и на 1–2 порядка меньше, чем у высших растений. Есть вирусы и плазмиды. Геном в ядрах (ядерный геном), митохондриях (митохондриальный геном), плазмидах. Плазмиды и вирусы находятся в ядре, митохондриях или в цитоплазме. **Хромосомы** мелкие, характерно быстрое чередование фаз, телофаза несинхронная. **Центриоли:** встречаются редко, заменены белковыми структурами.
- Транспортные РНК, цитохромы имеют сходное строение с животными. Отсутствуют пластиды и диктиосомы, митохондрии с пластинчатыми кристами.
- Особенности химического состава клетки: синтез лизина по типу животных через альфа-аминоадипиновую кислоту – ААА, в обмене веществ – мочевины, разнообразные ферменты. Клетки обладают высоким осмотическим давлением, что обеспечивает поступление воды с питательными веществами.
- Запасные вещества – гликоген и др.
- Грибы обладают разнообразными способами полового и бесполого размножения, многие представители – высокой энергией бесполого размножения. Особенностью митоза, в отличие от растений и животных, является то, что в процессе деления ядерные мембраны не разрушаются. Такой митоз называется «закрытым».
- Отсутствуют подвижные стадии в циклах развития, исключение – хитридиомикоты с одним гладким жгутиком.
- Среда обитания – наземная сфера, вода, почва.
- Важнейшие экологические группы – сапротрофы, паразиты, симбиотрофы.

### Классификация

#### Царство *Fungi*, *Mycota* – грибы

##### Отделы:

*Chytridiomycota* – хитридиомикота;

*Olpidiomycota* – ольпидиомикота;

*Mucoromycota* – мукоромикота (= *Zygomycota*);

*Entomophthoromycota* – энтомофторомикота;

*Glomeromycota* – гломеромикота;

*Ascomycota* – аскомикота, сумчатые грибы;

*Basidiomycota* – базидиомикота (базидиальные грибы) и др.

### Вегетативное тело грибов

Формы вегетативного тела грибов отличаются разнообразием, что связано с условиями обитания и образом жизни (рисунок 9). У большинства видов вегетативное тело в виде мицелия.

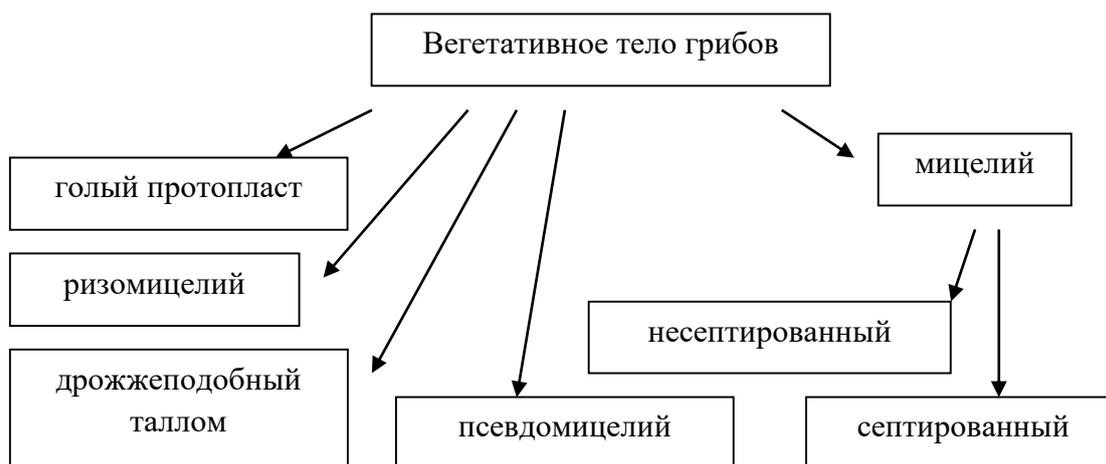


Рисунок 9 – Формы вегетативного тела грибов

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

**Ризомицелий.** Это гифобразные выросты без собственных ядер у некоторых просто организованных грибов, вегетативное тело которых представляет комочек протопласта без оболочек или с клеточной оболочкой. Например, хитридий эвгленовый (*Chytridium euglenae* = *Polyphagus euglenae*).

**Дрожжеподобный таллом.** Встречается у сумчатых и базидиальных грибов в виде клеток, которые почкуются.

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

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

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

Септы развиваются от стенки гифы к центру (у растений – наоборот, перегородка формируется от центра к периферии). В центре остаются поры, через которые осуществляется ток цитоплазмы. Количество пор у разных грибов варьируется. Их может быть много (*микрорповые септы*), но чаще всего имеется одно отверстие. В зависимости от толщины перегородки различают: *простые септы* – перегородка становится тоньше по направлению к поре, *долипоровые септы* – перегородка по направлению к поре утолщается (рисунок 10).

Гифы одного представителя могут обладать свойствами одного пола. Тогда этот вид называется *гомоталличным*. Если гифы представителей одного и того же вида имеют свойства разных полов, обозначаемых знаками + и –, то тогда этот вид называется *гетероталличным*. Скорость роста гиф у разных видов различна. К быстрорастущим грибам относятся, например, мукоральные грибы.

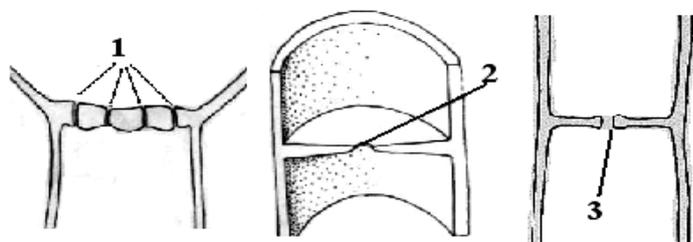


Рисунок 10 – Типы септ: 1 – септа с микропорами; 2 – простая септа; 3 – долиповая септа [27]

### Видоизменения мицелия (рисунок 11)

В связи с условиями обитания и выполняемыми функциями мицелий может видоизменяться.

1. Вегетативное размножение, захват территории осуществляется с помощью *столонов, ризоморфов, мицелиальных тяжей*.

2. Закрепление в субстрате у некоторых видов происходит с помощью *ризоидов, ап-прессорий*.

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

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

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

- **Ап-прессории.** Образуются при прорастании спор на концах проростковых гиф, способствуют удерживанию гриба-паразита на поверхности поражаемых органов растений, так как плотно прилегают к кутикуле растения-хозяина, имеют плоскую, неправильную, разветвленную форму.

- **Ризоморфы и мицелиальные тяжи** представляют собой линейно соединенные гифы в виде шнуров, которые бывают заметны невооруженным глазом. Эти структуры служат для расселения гриба, а также обеспечивают передвижение питательных веществ к месту образования плодовых тел. Ризоморфы – обычно более мощные образования в сравнении с мицелиальными тяжами, имеют снаружи часто темную окраску. Внутренние гифы, более светлые, служат для проведения воды и питательных веществ, а наружные выполняют защитную функцию, обеспечивая грибам выживаемость при неблагоприятных условиях. Диаметр ризоморфов может достигать нескольких миллиметров, а длина – нескольких метров. Они свойственны базидиальным грибам, например опенку осеннему.

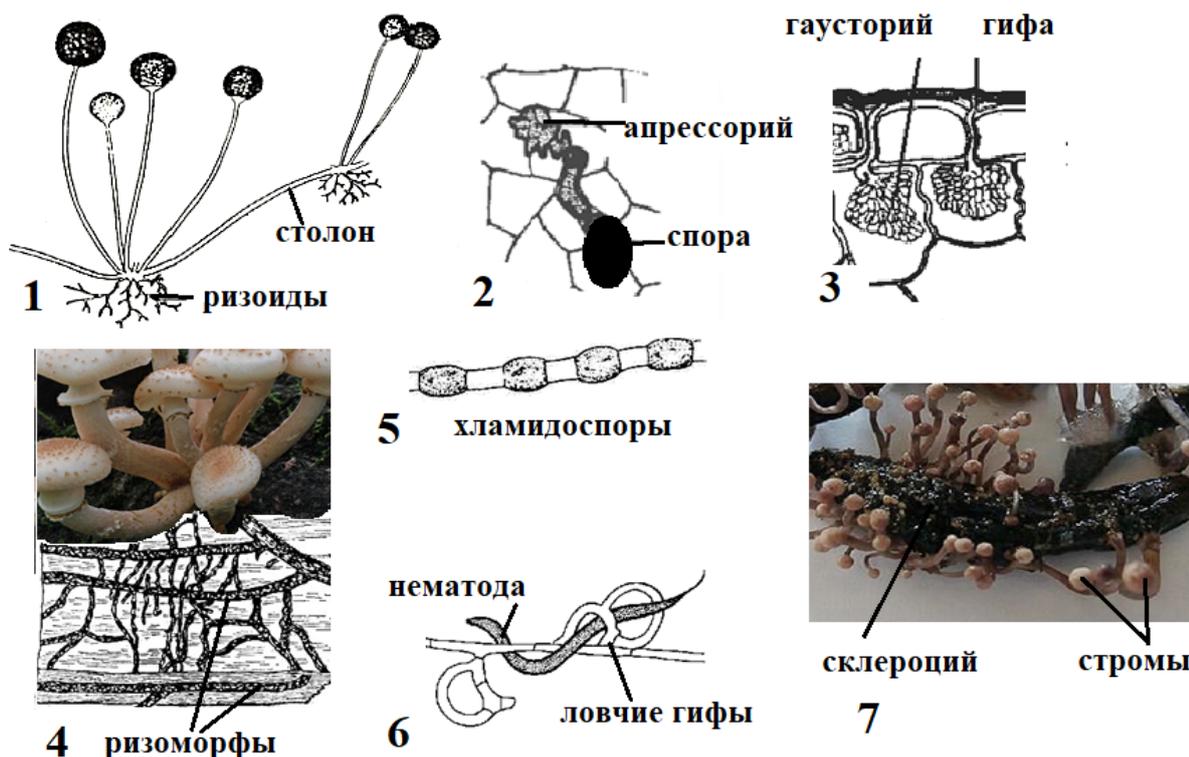


Рисунок 11 – Видоизменения мицелия: 1 – Столоны и ризоиды у грибов рода *Rhizopus* (ризопус); 2 – прорастание споры сумчатого гриба вентурии (*Venturia*) на листе яблони с образованием апрессориев; 3 – инфекционные гифы с гаусториями в клетках растения-хозяина; 4 – плодовые тела *Armillaria sp.* (опенок) с отходящими от них ризоморфами; 5 – хламидоспоры; 6 – ловчие кольца *Arthrobotrys* – артроботрис; 7 – проросший склероций *Claviceps purpurea* – спорынья пурпурная [27, 19, 29]

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

- **Склероции.** Плотные сплетения гиф грибов в виде особых тел. Наружные слои склероциев могут быть темноокрашенными (меланизированы). Размеры варьируются от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров. Служат для перенесения неблагоприятных условий и распространения. На них могут образовываться плодовые тела грибов или мицелиальные стромы с плодовыми телами. Склероции бывают истинными и ложными. В образовании истинных склероциев принимают участие либо только гифы грибов, либо гифы грибов и ткани пораженного организма, в которых накапливается меланин, и они муффицируются. У таких склероциев наружный слой гиф плотный, с меланином, часто темного цвета. Внутренний слой рыхлый, светлой окраски, с запасом питательных веществ, служит для питания прорастающего склероция. Например, склероции спорыньи. У ложных склероциев все клетки снаружи и внутри одинаковые, в оболочке накапливается меланин.

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

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

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

### Размножение грибов

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

#### Вегетативное размножение

1. Наиболее простой способ – фрагментация мицелия, части которого в дальнейшем могут развиваться самостоятельно.

2. Ризоморфы, мицелиальные тяжи, склероции, столоны.

3. Почкование.

4. Хламидоспоры.

5. Артроспоры, или ооидии – более тонкостенные, чем хламидоспоры, светлоокрашенные образования, формирующиеся подобно хламидоспорам в результате расчленения гиф. Некоторые ученые считают хламидоспоры и артроспоры вариантами бесполого размножения либо переходной формой от вегетативного к бесполому размножению.

**Бесполое размножение** осуществляется с помощью спор, которые распространяются водой, животными, насекомыми, токами воздуха. Они могут рассеиваться активно и пассивно на очень большие расстояния. Так, споры стеблевой ржавчины ржи находили за 1000 км от источника заражения. Споры разнообразны по строению, способам образования, биологическому значению.

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

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

3. По способу формирования споры делятся на эндогенные (*зооспоры, спорангиоспоры*) и экзогенные (*конидии*). Эндогенные споры образуются внутри вместилищ – спорангиев. Могут быть подвижными (зооспоры) и неподвижными (спорангиоспоры). Экзогенные неподвижные споры (конидии) образуются наружно на специализированных гифах – *конидиеносцах*. Имеются во многих отделах, характеризуются большим разнообразием.

**Половое размножение** связано с половым процессом, в результате которого образуется зигота. Вариантов полового процесса у грибов довольно много, поэтому остановимся на характеристике наиболее типичных (таблица 2).

Таблица 2 – Разнообразие типов полового процесса у грибов

Тип	Половой процесс	Органы полового размножения	Гаметы
Гаметогамия	1. Изогамия. 2. Гетерогамия. 3. Оогамия (хитридиомикота и др.)	Гаметангии, могут быть оогонии и антеридии	Имеются: могут быть яйцеклетки и сперматозоиды
Гаметангиогамия	1. Зигогамия (мукоморикота = зигомикота)	Гаметангии	Нет
	2. Собственно гаметангиогамия (аскомикота)	Гаметангии – аскогон и антеридий	Нет
Соматогамия (базидиомикота)	Соматогамия (базидиомикота)	Нет	Нет
Особо: сперматизация	Сперматизация (базидиомикота: ржавчинные грибы)	Женских – нет Мужские – спермогонии	Спермации (мужские)

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

**2. Гаметангиогамия.** Название полового процесса отражает его специфику. Сливаются не гаметы, а гаметангии с не дифференцированным на гаметы содержимым. В этом типе можно выделить 2 варианта: а) собственно гаметангиогамия; б) зигогамия.

**Собственно гаметангиогамия** наблюдается у сумчатых грибов (рисунок 12). На гаплоидном мицелии образуются женские половые органы *аскогоны* и мужские половые органы *антеридии*. Содержимое антеридия переливается в аскогон, цитоплазма сливается (*плазмогамия*), а ядра соединяются попарно, образуя дикарион. Из женского гаметангия вырастают *аскогенные гифы* ( $n + n$ ), в которых впоследствии два ядра сливаются (*кариогамия*).

**Зигогамия.** Такой тип полового процесса свойственен зигомицетам. Концы нечленистого мицелия разных талломов (копуляционные гифы) соприкасаются (рисунок 13, а). Часть гиф с несколькими ядрами отчленяется перегородками. Эти отделившиеся участки функционируют как гаметангии (рисунок 13, б). Содержимое сливается, включая ядра, образуется зигоспора с толстой оболочкой (рисунок 13, в). Диплоидных ядер в зигоспоре может быть одно или несколько, но перед прорастанием остается обычно одно ядро.

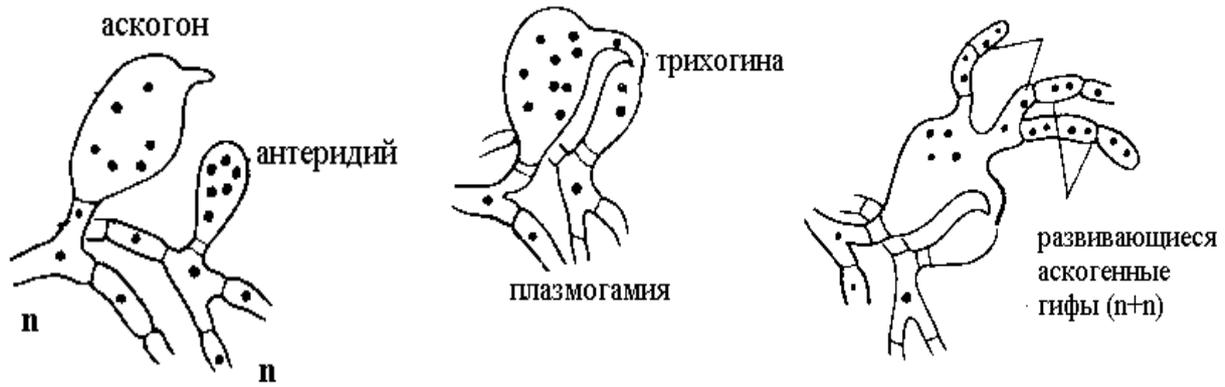


Рисунок 12 – Гаметангиогамия у сумчатых грибов [33]



Рисунок 13 – Последовательные стадии зигогамии (схема). Пояснения в тексте [65]

**3. Соматогамия.** У грибов этот тип полового процесса является наиболее распространенным. Характеризуется слиянием соматических клеток. Чаще всего соматогамия протекает так же, как у базидиальных грибов (рисунок 14). При этом половом процессе нет ни гамет, ни гаметангиев. Споры прорастают гаплоидным *первичным* мицелием (гетероталлизм), клетки которого сливаются с образованием дикариона (начало полового процесса) и развивающегося дикариотического мицелия. Из него формируется вторичный мицелий, из которого образуются плодовые тела, где и происходит окончание полового процесса с образованием зиготы и последующим редукционным делением.

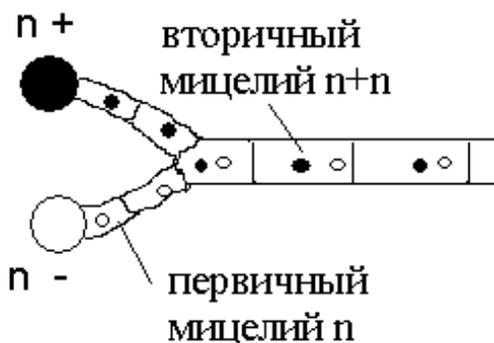


Рисунок 14 – Соматогамия у базидиальных грибов

**Сперматизация** (начало процесса). Ржавчинный гриб – *Blumeria graminis*. Мужские гаметы (*спермации*) лишены подвижности, женские гаметы отсутствуют. Слияние цитоплазмы (*плазмोगамия*) наступает раньше слияния ядер (*кариогамии*) и приводит к образованию дикариотичного *вторичного* мицелия. Впоследствии гаплоидные ядра сливаются с образованием диплоидной клетки (рисунок 15).

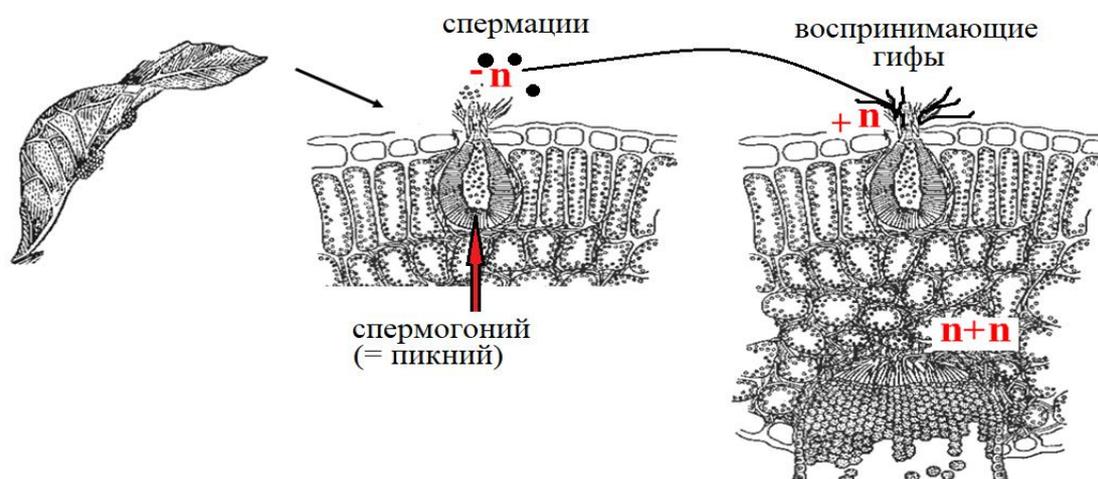


Рисунок 15 – Начало полового процесса сперматизации у ржавчинных грибов

### Размножение анаморфных грибов

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

**Гетерокариоз.** Характеризуется тем, что гаплоидные клетки мицелиев несовершенных грибов образуют *анастомозы* (перемычки, соединяющие расположенные рядом клетки) и сливаются. При этом цитоплазма сливается, а ядра не сливаются (рисунок 16, а). Обмена ядерного материала не происходит, но дополняется генетическая информация, в результате чего у грибов повышаются адаптивные возможности к меняющимся условиям среды.

**Парасексуальный процесс.** При этом процессе происходит слияние цитоплазмы и ядер (рисунок 16, б). Развивающийся мицелий становится диплоидным. В дальнейшем возможны следующие варианты:

1. После редукционного деления формируется спороношение с гаплоидными конидиями – *гаплоидный рекомбинант*.

2. Конидии могут развиваться и без мейоза, митозом. В этом случае они будут диплоидными – *гетерозиготный диплоид*. Известны гомоталлические и гетероталлические виды.

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

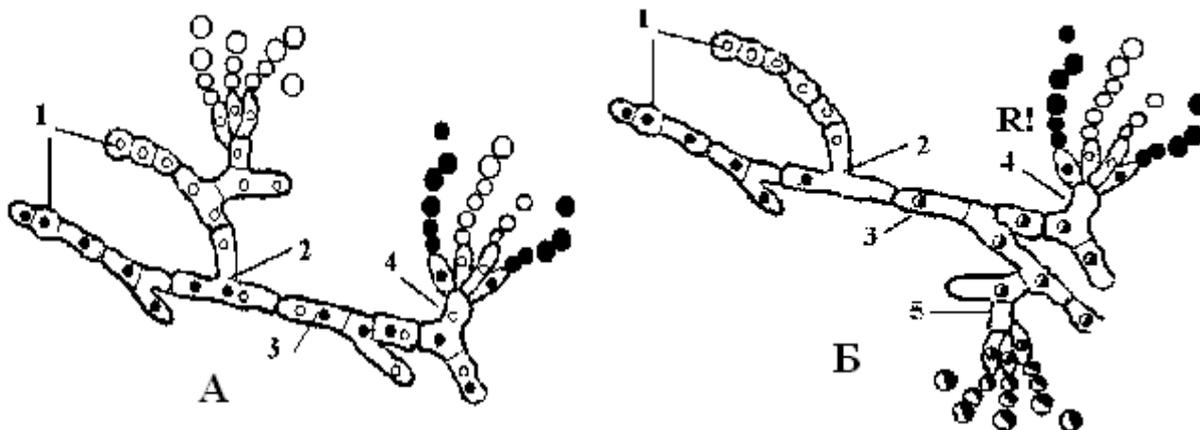


Рисунок 16 – А. Схема гетерокариоза у несовершенных грибов (*Penicillium*): 1 – гаплоидные родители, 2 – анастомоз, 3 – гетерокарион, 4 – расщепление гетерокариона с образованием гаплоидных конидий; Б. Схема парасексуального процесса у несовершенных грибов (*Penicillium*): 1 – гаплоидные родители, 2 – анастомоз, 3 – диплоидное ядро, 4 – мейоз и образование гаплоидного рекомбината, 5 – образование диплоидного рекомбинанта с диплоидными конидиями

### Циклы развития грибов

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

1. Бесполой жизненный цикл – несовершенные (анаморфные) грибы.

Преобладает стадия  $2n$ .

3. Гаплоидно-диплоидный жизненный цикл – некоторые представители из отдела Стадии  $n$  и  $2n$  чередуются.

4. Гаплоидный жизненный цикл – большинство из отдела *Chytridiomycota* и все из от-

5. Гаплоидный жизненный цикл с ограниченным дикарионом – большинство *Ascomy-* Преобладает стадия  $n$ .

6. Гаплоидно-дикариотический (гапло-дикариотический) жизненный цикл – большин- Стадия  $2n$  кратковременна.

7. Дикариотический жизненный цикл – *Basidiomycota* (головнёвые грибы) –  $n, 2n, n+n$ . Преобладает стадия  $n+n$  (дикарион).

Жизненные циклы грибов, относящихся даже к одному отделу, весьма разнообразны и отличаются спецификой. Поэтому рассмотрим **основные циклы** развития грибов.

#### I. Гаплоидный жизненный цикл развития

Вся жизнь организма протекает в гаплоидном состоянии. Диплоидна лишь зигота. Мейоз зиготический (рисунок 17).

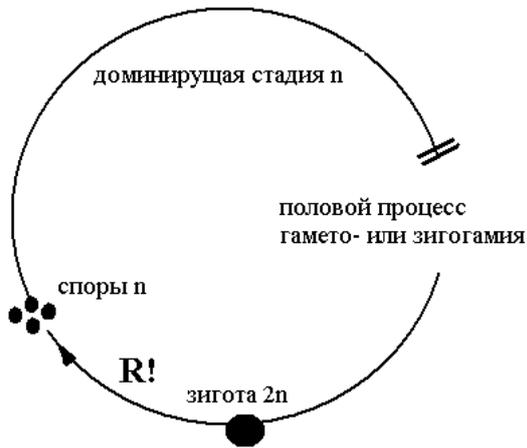


Рисунок 17 – Схема гаплоидного жизненного цикла развития грибов

**Пример: цикл развития *Mucor* (мукор) – отдел *Mucoromycota* (=Zygomycota)**

**Бесполое** размножение осуществляется неподвижными эндогенными спорангиоспорами, образующимися в спорангиях (рисунок 18).

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

После периода покоя в зиготе происходит редукционное деление, в результате которого образуется 4 гаплоидных ядра с разным половым знаком. Перед прорастанием 3 ядра отмирают, а оставшееся начинает делиться митозом с образованием первичного спорангия, все споры в котором имеют одинаковый половой знак + или –.

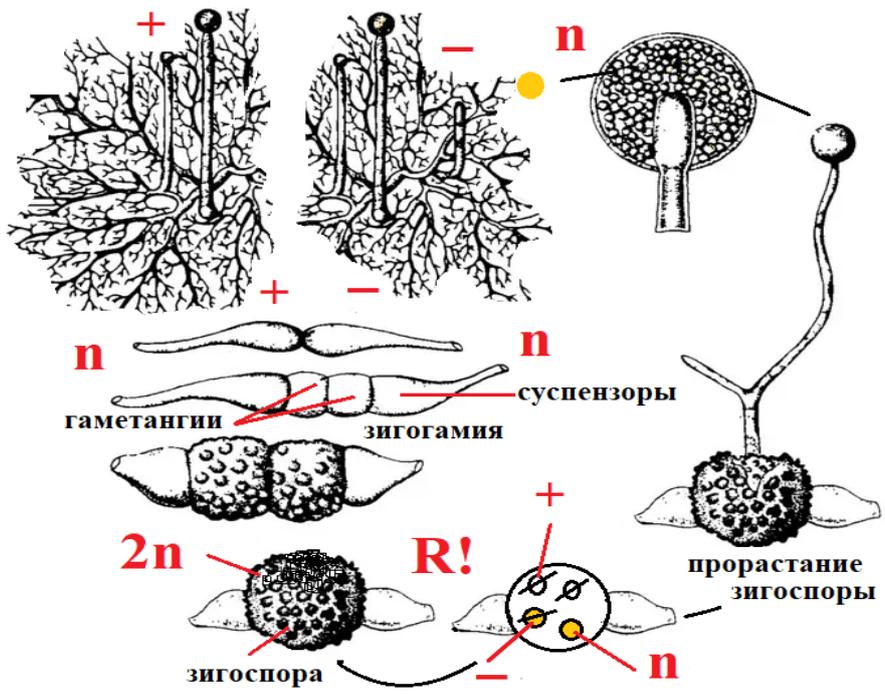


Рисунок 18 – Схема цикла развития *Mucor* (мукор) (пояснения в тексте)

## II. Гаплоидный жизненный цикл с ограниченным дикарионом

Большая часть жизненного цикла организма протекает в гаплоидном состоянии. Диплоидна лишь зигота. Дикариотичная стадия кратковременна. Мейоз зиготический (рисунок 19).

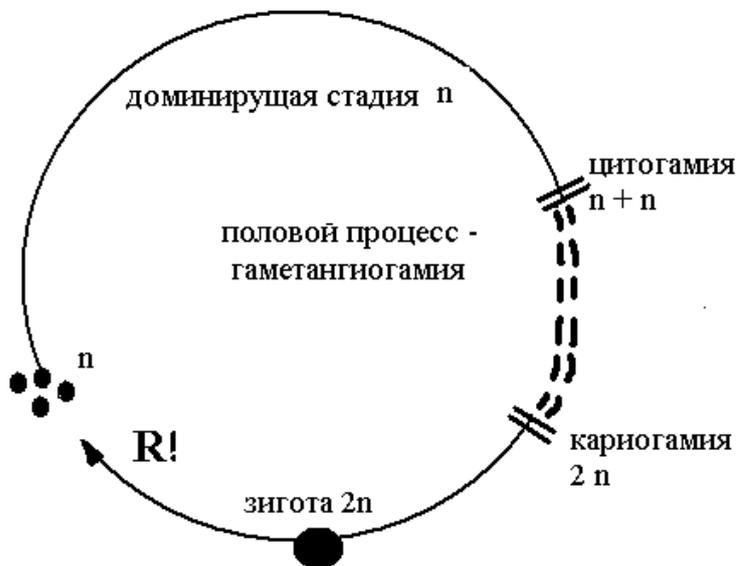


Рисунок 19 – Схема гаплоидного жизненного цикла грибов с ограниченным дикарионом

Пример: гаплоидный жизненный цикл с ограниченным дикарионом.

*Claviceps purpurea* (отдел Ascomycota аскомикота, сумчатые грибы)

*Claviceps purpurea* – спорынья пурпурная, паразитирует на злаках. Широкую известность получило заболевание ржи посевной. В период цветения злаков аскоспоры попадают на рыльце пестика, внедряются в завязь, разрастаясь септированным гаплоидным мицелием. Вскоре обнаруживается анаморфа гриба, называемая *сфацилия* (*Sphacelia*) (рисунок 20). В это время гриб выделяет сладковатую жидкость *медвяную росу*, что привлекает насекомых, разносящих конидии на другие растения.

Происходит массовое поражение здоровых растений. Впоследствии мицелий формирует темноокрашенный *склероций*. Зимует гриб в виде склероция. Весной склероций прорастает розовато-фиолетовыми головчатыми строматами на ножках. В строматах происходит половой процесс *гаметангиогамия* (рисунок 21), развиваются многочисленные плодовые тела перитеции с вытянутыми сумками, в которых находятся нитевидные аскоспоры. Их развитие приурочено к срокам цветения растения-хозяина.

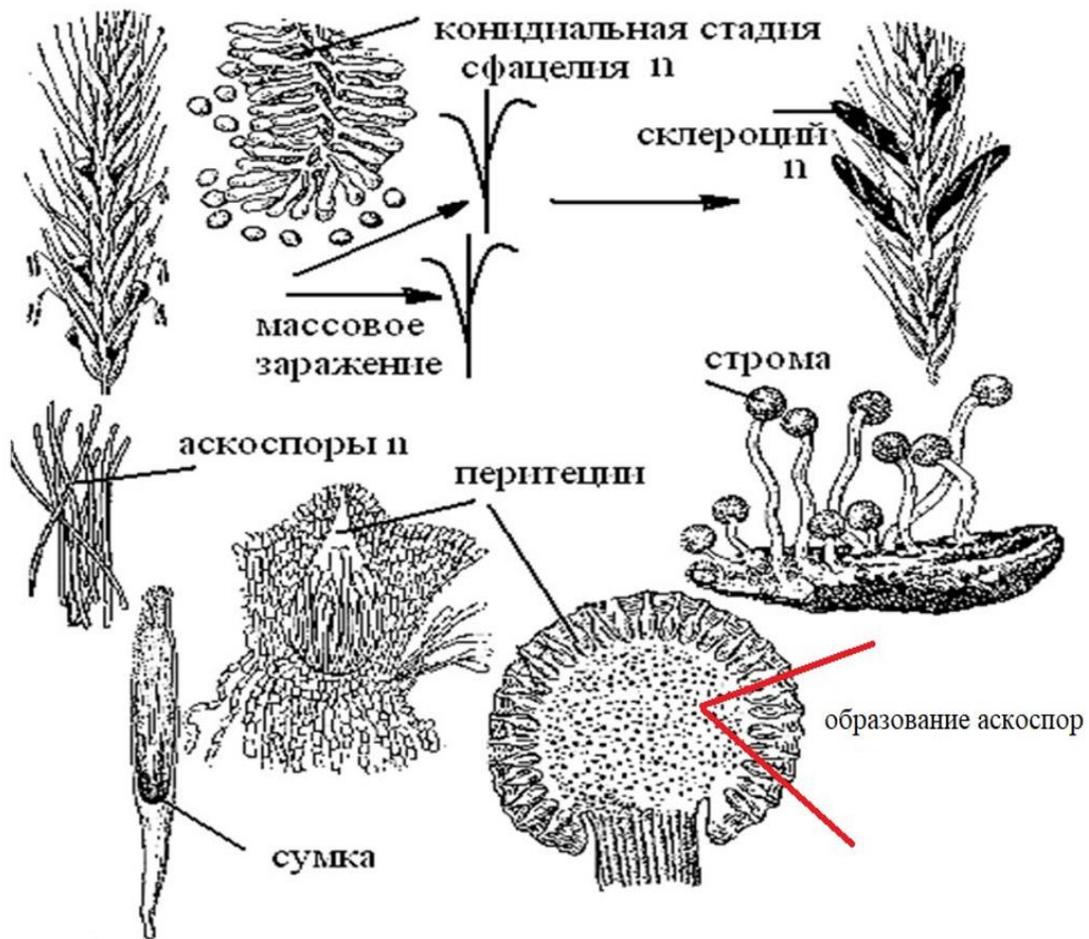


Рисунок 20 – *Claviceps purpurea*. Гаплоидный жизненный цикл с ограниченным дикарионом

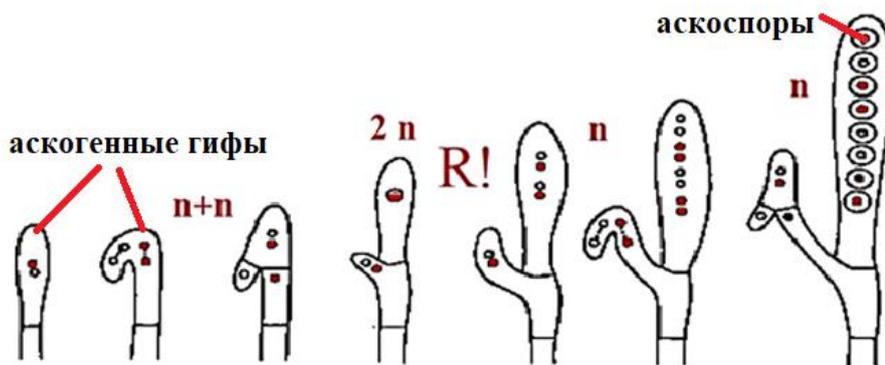


Рисунок 21 – Гаметангиогамия и образование аскоспор

### III. Гаплоидно-дикариотический (гапло-дикариотический) жизненный цикл

Такой жизненный цикл характерен для большинства базидиальных грибов. В цикле развития выражена дикариотическая стадия (гаплоидная стадия может быть длительной) (рисунок 22). Диплоидна лишь зигота, а гаплоидными являются базидиоспоры и развивающийся из них первичный мицелий. Гаметы и гаметангии не образуются, половой процесс у многих представителей – соматогамия. Плазмогамия значительно отдалена во времени от кариогамии.

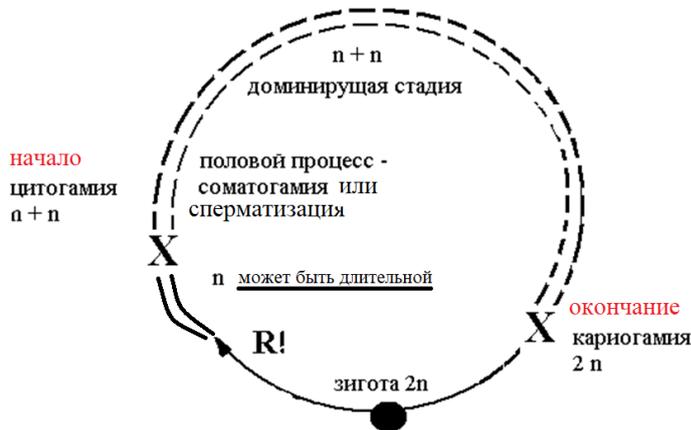


Рисунок 22 – Схема гапло-дикариотического жизненного цикла грибов с доминирующей дикариотической стадией ( $n$ ,  $2n$ ,  $n + n$ )

#### Пример: цикл развития шляпочного гриба – отдел *Basidiomycota* – базидиомикота

Шляпочные грибы имеют крупные плодовые тела, состоящие из шляпки и ножки. С нижней стороны шляпки располагаются пластинки или трубочки, где находятся базидии с базидиоспорами ( $n$ ), которые падают на субстрат и прорастают гаплоидным первичным мицелием (рисунок 23). Гифы с разным половым знаком сталкиваются, при этом цитоплазма сливается (**плазмогамия!**), а ядра соединяются попарно ( $n + n$ ). Так формируется вторичный мицелий, на котором впоследствии развиваются плодовые тела. На пластинках (или трубочках) образуются одноклеточные булавовидные базидии, в которых ядра сливаются (**кариогамия!**). Затем идет редукционное деление, в результате которого образуются гаплоидные базидиоспоры (рисунок 24).

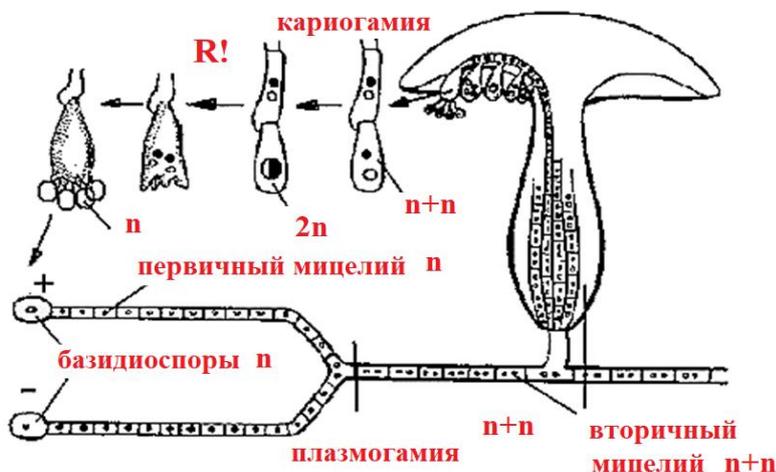


Рисунок 23 – Схема цикла развития шляпочного гриба [20]

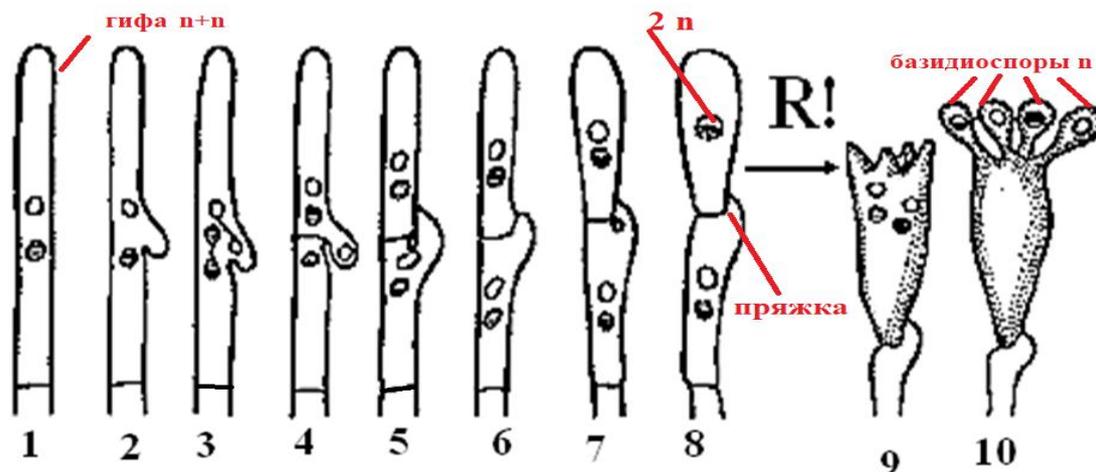


Рисунок 24 – Схема последовательных стадий образования базидиоспор [20]

### План характеристики отделов грибов

1. Название отдела русское, латинское.
2. Наличие мицелия и его строение, состав клеточной оболочки, запасные вещества.
3. Типы размножения и их особенности, наличие жгутиковых стадий в размножении.

Типы полового процесса.

4. Циклы развития.
5. Принципы классификации.
6. Среда обитания. Важнейшие экологические группы, их роль в природе.
7. Использование в хозяйственной деятельности человеком.

#### 4.1. ОТДЕЛ *CHYTRIDIOMYCOTA* – ХИТРИДИОМИКОТА

Положение отдела *Chytridiomycota* в более ранних системах организмов было спорно, это наиболее древняя группа грибов, единственная, имеющая в жизненных циклах подвижные стадии, примитивно устроенный таллом. Данные геносистематики подтверждают это положение. В настоящее время из этого отдела выделено несколько самостоятельных отделов, в том числе *Chytridiomycota*, *Olpidiomycota*, на характеристике которых остановимся далее.

- Вегетативное тело у большинства видов развито слабо. Чаще таллом одноклеточный, может быть с **ризомиицелием**. Клеточная оболочка хитиново-глюкановая.
- У большинства видов талломы с одним ядром в центральной части и без ядер в ризомиицелии, но у некоторых представителей талломы многоядерные со специальными структурами – собирательными клетками.
- Бесполое размножение осуществляется с помощью зооспор с 1 гладким бичевидным жгутиком, прикрепленным к заднему концу споры. Оседая на субстрат, зооспоры теряют жгутики и разными способами превращаются в вегетативное тело гриба: у эндопаразитов содержимое зооспор переходит в клетку растения по специальному каналу; у эктопаразитов зооспоры покрываются оболочкой и остаются сверху, а внутрь клетки проникает ризомиицелий; у сапротрофов тело образуется внутри и снаружи субстрата.

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

- Характерно многообразие типов полового процесса, хотя у многих представителей половой процесс не является достоверным. Это может быть изо-, гетеро-, оогамия и даже соматогамия. Продукт полового размножения – покоящиеся зиготы, покрытые оболочкой.

- У ряда хитридиомицетов прослеживается два типа чередования бесполого и полового поколений, как у водорослей: изоморфная и гетероморфная смена генераций. В циклах развития преобладает гаплоидная стадия. Мейоз зиготический.

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

- Классификация. Выделение классов основано на данных молекулярной биологии и ультраструктуре зооспор. Обращается внимание на такие признаки, как строение жгутикового аппарата, форма и расположение ядра, митохондрий, рибосом, липидных глобул и др.

### Классификация

- Класс *Chytridiomycetes* – хитридиомицеты.
- Класс *Rhizophyidiomycetes* – ризофидиомицеты.
- Класс *Synchytriomycetes* – синхитриомицеты.

#### Класс *Chytridiomycetes* – хитридиомицеты

##### Порядок *Chytridiales* – хитридиальные

##### ▲ Сем. *Chytridiaceae* – хитридиевые

Род *Chytridium* – хитридиум. Грибы этого большого рода часто паразитируют на водорослях, на пыльце сосны. На примере представителей этого рода прослеживается заметное развитие *ризомицелия* в эволюции хитридиевых грибов. *Ch. euglenae* (= *Polyphagus euglenae*) – хитридий эвгленовый паразитирует на эвглени зеленой (рисунок 25). Бесполое размножение осуществляется следующим образом. Зооспора останавливается посреди колонии эвглен, и от нее как щупальца вырастает ризомицелий, захватывающий до 50 эвглен. Зооспора увеличивается в размерах, превращается в пузырь, от которого отпочковывается удлинненный зооспорангий, содержащий несколько сотен зооспор. Сам же таллом все время одноядерный.

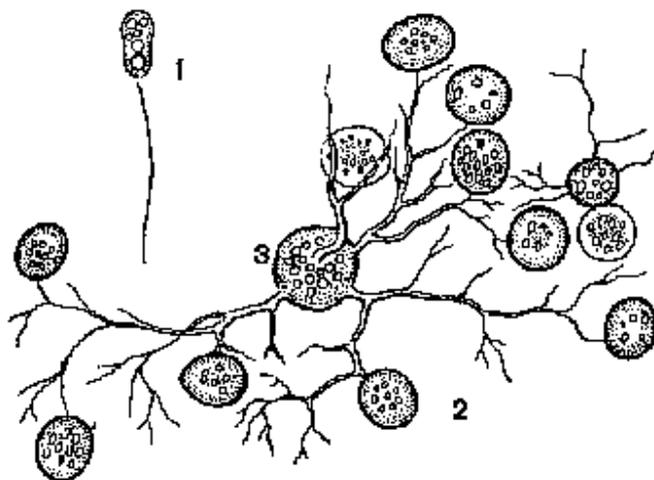


Рисунок 25 – *Chytridium euglenae* (= *Polyphagus euglenae*) на эвглени зеленой: 1 – зооспора; 2 – пораженные эвглени и ризомицелий; 3 – тело бывшей зооспоры [15]

## Класс Rhizophyidiomycetes –

### Ризофидиомицеты

#### Порядок Rhizophydiales – ризофидиальные

##### ▲ Сем. Globomycetaceae – глобмицетовые

Род *Globomyces* – глобмицес. Хорошо известен гриб – *G. pollinis-pini* (= *Rhizophydium pollinis-pini*), развивающийся на попавшей в воду пыльце сосны (рисунок 26). Зооспоры оседают на пыльце, одеваются оболочкой, а внутрь отходит ризомицелий, обеспечивающий питание гриба. Бывшая зооспора увеличивается в размерах и превращается в зооспорангий. Зооспоры покидают его через несколько отверстий.

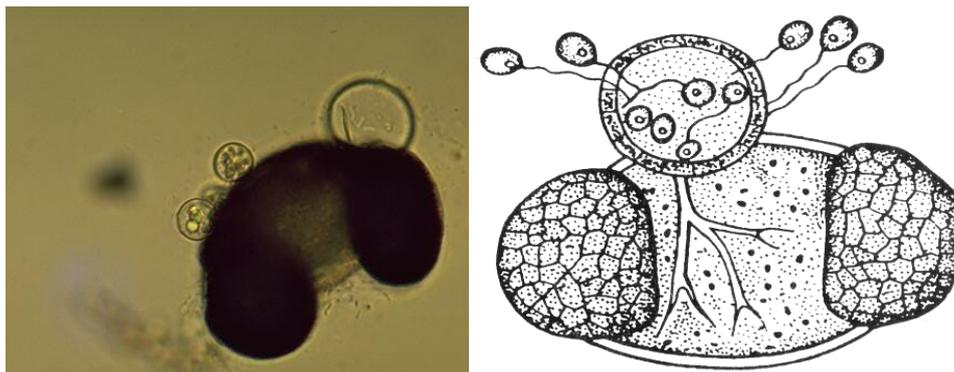


Рисунок 26 – *Globomyces pollinis-pini* на пыльце сосны [47]

## Класс Synchytriomycetes – синхитриомицеты

### Порядок Synchytriales – синхитриальные

##### ▲ Сем. Synchytriaceae – синхитриевые

Род *Synchytrium* – синхитрий. Характерная особенность грибов этого рода: вместо одного зооспорангия развивается 5–9 спорангиев, собранных в сорусы. В местах поражения образуются галлы – вздутия клеток эпидермы. Грибы этого рода встречаются в природе, но могут поражать и культурные растения. Круг растений-хозяев очень широк. Известно, что в США синхитрий крупноспоровый (*Synchytrium macrosporum*) способен поражать 767 видов растений из 509 родов, 141 семейства. *S. endobioticum* – синхитрий **внутриклеточный**, вызывает заболевание – **рак картофеля** (рисунок 27). Впервые этот гриб описан в Венгрии в 1896 году. Образование бугристых раковых наростов, напоминающих губку, начинается с глазков клубня картофеля. Гаплоидная зооспора, имеющая 1 жгутик, попадает на молодой клубень, содержимое ее переливается в клетку, которая начинает увеличиваться в размерах, стимулируя активное деление соседних клеток. Затем оболочки этих клеток одревесневают. Таким образом, клетка, содержащая гриб, находится в центре.

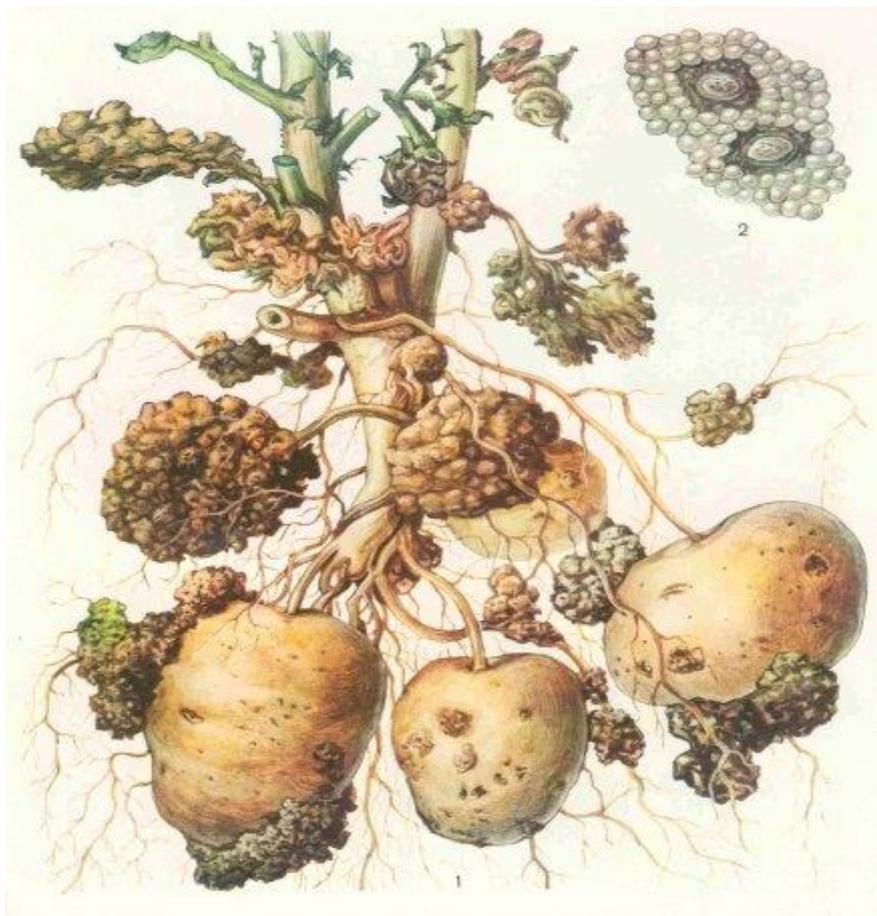


Рисунок 27 – *Synchytrium endobioticum* – синхитрий. Внешний вид пораженного растения [20]

Гриб внутри клетки растет, потом одевается оболочкой и превращается в летнюю цисту, формирующую при прорастании сорусы из 5–9 зооспорангиев, содержащих примерно по 300 гаплоидных зооспор, которые могут снова поражать соседние клубни. Так происходит бесполое размножение.

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

#### **Меры борьбы:**

1. Соблюдение карантина.
2. Наиболее действенно выведение устойчивых сортов: Берлихинген, Катюша, Темп, Фитофтороустойчивый.
3. Обеззараживание почвы нитрофеном, хлорпикрином.
4. Соблюдение правил агротехники, ведение севооборотов.

## 4.2. ОТДЕЛ *OLPIDIOMYCOTA* – ОЛЬПИДИОМИКОТА

Класс *Olpidiomycetes* – ольпидиомицеты

Порядок *Olpidiales* – ольпидиальные

### ▲ Сем. *Olpidiaceae* – ольпидиевые

Род *Olpidium* – ольпидий. Грибы этого рода паразитируют на наземных растениях, поражают корни капусты, табака, клевера, льна, люцерны. Заражение опасно еще тем, что гриб переносит вирусы. *O. brassicae* – ольпидий капустный, имеет наибольшее значение среди других представителей порядка как возбудитель заболевания «*черная ножка*» капустной рассады. Заражение всходов происходит после появления семядолей в парниках при избыточной влажности. Стебель пораженного растения чернеет, загнивает – и растение погибает. Одножгутиковые зооспоры, попав на эпидерму растения, теряют подвижность, их содержимое переливается в клетку, и гриб существует в виде протопласта (рисунок 28). Далее протопласт превращается в зооспорангий. Поскольку гриб поселяется не только в клетках эпидермы, но проникает и в клетки первичной коры, зооспорангии имеют длинную выводковую трубку. Покоящаяся стадия – цисты звездчатой формы с толстой оболочкой.

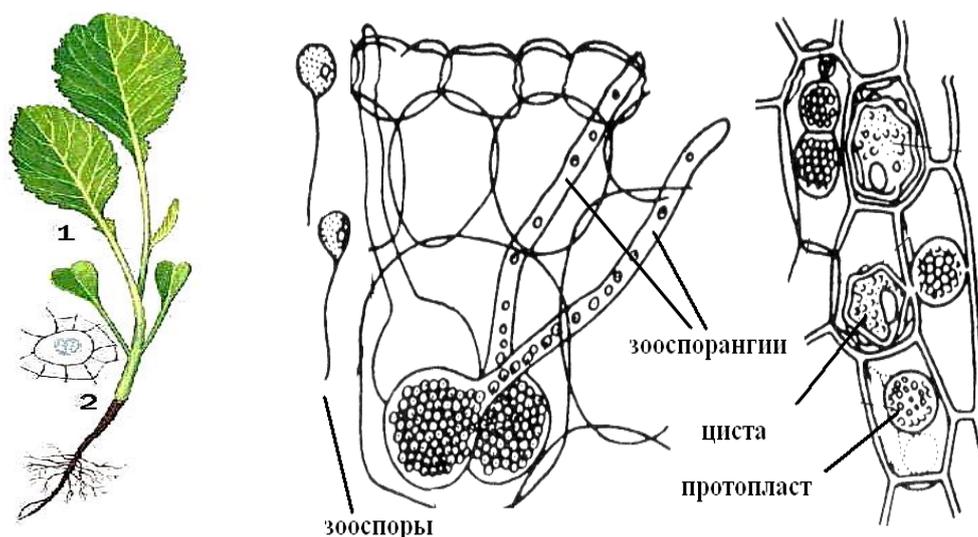


Рисунок 28 – *Olpidium brassicae* – ольпидий капустный [20]

### Меры борьбы:

1. В качестве профилактики важно поддерживать оптимальный режим полива, своевременно проводить рыхление и известкование почвы, не допускать загущенных посевов.
2. Для уменьшения количества влаги в верхних слоях почвы рекомендуется посыпать сухой песок.
3. При наличии инфекции проводят замену почвы или ее дезинфекцию кипятком.
4. Вносят в почву триходермин, трихотецин, а при появлении всходов поливают почву фунгицидами фундазол, ТМТД.

### 4.3. ОТДЕЛ *MUCOROMYCOTA* (=ZYGOMYCOTA) – МУКОРОМИКОТА (=ЗИГОМИКОТА)

Для представителей этого отдела характерны следующие особенности:

- Вегетативное тело – мицелий, обычно без перегородок, несептированный.
- Состав клеточной оболочки – хитин и хитозан.
- Синтез лизина по типу животных.
- Запасные вещества – гликоген.
- Среда обитания – почва, наземная сфера.
- Жгутиковых стадий нет.
- Вегетативное размножение – осуществляется частями таллома или с помощью специфических видоизменений мицелия: столонов, ризоидов, аппрессорий, гаусторий, хламидоспор.
- Бесполое размножение происходит с помощью эндогенных спор (спорангиеспор), иногда – конидий. Спорангии могут быть различной формы, наблюдается постепенный переход к конидиальному спороношению. У некоторых представителей имеются образования промежуточного типа между спорангиями и конидиями – *спорангиолы* – мелкие спорангии, содержащие до 10 спор, без колонки.
- Половой процесс – *зигогамия* (вариант гаметангиогамии), известен не у всех. В результате полового процесса образуется зигота – *зигоспора*.
- Гаплоидный цикл развития, мейоз зиготический.
- Важнейшие экологические группы. Большинство видов является сапротрофами. Грибы часто приводят к порче продуктов, кормов, разных материалов. Широко распространены в почве, участвуют в почвообразовательном процессе, накоплении гумуса в результате разложения различных органических остатков. Среди зигомицетов имеются экто- и эндосимбионты, «хищные» грибы и паразиты растений, животных, грибов. У человека и животных они могут вызывать заболевания – **мукоромикозы**. Многие виды используются в микробиологической промышленности, так как продуцируют различные ферменты, органические кислоты, каротиноиды.

#### Классификация

Класс *Mucoromycetes* (=Zygomycetes) – мукоромицеты (=зигомицеты)

Класс *Endogonomycetes* – эндогономицеты

#### Класс *Mucoromycetes* (=Zygomycetes) – мукоромицеты (=зигомицеты)

К классу относится наибольшее количество представителей. Признаки, свойственные видам этого класса, перечислены в характеристике отдела. Система зигомицетов претерпевает существенную перестройку в связи с новыми данными геносистематики и более детальным исследованием онтогенеза и филогенеза отдельных групп.

#### Порядок *Mucorales* – мукоральные

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

движными спорангиоспорами, заключенными в спорангиях на вертикально стоящих гифах – спорангиеносцах. Половой процесс – типичная зигогамия, завершающаяся образованием покоящейся зиготы – зигоспоры.

**Сем. *Mucoraceae* – мукоровые.** Наиболее обширное семейство. В основном сапротрофы, но могут быть и паразиты. Многие виды характеризуются высокой ферментативной активностью, что используется человеком, особенно в странах Азиатского континента.

**Род *Mucor* – мукор. *M. mucedo*** встречается в почве, на лошадином помете, вызывает порчу продуктов. Сначала гриб развивается в виде белого несептированного мицелия, заметного невооруженным глазом. Над поверхностью мицелия вскоре поднимаются вертикальные гифы, будущие спорангиеносцы (рисунок 29, а). Концы гиф расширяются в шаровидное образование (спорангий), в котором цитоплазма по периферии уплотняется и содержит много ядер. Центральная часть остается менее плотной, не содержит ядер и превращается в колонку. Из содержимого периферической части формируются споры (митоспоры). После разрыва оболочки спорангия споры рассыпаются, а на спорангиеносце остается заметна колонка с частью стенки спорангия – **воротничком**. Половое размножение возможно лишь при соприкосновении мицелиев с разным половым знаком + и –, так как вид является гетероталличным. Половой процесс зигогамия. Цикл развития мукора был описан ранее.

Некоторые виды мукора являются патогенными: например, *M. racemosus* вызывает заболевания легких у птиц, а *M. hiemalis* – мукор зимний – используется для приготовления продуктов из соевого молока (процесс кодзи).

**Род *Rhizopus* – ризопус.** Характерно наличие темноокрашенных спорангиеносцев. У многих видов есть столоны, позволяющие быстро освоить субстрат (рисунок 29, б). Грибы этого рода чаще всего поселяются на продуктах питания и называются «черная плесень» или «головчатая плесень», обладают ферментативной активностью, а также могут продуцировать органические кислоты, а *R. arrhizus* (= *R. oryzae*) вызывает микоз теплокровных животных, но используется в производстве спирта, органических кислот. *R. stolonifer* (= *R. nigricans*) содержит разрушающие пектин ферменты, поэтому применяется для мацерации стеблей льна в текстильной промышленности.

**Род *Spinellus* – спинеллус.** Наиболее известен паразитический гриб, поселяющийся на мелких плодовых телах грибов, например на мицелле кровавоножкой, *S. fusipes* – спинеллюс щетинистый (рисунок 29, в).

#### ▲ Сем. *Cunninghamellaceae* – куннингамеллиевые

**Род *Absidia* – абсидия** (рисунок 30). Отличается от рода ризопус тем, что спорангиеносцы с грушевидными спорангиями отходят от середины дуги столона. *A. septata* (= *A. glauca*) – возбудитель легочных микозов, может поселяться в наружных слуховых проходах человека.

**Род *Cunninghamella* – куннингамеллия. *C. echinulate*** – бесполое размножение осуществляется односпоровыми, с шиповатой оболочкой, спорангиолами (конидиями), образующимися на вздутых вершинах конидиеносцев.

▲ Сем. *Lichtheimiaceae* – лихтеймиевые: *Lichtheimia corymbifera* (= *Absidia corymbifera*) лихтеймия вызывает бронхомироз человека, может поражать центральную нервную систему, *Rhizomucor pusillum* (= *Mucor pusillum*) – ризомукор наименьший поражает центральную нервную систему, органы слуха человека.

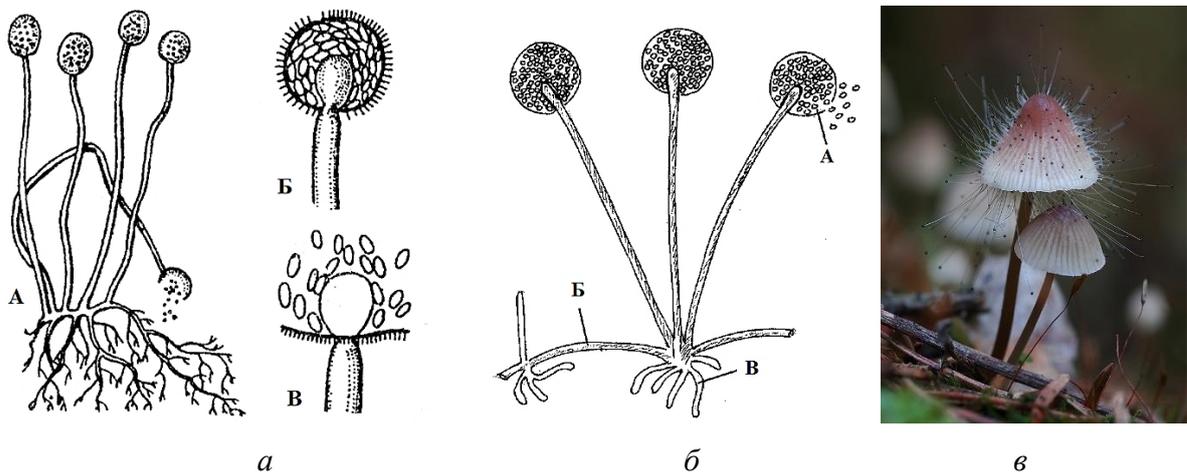


Рисунок 29 – Мукоральные грибы: *a* – *Mucor mucedo* (А – мицелий и спорангиеносцы со спорангиями; Б – спорангий со спорами; В – колонка и споры); *б* – *Rhizopus stolonifer* (А – спорангий со спорами, Б – столон, В – ризоиды) [20]; *в* – *Spinellus fusipes* – спинеллюс щетинистый на мицелле кровавоножковой

▲ Сем. *Thamniaceae* – тамнидиевые. Род *Thamnidium* – тамнидий (см. рисунок 30). Виды этого рода поселяются на конском навозе. Вертикально стоящие спорангиеносцы несут на вершине крупный спорангий с колонкой и многочисленными спорами. На обильно ветвящихся боковых выростах спорангиеносцев образуются многочисленные спорангиоли (без колонки), содержащие около от 1 до 10 спор.

▲ Сем. *Pilobolaceae* – пилоболусовые. Род *Pilobolus* – пилоболус. Виды этого рода растут на навозе. Спорангий находится на своеобразном спорангиеносце, отходящем от вздутой клетки – *трофоцисты*. Верхушка спорангиеносца расширена в виде пузыря, имеющего в основании светочувствительное кольцо с каротиноидами (см. рисунок 30). На вершине спорангиеносца находится приплюснутый спорангий черного цвета. Гриб обладает положительным фототропизмом. Под влиянием солнечных лучей в пузыре возникает давление, он взрывается, и спорангий отлетает со скоростью примерно 50 км/ч на расстояние до 2 м.

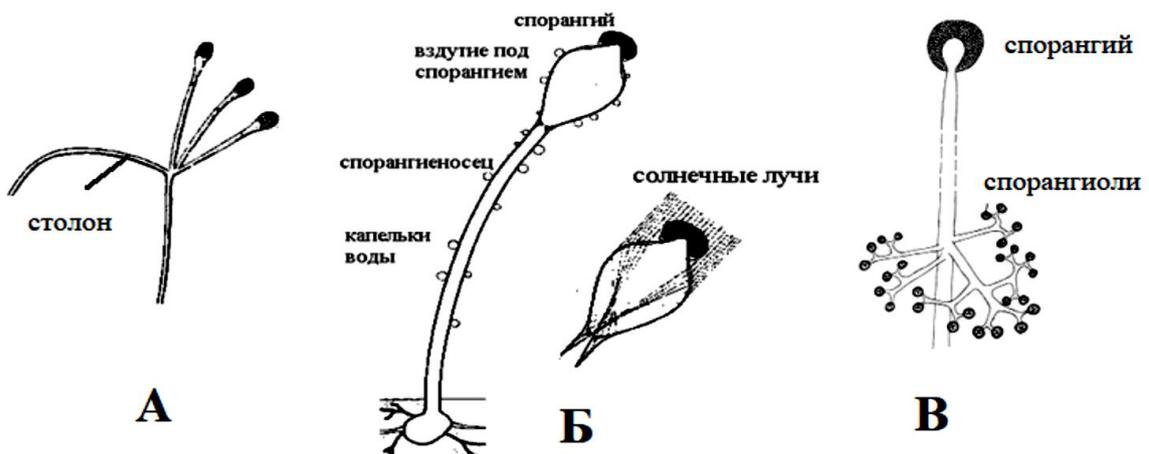


Рисунок 30 – Мукоральные грибы: А – *Absidia*, абсидия [20]; Б – *Pilobolus*, пилоболус; В – *Thamnidium*, тамнидий [33]

Попав на травянистые растения, спорангии приклеиваются к ним. Животные поедают эти растения, споры проходят через пищеварительный тракт и выделяются вместе с экскрементами. Затем споры прорастают.

#### Класс *Endogonomycetes* – эндогономицеты

Порядок *Endogonales* – эндогональные, сем. *Endogonaceae* – эндогоновые. Сюда относятся сапротрофные грибы, например рода *Endogone* – эндогоне, встречающиеся в почве на подземных органах растений, на древесном опаде – мелких веточках. В отличие от остальных зигомицетов, споры развиваются в особых вместилищах клубневидной формы. Это могут быть и зигоспоры, формирующиеся в результате полового процесса. Ранее к этому порядку также относили грибы, образующие арбускулярно-везикулярную эндомикоризу.

### 4.4. ОТДЕЛ *ENTOMOPHTHOROMYCOTA* – ЭНТОМОФТОРОМИКОТА

#### Класс *Entomophthoromycetes* – энтомофторомицеты

##### Порядок *Entomophthorales* – энтомофторальные

▲ Сем. *Entomophthoraceae* – энтомофторовые. У представителей этого порядка на смену спорам появляются конидии. В основном это паразиты насекомых. Смерть насекомых наступает от нарушения циркуляции крови, воздействия токсинов и ферментов. Некоторые виды паразитируют на растениях, другие могут быть патогенными для человека. Значительная часть грибов этого порядка – сапротрофы.

Род *Entomophthora*. *E. muscae* – энтомофтора мушиная. Вызывает заболевание «осенняя болезнь» мух. Нарастание болезни идет очень быстро. На оконных стеклах можно видеть мух, окруженных белым пушком. Этот налет состоит из конидиеносцев с конидиями, которые могут отстреливаться, попадая на новую жертву. Из брюшка пораженного насекомого вырастают ризоиды, способствующие прикреплению насекомого к субстрату. Ткани насекомого разрушаются, и гриб заполняет все тело. Энтомофторовые грибы представляют интерес как биологический метод борьбы с вредными насекомыми. Например, *Entomophthora aulicae* паразитирует на сосновой совке. Виды этого рода поражают пядениц, листовертков, пилильщиков. Грибы рода *Zoophthora* поселяются на тлях, а грибы рода *Tarichium* поражают чешуекрылых.

### 4.5. ОТДЕЛ *GLOMEROMYCOTA* – ГЛОМЕРОМИКОТА

Включает один класс – *Glomeromycetes* (гломеромицеты), 4 порядка (*Glomerales* – гломеральные и др.). Это древняя группа грибов, появившихся 460–350 млн лет назад, что подтверждается палеонтологическими данными (ордовик, девон), а также результатами молекулярных исследований.

#### Класс *Glomeromycetes* – гломеромицеты

##### Порядок *Glomerales* – гломеральные

В порядке одно семейство *Glomeraceae* – гломеровые. В род *Glomus* (гломус) объединяют облигатные микоризные грибы, имеющие большое значение как эндосимбионты. Эндомикориза развита у 80 % травянистых растений, а также может быть у некоторых деревьев и кустарников во взрослом состоянии и на ранних этапах развития из семени. Гифы грибов

находятся в коре корня, идут по межклетникам и образуют терминальные или интеркалярные вздутия – *везикулы* (рисунок 31). Гифы могут дихотомически ветвиться с образованием *арбускул*. Такая микориза называется *арбускулярно-везикулярной*. В результате лизиса гриба в клетках растений остается *зернистая масса*.

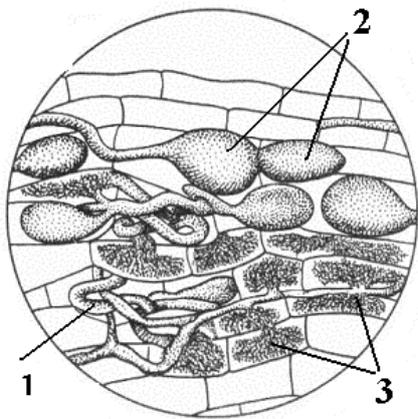


Рисунок 31 – Эндомикориза в корнях травянистых растений: 1 – гифы, 2 – везикулы; 3 – арбускулы

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

#### 4.6. ОТДЕЛ ASCOMYCOTA – АСКОМИКОТА, СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ

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

##### Общая характеристика сумчатых грибов

- Вегетативное тело представлено септированным мицелием с септами разного строения, с центральной порой, либо наблюдается дрожжеподобный рост. Типичные клеточные оболочки имеют 2 стенки, в составе которых содержится хитин и глюканы. В дрожжеподобной фазе в клеточных стенках присутствуют маннаны.

- Состав клеточной оболочки – хитин и глюканы; дрожжеподобный рост – маннаны.
- Запасные вещества – гликоген.
- Подвижных стадий – нет.
- Вегетативное размножение – фрагментация, деление дрожжевых клеток.

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

- Половой процесс – чаще всего гаметамиогамия. Половой продукт – сумка с эндогенными спорами, образовавшимися в результате мейоза (мейоспоры). Преобладающая стадия  $n$ , кратковременные стадии у подавляющего большинства видов –  $2n$  и  $n+n$ . У сумчатых грибов могут развиваться плодовые тела (*аскомы*) трех типов – *клейстотеций*, *перитеций*, *апотеций*. Эта стадия полового спороношения является *телеоморфой* (совершенная стадия).

- Цикл развития – гаплонты с ограниченным дикарионом. Ядерное состояние:  $n$ ,  $2n$ ,  $n+n$ . Преобладает  $n$ .

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

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

### **Бесполое размножение (анаморфа)**

В циклах развития сумчатых грибов анаморфа играет огромную роль, обеспечивая их расселение. Особенно большое значение конидиальная стадия имеет для паразитических аскомицетов. Конидиеносцы, чаще всего простые, неветвящиеся, развиваются на поверхностном мицелии или в особых вместилищах – *пикнидах*. Анаморфа настолько может быть не похожа на телеоморфу, что ее описывали как самостоятельный вид. Например, конидиальная стадия спорыньи носит название *сфацелия*. И только при тщательном изучении онтогенеза грибов удалось объединить обе стадии развития в одном жизненном цикле спорыньи.

### **Половое размножение (телеоморфа)**

Развитие телеоморфы проходит в 2 стадии: 1) образование гаметангиев на гаплоидном мицелии и протекание полового процесса (гаметангиогамия); 2) развитие сумки. В ряде случаев половой процесс может быть в виде соматогамии (слияние двух клеток мицелия с образованием дикариона) либо в виде *сперматизации*. При этом процессе антеридии не образуются, а их функцию выполняют мелкие мужские клетки, похожие на конидии, *спермации*, проникающие через трихогину в аскогон.

В наиболее типичном случае на гаплоидном мицелии образуются гаметангии. Женский гаметангий – *аскогон* – имеет расширенную нижнюю часть и вытянутую верхнюю – *трихогину*. После образования гаметангиев происходит половой процесс – гаметангиогамия, протекающий в несколько этапов.

### **Типы сумок и их функции**

Сумки образуются непосредственно на мицелии или же внутри плодовых тел *аском*. У разных представителей сумки отличаются своим строением, что является одним из важных систематических признаков. Сумки могут иметь разную форму: булавовидную, овальную, цилиндрическую и т. д., содержать различное количество спор. В зависимости от строения стенки различают 2 типа сумок: 1 – *протуникатные* (оболочка тонкая или отсутствует); 2 – *этуникатные* (оболочка выражена). Последние в зависимости от количества слоев оболочки подразделяются на *унитуникатные и битуникатные*.

У унитуникатных сумок оболочка одна из двух не отделяющихся друг от друга слоев. Толщина оболочки и строение верхушки различны. Имеются приспособления для активного разбрасывания спор. Сумки более примитивного типа вскрываются трещиной, а сумки более сложного строения вскрываются крышечкой.

Битуникатные сумки имеют оболочку с двумя разделяющимися слоями. Наружный слой называется *экзоаском* (*экзотуника*), он не эластичен и может разрываться. Внутренний слой называется *эндоаском* (*эндотуника*).

### Типы плодовых тел (аском)

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

**Клейстотеций** – закрытое плодовое тело, внутри которого находятся сумки со спорами (рисунок 32). Сложно устроенные клейстотеции снаружи имеют оболочку перидий, поверхность которого неровная. Он удерживается на субстрате также за счет придатков (подвесок) различной формы, что имеет диагностический характер. Внутри, в полости клейстотеция, находится одна или несколько сумок, соединенных в основании пучком. У просто организованных клейстотециев полости нет, а овальные сумки расположены беспорядочно (например, *Penicillium*) (рисунок 32). Споры высвобождаются после разрушения перидия.

**Перитеций** – полузамкнутое плодовое тело (см. рисунок 32). Форма может быть округлая, шаровидная или кувшиновидная с отверстием на вершине. Перитеции отличаются большим разнообразием.

Перитеции, находящиеся на поверхности субстрата (*Chaetomium globosum* – **хэтомий шаровидный**), имеют наружную стенку – *перидий*. Сумки и стерильные клетки *парафизы* находятся внутри плодового тела. Перидий может быть светлым, темным или ярко окрашенным. Поверхность варьируется от гладкой до бугорчатой, бывает с волосками, щетинками. Споры высвобождаются через выводное отверстие на верхушке перитеция.

Перитеции могут быть погружены в специальное сплетение вегетативных гиф – **строуму**. У таких перитециев перидий отсутствует. При этом перитеции могут быть погружены лишь частично, основанием, а большая часть перитециев возвышается над стромой, например у нектрии *Nectria*. В другом случае перитеции полностью погружены в строуму, например у спорыньи *Claviceps purpurea* (см. рисунок 32).

**Апотеций** – открытое плодовое тело, наиболее совершенный тип аском, чаще всего блюдцевидной, чашевидной формы (см. рисунок 32), разнообразной окраски: красной, оранжевой, желтой, коричневой и др. Поверхность апотеция выстлана *гимением*, плодоносящим слоем, состоящим из сумок и парафиз – бесплодных гиф, которые иногда могут ветвиться. Парафизы выполняют защитную функцию, так как могут смыкаться верхушками над развивающимися сумками, образуя *эпитеций*.

В зависимости от способа развития различают три типа апотециев: 1 – открытый гимеций (открыт с самого начала развития апотеция); 2 – полуоткрытый (сначала апотеций закрыт, а к моменту созревания аскоспор он открывается); 3 – закрытый (апотеции всегда замкнутые, что характерно для подземных форм).

Размеры апотециев сильно варьируются, могут быть микроскопическими и макроскопическими. У некоторых грибов апотеции имеют ножку и приподняты над субстратом, у других же образуются подземные апотеции, например у трюфеля.

**Аскостромы**. В стромах, выполненных ложной тканью плектенхимой, происходит сначала образование гаметангиев, затем – половой процесс, развитие сумок. В этих участках

плектенхима раздвигается, образуется полость – *локула* с сумками. Впоследствии над локулой «ткань» стромы разрушается, образуется отверстие. Внешне у многих видов это образование похоже на перитеций и называется *псевдоперитеций*.

### Классификация

Систематика этого отдела очень противоречива на уровне практически всех таксонов.

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

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

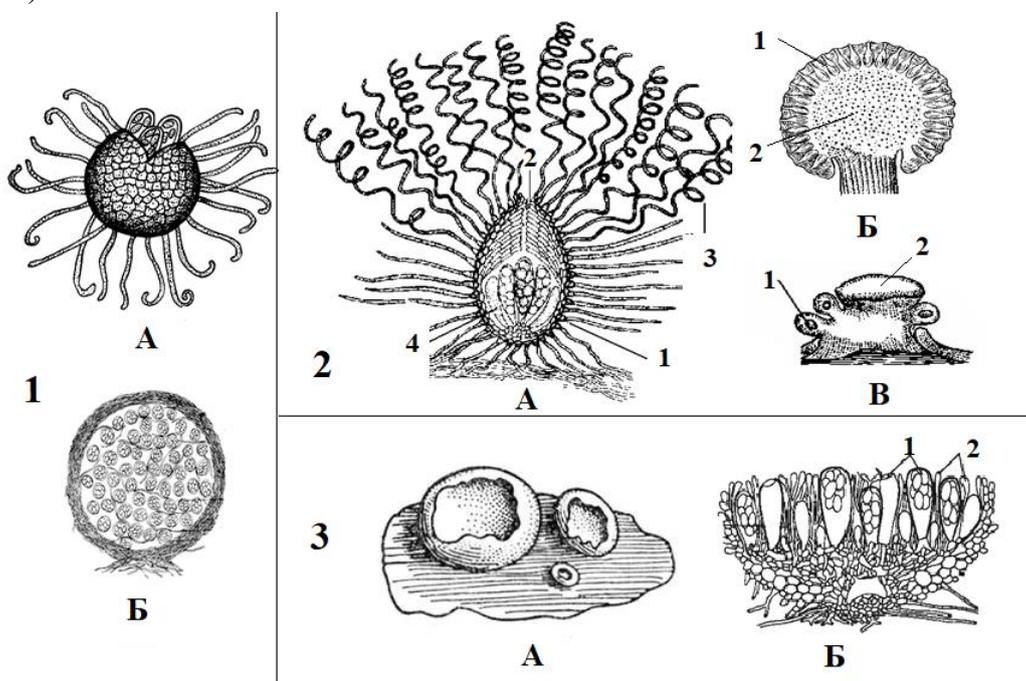


Рисунок 32 – Разнообразие аском у сумчатых грибов: 1 – клейстотеции (А – *Erysiphe salicis* – эрифизе ивовая, Б – *Penicillium* – пеницилл); 2 – перитеции (А – поверхностный у *Chaetomium globosum* – хэтомий шаровидный [27]: 1 – стенка (перидий), 2 – выводное отверстие, 3 – волоски, 4 – сумки; Б – погруженный в строму у *Claviceps purpurea* – спорынья [27]: 1 – перитеции, 2 – строма); В – полупогруженный у *Nectria cinnabarina* – нектрия киноварно-красная [20]: 1 – перитеции, 2 – строма; 3 – апотеции (А – внешний вид; Б – строение апотеция: 1 – сумки, 2 – парафизы)

#### Далее перечислены некоторые классы сумчатых грибов:

Класс *Eurotiomycetes* – эуроциомицеты, плектомицеты;

Класс *Leotiomycetes* – леоциомицеты;

Класс *Pezizomycetes* – пезизомицеты;

Класс *Sordariomycetes* – сордариомицеты;

Класс *Saccharomycetes* – сахаромицеты;

Класс *Taphrinomycetes* – тафриномицеты.

## Класс *Saccharomycetes* – сахаромицеты

К порядку относятся грибы, обладающие дрожжеподобным ростом. Если клетки долго не разъединяются, то формируется *псевдомицелий*. Клеточная стенка маннано-глюкановая. Вегетативное размножение осуществляется почкованием. Половое размножение – гаметангиогамия, происходит в виде копуляции содержимого гаметангиев, в роли которых выступают соматические клетки. Ядра сливаются одновременно с цитоплазмой, образуется диплоидная клетка, а *дикариофаза отсутствует*. Жизненные циклы у представителей этого класса различны. Аскомы не образуются.

Грибы играют большую роль в природе как сапротрофы, в хозяйственной деятельности человека (пекарские, винные, пивные дрожжи). Широко распространены в природе, поселяются на разных субстратах, содержащих сахара: плодах, раненых побегах древесных растений. Некоторые виды могут обитать в почве. К порядку относят также грибы, у которых отсутствует телеоморфа.

### ▲ Сем. *Saccharomycetaceae* – сахаромицетовые

Род *Saccharomyces* – сахаромицес. Вегетативное размножение осуществляется рубчико-вым почкованием (рисунок 33). На материнской клетке образуется выпячивание, оно увеличивается в размерах, далее отделяется от материнской клетки перегородкой, после чего возможен отрыв дочерней клетки. На месте отпочковавшейся клетки остается рубчик. Поэтому на материнской клетке имеется собственный рубчик, а также рубчики от дочерних клеток. По количеству таких рубчиков можно определить число образовавшихся дочерних клеток.

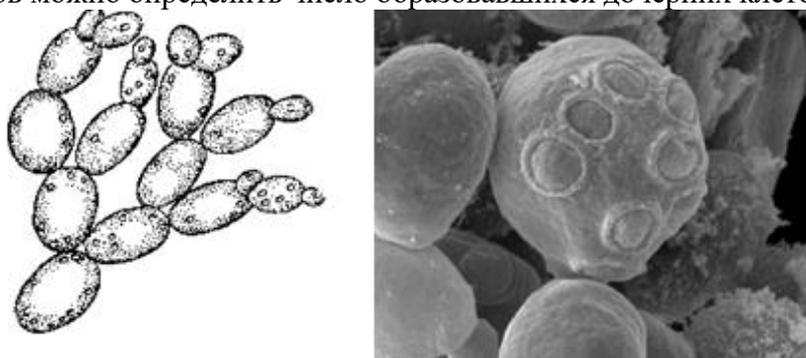


Рисунок 33 – Почкующиеся дрожжи рода *Saccharomyces* [61]

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

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

### ▲ Сем. *Saccharomycodaceae* – сахаромикодовые

Род *Saccharomycodes* – сахаромикодес. Представитель рода – **дрожжи Людвига** – *S. ludwigii*. В жизненном цикле преобладает диплоидная стадия, диплобионтный уровень. Гаплоидны только аскоспоры, которые могут сливаться уже в сумках. Вегетативное размножение происходит только в диплоидной стадии.

**Класс *Taphrinomycetes* – тафриномицеты**  
**Порядок *Taphrinales* – тафринальные**

Относятся паразитические грибы, поселяющиеся на листьях, ветвях, плодах. Внедрение паразита приводит к неравномерному делению клеток пораженного органа и его разрастанию, деформации. Характерная особенность видов этого порядка заключается в том, что в цикле развития **преобладает дикариотическая стадия!** Плодовые тела отсутствуют.

**▲ Сем. *Taphrinaceae* – тафриновые**

**Род *Taphrina* – тафрина** (рисунок 34). *T. deformans* – тафрина деформирующая вызывает курчавость листьев персика и миндаля. *T. pruni* – тафрина сливовая поражает околоплодник молодых плодов сливы, а *T. padi* – тафрина черемуховая паразитирует на черемухе. В результате поражения околоплодник разрастается и образуются «дутые плоды», поверхность которых покрыта беловатым налетом, представляющим собой слой сумок со спорами. Под влиянием гриба у черемухи может появляться махровость цветков, утолщение тычинок.

Другие представители этого рода наносят значительный ущерб садоводству и парковому хозяйству. Так, побеги березы бородавчатой страдают от поражения *T. betulina* – тафрина березовая, что приводит к образованию в кронах «ведьминых метел», достигающих в диаметре до 3 м. На одной березе может формироваться до 25 таких образований.

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

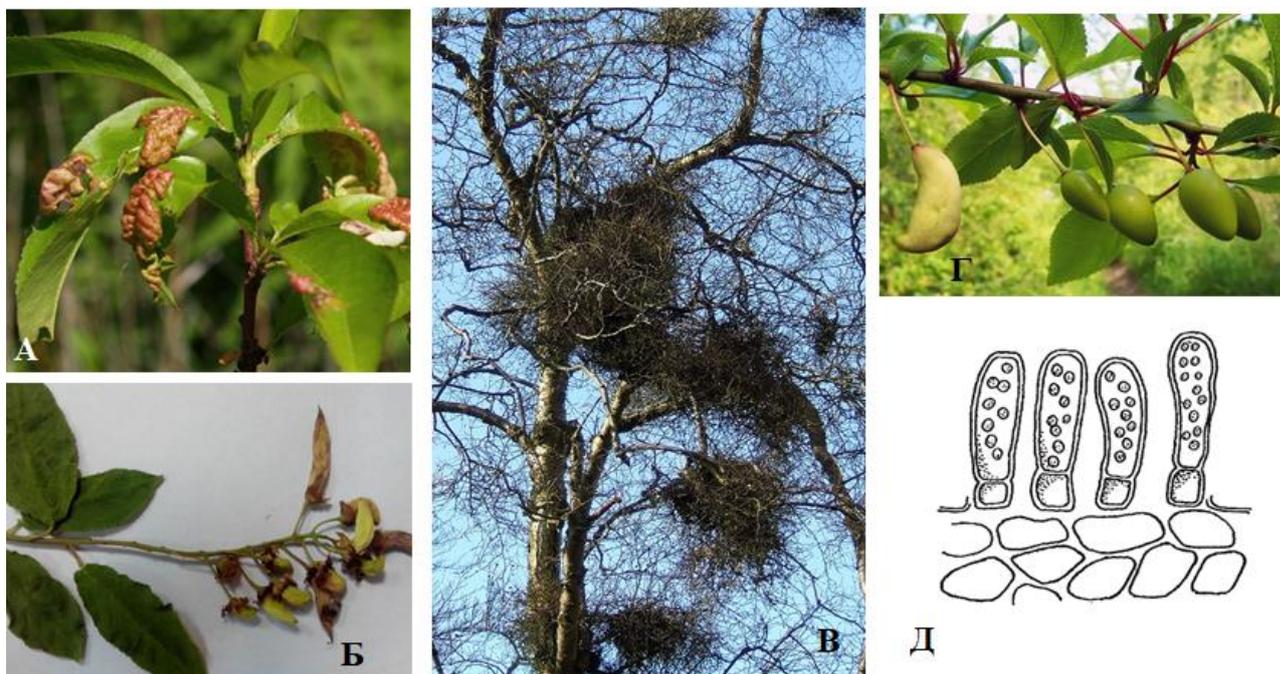


Рисунок 34 – Грибы рода *Taphrina*: А – *T. deformans* – тафрина деформирующая; Б – *Taphrina padi* – тафрина черемуховая; В – *T. betulina* – тафрина березовая [69]; Г – *T. pruni* – тафрина сливовая; Д – слой сумок на поверхности плода, пораженного тафриной сливовой [20]

### Класс *Eurotiomycetes* – эуроциномицеты, плектомицеты

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

#### Порядок *Eurotiales* – эуроциальные

Грибы этого порядка широко распространены, имеют многоклеточный мицелий. Размножаются в основном вегетативно (фрагментация) или бесполом путем. Стадия бесполого размножения анаморфа представлена конидиями. Половое размножение встречается редко. Стадия полового размножения телеоморфа – клейстотеций с прототуникатными сумками, расположенными беспорядочно. Характерно образование склероциев, видимых даже без микроскопа. Грибы имеют большое значение в природе как сапротрофы, паразиты, микоризообразователи. Они нашли применение в медицине как продуценты антибиотиков (пенициллин), аминокислот, витаминов группы В, ферментов, органических кислот. Их широко используют в пищевой промышленности: например, для изготовления «голубых» сыров Камбер, Фри, Рокфор.

#### ▲ Сем. *Trichocomaceae* – трихокомовые

Род *Talaromyces* – таларомицес. *T. helicus* – таларомицес витой обитает в почве, сапротроф. Конидиальное спороношение (анаморфа) типа *Penicillium* – пеницилл (рисунок 35) представлено септированным конидиеносцем, на котором находятся мутовки веточек (метул) с цепочками конидий, отчлениющихся от конидиогенных клеток – *фиалид*. В результате полового процесса образуются прототуникатные сумки, беспорядочно расположенные в клейстотеции. Плодовое тело снаружи покрыто перидием. Впоследствии перидий и сумки разрушаются, и аскоспоры пассивно освобождаются.

Род *Emericella* – эмерицелла. Грибы образуют анаморфу типа *Aspergillus* – аспергилл (см. рисунок 35). Телеоморфа в виде клейстотециев желтого цвета. Анаморфа отличается неветвящимся несептированным конидиеносцем с Т-образным основанием. На верхушке конидиеносец раздувается в пузырь, несущий фиалиды с цепочками конидий.

Группа грибов, не имеющих телеоморф, выделена в самостоятельное семейство *Aspergillaceae* – аспергилловые.

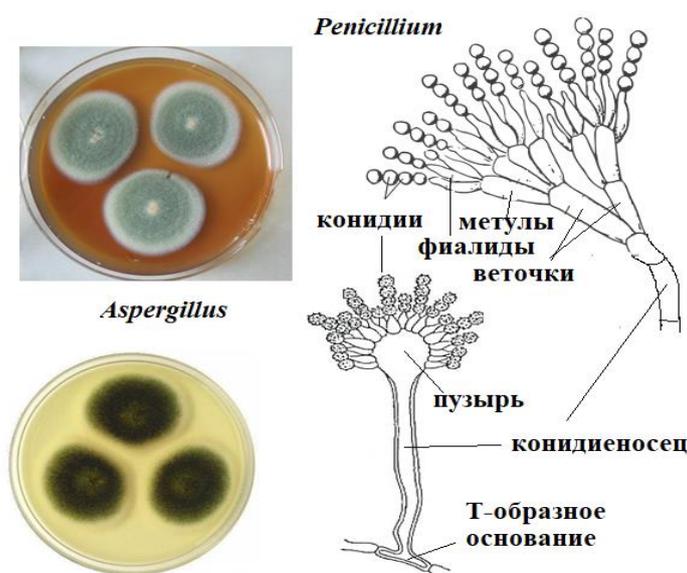


Рисунок 35 – Анаморфы эуроциальных грибов [27]

### ▲ Сем. *Elaphomycetaceae* – элафомицетовые

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

### Класс *Sordariomycetes* – сордариомицеты

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

### Порядок *Sordariales* – сордариальные

▲ Сем. *Chaetomiaceae* – хэтомиевые, род *Chaetomium* – хэтомий. *Ch. globosum* – хэтомий шаровидный, имеет свободные, поверхностные перитеции.

### Порядок *Hypocreales* – гипокреальные

### ▲ Сем. *Nectriaceae* – нектриевые

Род *Nectria* – нектрия. *N. cinnabarina* – нектрия киноварно-красная (рисунок 36) встречается повсеместно как сапротроф или раневой паразит. Наносит ущерб растениям в городских насаждениях и лесопитомниках. На отмерших ветвях древесных растений и кустарников из-под покровной ткани появляются оранжево-розовые подушечки – стромы с поверхностным конидиальным спороношением, которое называется туберкулярия обыкновенная *Tubercularia vulgaris*. Конидиеносцы простые или слабо ветвящиеся, конидии распространяются каплями дождя. Осенью на тех же стромах по краю или рядом с ними образуются плодовые тела – перитеции, которые погружены в строму лишь основанием. Стромы при этом меняют облик и выглядят как маленькие зернистые красные подушечки.

### ▲ Сем. *Clavicipitaceae* – спорыньевые

Род *Claviceps* – спорынья. К этому роду причислены паразитические грибы, встречающиеся на культурных и дикорастущих злаках. Большую роль в распространении видов играет бесполое размножение (анаморфа). *C. purpurea* – спорынья пурпурная (см. рисунок 36) является паразитом злаков. Широкую известность получило заболевание ржи посевной (описание цикла развития приведено ранее).

Род *Epiclhoe* – эпихлое. Наиболее распространенный вид *E. typhina* – эпихлое рогозовый, возбудитель чехловидной болезни многолетних злаков. Заболевание носит такое название, так как стромы в виде чехла окружают стебель. Сначала на поверхности стромы развивается конидиальная стадия. Конидии мелкие, одноклеточные. В конце лета строма утолщается, приобретает оранжевую окраску. В ней образуются плодовые тела – перитеции. При этом перитеции развиваются только на стеблях цветоносных побегов. Заболевание приносит ущерб лишь в семеноводстве.

▲ Сем. *Cordycipitaceae* – кордиципиевые. Род *Cordyceps* – кордицепс. Грибы паразитируют на насекомых и плодовых телах макроскопических грибов. *C. militaris* – кордицепс военный, паразитирует на куколках и личинках насекомых, зимующих в почве. К осени все

тело насекомого заполняется мицелием, превращается в склероций и прорастает стромами оранжевого цвета, содержащими перитеции.

▲ Сем. *Ophiocordycipitaceae* – офиокордицепсовые

Род *Tolypocladium* – толипокладий. *T. capitata* – толипокладий головчатый паразитирует на подземных плодовых телах (клеистотециях) оленьего трюфеля (*Elaphomyces*). Стромы головчатые, оливково-коричневого цвета на желтой ножке (см. рисунок 36). В Пермском крае внесен в Красную книгу Пермского края, статус – II категория редкости: виды, находящиеся в опасном состоянии (сокращающиеся в численности).

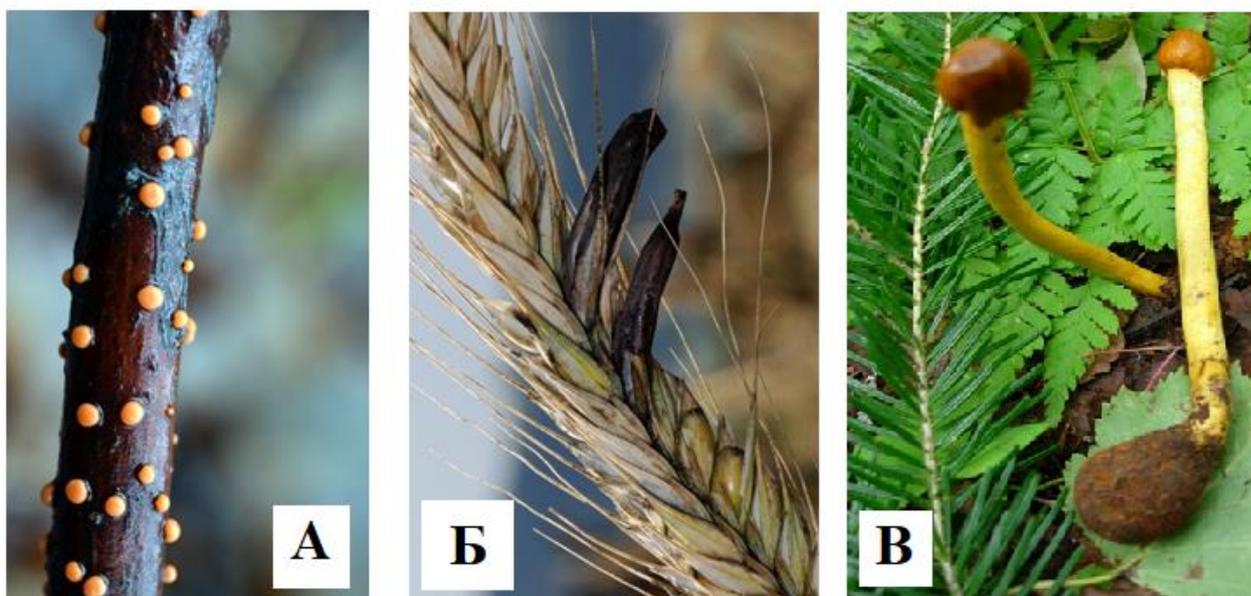


Рисунок 36 – Гипокреальные грибы: А – *Nectria cinnabarina* – нектрия киноварно-красная; Б – *Claviceps purpurea* – спорынья пурпурная [52]; В – *Tolypocladium capitata* – толипокладий головчатый на клеистотециях оленьего трюфеля (*Elaphomyces*)

Род *Ophiocordyceps* – офиокордицепс. *O. sinensis* – офиокордицепс китайский, популярный в настоящее время лекарственный гриб.

▲ Сем. *Hypocreaceae* – гипокрейные

Род *Hypocrea* – гипокрея. Виды этого рода обитают как сапротрофы на растительных остатках, старых плодовых телах трутовиков, но могут быть и паразитами. В цикле развития имеются сумчатая и конидиальная (*Trichoderma*) стадии. При этом конидиальная стадия часто преобладает над сумчатой. Практическое значение имеет анаморфа под названием триходерма зеленая *Trichoderma viride*. В природе она встречается в почве, на растительных остатках, материалах, содержащих целлюлозу. В промышленных масштабах ее культивируют для получения фермента целлюлазы.

Класс *Leotiomycetes* – леоциомицеты

Порядок *Erysiphales* – эризифальные

Плодовые тела – клеистотеции с двухслойным перидием и унитарными сумками. Количество сумок варьируется. Аскоспоры освобождаются активно. Мицелий чаще всего поверхностный. Внутри клеток эпидермы или мезофилла листа отходят гаустории. Пораженные части растений как бы обсыпаны белой мукой, отсюда и название этих паразитических

грибов – мучнисто-росяные. Бесполое размножение осуществляется конидиями, одиночными или в виде цепочки, расположенными на неветвящихся конидиеносцах.

#### ▲ Сем. *Erysiphaceae* – эризифовые

Разделение на роды основано на различиях в строении анаморф, количестве придатков у плодовых тел, числе сумок. Так, клейстотеции *Podosphaera mors-uvae* – **подосфера** – содержат одну сумку со спорами, а *Blumeria graminis* (= *Erysiphe graminis*) – **блюмерия злаковая** – имеет 3 сумки. Клейстотеции могут быть снабжены разветвленными и неразветвленными придатками, у которых концы могут загигаться крючком.

Пораженные органы растений заметны невооруженным глазом. При увеличении можно увидеть переплетающиеся гифы септированного мицелия, от которого отчленяются неветвящиеся конидиеносцы с цепочками конидий. В местах соединения конидий есть центральная пора, поэтому конидии не разъединяются. При созревании их пора закрывается, и цепочка конидий распадается на отдельные клетки, которые способны к прорастанию даже в сухую погоду, то есть являются ксерофилами. Поглощение грибом питательных веществ осуществляется гаусториями, внедряющимися в ткани растений.

Телеоморфа (клеистотеций) развивается на старом мицелии. Наиболее распространенные заболевания: **мучнистая роса злаков, яблони, сирени, дуба, крыжовника, тополей.**

**Меры борьбы:** сжигание осенью старой листвы, опрыскивание препаратами против грибов (**фунгициды**).

Поражение растений настоящей мучнистой росой похоже на поражение ложной мучнистой росой, но имеются существенные отличия.

#### Порядок *Helotiales* – гелоциальные

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

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

#### ▲ Сем. *Sclerotiniaceae* – склеротиниевые

Род *Monilia* – **монилиния**. Наиболее распространенный вид – *M. fructigena* (**монилиния фруктовая**). Паразитирует на плодах растений из сем. розоцветные, вызывает плодовую гниль яблок и груш. Сумчатая стадия в виде апотециев встречается крайне редко. Чаще всего гриб замечен в стадии анаморфы (*Monilia*). На плодах с поврежденной кожицей появляются концентрические круги подушечек с конидиями (рисунок 37).

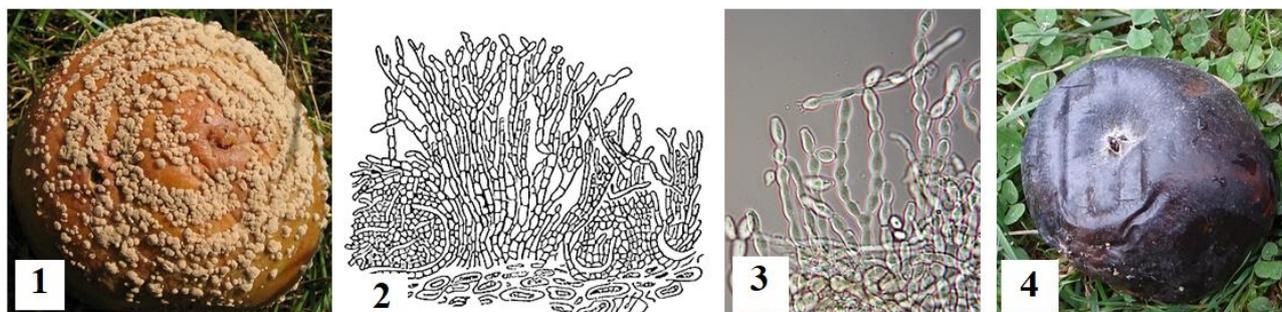


Рисунок 37 – *Monilia fructigena*: 1 – пораженное яблоко с конидиальным спороношением гриба; 2 – подушечка конидий (*Monilia*); 3 – конидиеносцы; 4 – псевдосклеротий [20; 62]

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

**Род *Sclerotinia* – склеротиния.** Наиболее важный вид – *S. sclerotiorum*. Является возбудителем белой гнили многих сельскохозяйственных культур. Встречается на корнях моркови, свеклы, петрушки, на стеблях подсолнечника, томата, фасоли, бобов, на плодах огурцов, кабачков, томатов, гороха, на соцветиях подсолнечника, клубнях картофеля. Особенно активно гриб развивается при хранении. На поверхности пораженных органов появляется плотный белый мицелий, на котором формируются склероции с черной корой (рисунок 38). Весной из склероциев прорастают апотеции. Конидиальное спороношение отсутствует.

**Род *Botryotinia* – ботриотиния.** *B. fuckeliana* – ботриотиния Фукеля – распространенный паразит сельскохозяйственных растений как в природе, так и при хранении. Пораженные плоды земляники, винограда, цветочные культуры покрываются пушистой серой «плесенью». Развивается в основном анаморфа, которая имеет свое название – *Botrytis cinerea* (ботритис серый). Конидиеносцы ветвящиеся, с группами бесцветных одноклеточных конидий (рисунок 38). На мицелии могут формироваться склероции, на которых развивается телеоморфа – апотеции до 5 мм в диаметре. Гриб способен обитать в почве как сапрофит.

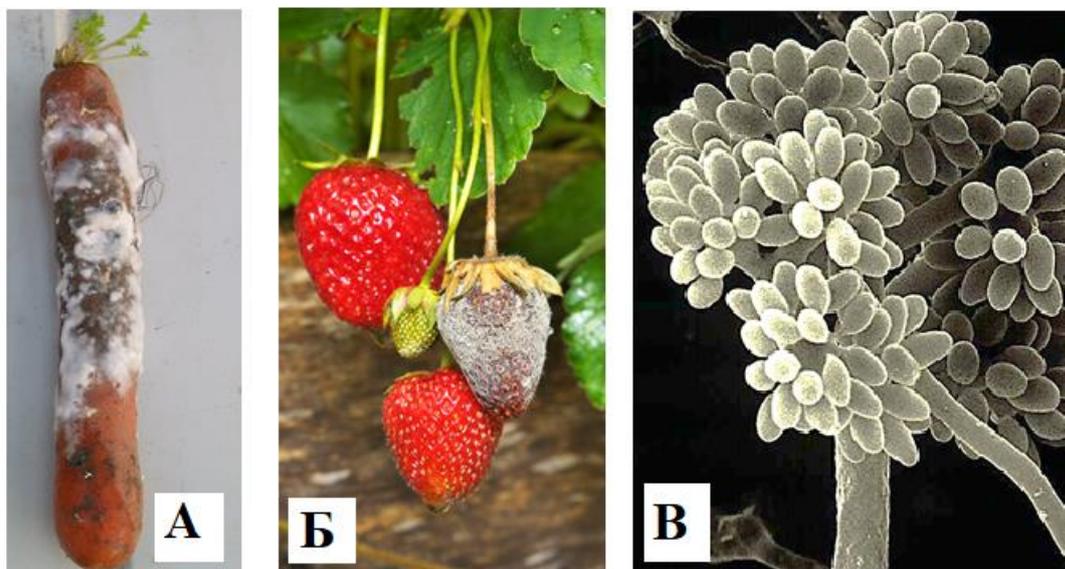


Рисунок 38 – Склеротиниевые грибы: А – мицелий и склероции гриба *Sclerotinia sclerotiorum* на корнеплоде моркови; Б – плод земляники, пораженный *Botrytis cinerea* (ботритис серый); В – конидиеносец с конидиями *B. cinerea* [60]

#### ▲ Сем. *Helotiaceae* – гелоциевые

Плодовые тела – апотеции блюдцевидной формы, имеющие ножку. Например, *Bisporella citrina* – биспорелла лимонная – образует в массе на поваленной древесине лимонно-желтые апотеции (рисунок 39).

### ▲ Сем. *Cudoniaceae* – кудониевые

Плодовые тела – апотеции, довольно крупные. В хвойных лесах на почве можно обнаружить шпательевидные желтые апотеции *Spathularia flavida* – спатулярия желтая с выраженной ножкой беловатого цвета (рисунок 39). Апотеции *Cudonia circinans* – кудония курчавая розоватого цвета, с волнистой шляпкой, на поверхности которой находится слой сумок (рисунок 39). Апотеции развиваются в массе в еловых лесах, на подстилке.

### Порядок *Rhytismatales* – ритизматальные

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

### ▲ Сем. *Rhytismataceae* – ритизмовые

Род *Rhytisma* – ритизма. *R. acerinum* – ритизма кленовая вызывает заболевание – черную пятнистость листьев клена. В конце лета на листьях клена появляются желтоватые пятна. Мицелий развивается на поверхности, сплетаясь в стромы, на поверхности которых развиваются конидии. Осенью стромы утолщаются и уплотняются, становятся черными, превращаясь в склероции (рисунок 40). После опадения листьев начинается развитие удлиненных апотециев, радиально расходящихся от центра. Весной апотеции вскрываются щелью. Нитевидные аскоспоры, освобождающиеся из сумок, заражают растения.

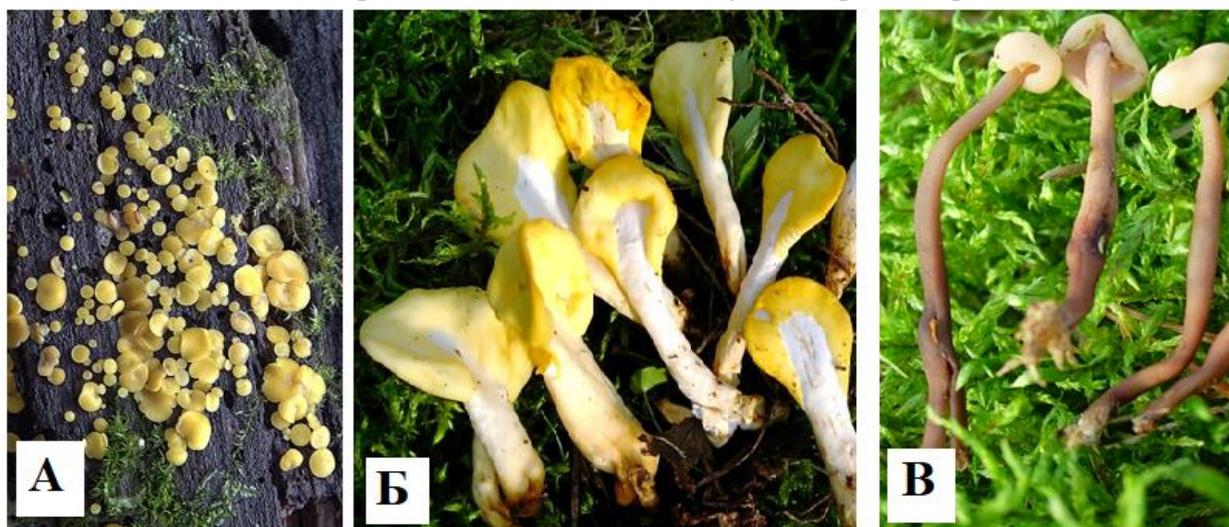


Рисунок 39 – Апотеции: А – *Bisporella citrina*, Б – *Spathularia flavida*, В – *Cudonia circinans*

Род *Lophodermium* – лофодермий. Различные виды этого рода поражают хвою сосен, можжевельника, ели, пихты и листья растений из сем. вересковые. Заболевание хвои сосны типа шютте вызывается двумя видами *Lophodermium*: *L. seditiosum* – настоящее шютте и *L. pinastri* – ложное шютте (рисунок 40). Болезнь опасна для молодых растений в лесопитомниках, так как в результате поражения хвоя опадает, прирост сеянцев снижается, и они погибают. Наиболее патогенным является гриб настоящего шютте. Осенью на иголках сосны развиваются желтоватые точки. Весной и ранним летом хвоя буреет, появляются продольные мелкие черные черточки (конидиальная стадия). Конидии не способны прорасти и не играют роли в заражении. Хвоя опадает, и на ней образуются овальные апотеции черного цве-

та, прорывающиеся через эпидерму хвоинки. Апотечии обычно разделены черными черточками у *L. pinastri*, а у *L. seditiosum* таких черточек на хвое нет.

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

### Класс *Pezizomycetes* – пезизомицеты

Плодовые тела – апотечии, размеры которых колеблются от 1 мм до 10 см и более. Окраска их очень разнообразна: от коричневых, черных до ярко-оранжевых, желтых, красных. Для большинства видов характерна лишь сумчатая стадия. К моменту созревания аскоспор сумки открываются крышечкой. В основном это сапротрофы, но могут быть паразиты и микоризообразователи. В классе всего лишь один обширный порядок *Pezizales* – пезизальные.



Рисунок 40 – Ритизмовые грибы: А – *Rhytisma acerinum*: 1 – пораженный лист клена, 2 – апотечии в строме [11]; Б – *Lophodermium pinastri*, хвоя с апотечиями

### Порядок *Pezizales* – пезизальные

#### ▲ Сем. *Pezizaceae* – пезизиевые

Род *Legaliana* – легалиана. Грибы этого рода имеют плодовые тела блюдцевидной формы. Широко распространена *L. badia* – легалиана коричневая (рисунок 41), обитающая на опушках хвойных лесов, вдоль дорог. Апотечии шоколадно-коричневого цвета растут большими группами.

#### ▲ Сем. *Sarcosomataceae* – саркосомовые

Род *Sarcosoma globosum* – саркосома. Включает около двух десятков видов грибов. Весной в смешанных лесах можно обнаружить *S. globosum* – саркосома шаровидная (см. рисунок 41). Апотечии до 12 см в высоту, шаровидные, бочонковидные, снаружи бархатистые, черно-коричневого цвета. Диск апотечия черный, блестящий. Внутри много воды, гифы гриба погружены в желеобразную массу. Гриб интенсивно истребляется, так как используется в народной медицине под названием «земляное масло». Внесен в Красную книгу России и Пермского края.

#### ▲ Сем. *Rhizinaceae* – ризиновые

Род *Rhizina* – ризина. Представитель – *R. undulata* (ризина волнистая), встречается в хвойных лесах на корнях сосны, лиственницы, особенно после пожаров. Аскоспоры прорас-

тают при высокой температуре (+38...+45 °С), и гриб паразитирует на корнях растений (лиственные деревья не поражаются) в отсутствие конкурентов после воздействия огня. Таким образом, разведение костров в лесах может способствовать развитию болезни и гибели сосен, особенно молодых. Апотеции гриба коричневого цвета, плоские, с волнистой неровной поверхностью. От нижней части, имеющей светлый желтоватый цвет, отходят корневидные ризоиды.

#### ▲ Сем. *Pyronemataceae* – пиронемовые

Самое обширное семейство по количеству видов. Апотеции типичной формы, блюдцевидные, имеют яркую окраску. У некоторых представителей по краю апотециев присутствуют волоски. Все представители – сапротрофы, поселяющиеся на различных субстратах: остатках древесины, подстилке, экскрементах, углях. *Aleuria aurantia* – алеврия оранжевая – образует яркие оранжево-красные апотеции, которые растут с весны до осени на влажной почве в лиственных лесах, нередко вдоль дорог (рисунок 41). В лесах на почве, валежнике довольно часто встречается *Humaria hemisphaerica* – гумария полушаровидная. Апотеции снаружи буроватые, диск светлый, сероватый или желтоватый. Сферическая форма апотеция сохраняется долго (см. рисунок 41). На гниющей древесине нередко можно видеть группы ярко-красных апотециев *Scutellinia scutellata* – skutеллиния блюдцевидная, диаметром от 2 до 8 мм. По краю гимениального диска растут буро-черные волоски (см. рисунок 41). Из всего многообразия пиронемовых грибов отметим *Pyronema omphalodes* – пиронема пупковидная – как представителя карботрофов – грибов, поселяющихся на углях. На местах кострищ и пожарищ эти грибы появляются одними из первых. Их мелкие оранжевые, красноватые апотеции растут группами, сливаясь пятнами.

▲ Семейства: *Morchellaceae* – моршелловые, сморчковые; *Discinaceae* – дисциновые; *Helvellaceae* – гелвелловые. Представители перечисленных семейств отличаются необычным строением апотециев, часто имеющих ножку и складчатую шляпку. Внутри складок шляпки находится гимениальный слой, а ребрышки стерильны. Характерная особенность полового процесса – отсутствие аскогонов и антеридиев. Происходит слияние гаплоидных клеток вегетативного мицелия, то есть половой процесс – *соматогамия*. Считают, что эти грибы – сапротрофы, но они могут быть микоризообразователями. Сморчки, строчок обыкновенный, сморчковые шапочки появляются ранней весной, съедобны после предварительной обработки. Обычно их отваривают в течение 20 минут, отвар выливают, а потом уже используют в пищу. Токсические вещества окончательно не выявлены.

#### ▲ Сем. *Morchellaceae* – моршелловые, сморчковые

Род *Morchella* – сморчок. В хвойных лесах на песчаной почве встречается *M. conica* – сморчок конический (рисунок 42), а в лиственных лесах чаще растет *M. esculenta* – сморчок съедобный. Апотеции, полые внутри, имеют шляпку, края которой срастаются с ножкой. Род *Ptychoverpa* – сморчковая шапочка. В осиновых лесах распространена *P. bohemica*. Этот наименее ядовитый гриб отличается тем, что края шляпки свободны, не срастаются с ножкой (см. рисунок 42).



Рисунок 41 – Пезизальные грибы: 1 – *Sarcosoma globosum*, саркосома шаровидная; 2 – *Legaliana badia* (= *Peziza badia*), легалиана коричневая (=пезиза коричневая); 3 – *Aleuria aurantia*, алеврия оранжевая; 4 – *Humaria hemisphaerica*, гумария полушаровидная; 5 – *Scutellinia scutellata*, skutеллиния блюдцевидная

#### ▲ Сем. *Discinaceae* – дисциновые

Род *Gyromitra* – гиромитра, строчок. Весной появляются крупные апотеции *G. esculenta* – строчок съедобный, похожего на половинку грецкого ореха на короткой ножке (см. рисунок 42). Предполагают, что в строчках содержится токсин *гиромитрин*, но вопрос до сих пор остается открытым.

#### ▲ Сем. *Helvellaceae* – гелвелловые

Род *Helvella* – гелвелла, лопастник. Грибы этого рода развиваются летом и осенью в лесах. В отличие от предыдущих видов, лопастники несъедобны, так как обладают жесткой консистенцией. Шляпки разделены на лопасти, гладкие, а ножки бороздчатые. Наиболее распространена *H. crispa* – гелвелла гребенчатая с апотециями серовато-белого цвета. Поздней осенью нередко привлекают внимание крупные хрящевидные апотеции, высотой до 25 см, *Helvella monachella* – строчок осенний (см. рисунок 42). Шляпка каштаново-бурая, ножка более светлая, буроватая, беловатая.

#### ▲ Сем. *Tuberaceae* – трюфелевые

Относятся грибы с подземными плодовыми телами. Являются съедобными микоризными грибами. Апотеции округлой формы, размеры варьируют в зависимости от вида. Вес может достигать 1 кг. Наружная часть – перидий, кожистый, с бородавками. Мякоть имеет мраморный рисунок из светлых (внутренние вены) и темных (наружные вены) прожилок. Расположение сумок внутри апотеция – диагностический признак. Они могут располагаться на внутренних венах, что напоминает гимениальный слой, или образуют скопления – гнезда. Наиболее ценен в пищевом отношении *Tuber melanosporum* – черный французский трюфель, обладающий изысканным вкусом и стойким ароматом. В России этот гриб не встречается. Для поиска аском трюфеля специально дрессируют собак и свиней.



Рисунок 42 – Апотеции со шляпкой и ножкой: 1 – *Morchella conica* – сморчок конический; 2 – *Ptychoverpa bohemica* – сморчковая шапочка; 3 – *Gyromitra esculenta* – строчок съедобный; 4 – *Helvella monachella* – строчок осенний

#### 4.7. ОТДЕЛ *BASIDIOMYCOTA* – БАЗИДИОМИКОТА, БАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ

К базидиальным грибам относится примерно 30 % всех видов грибов.

- Вегетативное тело представлено септированным мицелием с пряжками или без них, может быть дрожжеподобный рост. Подвижных стадий нет.

- Клеточная стенка многослойная, состоит из хитина и глюканов. В дрожжеподобной стадии клеточная стенка содержит маннаны. Септы сложного строения, присутствуют долипоровые септы.

- Запасные вещества – гликоген.

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

- Бесполое размножение (анаморфа) выражено слабее, чем у сумчатых грибов. Исключение – ржавчинные грибы.

- Половой процесс – соматогамия или сперматизация (ржавчинные грибы). Половые органы отсутствуют (исключение – ржавчинные грибы). Половой продукт – базидия с экзогенными мейоспорами (базидиоспорами). Базидиомы (плодовые тела) разнообразны или отсутствуют.

- Цикл развития – преобладает (чаще всего)  $n+n$ : гаплоидно-дикариотический.
- Среда обитания – почва, наземная сфера.
- Важнейшие экологические группы – сапротрофы, паразиты, симбиотрофы.

## Развитие телеоморфы

Развитие телеоморфы протекает в две стадии: 1) половой процесс и 2) образование плодового тела *базидиомы* с базидиями.

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

### 1. С участием пряжки (рисунок 43).

На рисунке показаны следующие этапы образования базидии: **1** – концевая клетка дикариотичного мицелия; **2** – гифа образует вырост – пряжку, гомологичную крючку аскогенных гиф сумчатых грибов; **3** – ядра дикариона синхронно делятся, в результате чего образуются 4 ядра; **4, 5** – образуются перегородки, отчленяющие верхушку и боковой вырост, по которому одно ядро переходит в нижнюю клетку, и восстанавливается дикарион; **6, 7** – в верхней клетке остается два несестринских ядра; **8** – впоследствии они сливаются кариогамия; (см. половой процесс), и образуется диплоидное ядро; **9** – следующий этап – редукционное деление, приводящее к образованию 4 гаплоидных ядер; на базидии образуются выросты (стеригмы); **10** – стеригмы вздуваются на концах, куда и переходят ядра, образуя 4 экзогенные базидиоспоры. В этом случае редукционное деление следует за слиянием ядер и происходит в одной клетке.

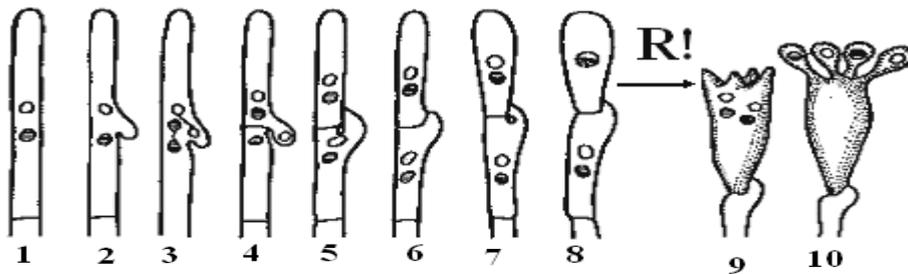


Рисунок 43 – Схема образования базидии (пояснения в тексте) [20]

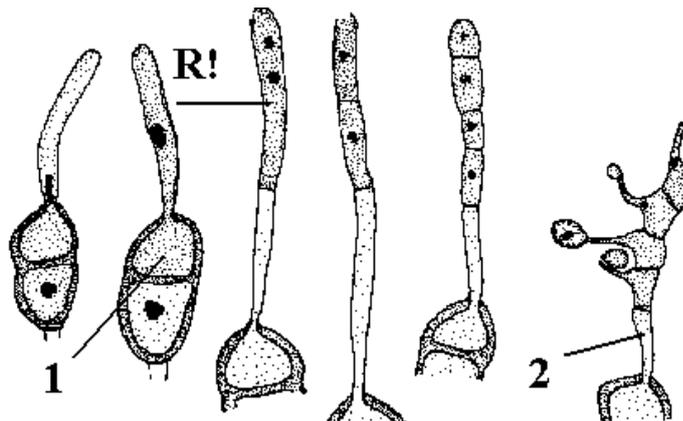


Рисунок 44 – Схема последовательных этапов образования метабазидии (2) из пробазидии (1) [27]

### 2. Пробазиальный

**тип.** У некоторых грибов, в частности, у ржавчинных, сначала возникает *пробазида*, которая часто является покоящейся спорой. В ней происходит слияние ядер (кариогамия), поэтому спора диплоидна. Мейоз происходит не в споре, а позднее, уже при образовании базидии, которая называется *метабазида* (рисунок 44).

## Типы базидий

Базидии классифицируют:

1) по морфологическим признакам – на одноклеточные *холобазидии* и многоклеточные *фрагмобазидии*, у которых перегородки бывают продольными и поперечными (рисунок 45);

2) по развитию базидии – на *гомобазидии* и *гетеробазидии* (см. рисунок 45). Перегородки у них могут быть, а могут отсутствовать. Гетеробазидии разделены на две части: нижнюю гипобазидию и верхнюю эпибазидию (рисунок 46). У гомобазидий нет подразделения на части.

Особо следует отметить базидии, развивающиеся, чаще всего, из покоящихся спор *пробазидии*. В качестве примера можно привести некоторые головневые и ржавчинные грибы.

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

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

## Классификация

Систематика отдела претерпевает существенные изменения. В настоящее время, в связи с появлением данных по геносистематике, ультраструктурным и хемотаксономическим особенностям, при классификации учитывается комплекс всех признаков.

### Классы:

1. *Agaricomycetes* – агарикомицеты.
2. *Pucciniomycetes* – пукциномицеты, ржавчинные грибы.
3. *Ustilaginomycetes* – устилагиномицеты, головневые грибы.
4. *Microbotryomycetes* – микроботриомицеты.
5. *Exobasidiomycetes* – экзобазидиомицеты.
6. *Dacrymycetes* – дакримицеты.
7. *Tremellomycetes* – тремелломицеты.

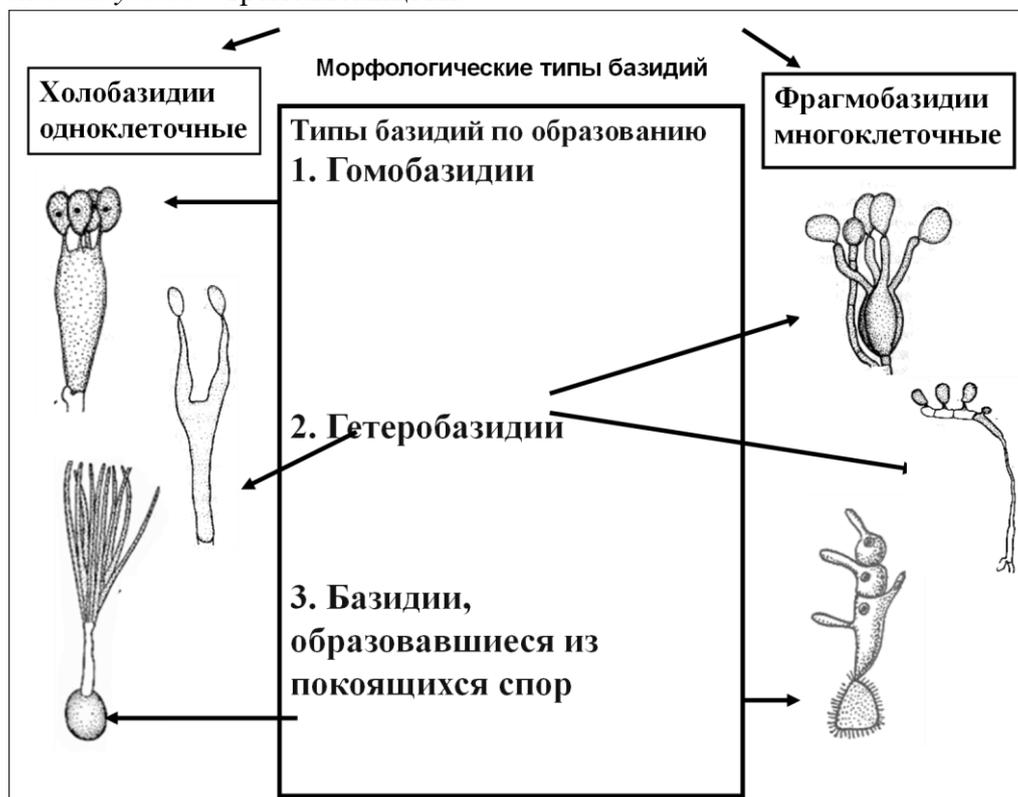


Рисунок 45 – Типы базидий (пояснения в тексте)

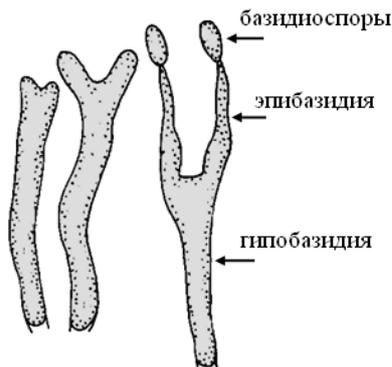


Рисунок 46 – Развитие гетеробазидии

*Dacrymycetes nigrescens* [27]

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

#### Класс *Agaricomycetes* – Агарикомицеты

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

#### Базидиома

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

#### Строение плодового тела на примере бледной поганки *Amanita phalloides* и мухомора красного *Amanita muscaria*

Плодовые тела этих грибов являются лишь одним из многочисленных вариантов разнообразия базидиом. У плодового тела имеется 2 части – шляпка и ножка. Ножка выносит шляпку над субстратом. Шляпка с нижней стороны несет *гименофор* с *гимением*. **Гименофор** – часть плодового тела, несущая гимений. У мухоморов гименофор пластинчатый. Гимений – «спороносящий» слой, состоящий из базидий с базидиоспорами. У других грибов могут присутствовать еще стерильные элементы – *цистиды*. Мякоть шляпки и пластинок называется *трама*.

С возрастом форма плодового тела меняется. У молодых экземпляров шляпка и ножка заключены в *общее покрывало (вольва)*. Края шляпки соединяются с ножкой посредством *частного покрывала*, состоящего из гиф. С ростом шляпки и ножки происходит разрыв общего покрывала. У бледной поганки общее покрывало разрывается вверху, над центром шляпки, поэтому оно практически полностью остается около ножки в виде «стаканчика». Такую вольву называют свободной (рисунок 47). У красного мухомора разрыв общего покрывала происходит около основания ножки. Часть его обнаруживается в виде бугорков в основании ножки. Такая вольва называется приросшей. Большая часть вольвы остается на шляпке и по мере ее разрастания разрывается на отдельные лоскутки (остатки вольвы) (см. рисунок 47).

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

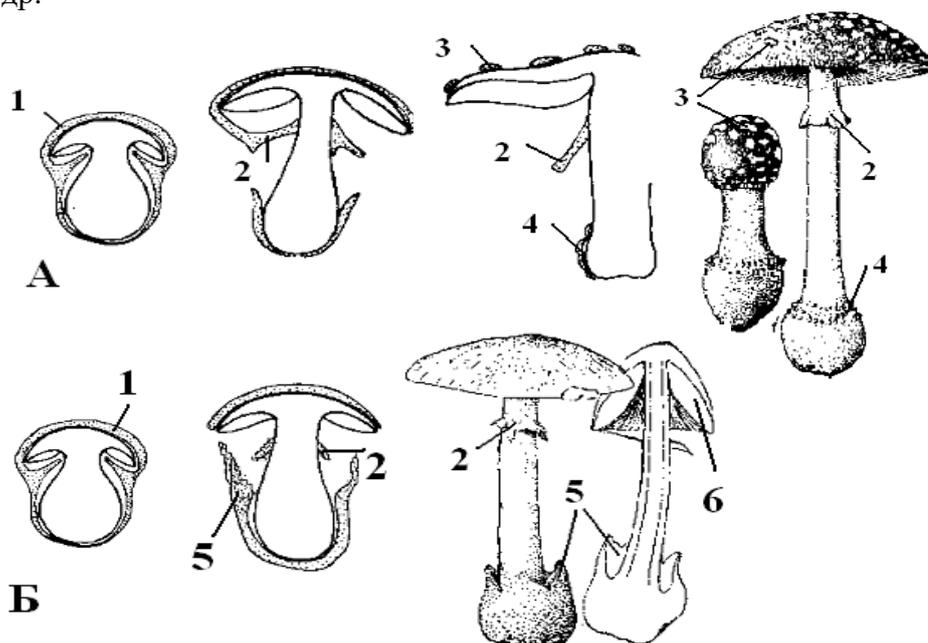


Рисунок 47 – Развитие базидиомы *Amanita muscaria* – мухомор красный (А) и *Amanita phalloides* – поганка бледная (Б): 1 – общее покрывало; 2 – частное покрывало (кольцо); 3 – остатки вольвы на шляпке; 4 – вольва приросшая; 5 – вольва свободная; 6 – пластинчатый гименофор

### Типы развития плодовых тел

В зависимости от способов защиты спор различают следующие типы развития базидиом:

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

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

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

### Эволюция формы плодового тела

Формы плодового тела базидиальных грибов разнообразны. Можно обнаружить следующие типы на примере дереворазрушающих грибов (рисунок 48). Эволюция формы плодового тела осуществлялась в двух направлениях – возвышением шляпки над субстратом и перемещением гименофора на нижнюю сторону шляпки. Тем самым достигалось наибольшее рассеивание спор и защита их от внешних воздействий.

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

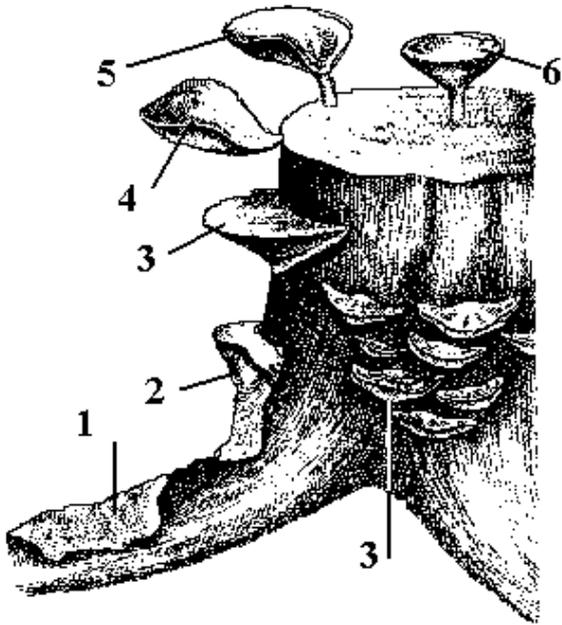


Рисунок 48 – Некоторые типы плодовых тел грибов [74]: 1 – распростертое; 2 – распростерто-отогнутое; 3 – копытовидное; 4 – с боковой ножкой; 5 – с эксцентрической ножкой; 6 – с центральной ножкой

### Гименофор

Это часть плодового тела, несущая гимений. Гимениальный слой выстилает поверхность гименофора. У базидиальных грибов гименофор может быть гладким, бугорчатым, жилковатым, шиповатым, трубчатым, лабиринтовидным, пластинчатым и др. Эволюция гименофора связана с увеличением поверхности за счет появления раз-

личных выростов. Поэтому наиболее примитивным считается гладкий, а наиболее совершенным – пластинчатый гименофор, у которого поверхность может быть в 16 раз больше в сравнении с гладким гименофором. Варианты образования совершенного пластинчатого гименофора могут быть различны. Вполне возможен путь эволюции гименофора (как один из вариантов), показанный на рисунке 49. От гладкого *Ramaria sp.* – рамария (1, см. рисунок 49) – произошел бугорчатый гименофор *Thelephora terrestris*, телефора землистая. При слиянии бугорков мог образоваться жилковатый тип гименофора, как у лисички *Cantharellus cibarius*. Удлинение бугорков привело к формированию шиповатого гименофора *Sarcodon imbricatus*, саркодон, ежовик черепитчатый. При слиянии шипиков образовался широко распространенный трубчатый гименофор *Fomes fomentarius*, трутовик настоящий. Далее между трубочками появляются промежутки (лабиринты). Возможно, так возник лабиринтовидный гименофор, как у дубовой губки *Daedalea quercina*. По краю плодового тела дубовой губки часто видны трубочки. И наконец, из лабиринтов образуются пластинки *Lenzites betulinus* – лензитес березовый.

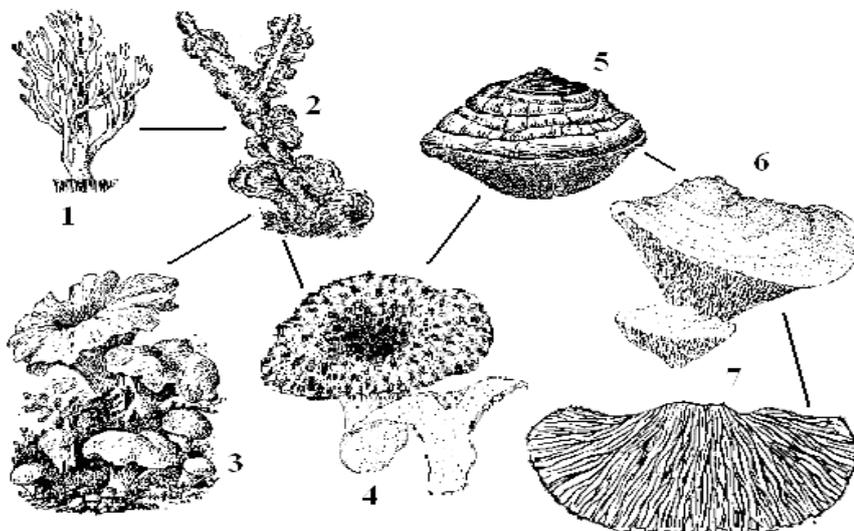


Рисунок 49 – Возможные пути эволюции гименофора грибов (пояснения в тексте)

## Гимений

Базидии являются частью *гимения*, «спороносящего слоя», в состав которого входят бесплодные образования – *цистиды* (рисунок 50). Они обычно крупнее базидий и возвышаются над ними. Форма их разнообразна и является диагностическим признаком. Недоразвитые базидии называют базидиолями. Часть мицелия, на котором находятся базидии и базидиоли, называется субгимений. Под ним располагается мякоть пластинки – трама. Цистиды являются стерильными элементами. Функция их окончательно не выяснена. Считают, что в цистиде накапливаются продукты метаболизма, а также у пластинчатых и трубчатых грибов они играют роль распорок между пластинками и внутри трубочек.

Грибы разнообразны по экологии. Среди них могут быть подстилочные, гумусовые сапротрофы, ксилотрофы (обитают на древесине), микоризные грибы.

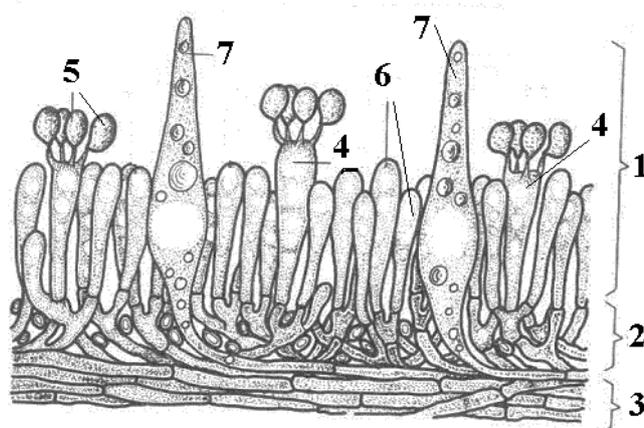


Рисунок 50 – Строение пластинчатого гименофора агарикового гриба [53]: 1 – гимений; 2 – субгимений; 3 – трама; 4 – базидии; 5 – базидиоспоры; 6 – базидиоли; 7 – цистиды

## Классификация

Грибы, относимые к классу *Agaricomycetes*, имеют полифилетическое происхождение. В разных системах варьируются количество и объем порядков, семейств и родов. Подразделение на порядки прежде было основано на различиях в строении и образовании плодовых тел. К подклассу **Гомобазидиомицеты** относились порядки **Agaricales** (агарикальные), **Aphyllorphales** (афиллофоральные) и группа порядков **Gasteromycetes** (гастеромицеты).

Впоследствии эти обширные и гетерогенные порядки были поделены на ряд порядков. В настоящее время объем порядков является дискуссионным вопросом в научной литературе. Подтверждено, что во многих случаях внешнее сходство – результат конвергенции. Поэтому зачастую в порядки объединяют грибы и с разными типами гименофора, и с разными типами плодовых тел (рисунок 51). Поэтому мы рассматриваем разнообразие **Агарикомицетов**, объединив их в 3 гетерогенные группы: **гастероидные** грибы – гименофор отсутствует, плодовое тело замкнутое; **афиллофороидные** грибы – гименофор различного строения, редко пластинчатый, плодовые тела часто твердые (прежде всего, пор. *Aphyllorphales*); **агарикоидные** грибы – базидиомы мягкомясистые, гименофор чаще всего пластинчатый или трубчатый (прежде всего, пор. *Agaricales*).

Характеристику порядков в этом случае приводить не имеет смысла, так как представители одного и того же порядка могут оказаться в разных группах.

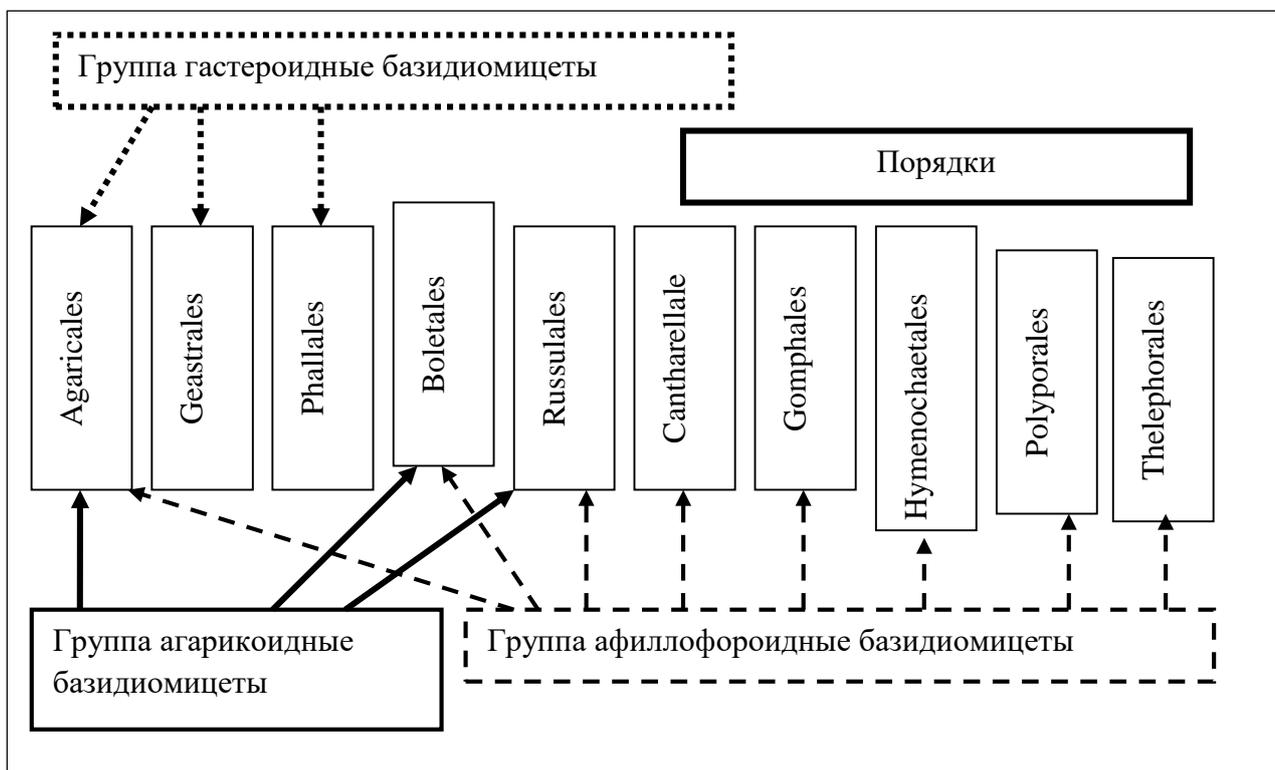


Рисунок 51 – Объем групп гастероидных, афиллофороидных и агарикоидных базидиомицетов

## ГРУППА ГАСТЕРОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ

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

**Класс *Agaricomycetes* – агарикомицеты**

**Порядок *Agaricales* – агарикальные**

**▲ Сем. *Lycoperdaceae* – ликопердальные, дождевиковые**

**Род *Lycoperdon* – дождевик.** Грибы этого рода являются сапротрофами. Плодовые тела грушевидной формы, часто с ложной ножкой. *L. perlatum* – дождевик жемчужный. В начале развития базидиома покрыта наружной оболочкой – *экзоперидием*, под которой находится еще один слой – *эндоперидий*. И только под ним располагается белая мякоть – *глеба*. По мере созревания плодовых тел экзоперидий разрывается, образуются длинные или короткие толстые шипы, перемешанные с тонкими иголочками или бородавочками. В мякоти формируются *камеры* с базидиями и базидиоспорами. Часть глебы между камерами долго сохраняется, формируя «сеточку» – *капиллиций*. В это время глеба приобретает зеленовато-бурую окраску, на верхушке плодового тела эндоперидий разрывается. Образуется отверстие более или менее правильной формы – *перистом*, через которое высвобождаются споры, в массе похожие на пыль (рисунок 52, 53).

*L. pyriforme* – дождевик грушевидный (см. рисунок 53). Развивается в массе на гнилой древесине, у основания пней, на земле. Экзоперидий состоит из зерен или тупых иголок.

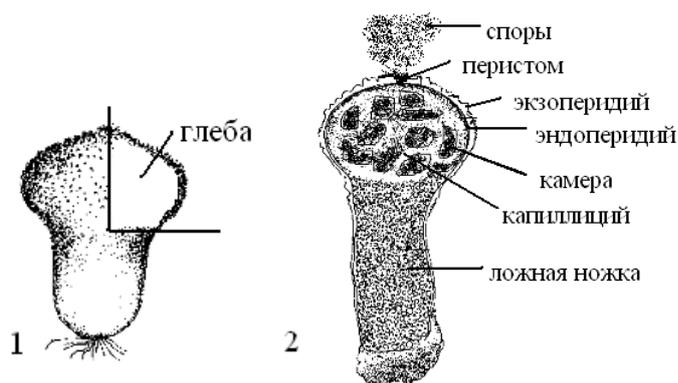


Рисунок 52 – Строение молодого (1) и созревшего (2) плодового тела дождевика жемчужного – *Lycoperdon perlatum*

Цвет варьируется от белого до коричневатого. Глеба сначала белая, затем – коричнево-оливковая. Ножка не выражена, от каждого плодового тела отходят белые ризоморфы.

Род *Calvatia* – головач. Грибы этого рода имеют более крупные размеры в сравнении с дождевиками. Эндоперидий разрывается на неправильные куски. Зрелая глеба выпадает целиком и переносится ветром, как перекаати-поле. После выпадения глебы еще долго остается стерильная ложная ножка, торчащая из травы как столбик. *C. utriformis* – головач мешковидный (рисунок 53) встречается часто на лугах, пастбищах, в хвойных и смешанных лесах. Из этих грибов выделено антибиотическое вещество кальвацин. Огромные плодовые тела *C. gigantea* (головач гигантский) образуются на местах, богатых перегноем, например, около ферм. Базидиомы похожи на белые футбольные мячи, разбросанные на зеленой траве. Незрелые плодовые тела съедобны, используются в народной медицине.

▲ Сем. *Agaricaceae* – агариковые. Плодовые тела небольших размеров, сидячие, с 1–4-слойным перидием. Из глебы образуется несколько округлых *перидиол*. У грибов рода *Suathus* (циатус, бокальчик) перидиолы прикреплены к стенке перидия тонкой ножкой, *фуннкулосом* (см. рисунок 53). Перидиолы с очень тонкой оболочкой или совсем без нее. Похожий род *Crucibulum* (круцибулум) имеет такое же строение, но оболочка перидиол хорошо развита (см. рисунок 53).

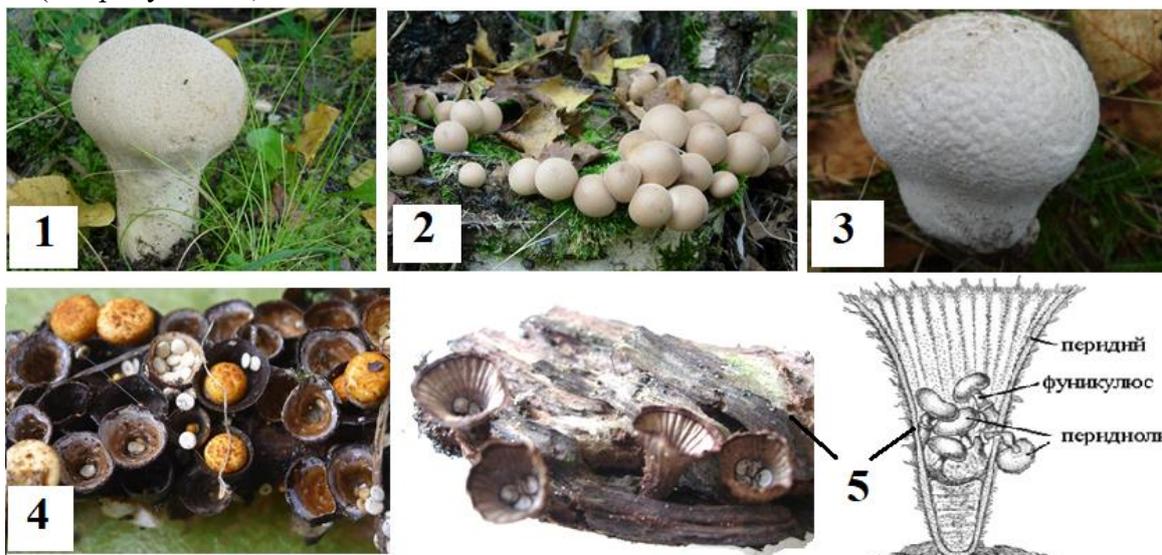


Рисунок 53 – Гастероидные базидиомицеты: 1 – *Lycoperdon perlatum* – дождевик жемчужный; 2 – *Lycoperdon pyriforme* – дождевик грушевидный; 3 – *Calvatia utriformis* – головач мешковидный; 4 – *Crucibulum leave* – круцибулум гладкий; 5 – *Suathus striatus* – циатус полосатый (внешний вид и продольный разрез плодового тела) [20]

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

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

### Порядок *Geastrales* – геастральные

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

### Порядок *Phallales* – фаллальные

▲ Сем. *Phallaceae* – веселковые. К этому семейству относятся многие тропические виды, которые способны к свечению в темноте.

Род *Phallus* – фаллус, веселка. *Ph. impudicus* – веселка обыкновенная (рисунок 54). Плодовые тела вначале шаровидные, белого цвета (стадия «яйца»). От основания его в почву отходит толстый тяж мицелия. Перидий состоит из 2 кожистых слоев, между которыми находится 1 толстый, студенистый. При созревании плодового тела перидий разрывается. Очень быстро развивается «ножка» – рецептакул, выносящая ослизняющуюся глебу оливково-черного цвета. При этом гриб издает неприятный запах протухшего мяса, что привлекает мух, способствующих распространению спор. Рецептакул растет с большой скоростью, примерно 5 мм в минуту. Веселка используется в народной медицине под названием «земляное масло». В стадии «яйца» считается съедобной, популярна в Германии. *Ph. indusiatus* (= *Dictyophora duplicata*) – веселка сдвоенная (сетконоска сдвоенная). Грибы этого вида называют еще «дама с вуалью», так как под шляпкой образуется сеточка, вуаль. Гриб издает неприятный запах падали (рисунок 55).

Род *Mutinus*. *M. ravenelii* – мутинус Равенеля, сморчок вонючий. Встречается иногда на почве в садах, образуется из «яйца», рецептакул розового цвета, глеба оливково-зеленая (см. рисунок 55).

Род *Lysurus* – лизурус. *L. gardneri* – лизурус Гарднера. Плодовые тела этого тропического гриба находят иногда в теплицах, на удобренной почве. Рецептакул белого цвета, ветвящийся на вершине. Оранжевые лопасти изнутри покрыты клейкой глебой оливково-черного цвета (см. рисунок 55). Гриб имеет неприятный запах падали.



Рисунок 54 – Развитие базидиомы *Phallus impudicus* – весёлки обыкновенной [19]

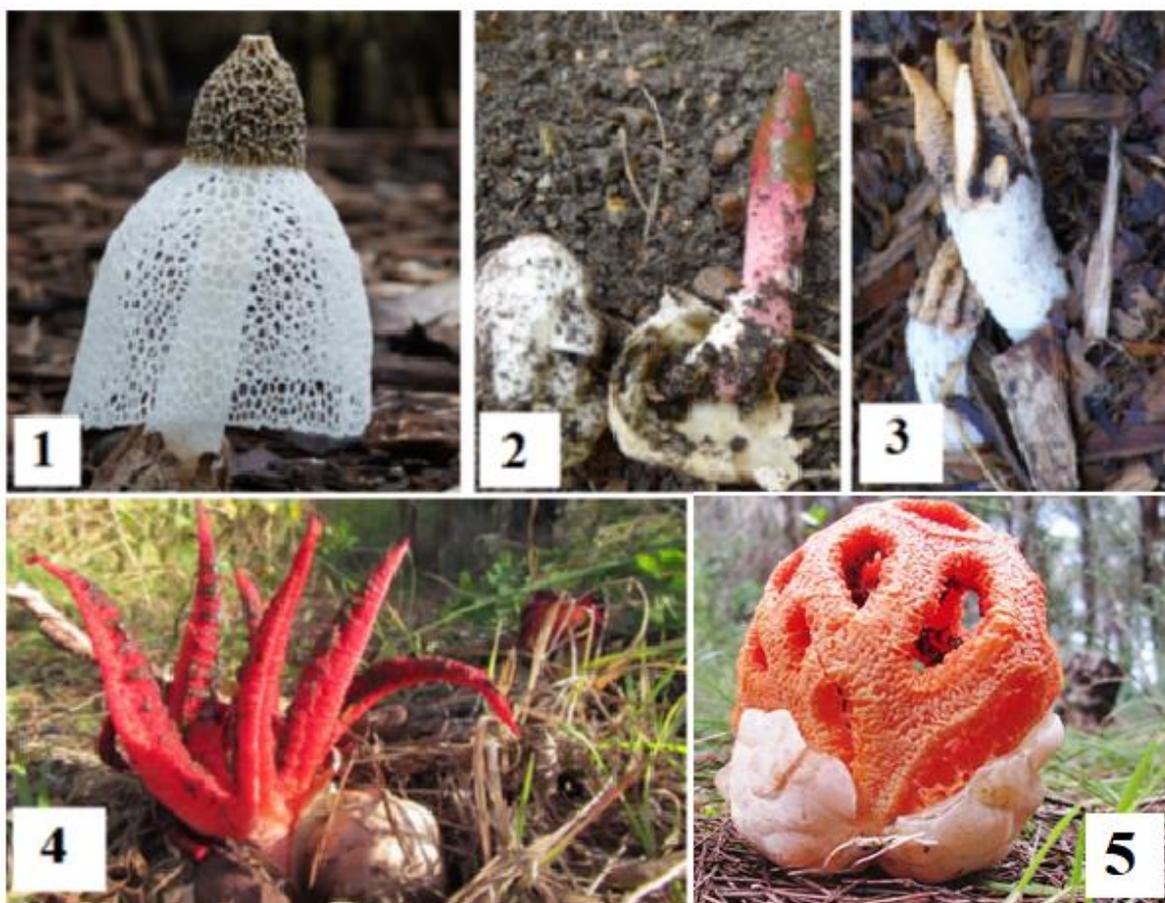


Рисунок 55 – Гастероидные грибы: 1 – *Phallus indusiatus* – весёлка сдвоенная [48];  
 2 – *Mutinus ravenelii* – мутинус Равенеля, сморчок вонючий; 3 – *Lysurus gardneri* – лизурус  
 Гарднера [23]; 4 – *Pseudocolus fusiformis* – цветохвостник яванский [49];  
 5 – *Clathrus ruber* – решеточник красный [14]

▲ Сем. *Clathraceae* – клатрусовые. Относятся сюда некоторые тропические виды, которые имеют очень яркую окраску, за что получили название «грибы-цветы». Это представи-

тели таких родов, как *Pseudocolus* (= *Anthurus*) – цветохвостник, *Clathrus ruber* – решеточник красный, у которого тело не расплывается, а просто засыхает (рисунок 55).

## ГРУППА АФИЛЛОФОРОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ

К группе афиллофороидных базидиомицетов относятся грибы, ранее объединяемые в пор. *Aphyllorphorales*. Отличительными особенностями является большое разнообразие форм плодовых тел – от распростертых до грибов с центральной ножкой. Сюда же относятся грибы с неразветвленными, булавовидными или разветвленными, коралловидными базидиомами. Плодовые тела чаще всего твердые, кожистые, пробковой консистенции, но встречаются и мягкомясистые.

Гименофор варьируется от гладкого, бугорчатого, жилковатого до шиповатого, трубчатого и даже пластинчатого.

Количество порядков, семейств и родов различно в многочисленных системах. Далее рассмотрены представители порядков: *Polyporales* – полипоральные, *Hymenochaetales* – гименохетальные, *Cantharellales* – кантареллуловые, *Gomphales* – гомфальные, *Thelephorales* – телефоральные, *Russulales* – руссулальные, *Boletales* – болетальные, трубчатые и др. Характеристика порядков не приводится, так как многие из них включают и афиллофороидные, и агарикоидные базидиомицеты.

### Порядок *Polyporales* – Полипоральные

▲ Сем. *Polyporaceae* – полипоровые, трутовиковые. К семейству относятся грибы с разнообразной формой плодовых тел, чаще всего копытовидные, распростерто-отогнутые, твердомясистые. Базидиомы, чаще всего, многолетние. Встречаются плодовые тела с ножками, боковыми или центральными, иногда разветвленными (*Polyporus umbellatus*). Гименофор трубчатый, реже – пластинчатый.

Род *Fomes* – фомес, трутовик. *F. fomentarius* – трутовик настоящий. Характерна копытовидная форма плодовых тел, у которых высота и ширина более или менее одинакова. Плодовые тела могут достигать больших размеров, поверхность шляпки твердая, серого цвета. Гименофор находится на нижней стороне шляпки. Грибы растут часто на деревьях, поэтому довольно высоко располагаются над землей, и споры распространяются потоками воздуха. Базидиомы многолетние. Гименофор каждый сезон обновляется. Весной старые трубочки зарастают слоем мицелия, который образует новый слой трубочек (рисунок 56). Споры в массе образуются в мае. На разрезе базидиомы видны слои, соответствующие количеству лет плодового тела. Однако, как и годовые кольца у деревьев, слои могут быть ложными, вследствие нарушения нормального развития в результате засухи или других неблагоприятных факторов. Гриб вызывает белую гниль древесины, обитает на мертвых и сухостойных лиственных деревьях (см. рисунок 56). На границе между загнившей и здоровой древесиной образуется черная линия.

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

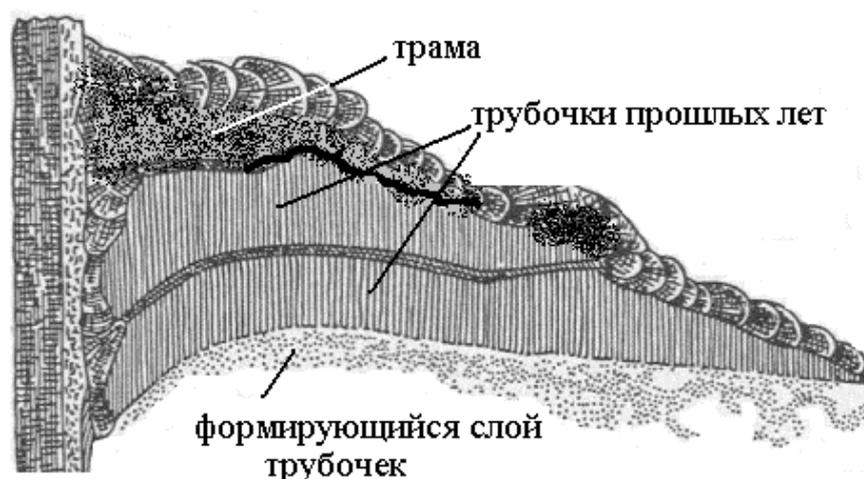


Рисунок 56 – Строение двулетнего плодового тела трутовика [20]

Род *Ganoderma* – ганодерма. *G. lipsiense* – трутовик плоский, имеет многолетние сидячие базидиомы (форма плодового тела может варьировать). Шляпки сначала беловато-сероватые, затем коричневые с матовой поверхностью. Гименофор белого цвета. Встречается часто на пнях, валежнике, усыхающих деревьях. Достаточно длинная боковая ножка характерна для *G. lucidum* – трутовик лакированный. Поверхность шляпки и ножки блестящая, как бы лакированная. Сначала гриб оранжево-красных тонов, затем становится почти черным. Гриб включен в Красную книгу России.

Род *Trametes* – траметес. *T. versicolor* – траметес разноцветный. Базидиомы сидячие, кожистые, веерообразные, распростерто-отогнутые, обычно черепицеобразно расположенные друг над другом. Плодовые тела этого типа произошли от распростертых (ресупинатных) форм. Край распростертого плодового тела отгибается, и формируется шляпка, но большая часть базидиомы связана с субстратом. Однолетние базидиомы этого гриба встречаются часто на древесине лиственных деревьев. Гриб распространен повсеместно.

Род *Lenzites* – лензитес. *L. betulinus* – лензитес берёзовый. Плодовые тела сидячие, пробково-кожистые. Поверхность шляпки бархатисто-волосистая, буроватая, сероватая, грязно-белая. Отличительная особенность – пластинчатый гименофор. Распространен повсеместно. Растет чаще всего на отмершей древесине лиственных деревьев.

Род *Polyporus* – полипорус. Плодовые тела однолетние или многолетние, с центральной или эксцентричной ножкой. Гименофор трубчатый, однослойный. *P. squamosus* – полипорус, трутовик чешуйчатый. Базидиомы с боковой, центральной или эксцентричной ножкой. Шляпка чешуйчатая. Растет на стволах широколиственных деревьев, вызывает белую гниль древесины. *P. umbellatus* – трутовик разветвленный, гриб-баран. Плодовые тела до 50 см в диаметре. В основании ножка ветвится с образованием многочисленных ножек, несущих светло-охристые, иногда чешуйчатые шляпки до 4 см в диаметре. В одном плодовом теле может быть более 100 шляпок. Гименофор трубчатый. Обитает около стволов и пней широколиственных деревьев. Встречается очень редко, гриб включен в Красную книгу России и Пермского края (III категория редкости).

▲ Сем. *Fomitopsidaceae* – фомитопсидовые. Плодовые тела чаще всего многолетние и твердые, сидячие или с боковой ножкой. Гименофор трубчатый.

Род *Fomitopsis* – фомитопсис. *F. pinicola* – трутовик окаймленный, распространен повсеместно, на сухостое, пнях, валежнике хвойных деревьев. Копытовидное плодовое тело. Вызывает бурую гниль. Отличается от похожих трутовиков тем, что по краю многолетней базидиомы хорошо заметна красновато-оранжевая кайма.

У грибов с более совершенным типом плодового тела образуется ножка, которая может быть очень короткой, боковой, как у *F. betulina* (= *Piptoporus betulinus*) – березовая губка. Базидиомы однолетние, растут на отмерших деревьях рода *Betula* – береза.

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

Род *Laetiporus*. *L. sulphureus* – трутовик серно-жёлтый (рисунок 57). Плодовые тела однолетние, одиночные или черепитчато расположенные друг над другом. Веерообразные шляпки могут достигать 40 см в наиболее широкой части и 7 см в толщину у основания плодового тела. Масса гриба может быть более 10 кг. В свежем состоянии цвет шляпки может быть серно-желтым, желто-оранжевым с розоватым оттенком, с оранжевыми пятнами, чаще всего по краю. Гриб вызывает бурую сердцевинную (призматическую) гниль, которая способна быстро распространяться по стволу дерева. Редкий вид для Пермского края. Часто встречается в пределах города.

#### Порядок *Hymenochaetales* – гименохетальные

Грибы этого порядка довольно четко отграничены от других порядков рядом морфолого-анатомических признаков и данными геносистематики. Прежде всего, в названии порядка отражено присутствие в гимении щетинок. Гифы без пружек. Гименофор чаще всего трубчатый. Плодовые тела от распростертых до имеющих хорошо развитую центральную или эксцентрическую ножку. Трама от действия КОН окрашивается в буро-черный цвет. Чаще всего паразитируют на древесных растениях, вызывающих белую гниль, но есть и сапротрофы.



Рисунок 57 – *Laetiporus sulphureus* – трутовик серно-желтый

### ▲ Сем. *Hymenochaetaceae* – гименохетовые

Род *Inonotus* – инонотус. *I. obliquus* – трутовик скошенный, чага. Наиболее известно «бесплодное» образование на березах – чага, имеющее вид наростов черного цвета, неправильной формы. Бесплодная форма предшествует образованию однолетних плодовых тел. Распростертые плодовые тела формируются под корой дерева, после отслаивания которой становятся заметными. Из чаги получают медицинские препараты, например «Бефунгин», используемые в онкологии. Настой чаги используется как общеукрепляющее средство и при желудочно-кишечных заболеваниях.

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

Род *Phellinus* – феллинус. *Ph. igniarius* – ложный трутовик, паразитирует на листовых деревьях. Плодовые тела многолетние, копытовидные, с твердой, часто растрескивающейся, поверхностью серого или черного цвета. Гименофор трубчатый, расположен по отношению к стволу чаще всего под углом 90°. *Ph. tremulae* – ложный осиновый трутовик, похож на предыдущий вид, но паразитирует только на осине. Гименофор трубчатый, расположен по отношению к стволу под углом 30–60°.

### ▲ Сем. *Sparassidaceae* – спарассиевые

Род *Sparassis* – спарассис. *S. crispa* – спарассис курчавый – известен в народе под названием «грибная капуста», так как гриб съедобен. Плодовое тело почти шаровидное, до 35 см в диаметре, разветвленное, с плоскими ветвями кремового, охристого цвета. Гименофор гладкий (гимений слоем покрывает лопасти). Гриб растет как паразит на корнях деревьев, встречается редко, включен в Красную книгу России и Красную книгу Пермского края.

### Порядок *Thelephorales* – телефоральные

▲ Сем. *Bankeraceae* – банкиеровые. Плодовые тела чаще всего с ножкой и шляпкой. Наиболее распространенные роды: *Phellodon* – феллодон, *Hydnellum* – гиднеллум, *Sarcodon* – саркодон.

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

### ▲ Сем. *Thelephoraceae* – телефоровые

Род *Thelephora* – телефора. *T. terrestris* – телефора наземная, имеет плодовые тела вееровидной формы, кожистые, довольно тонкие, не слоистые. Поверхность шляпки войлочная, коричневых оттенков. Порой у плодовых тел образуется ножка, расчлененная на несколько плоских лопастей. Считают, что вееровидные плодовые тела с отрицательным геотропизмом произошли от распростертых форм. Гименофор гладкий или бугорчатый. Характерный признак – наличие телефоровой кислоты. Растет на лесном опаде, погребенной древесине, на почве во всех природных зонах. Встречается в сухих и влажных сосновых лесах. Нередко обитает по краю сфагновых болот, обрастая молодые сосны, кусты черники, что приводит к их удушению и гибели. Есть данные, что этот гриб может быть микоризным.

## Порядок *Gomphales* – Гомфальные

▲ Сем. *Gomphaceae* – гомфовые. Относятся грибы с булавовидными или разветвленными в виде кустика плодовыми телами. Гименофор гладкий, покрывает все плодовое тело.

Род *Ramaria* – рамария. Объединяет грибы, внешне похожие на кораллы, в виде кустика, конечные веточки базидиом ветвятся. Окраска и размеры базидиом разнообразны. Гименофор гладкий. Характерен открытый тип развития плодовых тел. Большинство видов – сапротрофы, обитающие на лесной подстилке или на гниющей древесине хвойных и лиственных деревьев. *R. flava* – рамария желтая (рисунок 58), один из наиболее крупных видов с плодовыми телами до 20 см высоты и 20 см в диаметре, растет в на почве в хвойных и лиственных лесах. Окраска тела лимонно-желтая, позднее охристая, при надавливании становится кроваво-красной. Молодые плодовые тела съедобны. Встречается довольно редко.

Род *Phaeoclavulina* – фэоклавулина. *Ph. abietina* – фэоклавулина еловая (= рамария еловая) (см. рисунок 58) встречается довольно часто под хвойными деревьями, образуя иногда «ведьмины круги». Плодовые тела охристо-буроватые, с возрастом зеленеющие

Род *Clavariadelphus* – клавариаделфус. Объединяет виды грибов с булавовидными плодовыми телами. *C. ligula* – клавариаделфус язычковый (см. рисунок 58) – широко распространен в хвойных лесах умеренных широт на опавшей хвое. Плодовые тела, высотой до 10 см, упругие, желтые, с оранжевым и лиловато-серым оттенком. Порой развиваются в большом количестве (земля становится похожа на торт со свечами). Съедобный гриб низкого качества. В широколиственных лесах на подстилке обитает более крупный вид – *C. pistillaris* клавариаделфус пестиковый, имеющий базидиомы желтого цвета.



Рисунок 58 – Гомфальные грибы: 1 – *Ramaria flava* – рамария желтая; 2 – *Phaeoclavulina abietina* – фэоклавулина еловая (=рамария еловая); 3 – *Clavariadelphus ligula* – клавариаделфус язычковый

## Порядок *Cantharellales* – кантарелловые, лисичковые

▲ Сем. *Hydnaceae* – гидновые, ежевиковые

Род *Clavulina* – клавулина. Плодовые тела в виде разветвленных кустика с гладким гименофором.

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

Род *Hydnum* – гиднум, ежовик. В лиственных и хвойных лесах нередко встречается *H. repandum* – ежовик выемчатый, желтый и *H. rufescens* – ежовик краснеющий, имеющих шляпку и ножку. Гименофор шиповатый. Микоризообразователи.

▲ Сем. *Cantharellaceae* – кантареллуловые

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

Порядок *Boletales* – болетальные, трубчатые

▲ Сем. *Serpulaceae* – серпулиевые. К порядку относятся агарикоидные (*Boletus*) и некоторые афиллофороидные базидиомицеты с трубчатым гименофором. Например, широко известен *Serpula lacrymans* – настоящий домовый гриб. Гриб разрушает деревянные строения, используя целлюлозу клеточных оболочек древесины. Его называют еще плачущим «крокодиловыми слезами», так как на поверхности распростертого или распростерто-отогнутого плодового тела появляются капли жидкости (экссудат). Плодовые тела могут быть несколько метров в длину (рисунок 59).



Рисунок 59 – *Serpula lacrymans* – настоящий домовый гриб

Гриб быстро распространяется, образуя ризоморфы белого цвета и пленочки. Количество спор огромно. На 1 см<sup>2</sup> поверхности плодового тела может образоваться за сутки 35 млн спор. Меры борьбы с домовым грибом профилактические: вентиляция, обработка антисептиками. Опасность заключается в том, что пораженная древесина вначале без видимых изменений. Поэтому зараженные участки строений сжигают вместе с частью здоровой древесины.

Порядок *Russulales* – руссулальные, сыроежковые

К афиллофороидным грибам относятся некоторые роды, входящие в порядок *Russulales* – руссулальные.

Род *Peniophora* – пениофора (сем. *Peniophoraceae* – пениофоровые), которая часто поселяется на коре деревьев, образуя корочки разного цвета.

Род *Heterobasidion* – гетеробазидион. *H. annosum* – корневая губка (сем. *Bondarzewiaceae* – бондарцевые). Имеет распростёртые или распростерто-отогнутые плодовые тела. Является опасным паразитом хвойных деревьев.

Род *Auriscalpium* – аурискальпий, шишколюб (сем. *Auriscalpiaceae* – аурискальпиевые). *A. vulgare* – шишколюб обыкновенный можно увидеть на сосновых шишках. Грибы имеют шляпку. Ножка длинная, эксцентрическая.

Род *Hericium* – гериций (сем. *Hericiaceae* – герициевые). *H. cirrhatum* – ежевик усиковый, растет на древесине лиственных деревьев. Плодовое тело сидячее, состоит из черепитчато расположенных, бело-кремовых шляпок с войлочной поверхностью. Гименофор в виде длинных, свисающих шипов. Редкий вид. На древесине лиственных деревьев можно встретить ещё один редкий вид – *H. coralloides* – гериций коралловидный, похожий на кораллы.

### Дрожалковые и дрожалковидные грибы Порядок *Auriculariales* – аурикулярные

Большое значение в классификации имеет строение септы и данные геносистематики. Похожи внешне на дрожалковые грибы со студенистыми плодовыми телами, на поверхности которых образуется гимений. Базидии – гетеробазидии, перегородки вертикальные, скошенные, образуются в нижней части базидии – гипобазидии (рисунок 60). Отличается от тремелломицетов (дрожалковые грибы) отсутствием гаплоидной дрожжеподобной стадии.

Сем. *Auriculariaceae* – аурикулярные. Плодовые тела студенистые, уховидной формы, развиваются обычно как сапротрофы на мертвой древесине лиственных деревьев. Наиболее известен род *Auricularia* – аурикулярия, так как грибы используются в пищу и находят применение в медицине. Например, *A. auricola-judae* – иудино ухо – издавна культивируют в Китае, Японии (см. рисунок 60).

Сем. *Exidiaceae* – эксидиевые. *Exidia glandulosa* – эксидия железистая появляется осенью на ветках лиственных деревьев (рисунок 60). Плодовые тела во влажную погоду студенистые, похожи на комочки желе черного цвета. *Pseudohydnum gelatinosum* – псевдогиднум желатиновый имеет плодовые тела студенистые, шляпковидные, прикрепленные боком к субстрату – гниющим пням хвойных деревьев (см. рисунок 60). С нижней стороны находятся студенистые шипы, как у ежевиковых грибов.

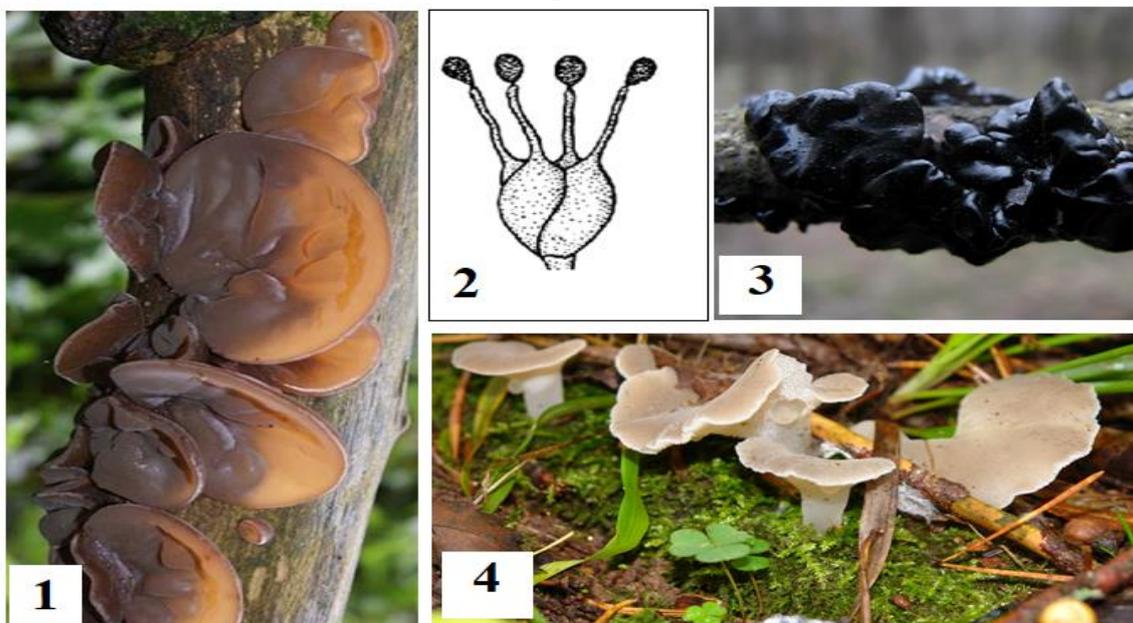


Рисунок 60 – Аурикулярные грибы: 1 – *Auricularia auricola-judae* – иудино ухо; 2 – гетеробазидия; 3 – *Exidia glandulosa* – эксидия железистая; 4 – *Pseudohydnum gelatinosum* – псевдогиднум желатиновый

### Класс *Dacrymycetes* – дакримицеты

К классу относится один порядок *Dacrymycetales* – дакримицетальные. Характерно наличие плодовых тел хрящеватой или студенистой консистенции разнообразной формы. Это гетеробазидиальные грибы. У них на дикариотичном мицелии, из которого состоят плодовые тела, образуются *гетеробазидии* – одноклеточные, вильчатой формы, холобазидии, у которых нижняя часть расширена и называется *гипобазидия*. Верхняя часть в виде двух вытянутых «рогов» называется *эпибазидия*, на стеригмах которой находятся базидиоспоры. Базидиоспоры могут быть сразу с перегородками, либо они образуются потом, в результате деления споры. Все представители являются сапротрофами, встречающимися на древесных остатках.

▲ Сем. *Dacrymycetaceae* – дакримицетовые. Наиболее известное семейство с несколькими родами. Грибы внешне похожи на рогатиковые грибы. Например, в лесных ценозах на гниющей древесине хвойных пород или на погребенной почве древесине встречается *Calocera viscosa* – калоцера слизистая (рисунок 61). Плодовые тела студенистые, хрящеватые, яркие, оранжево-желтые или желтые, с клейкой поверхностью. Гименофор гладкий. Сначала образуются многочисленные конидии, а затем развиваются одноклеточные базидии *гетеробазидии*. Перед прорастанием базидиоспоры разделяются на несколько клеток, на которых образуются конидии, затем прорастающие мицелием.

### Класс *Tremellomycetes* – тремелломицеты

К классу относятся грибы со своеобразными плодовыми телами (плодовые тела могут отсутствовать) в виде студенистых комочков и, чаще всего, четырехклеточными базидиями, разделенными вертикальными косыми перегородками. Гаплоидная стадия довольно хорошо выражена в дрожжеподобной форме, образующейся при почковании базидиоспор. Базидии находятся на поверхности плодового тела, погружены в слизь. Мицелий дикариотический, гифы с пружками. Половой процесс – слияние клеток дрожжеподобной стадии.

### Порядок *Tremellales* – дрожалковые грибы

Наиболее известный порядок. Плодовые тела студенистой консистенции, имеют желтую, черную окраску. При высыхании становятся похожими на тонкие корочки. Являются сапротрофами, обитают на стволах и ветках деревьев. Могут быть микопаразитами, поселяясь на плодовых телах грибов.

▲ Сем. *Tremellaceae* – тремелловые, дрожалковые. Род *Tremella* – тремелла, дрожалка. *T. mesenterica* – дрожалка оранжевая – обычный гриб, появляется осенью на сухих веточках лиственных деревьев. Плодовые тела ярко-желтые, в виде студенистой подушечки с лопастями (см. рисунок 61).



Рисунок 61 – Дакримицетальные грибы: 1 – *Calocera viscosa* – калоцера слизистая; 2 – *Tremella mesenterica* – тремелла, дрожалка оранжевая; 3 – *Tremella fuciformis* – тремелла фукусовидная; 4 – препарат из плодовых тел *Tremella* [70]

### АГАРИКОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ

К группе агарикоидных базидиомицетов относятся грибы, ранее объединяемые в пор. *Agaricales*. В настоящее время они являются частью порядков: *Agaricales*, *Boletales*, *Russulales*.

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

**Ножка** выполняет важную функцию: поднимает шляпку и способствует лучшему рассеиванию спор. У мелких плодовых тел ножки тонкие, а у крупных, несущих массивные шляпки – прочные, часто утолщенные в основании. Ножки имеют различную поверхность, окраску. Цвет мякоти ножки на разрезе может оставаться прежним, а может при соприкосновении с воздухом и от давления изменяться. Форма ножек разнообразна (рисунок 62) и зависит от толщины, места нахождения самой широкой части, прикрепления к шляпке. На ножке могут быть остатки частного покрывала в виде кольца, поясков. Общее покрывало (вольва) бывает приросшим или свободным.

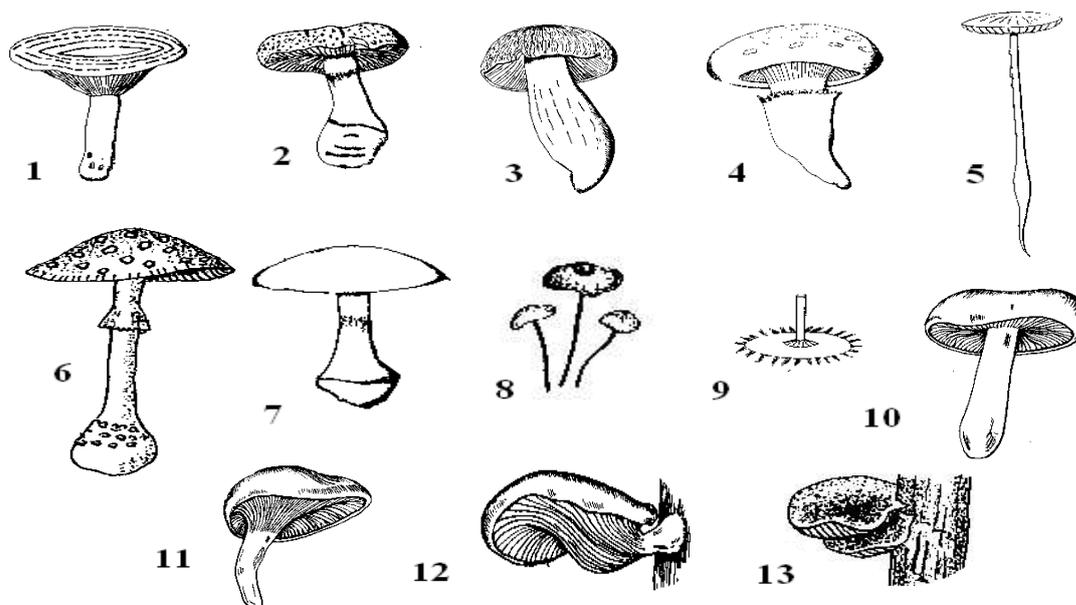


Рисунок 62 – Форма ножки и прикрепление её к шляпке: 1 – цилиндрическая, 2 – обратно-булавовидная, 3 – веретеновидная, 4 – суженная книзу, 5 – корневидная, 6 – с клубневидным основанием, 7 – с окаймленным клубнем, 8 – нитевидная, капиллярная, 9 – с дисковидным основанием, 10 – центральная, 11 – эксцентрическая, 12 – боковая, 13 – базидиома без ножки

**Шляпки** грибов отличаются рядом признаков. Поверхность у них может быть слизистой, сухой, войлочной, гладкой, с чешуйками. Диаметр шляпок варьируется от нескольких миллиметров до десятков сантиметров. Окраска шляпок зависит от содержания в кожице пигментов, которых может быть настолько много, что грибы могут служить источником получения красителей. Цвет шляпки может быть белым, желтым, зеленоватым, синим, фиолетовым и т. д. Шляпки грибов разнообразны по форме, и этот признак используется при определении грибов (рисунок 63). На шляпке могут быть остатки общего покрывала в виде чешуек или слизи.

**Гименофор** у агарикоидных грибов чаще всего пластинчатый или трубчатый. Если посмотреть на пластинки грибов с нижней стороны, то можно заметить, что они разной ширины (узкие, широкие), частоты (частые, редкие), имеют край разной формы (волнистый, ровный, зубчатый) и окраски. Если сделать продольный радиальный разрез, то можно увидеть, что пластинки по-разному прикрепляются к ножке (рисунок 64). Трубчатый гименофор агарикоидных грибов отличается тем, что слой трубочек довольно легко отделяется от мякоти плодового тела. У афиллофороидных грибов слой трубочек плотно срастается с мякотью базидиомы.

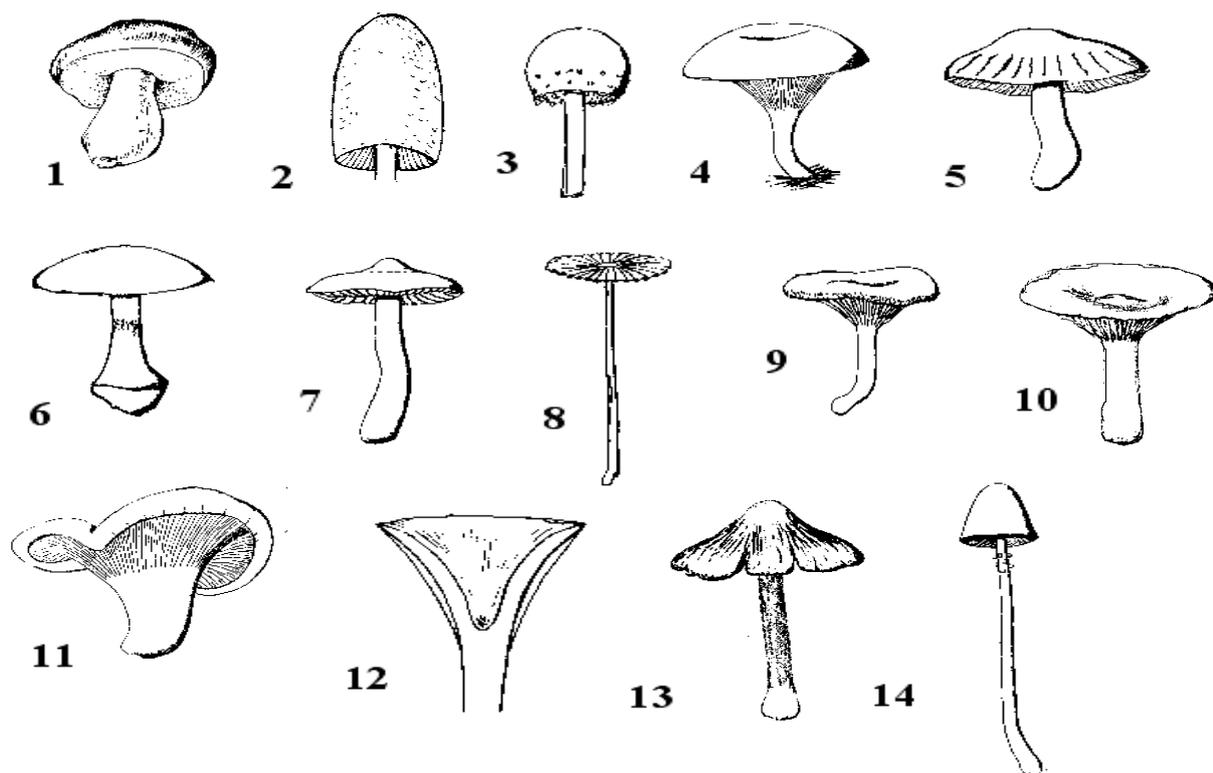


Рисунок 63 – Формы шляпок: 1 – подушковидная, 2 – цилиндрическая, 3 – шаровидная; 4 – полукруглая, с ямочкой, 5 – полукруглая, с тупым бугорком, 6 – выпукло-распростертая, 7 – выпукло-распростертая, с бугорком, 8 – распростертая, 9 – распростертая, с ямочкой, 10 – вогнуто-распростертая, с бугорком, 11 – вогнутая, 12 – воронковидная, 13 – коническая, 14 – колокольчатая

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

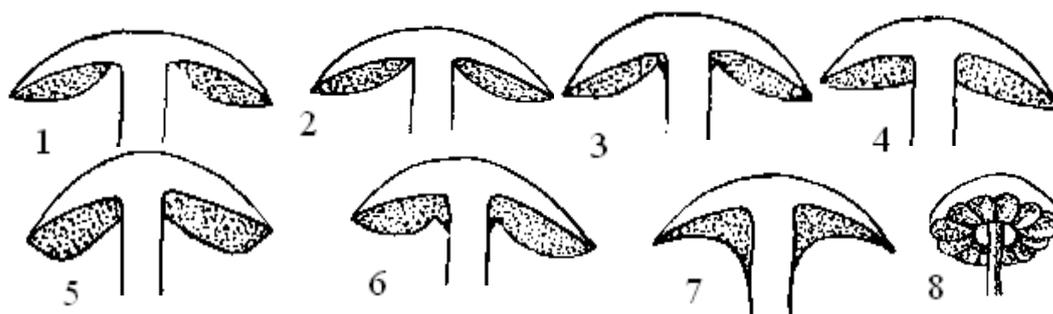


Рисунок 64 – Способы прикрепления пластинок: 1 – свободные; 2 – прикрепленные; 3 – прикрепленные зубцом; 4 – приросшие; 5 – суженно-приросшие; 6 – выемчато-приросшие зубцом; 7 – избегающие; 8 – приросшие коллариумом (воротничком)

**Базидии** одноклеточные, гомобазидии. Споры различны по размерам, форме, поверхности, окраске. Цвет спор варьируется от бесцветных, светлых желтоватых, розоватых до темно-бурых, черных. Если на бумагу положить шляпку вниз гименофором на несколько часов, а потом ее снять, то на бумаге останется отпечаток спор – споровый порошок, цвет ко-

того является важным диагностическим признаком. Кроме базидий на пластинках можно обнаружить **цистиды** различной формы.

**Трама гименофора** – это мякоть пластинок или трубочек, средняя стерильная часть, состоит из гиф, отличающихся расположением относительно друг друга.

**Тип развития** чаще всего открытый гимнокарпный или полузакрытый гемиангиокарпный.

Агарикоидные базидиомицеты играют огромную роль в жизни экосистем как сапротрофы, паразиты и микоризообразователи. Некоторые виды рода *Omphalina* вступают в симбиоз с водорослями, образуя лишайники.

Велико их значение в практической деятельности человека как дополнительного продукта питания, источника биологически активных веществ. Есть съедобные и ядовитые виды. Многие грибы обладают лечебными свойствами и используются в народной медицине. Распространены повсеместно – от северных до южных широт, в основном в лесах.

### Классификация

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

Характеристика порядков полностью не приводится, так как многие из них включают гастероидные, афиллофороидные и агарикоидные базидиомицеты.

#### Порядок *Boletales* – болетальные, трубчатые

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

▲ **Сем. *Boletaceae* – болетусовые.** Грибы мяскомясистые, со шляпкой и центральной ножкой. Споры веретеновидные, обычно темноокрашенные. В основном микоризные грибы. Многие виды обладают ценными питательными и лекарственными свойствами.

**Род *Boletus* – болет, боровик.** Грибы имеют крупные плодовые тела. Сюда относится ряд ценных съедобных видов, называемых **белые грибы**. Чаще всего встречается ***B. edulis* белый гриб обыкновенный**, имеющий светло-бурую окраску шляпки. В сосняках растет ***B. pinophilus* – белый гриб сосновый** с каштановой шляпкой. Мякоть гриба не изменяется на воздухе и остается во время сушки постоянно белой, отчего и произошло русское название вида. В верхней части ножка покрыта белой сеточкой. Белый гриб содержит вещества, тормозящие развитие злокачественных опухолей.

**Род *Rubroboletus* – руброболет. *R. satanas* – сатанинский гриб** – обитает в южных районах страны. Этот вид хорошо распознается по оранжево-красным трубочкам и светло-серой шляпке. Мякоть гриба при давлении синее. Ядовит.

Род *Xerocomus* – моховик. *X. subtomentosus* – моховик зеленый – отличается бархатистой зеленовато-бурой шляпкой, трубчатым ярко-желтым гименофором. Гриб съедобен.

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

Род *Leccinum* – лекцин, обабок. Широко распространенный род, включающий микоризные грибы, используемые в пищу человеком. Обитают чаще всего в лиственных лесах. В березняках обычен *L. scabrum* – подберезовик с коричневой шляпкой. Подосиновиками называют грибы с красновато-оранжевыми шляпками, с синеющей мякотью на воздухе: *L. aurantiacum* – обабок оранжевый с небольшими шляпками и белыми чешуйками на ножке, растущий в осинниках, и *L. versipelle* – обабок желто-бурый с крупными плодовыми телами и бурыми чешуйками на ножке.

#### ▲ Сем. *Suillaceae* – масленковые

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

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

#### ▲ Сем. *Paxillaceae* – свиныховые

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

#### ▲ Сем. *Gomphidiaceae* – гомфидиевые, мокруховые

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

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

### ▲ Сем. *Hygrophoropsidaceae* – Гигрофоропсидовые

Плодовые тела со шляпкой и ножкой, с пластинчатым гименофором.

Род *Hygrophoropsis* – гигрофороп. *H. aurantiaca* – гигрофороп, лисичка ложная – встречается на почве и разрушенной древесине, около пней. Гриб похож на лисичку, но отличается строением гименофора. Если у лисички желтой гименофор жилковатый, то у ложной лисички гименофор пластинчатый. Пластинки вильчатые, низбегающие, оранжевые, более ярко окрашенные в сравнении со шляпкой у лисички желтой, окраска шляпки и гименофора одинаковая. Является съедобным грибом низкого качества, хотя иногда в популярной литературе неправильно отмечается как сильно ядовитый гриб.

### ▲ Сем. *Tapinellaceae* – тапинелловые

Род *Tapinella* – тапинелла. *T. atrotomentosa* – свинушка толстая – обитает на разрушенной древесине, на пнях или около них. Шляпка коричневого цвета, ножка толстая, черно-коричневая, с бархатистой поверхностью, чаще эксцентрическая.

## Порядок *Agaricales* – Агарикальные

Объем порядка в разных системах различен. В некоторых случаях этот порядок делят на несколько порядков и множество семейств. Агарикоидные базидиомицеты, относящиеся к порядку, имеют, как правило, однолетние плодовые тела со шляпкой и ножкой центральной, эксцентрической, боковой. Иногда могут быть базидиомы сидячие. По консистенции – мяскомясистые. Размеры грибов, их окраска варьируются. На шляпке и ножке могут быть остатки общего и частного покрывала. Растут в лесах, различных по составу древостоя и увлажнения, на лугах. В порядке представлены разные эколого-трофические группы: сапротрофы на древесине, подстилке, гумусе, древесном угле и др., микоризные грибы. Некоторые виды, например *Lichenomphalia hudsoniana* – лихеномфалия гудзонская, вступает в симбиоз с водорослями, образуя лишайник, встречающийся в лишайниковой тундре, в горах.

Многие виды съедобны, используются человеком и животными в пищу, но есть смертельно ядовитые грибы, например *Amanita phalloides* – поганка бледная, опасные для жизни человека. Некоторые виды стали уже сельскохозяйственной культурой, так как успешно культивируются. Например, *Agaricus bisporus* – шампиньон двуспоровый, *Flammulina velutipes* – опенок зимний.

### ▲ Сем. *Tricholomataceae* – трихоломовые, рядовковые

Наиболее широко представленное семейство. Плодовые тела со шляпкой и ножкой, отличаются по форме шляпки, консистенции, размерам, окраске. Базидиомы однолетние, загнивающие. Гименофор пластинчатый, со светлыми пластинками и светлым, часто белым, споровым порошком. Сапротрофы, симбиотрофы, редко – паразиты. Обитают в лесных ценозах, на лугах, отличаются широким ареалом. Многие виды – космополиты.

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

Род *Lepista* – леписта. В отличие от предыдущего рода отличается шероховатыми спорами. Некоторые виды появляются поздней осенью, имеют крупные плодовые тела, используемые в пищу. Например, *L. nuda* – «синичка», рядовка фиолетовая, имеющая базидиомы коричневато-фиолетовые.

Род *Clitocybe* – говорушка. У большинства видов плодовые тела с пластинками, спускающимися на ножку (низбегающие пластинки). Базидиомы похожи на рупор, отсюда и русское название – говорушка. *C. nebularis* – говорушка осенняя – имеет плодовые тела дымчато-сероватого цвета.

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

▲ Сем. *Omphalotaceae* – омфалотовые

Род *Gymnopus* – гимнопус. *G. androsaceus* – негниючник тычинковидный – обитает на хвоинках и веточках сосны. Ножка гладкая, блестящая, почти черная, волосовидная.

Род *Mycetinis* – мицетинис. *M. scorodonius* – чесночный гриб – легко узнается по специфическому запаху чеснока. Гриб съедобен.

▲ Сем. *Marasmiaceae* – марасмиевые

Род *Marasmius* – марасмий, негниючник. Относятся грибы с мелкими плодовыми телами, с тонкомясистой шляпкой и упругой, часто волосовидной, ножкой. В сухую погоду гриб высыхает, становится незаметным, а во влажную погоду гриб снова становится заметен, «оживает». *M. rotula* – негниючник колесовидный, поселяется на опавших веточках и хвое. У него пластинки срастаются колесиком (коллариум) вокруг волосовидной тонкой ножки буро-черного цвета. *M. oreades* – опенок луговой – образует на лугах «ведьмины кольца». Гриб съедобен, обладает бактерицидными свойствами, содержит марасмовую кислоту.

▲ Сем. *Physalacriaceae* – физалакриевые

Род *Armillaria* – армиллярия, опенок. Обитает на старых хвойных и лиственных деревьях, на пнях. Является факультативным паразитом, используется в пищу.

Род *Flammulina* – фламмулина. *F. velutipes* – опёнок зимний – образует пучки плодовых тел на старых лиственных деревьях поздней осенью и даже зимой. Шляпки и пластинки желтые, а ножки жесткие, черные, бархатистые. Гриб съедобен, культивируется. При выращивании в сосудах у плодовых тел вытягиваются ножки, которые используются в пищу вместе с маленькими шляпками (рисунок 65).



Рисунок 65 – *Flammulina velutipes* – опёнок зимний: 1 – в природных условиях; 2 – искусственное выращивание [76]

▲ Сем. *Pleurotaceae* – плевротовые, вешенковые

Грибы растут чаще всего в лесах на мертвой древесине. Плодовые тела с боковой или эксцентрической ножкой, редко – с центральной. Шляпки упругие, гименофор пластинчатый с пластинками белого или розоватого цвета. Род *Pleurotus* – вешенка. Многие виды этого рода, например *P. ostreatus* – вешенка устричная; *P. pulmonarius* – вешенка легочная, съедобны и обладают лечебными свойствами – противоопухолевая активность и снижение холестерина. Эти виды встречаются в природных условиях на древесине (в основном лиственных деревьев) и широко культивируются во многих странах.

▲ Сем. *Amanitaceae* – аманитовые, мухоморовые

Плодовые тела довольно крупные, с пластинчатым гименофором. Пластинки свободные, светлые – розоватые, беловатые. Споровый порошок белый. Тип развития плодовых тел – гимнокарпный или гемиангиокарпный. Встречаются на древесине или на почве. Большинство видов – микоризообразователи. Многие ядовиты. Распространены в основном в умеренных широтах.

Род *Amanita* – мухомор. Развитие плодовых тел гемиангиокарпное. К роду относятся ядовитые и съедобные виды. Все грибы этого рода – микоризообразователи. Поэтому не следует топтать «вредные» грибы в лесу, так как они играют огромную роль в жизни лесных экосистем. Наиболее опасна для человека *A. phalloides* – бледная поганка (рисунок 66). Относится к ядовитым грибам с резко выраженным плазматоксическим действием. Симптомы отравления проявляются не сразу, а лишь через 6–36 часов, что зависит от количества съеденных грибов и состояния здоровья человека. Яды достигают головного мозга и воздействуют на нервные центры.



Рисунок 66 – *Amanita phalloides* – бледная поганка – смертельно ядовитый гриб

В целом из бледной поганки выделено 10 ядовитых веществ (фаллоидин, фаллоин, фаллоцин, фаллизин, аманитины, аманин и др.), но еще не все эти соединения изучены в достаточной степени. Для взрослого человека смертельная доза составляет 100 г гриба, примерно одна шляпка, а для ребенка достаточно одной четвертой части шляпки. Тем не менее этот смертельно ядовитый гриб нашел применение в гомеопатии, где используется в микро-

дозах для комплексного лечения различных заболеваний. В Пермском крае занесена в Красную книгу (III категория редкости).

Бледную поганку легко можно спутать с зелеными сыроежками, зеленушкой, рядовкой зеленой. Формы бледной поганки, имеющие белые шляпки, похожи на шампиньоны. От сыроежек и зеленушки отличается наличием кольца на ножке и свободной вольвой. От шампиньонов отличается наличием свободной вольвы и цветом пластинок. Пластинки у бледной поганки белые, а у шампиньонов – розоватые, желтоватые, впоследствии шоколадно-коричневые.

Другие виды этого рода – *A. muscaria* – мухомор красный, *A. pantherina* – мухомор пантерный, *A. citrina* – мухомор поганковидный, лимонный – менее ядовиты, чем бледная поганка, но все же представляют опасность для человека. Мухомор красный используется в народной медицине наружно как болеутоляющее средство. Находит применение в гомеопатии. Мухоморами лечатся животные – лоси, белки.

Съедобными грибами являются *A. crocea* (рисунок 67), *A. fulva* и др. – поплавки. У этих грибов нет кольца на ножке и остатков общего покрывала на шляпке. Вольва свободная. В Италии растет отличный съедобный гриб *A. caesarea* – цезарский гриб (рисунок 67). Блюда из этого гриба ценились на «Лукулловых пирах» наравне с жарким из соловьиных язычков.



Рисунок 67 – Съедобные грибы рода *Amanita* – мухомор:  
1 – *A. caesarea* – цезарский гриб [41]; 2 – *A. crocea* – поплавок

#### ▲ Сем. *Pluteaceae* – плютеевые

Род *Pluteus* – плютей. *P. cervinus* – плютей олений – обитает на разрушающейся древесине. Пластинки и споровый порошок розового цвета. Споры гладкие. Одним из отличительных микроскопических признаков является наличие крупных цистид с роговидными выростами. Гриб съедобен.

Род *Volvariella* – вольвариелла. *V. volvacea* – вольвариелла масляная – широко распространена в Юго-Восточной Азии. Название гриб получил за то, что его выращивали в Китае около 300 лет назад на отходах масляной пальмы. Пластинки свободные, розовые, вольва свободная. Сейчас в Индии в качестве субстрата используют солому риса, банановые

листья. Гриб обладает лечебными свойствами, используется для понижения кровяного давления.

#### ▲ Сем. *Agaricaceae* – агариковые, шампиньоновые

Плодовые тела чаще всего мяскомясистые, однолетние. Гименофор пластинчатый. Тип развития плодовых тел – открытый или полузакрытый. Споры светлые или темные, гладкие.

Род *Agaricus* – шампиньон. Грибы этого рода обитают как в лесах, так на лугах и полях, о чем говорят даже названия: шампиньон лесной, ш. луговой, ш. полевой. *A. bernardii* – шампиньон Бернара растет даже в пустынях. Один из наиболее ценных видов в пищевом отношении *A. bisporus* – шампиньон двуспоровый. Он приобрел значение в качестве сельскохозяйственной культуры во многих странах мира.

**Грибы-зонтики.** В настоящее время род *Macrolepiota* – гриб-зонтик – разделен на несколько родов. Заслуживает внимания такой интересный вид, как *Macrolepiota procera* – гриб-зонтик высокий. Свое название гриб получил за плоскую шляпку крупных размеров до 30 см в диаметре, что напоминает зонтик. Отличается длинной жесткой ножкой, до 30 см, с зигзагообразными полосами. Съедобный гриб. Шляпки мяскомясистые, их можно жарить как блины. По вкусу напоминает куриное мясо. *Chlorophyllum rhacodes* – гриб-зонтик краснеющий – отличается тем, что его мякоть при механическом воздействии краснеет, а ножка без зигзагообразных полосок. Типичный обитатель «муравьиных садов», растет около муравейников. В Красные книги некоторых регионов включен *Leucoagaricus nymphaeum* – гриб-зонтик девичий, изящный гриб, имеющий плодовые тела небольших размеров.

В последнее время к этому семейству причислены некоторые виды рода *Coprinus* – навозник. Например, *C. comatus* – навозник белый – характеризуется эфемерными плодовыми телами, гименофор которых при созревании расплывается в чернильную массу. Растет на почве, богатой органическими веществами, поэтому часто встречается в населенных пунктах, на городских газонах. Съедобный гриб.

#### ▲ Сем. *Cortinariaceae* – паутинниковые

Представители этого семейства являются одними из наиболее распространенных в лесных ценозах. Плодовые тела имеют чаще всего шляпку и центральную ножку; отличаются размерами, окраской. Для многих видов характерен гемиангиокарпный тип развития базидиом. Гименофор пластинчатый, вначале закрыт паутинистым частным покрывалом (*кортинна*), оставляющим впоследствии на ножке или по краю шляпки волоконца. Споры ржаво-бурый. Являются в основном микоризообразователями, реже поселяются на древесине, подстилке, среди мхов. Съедобные виды немногочисленны, имеются ядовитые.

Род *Cortinarius* – паутинник. Наиболее крупный род семейства. У многих видов в молодом состоянии присутствует фиолетовый оттенок, впоследствии часто исчезающий, что является важным диагностическим признаком. Частное покрывало паутинистое, в ряде случаев остается в виде поясков на ножке. Например, у *C. armillatus* – паутинника браслетчатого, часто встречающегося в березняках и смешанных лесах, на ножке есть несколько поясков красного цвета. Все виды этого рода – микоризные грибы, играющие огромную роль в функционировании лесных экосистем. В основном в пищу не используются. Широко распространен в сосновых лесах умеренных широт хороший съедобный гриб *C. caperatus* – колпак кольчатый. Отличается охристо-дымчатой шляпкой и наличием кольца на ножке. Напротив, *Cortinarius orellanus* – паутинник оранжево-красный – содержит смертельно ядовитые токсины *орелланины* – сборная группа ядовитых веществ – полипептидов, структура которых окончательно не установлена. Симптомы отравления появляются лишь на 3–14 сутки, поэтому отравление этим грибом более опасно, чем бледной поганкой.

#### ▲ Сем. *Inocybaceae* – волоконницевые

Род *Inocybe* – **волоконница**, большой по количеству видов и широко распространенный в лесах. Виды рода имеют плодовые тела средних или небольших размеров со шляпкой и ножкой. Запах обычно неприятный. Шляпка коническая, колокольчатая, часто растрескивающаяся на волокна. Все представители – микоризные грибы. Есть ядовитые виды.

▲ Сем. *Strophariaceae* – **строфариевые**

Представители семейства широко распространены, многие являются космополитами. Плодовые тела различаются размерами, от мелких до крупных. Тип развития – полузакрытый. Может быть частное покрывало, остающееся на ножке в виде кольца. Шляпка часто ярко окрашена: желтая, буро-красная, оливково-желтая.

Род *Stropharia* – **строфария**. Грибы поселяются на разных субстратах: древесине, почве, угле. Отличительные признаки – кольцо на ножке и чаще всего темные споры, споровый порошок черный. Культивируется *S. rugoso-annulata* – **кольцевик**. У *S. aeruginosa* – **строфарии сине-зеленой** – необычная сине-зеленая окраска шляпки.

Род *Galerina* – **галерина**. Содержит большое количество видов грибов с плодовыми телами небольших размеров. Шляпка часто колокольчатая, просвечивающая по краю. При внешнем сходстве виды галерин хорошо отличаются микроскопическими признаками. Обитают во влажных местах среди мхов, в том числе сфагновых, на почве и древесине.

Род *Huholoma* – **гифолома**. Виды этого рода обитают среди мхов, в том числе сфагновых, а также поселяются на пнях, разлагающейся древесине. Наиболее известны 3 вида гифолом, растущих большими группами на пнях и древесине, называемые ложными опятами (рисунок 68). Для *H. capnoides* – **ложноопёнока серопластинкового** – характерны пластинки светло-серого цвета, которые впоследствии по мере созревания спор становятся фиолетово-бурыми. Шляпка желтовато-оранжевая, мякоть с приятным вкусом. Гриб считается съедобным, но его легко спутать с ядовитыми ложными опятами: серно-желтым и кирпично-красным. *H. fasciculare* – **ложноопёнок серно-желтый** – отличается серно-желтым цветом плодовых тел, горьким вкусом. Пластинки зеленовато-желтые. *H. lateritium* – **ложноопёнок кирпично-красный** с шляпками кирпично-красного цвета, с беловато-серыми пластинками, впоследствии оливково-бурыми, горьким вкусом.

Род *Kuehneromyces* – **кюнеромицес**. *K. mutabilis* – **опенок летний** – растет группами на пнях и древесине. Съедобный гриб. От ложных опят отличается неярко желто-коричневой шляпкой, центр шляпки светлее, а край – темнее и повисающим бурым кольцом на ножке. Пластинки довольно светлые, кремово-буроватые. Гриб выращивается в некоторых странах на древесных остатках.



Рисунок 68 – Ложные опята (род *Huholoma*): 1 – *H. capnoides* – ложноопёнок серопластинковый; 2 – *H. fasciculare* – ложноопёнок серно-желтый; 3 – *H. lateritium* – ложноопёнок кирпично-красный

Род *Pholiota* – чешуйчатка. Грибы обычно с чешуйчатой шляпкой, чаще всего растут группами на древесине. На углях пожарища, кострищах встречается *Ph. carbonaria* – чешуйчатка угольная. Некоторые виды съедобны, например, *Ph. aurivella* – чешуйчатка золотистая.

Род *Psilocybe* – псилоцибе. Грибы с мелкими плодовыми телами: *P. mexicana* – псилоцибе мексиканская, *P. semilanceata* – псилоцибе полуланцетная и др. Содержат галлюциногенные вещества – псилоцибин и псилоцин. Кроме них выделены еще два алкалоида – беоцистин и норбеоцистин. Содержание этих веществ незначительное, но даже этого достаточно, чтобы вызвать в коре головного мозга патологический процесс, приводящий к образованию серотина, что, в свою очередь, **может способствовать развитию психических заболеваний**. В целом употребление галлюциногенных грибов без врачебного контроля очень опасно.

### Порядок *Russulales* – руссулальные

Принадлежность порядка к классу окончательно не установлена. Порядок включает представителей гастероидных, афиллофороидных и агарикоидных базидиомицетов. Из агарикоидных грибов к порядку относится одно семейство, характеристика которого приводится далее.

#### ▲ Сем. *Russulaceae* – сыроежковые

Плодовые тела со шляпкой и центральной ножкой. Виды, относящиеся к семейству, отличаются гетеромерной мякотью, т. е. в мякоти кроме гиф имеются скопления округлых клеток – *сфероцист*. Вследствие этого плодовые тела хрупкие, ломкие. У млечников в треме имеются гифы, содержащие млечный сок. Тип развития у большинства видов – гимнокарпный, открытый, за исключением некоторых тропических видов с ангиокарпным типом развития. Гименофор пластинчатый. Споры светлые, бородавчатые, шиповатые, отличаются разнообразием орнаментации оболочки. Скульптурные образования оболочки спор окрашиваются реактивом Мельцера, содержащим йод, в синий цвет. Споровый порошок белый, кремовый, желтый. На пластинках, в кутикуле часто встречаются цистиды. Представители семейства – облигатные микоризообразователи, вступающие в симбиоз с древесными растениями и кустарниками с образованием эктомикоризы. Наиболее распространенные и обширные роды – *Russula* – сыроежка и *Lactarius* – млечник, груздь.

Род *Russula* – сыроежка. Шляпки характеризуются разнообразной, часто яркой и пестрой окраской. Ножка хрупкая, с ватообразной мякотью. Некоторые виды имеют горький или жгучий вкус. Практически все виды съедобны. К ядовитым видам причисляют *R. emetica* – сыроежку жгучедкую, так как она содержит ядовитое вещество мускарин, имеющийся в мухоморах. Растет этот гриб в сырых местах, часто на сфагновых болотах, имеет яркую розовую шляпку. Ножка и пластинчатый гименофор белого цвета.

Род *Lactarius* – млечник, груздь. Все грибы этого рода содержат млечный сок, который может быть белым, оранжевым, лиловым и т. д. На воздухе окраска млечного сока изменяется, что имеет значение как диагностический признак. Например, оранжевый млечный сок *L. deliciosus* – рыжика – на воздухе зеленеет. У *L. resimus* – груздя настоящего белого – млечный сок становится серно-желтым. *L. volemus* – подмолочник, молочай – получил свое русское название из-за обильного белого млечного сока. Гриб включен в Красную книгу Пермского края (III категория редкости). Ядовитых видов нет, но встречаются несъедобные,

обладающие неприятным запахом. Например, *L. helvus* – млечник серо-розовый – типичный обитатель сфагновых болот, имеет запах кумарина.

### **Класс *Pucciniomycetes* – пукциномицеты, ржавчинные грибы**

Представители класса являются паразитами растений, реже – животных. Поражаемые органы растений покрываются пятнами или полосками ржавого цвета, поэтому грибы и получили название – ржавчинные. Они отличаются рядом особенностей.

- Вегетативное тело – септированный мицелий, прядки отсутствуют. Плодовые тела не образуются.

- Состав клеточной оболочки. Отличительный признак, свойственный только ржавчинным грибам: основным компонентом является манноза, есть глюкоза, галактоза, фукоза.

- Базидии с поперечными перегородками (фрагмобазидии) развиваются из покоящейся споры *телиоспоры*, представляющей собой специальное образование в цикле развития.

- Запасные вещества – гликоген.
- Подвижных стадий – нет.
- Бесполое размножение – хорошо выражено.
- Половые органы: мужские – спермогонии со спермациями; женские – отсутствуют.
- Половой процесс – сперматизация. Мужские гаметы **спермации** лишены подвижности, женские гаметы отсутствуют.
- Цикл развития – гаплоидно-дикариотический; преобладает  $n+n$ , но есть  $n$  и  $2n$ .
- Хорошо выражен плеоморфизм.
- Среда обитания – наземная сфера.
- Важнейшие экологические группы – паразиты.

Класс включает несколько порядков, наиболее обширный из которых – **порядок *Pucciniales* – пукциниальные, ржавчинные грибы.**

### **Порядок *Pucciniales* – пукциниальные, ржавчинные грибы**

К порядку относятся паразитические грибы, поражающие растения, в том числе культурные, разных систематических групп. Наносят большой ущерб в сельском и лесном хозяйствах. Широко распространены по планете.

В циклах развития грибов существует несколько стадий, сменяющих друг друга, т. е. у них хорошо выражен **плеоморфизм**. В зависимости от количества стадий развития гриба и числа растений, на которых они развиваются, различают следующие варианты:

1. Цикл развития может проходить на одном растении – **однохозяйные** виды (ржавчина подсолнечника, льна) или на разных – **разнохозяйные** виды. Например, ржавчина рябины и можжевельника; ржавчина тростника и крушины; стеблевая ржавчина пшеницы (поражаются пшеница и барбарис).

2. Грибы, у которых наблюдаются все стадии развития, являются грибами **с полным циклом развития**. К грибам с **неполным циклом развития** относятся представители, у которых имеются не все стадии развития, а лишь некоторые из них. Часто такие виды грибов присутствуют в умеренных широтах с коротким вегетационным периодом.

#### **▲ Сем. *Pucciniaceae* – пукциНИЕВЫЕ**

**Род *Puccinia* – пукциНИЯ.** Примером разнохозяйного гриба с полным циклом развития является возбудитель стеблевой ржавчины злаков – *Puccinia graminis*. В цикле развития

гриба участвуют два вида растений – барбарис и злаки. Гриб гетероталличен. Все стадии развития, образующиеся на растениях, принято нумеровать от 0 до IV.

Развитие гриба происходит следующим образом (рисунок 69):

- Весной гаплоидные базидиоспоры пукцинии с разным половым знаком + или –, попав на лист, прорастают ростковой гифой, которая через эпидерму или устьица проникает в ткани листа. Гриб распространяется по межклетникам, а в клетки отходят гаустории.

- На верхней стороне листа барбариса появляются оранжевые точки. Это **спермогонии** = **пикнии** с половым знаком + или –. На поперечном разрезе листа они видны в виде погруженных в паренхиму кувшинообразных тел, состоящих из гаплоидного мицелия, клетки которого содержат оранжевые капли масла. Со дна спермогония отпочковываются **пикноспоры**, выполняющие функцию мужских половых клеток **спермациев**, которые попадают на поверхность листа через отверстие в спермогонии. Они не способны к распространению инфекции, не прорастают мицелием **стадия 0**; набор хромосом (n).

- Спермации, допустим, с половым знаком +, с помощью дождя или насекомых попадают на воспринимающие гифы с половым знаком –, выступающие со дна пикний. В результате слияния цитоплазмы клеток происходит половой процесс – **сперматизация**. Дикариотичная клетка производит мицелий (n + n), внедряющийся в ткани листа мицелий межклеточный, с гаусториями. Дикариотизация мицелия может происходить и внутри листа при слиянии клеток гаплоидного мицелия от двух пикний с разным половым знаком.

- Впоследствии на нижней стороне листа можно видеть новое спороношение оранжевого цвета – **эции с эциоспорами, стадия I**, набор хромосом (n+n). При образовании эциев мицелий дифференцируется на спороносную часть и однослойную стенку, псевдоперидий. Под давлением образующихся эциоспор, соединенных цепочками, перидий разрывается на лопасти. Эциоспоры разносятся ветром. Они не способны заражать барбарис, так как потребности дикариотичного мицелия гриба-паразита меняются. При попадании эциоспор на листья злаков образуются гифы, внедряющиеся через устьица в листья и стебли.

- На стеблях появляется летнее спороношение в виде ржавых полосочек – **урединии с урединиоспорами, стадия II**, набор хромосом (n+n). Одноклеточные урединиоспоры служат для массового заражения злаков. Образуется несколько поколений урединиспор. В короткое время инфекция может поразить все поле. Впоследствии на месте урединий формируются **телии с телиоспорами стадия III**, набор хромосом (n+n), затем 2 n. Телии имеют черную окраску, а телиоспоры двуклеточные, с толстой оболочкой. После перезимовки на соломе в телиях происходит слияние ядер (**кариогамия**).

- Впоследствии диплоидное ядро редуционно делится, телиоспора весной прорастает **фрагмобазидией** с гаплоидными спорами **стадия IV**, набор хромосом (n). Споры попадают на лист барбариса, образуя спермогонии.

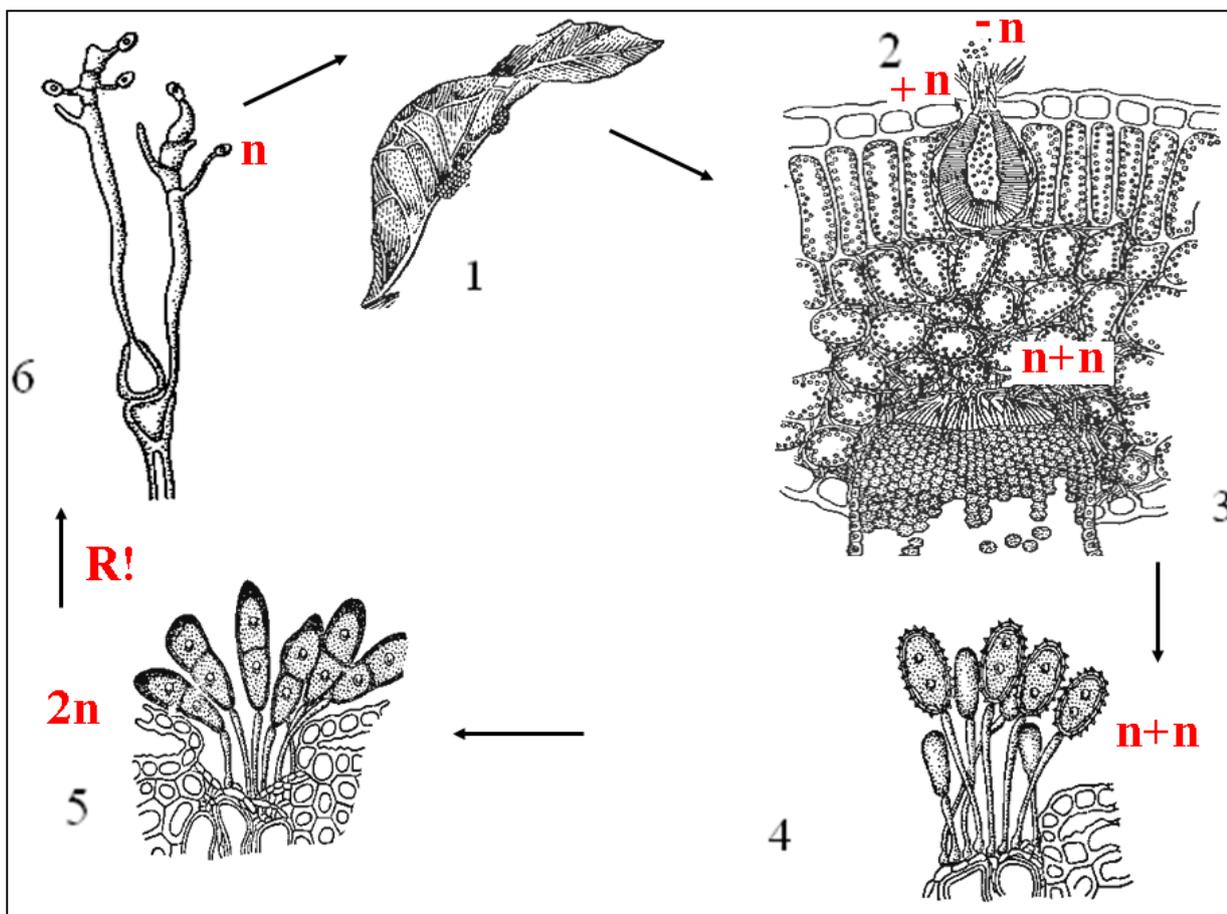


Рисунок 69 – Цикл развития *Puccinia graminis* – стеблевой ржавчины злаков:  
 1 – внешний вид пораженного листа барбариса; 2 – спермогонии (пикнии) со спермациями;  
 3 – эции с эциоспорами; 4 – урединии с урединиоспорами на злаках;  
 5 – телии с телиоспорами на злаках; 6 – базидии с базидиоспорами

Таким образом, при развитии разнохозяйного вида можно обнаружить следующие **типы спороношений**:

**0** – спермогонии (пикнии) со спермациями (пикноспорами). Не вызывают заражения, но участвуют в половом процессе сперматизации. Набор хромосом  $n$ .

**I** – эции с эциоспорами. Набор хромосом  $n+n$ .

**II** – урединии с урединиоспорами. Образуется несколько поколений, что способствует массовому заражению растений. Набор хромосом  $n+n$ .

**III** – телии с телиоспорами. Служат для перезимовки гриба. Набор хромосом  $n+n$ , затем  $2n$ .

**IV** – базидии с базидиоспорами. Развиваются весной. Набор хромосом  $-n$ .

### Характеристика некоторых представителей рода *Puccinia*

Другие виды этого рода являются паразитами многих сельскохозяйственных культур.

*P. striiformis* – **желтая ржавчина пшеницы**. Неполный цикл развития. Есть урединиоспоры и телиоспоры. Урединии лимонно-желтые, прикрыты эпидермой. Промежуточный хозяин неизвестен. Гриб может поражать 23 вида злаковых растений. *P. recondita* – **бурая (листовая) ржавчина пшеницы и ржи**. Поражаются листья всходов и взрослых растений. Разнохозяйный вид. Растения-хозяева: пшеница и василистник *Thalictrum*; рожь и сорные растения сем. бурачниковые. Поражение растений приводит к уменьшению ассимиляцион-

ной поверхности листьев, что снижает качество зерна. Характерная особенность – телиоспоры прорастают базидиями с базидиоспорами практически без периода покоя. Гриб зимует в виде урединий с урединиоспорами. Поэтому может развиваться по неполному циклу. **Меры борьбы:** севооборот, внесение минеральных удобрений с повышенными дозами калия и фосфора, обработка зерна микроэлементами, уничтожение дикорастущих злаков и промежуточных хозяев, обработка вегетирующих растений фунгицидами. Устойчивых сортов нет, но некоторые поражаются в меньшей степени. *P. coronata* – **корончатая ржавчина овса**. Разнохозяйинный вид с полным циклом развития. Растения-хозяева: овес и крушина *Rhamnus*. Гриб вызывает преждевременное усыхание листьев. Телиоспоры булавовидные, с выростами различных размеров и формы в виде короны. Зимует грибок в телиостадии. Корончатая ржавчина – одна из наиболее опасных болезней овса. Снижение урожая может достигать 10–20 % и более, вплоть до полной потери. **Меры борьбы.** Использование устойчивых и раннеспелых сортов, химические и биологические фунгициды. *P. helianthi* – **ржавчина подсолнечника**. Однохозяйинный вид с полным циклом развития. Зимует грибок в телиостадии, весной прорастает. Источники инфекции – урединиоспоры и телиоспоры. **Меры борьбы:** удаление растительных остатков, выведение устойчивых сортов. Устойчивые сорта были выведены В. С. Пустовойтом с использованием дикого техасского подсолнечника *Helianthus ruderalis*.

#### ▲ Сем. *Gymnosporangiaceae* – гимноспорангиевые

Род *Gymnosporangium* – гимноспорангиум. К роду относится около 40 видов, чаще всего разнохозяйинных. Эци развиваются на кустарниках и деревьях из сем. розоцветные, а телии – на можжевельнике. Урединий нет, цикл развития неполный. Например, *G. cornutum* – **ржавчина рябины и можжевельника**. Эци в виде рожков, вскрывающихся продольными трещинами, довольно часто встречаются на нижней стороне листьев рябины в естественных условиях. Телиоспоры с длинными ножками, которые ослизняются и сливаются вместе в студенистую массу.

#### ▲ Сем. *Melampsoraceae* – мелапсоровые

Род *Melampsora* – мелапсора. *M. populnea* – **сосновый вертун** или ржавчина побегов сосны (рисунок 70). Растения-хозяева – сосна (I) и осина, тополь (II, III). Поражаются всходы, сеянцы сосен в естественных условиях и в питомниках. Эци развиваются на хвое и побегах. В последнем случае побеги искривляются, развивается многовершинность. Поражение способствует образованию внутренних пороков древесины. Грибок интенсивно развивается в теплые влажные весны, особенно вблизи от осинников. Урединии и телии образуются на листьях осины, тополя. Телиоспоры без ножек, срстаются боками, образуя плоские корочки. **Меры борьбы:** удаление около питомников осин, опрыскивание сосен фунгицидами.

*M. lini* – **ржавчина льна**. Однохозяйинный грибок с полным циклом развития. Наносит большой ущерб, так как снижается качество волокна льна. Поражение более интенсивно проявляется при влажной погоде и умеренной температуре воздуха 16–22 °С.

▲ Сем. *Pucciniastraceae* – пукциниастровые

Род *Pucciniastrum* – пукциниаструм *P. areolatum* – ржавчина шишек ели. Разнохозяйный вид с полным циклом развития. Растения-хозяева: ель (I) и черемуха II, III). Эции округлые, темно-коричневые, с твердой оболочкой, располагаются на чешуйках женских шишек (рисунок 70). Семена в таких шишках не образуются. Пораженные шишки с растопыренными чешуйками остаются на деревьях дольше здоровых шишек.

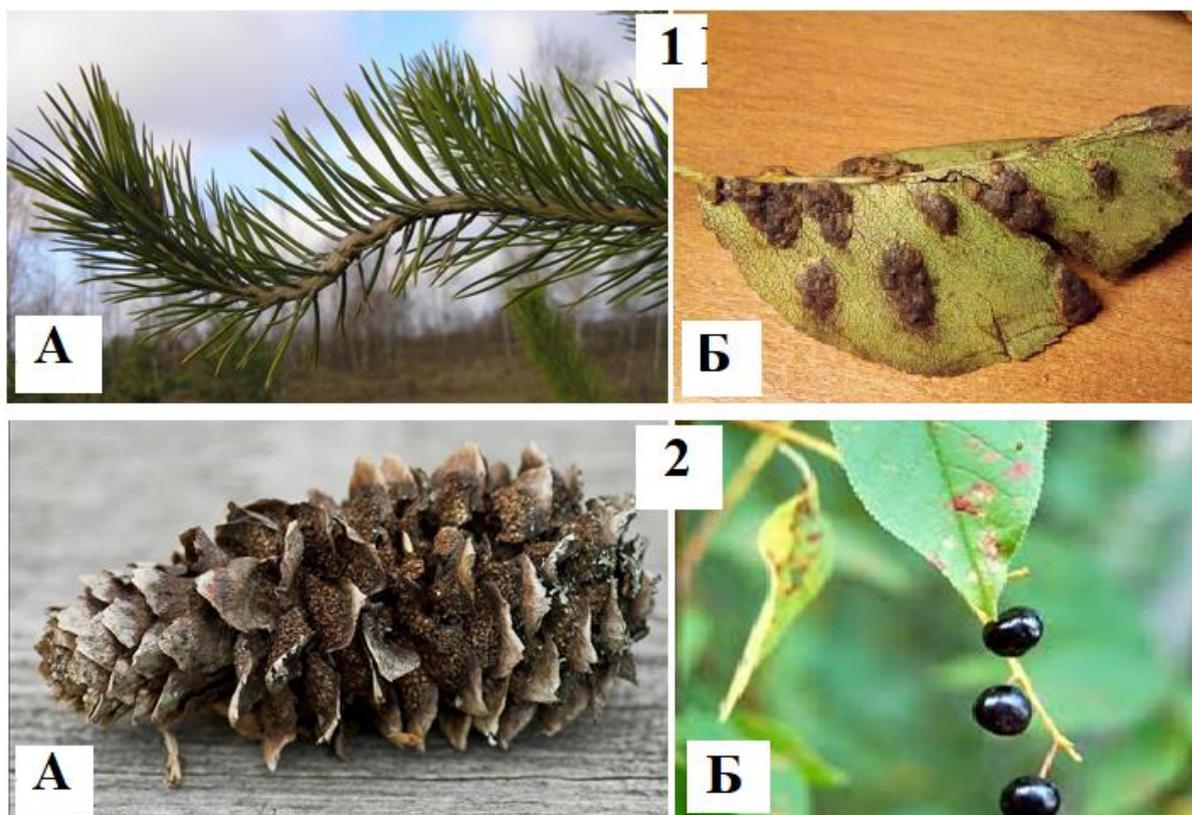


Рисунок 70 – Ржавчинные грибы [76]: 1 – *Melampsora populnea* – сосновый вертун: А – искривление ветвей (эцидиальная стадия); Б – урединии и телии на тополе; 2 – *Pucciniastrum areolatum* – ржавчина шишек ели: А – эции; Б – урединии и телии на черёмухе

Весной эциоспоры выпадают и заражают листья черемухи. Урединии развиваются на верхней стороне листа, а телии – на нижней. Гриб зимует на листьях черемухи, весной образуются базидии с базидиоспорами, которые заражают молодые шишки ели. Впоследствии в них развиваются эции, споры которых поражают листья черемухи следующей весной. Гриб, таким образом, имеет двухлетний цикл развития. Наносит ущерб в семеноводстве, так как снижает образование семян ели.

Род *Melampsorella* – мелампсорелла. *M. caryophyllacearum* – ржавчинный рак пихты. Разнохозяйный вид с полным циклом развития. Растения-хозяева: пихта (I) и растения сем. гвоздичные (II, III). Базидиоспоры развиваются на молодых побегах пихты, вызывая образование муфтообразных утолщений. На следующий год, весной, из почек зараженных побегов вырастает «ведьмина метла» с короткой желто-зеленой хвоей, на которой образуются эции.

**Класс *Ustilaginomycetes* – устилагиномицеты, головневые грибы**

Представители класса являются паразитами растений.

• В циклах развития преобладает дикариотичная стадия, но есть гаплоидная и диплоидная стадии. Гаплоидная стадия чаще всего дрожжеподобная.

• Мицелий дикариотичный, септированный, с простыми септами, часто с пряжками (у рода *Tilletia* пряжек нет). Распространяется по межклетникам, в клетки отходят гаустории.

• Головневые грибы поражают практически любой орган, распространяясь по всему растению. В области контакта гриба и клетки растения-хозяина образуется особая зона взаимодействия.

• На концах дикариотичных гиф или внутри них образуются толстостенные споры головневые споры, **устоспоры**. Часто перезимовка гриба происходит именно в виде устоспор. Ядра сливаются (кариогамия) обычно в молодых устоспорах, а мейоз происходит непосредственно перед их прорастанием.

• Клеточная стенка многослойная, хитиново-глюкановая.

• Плодовые тела не образуются.

• Базидии с поперечными перегородками, фрагмобазидии, развиваются на мицелии или из покоящейся споры – устоспоры *Tilletia caries* имеют холобазидии.

• Половой процесс – **соматогамия**.

• Класс включает несколько порядков, наиболее обширные из которых следующие:

1. **Порядок *Ustilaginales* устилагинальные, головневые грибы.** Например, семейство *Ustilaginaceae* устилагиновые, головневые, род – *Ustilago* устилого.

2. **Порядок *Urocystidiales* уроцистидиальные.** Например, семейство *Urocystidiaceae* уроцистидовые, род *Urocystis* уроцистис.

У разных видов грибов развитие устоспоры возможно двумя путями:

1) устоспора прорастает без периода покоя базидией, состоящей из четырех гаплоидных клеток = **промицелий**. На клетках промицелия образуются базидиоспоры = **споридии** эллипсовидной формы. Споридии и клетки промицелия способны почковаться. Дикариотизация возможна при слиянии как споридий, так и клеток промицелия (рисунок 71).

2) из перезимовавшей устоспоры после редукционного деления образуется холобазидия с гаплоидными базидиоспорами (род *Tilletia*), которые копулируют с образованием дикариотичного мицелия (рисунок 71).

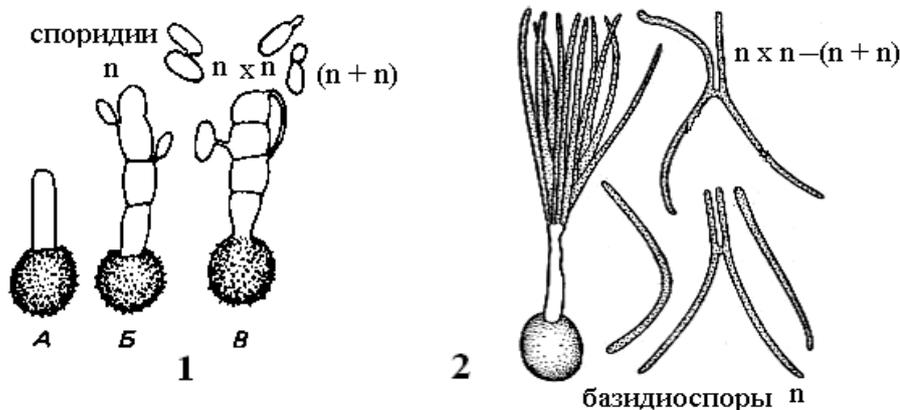


Рисунок 71 – Головнёвые грибы: 1 – последовательные стадии формирования споридиев у грибов рода *Ustilago*; 2 – прорастание устоспоры на зерновке пшеницы с образованием базидии с базидиоспорами, твердая головня пшеницы – *Tilletia caries* [20]

### Порядок *Ustilaginales* устилагинальные, головневые грибы

Паразиты растений. Пораженные органы чаще всего генеративные, покрыты массой темноокрашенных спор, поэтому выглядят как обугленные, опаленные огнем. Отсюда и название этих грибов. Другие симптомы поражения – угнетение роста растений и интенсивное кушение. Устоспоры одиночные, с толстой оболочкой, имеющей различные выросты.

Наиболее обширно семейство *Ustilaginaceae* головневые с центральным родом *Ustilago* – устилаго.

#### ▲ Сем. *Ustilaginaceae* – головнёвые грибы

Род *Ustilago* – устилаго. *U. tritici* – пыльная головня пшеницы. Цикл развития пыльной головни пшеницы показан на рисунке 72. Заболевание проявляется в период цветения. Пораженные соцветия выглядят как обожженные, так как вместо цветков образуется масса устоспор, которые разносятся ветром на здоровые растения. Происходит массовое поражение растений. Споры без периода покоя прорастают промицелием, клетки которого копулируют между собой, и дикариотичный мицелий внедряется в завязь, в зародыш. Пораженная зерновка внешне не отличается от здоровой. Гриб зимует в зародыше зерновки в виде мицелия. При прорастании зерновки трогается в рост и мицелий. К моменту цветения он достигает цветков и распадается на отдельные споры (n+n).

**Меры борьбы** с этим заболеванием затруднены, так как инфекция находится внутри зерновки, которую невозможно отличить от здоровой. Обычно зерно, собранное с полей, где была замечена пыльная головня, не используют как посевной материал. В тех случаях, когда все же необходимо сеять именно это зерно, его предварительно замачивают в воде. Мицелий внутри зерновки трогается в рост. В это время температуру воды повышают, мицелий погибает, а зерно высушивают, доводя до кондиции.

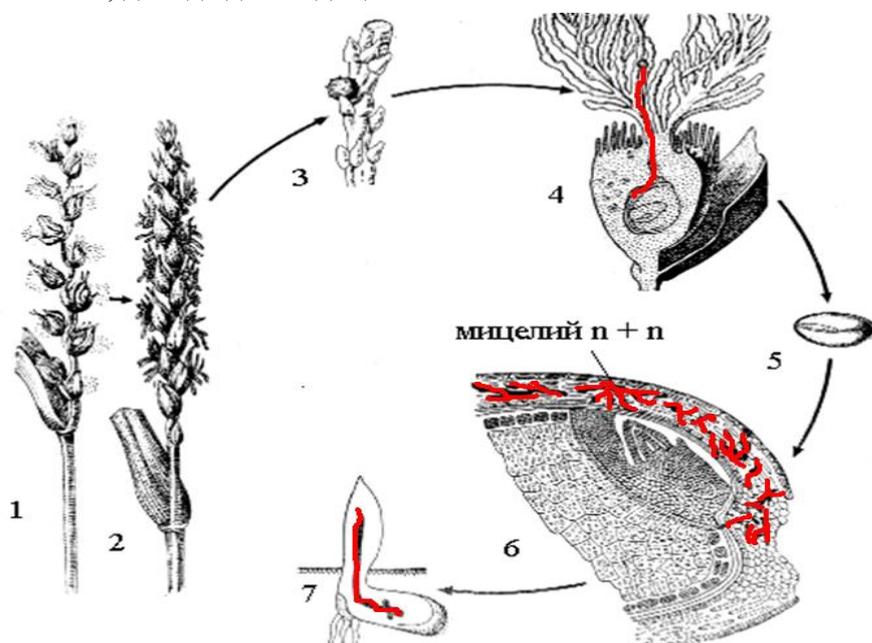


Рисунок 72 – Цикл развития *Ustilago tritici* – пыльной головни пшеницы. 1, 2 – рассеивание и перенос устоспор на цветущие растения; 3 – споры на рыльце цветка; 4 – копуляция клеток промицелия и прорастание дикариотичного мицелия в зародыш семени; 5 – зараженное зерно внешне не отличается от здорового; 6 – разрез зараженной зерновки под микроскопом; 7 – прорастание грибницы [20]

*U. avenae* – пыльная головня овса. Цикл развития похож на предыдущий, с той лишь разницей, что мицелий зимует не в зародыше зерновки, а в оболочках зерновки, так как у овса пленчатое зерно. *U. maydis* – пузырчатая головня кукурузы. Развивается гриб на различных органах растения: соцветиях, молодых междоузлиях. Заражение местное, многократное. Телиоспоры прорастают без периода покоя гаплоидным промицелием, на котором образуются гаплоидные базидиоспоры = споридии. Споридии прямо на базидии начинают почковаться, образуя цепочки спор. В дальнейшем с помощью ветра они переносятся на различные органы растений. Если рядом оказываются споридии с разным половым знаком (гриб гетероталличен), то они копулируют между собой с образованием дикариотичной клетки. Из нее потом развивается дикариотичный мицелий, поражающий молодые органы растения – первичное заражение. Гриб стимулирует деление клеток растения, образуются галлы, в них позднее мицелий распадается на устоспоры, которые попадают на здоровые растения или в почву – вторичное заражение. В 1 см<sup>3</sup> галловой ткани может образоваться 370 млн спор. В Мексике местное население использует незрелые галлы в пищу. Гриб зимует в виде устоспор в галлах. **Меры борьбы:** севооборот, удаление пораженных растений, отбор здоровых початков, обработка зерновок противогрибковыми препаратами – фунгицидами.

#### Порядок *Urocystidiales* – уроцистидиальные

Устоспоры развиваются в вегетативных органах растений. На поверхности стеблей и листьев заметны черные выпуклые полосы. Устоспоры не одиночные, соединены по несколько штук и окружены группой стерильных клеток. Прорастают холобазидией.

▲ Сем. *Urocystidiaceae* – уроцистидиевые. Род *Urocystis* – уроцистис. *U. occulta* – стеблевая головня ржи. Поражаются преимущественно стебли растений, которые впоследствии деформируются, изгибаются. На них под эпидермисом появляются черные линейные вздутия. После разрыва эпидермиса из них высыпаются клубочки черного цвета спорокучки по 5–10 клеток. Периферические клетки светлые, стерильные, а центральные темные, прорастают базидией с базидиоспорами.

#### Класс *Microbotryomycetes* – микроботриомицеты

##### Порядок *Microbotryales* – микроботриальные

▲ Сем. *Microbotryaceae* – микроботриеые. Род *Microbotryum* – микроботрий. *M. violaceum* – пыльная головня гвоздичных. Поражает гвоздику-травянку, дрему белую, смолевку и других представителей сем. гвоздичные. Заболевание проявляется в период цветения, когда вместо пыльцы образуется буро-фиолетовая пылящая масса устоспор. Головневые споры прилипают к семенам, зимуют и впоследствии прорастают вместе с ними промицелием. Формирующиеся споридии сливаются, и уже дикариотичный мицелий поражает ткани проростка.

#### Класс *Exobasidiomycetes* – экзобазидиомицеты

##### Порядок *Tilletiales* – тиллециальные

##### ▲ Сем. *Tilletiaceae* – тиллециевые (головнёвоподобные)

Род *Tilletia* – тиллеция. *T. caries* – твердая (вонючая) головня пшеницы. Это заболевание пшеницы называют еще вонючей головней, так как пораженные зерновки издадут неприятный рыбный запах. Внешне они заметно отличаются от здоровых зерновок, так как все содержимое превращается в массу устоспор. Зерновки щуплые, с просвечивающим тем-

ным содержимым. При уборке зерна, его обмолоте, целостность покровов зерновки нарушается, и споры либо попадают в почву, либо приклеиваются к здоровым зерновкам. Гриб зимует в виде устоспор. При прорастании зерновки прорастают и устоспоры. В диплоидной устоспоре происходит редукционное деление, после чего развивается базидия с нитевидными гаплоидными спорами, которые прямо на зерновке копулируют с образованием дикариотического мицелия, внедряющегося в проросток. Далее заболевание никак не проявляется до момента созревания зерновок, когда гриб и обнаруживается (рисунок 73).

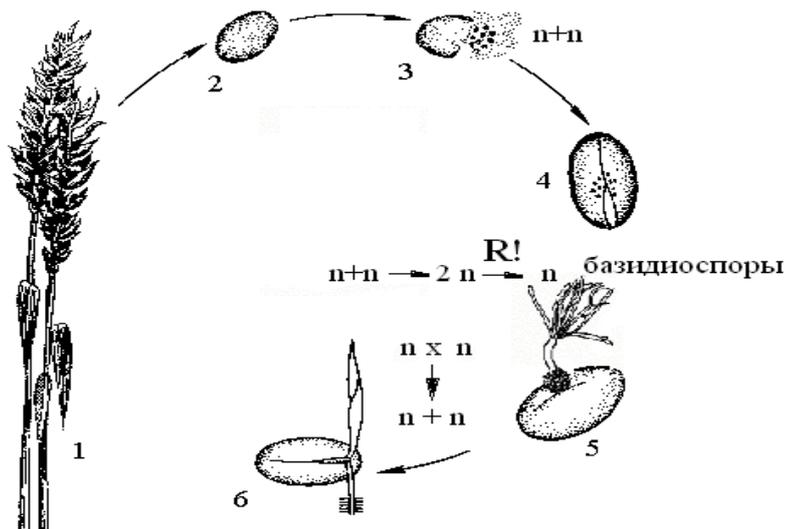


Рисунок 73 – Цикл развития *Tilletia caries* – твердой головни пшеницы: 1 – пораженное растение в период созревания зерновок, 2 – зерна, наполненные устоспорами; 3 – распыление спор из раздавленного зерна, 4 – устоспоры на зерне пшеницы; 5 – прорастание устоспор базидией с базидиоспорами, копулирующими на поверхности зерновки; 6 – внедрение дикариотического мицелия в проросток пшеницы [20]

**Меры борьбы:** тщательная сортировка зерна, обработка его фунгицидами, соблюдение правильного севооборота. Таким образом, можно проследить несколько вариантов заражения растений головневыми грибами. В ткани растений внедряется дикариотический мицелий, межклеточный, с гаусториями.

#### Пути заражения растений головневыми (в широком смысле) грибами

1. **Поражаются проростки до появления их над поверхностью почвы.** Возможны два варианта: 1. Устоспоры зимуют в почве, на семенах или зерновках злаков. Инфекция находится на наклюнувшихся зерновках до всходов. Примеры: *Tilletia caries* – твердая головня пшеницы, *Ustilago occulta* – стеблевая головня ржи. 2. Устоспоры прорастают под пленки зерен и в виде дикариотического мицелия сохраняются там до будущего посева. Пример: *Ustilago laevis* – твердая головня овса.

2. **Поражаются зародыши зерновки.** Заражение происходит в период цветения. Устоспоры прорастают без периода покоя. Инфекция зимует в виде мицелия в зародыше. Примеры: *Ustilago tritici* – пыльная головня пшеницы, *U. nuda* – пыльная головня ячменя.

3. **Поражаются молодые органы растений, заражение многократное, местное.** Устоспоры прорастают без периода покоя (*споридии*). Зимуют устоспоры в галлах. Пример: *Ustilago mayidis* – пузырчатая головня кукурузы.

## Отличие и сходство головневых и ржавчинных грибов

### Сходство

1. Состав клеточной оболочки: почти одинаковый (хитин, глюканы).
2. Ядерное состояние в цикле развития: имеется 3 ядерных состояния ( $n$ ,  $2n$ ,  $n+n$ ).
3. Плодовые тела отсутствуют.
4. Покоящиеся споры: имеются толстостенные споры, из которых часто развиваются базидии.
5. Экологическая группа: паразиты растений (фитопатогены).
6. Заражение: происходит только дикариотичным мицелием.

### Отличие

Сравниваемые признаки	Ржавчинные	Головнёвые
1. Состав клеточной оболочки	Хитин, глюканы, преобладает манноза	Хитин, глюканы
2. Половой процесс	сперматизация	Соматогамия
3. Цикл развития	Гаплоидно-дикариотический	Чаще гаплоидно-дикариотический
4. Смена растений-хозяев	Имеется	Нет
5. Типы спороношений	Большое разнообразие	Меньшее число типов
6. Поражение растений	Поражение отдельных органов	Общее поражение

### Порядок *Exobasidiales* – экзобазидиальные грибы

Грибы являются паразитами цветковых растений. Базидии находятся на мицелии отдельными участками, что похоже на гимениальный слой.

#### Сем. *Exobasidiaceae* – экзобазидиальные

Род *Exobasidium* – экзобазидий. Был описан и исследован М.С. Ворониным в 1876 г. *E. vaccinii* – экзобазидий брусничный – поражает растения брусники, черники, относящихся к сем. *Ericaceae* – вересковые (рисунок 74). Пораженные побеги становятся более длинными и толстыми в сравнении со здоровыми органами растений. Инфицированные участки листьев разрастаются, цвет их становится красноватым, так как накапливается антоциан.

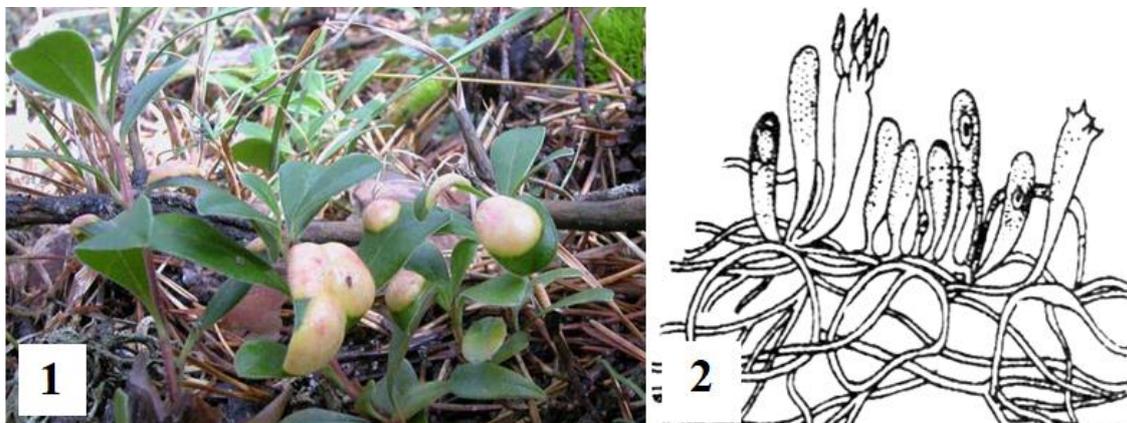


Рисунок 74 – *Exobasidium vaccinii* – экзобазидий брусничный на бруснике:  
1 – внешний вид пораженных органов; 2 – межклеточный мицелий и слой базидий на поверхности пораженного органа [35]

На нижней стороне листьев заметен белый налет, состоящий из базидий со спорами. Сначала мицелий гриба дикариотичный, но без пружек, развивается в межклетниках, затем на нем образуются одноклеточные базидии голобазидии, прорывающие кутикулу. Дальнейшее развитие базидиоспор зависит от того, куда они попадут. При попадании в каплю воды базидиоспоры прорастают дрожжевидным почкующимся мицелием, что напоминает тафриновые грибы (отдел *Ascomycota*). Базидиоспоры, попавшие на молодые здоровые листья брусники, прорастают мицелием, проникающим через устьица в листья, стебли, цветы, где образуется дикариотичный мицелий. Устоспор нет. Некоторые виды вызывают образование «ведьминых метел». *E. vexans* поражает чайные кусты, вызывая пузырчатый ожог листьев. Гриб наносит большой ущерб на чайных плантациях в Индии.

#### 4.8. ЛИШАЙНИКИ (ЛИХЕНИЗИРОВАННЫЕ ГРИБЫ)

Лишайники – уникальные организмы живой природы, тело которых состоит грибов и водорослей. Некоторые представители известны со времен Теофраста, IV век до н. э. Долгое время они оставались загадкой для исследователей. Впервые С. Швенденер в 1867 г. раскрыл это явление, но до настоящего времени нет единого взгляда на положение лишайников в системе органического мира. Раньше их причисляли к царству растений, называя мхами, водорослями, а то и вообще считали хаосом природы. Позднее лишайники стали рассматривать в царстве **Грибы** в качестве самостоятельного отдела. Но поскольку в состав лишайников входят грибы из разных отделов и групп: *Ascomycota* – примерно 98 %; *Basidiomycota* – примерно 2 %, анаморфные грибы, то лишайники в системах последних лет разделили на несколько порядков, входящих в соответствующие классы и отделы. Поскольку систематика лишайников претерпевает существенные изменения, то мы для удобства изучения рассматриваем их как сборную группу царства **Грибы**, насчитывающую в настоящее время около 20 тыс. видов.

##### Отличительные особенности лишайников

1. Лишайники – это специфический симбиоз грибов *микобионт* и водорослей *фотобионт*, характеризующийся тесными взаимоотношениями. Основной формообразующий компонент – гриб. Вне лишайника микобионты и фотобионты чаще всего не встречаются. Грибы не имеют своего названия. Видовое название есть у фотобионта и у лишайника в целом.

2. У лишайников имеются особые морфологические типы строения, жизненные формы, которых нет ни у водорослей, ни у грибов. По форме лишайники могут быть накипные, листоватые, кустистые.

3. Особые способы размножения.

4. Для них характерен очень медленный рост.

5. Специфический биохимический состав. Например, наличие лишайниковых кислот. Особый тип метаболизма.

6. Физиологические особенности. Изучение физиологических особенностей лишайников затруднительно, так слоевище содержит два компонента – микобионт и фотобионт. В целом им свойственно следующее: интенсивность фотосинтеза ниже, чем у высших растений; ассимиляция углекислого газа может осуществляться при низкой температуре (–5 °С, –10 °С); в

отличие от большинства растений, при высокой температуре (+35 °С) процесс фотосинтеза останавливается; дыхание менее интенсивное, чем у высших растений; высокая устойчивость к высушиванию и низким температурам; избирательное накопление соединений, например цинка, радиоактивных веществ. Поэтому лишайники чаще всего остро реагируют на изменение экологических условий и могут служить индикатором состояния чистоты окружающей среды.

### Взаимоотношения микобионтов и фотобионтов в составе лишайников

С момента открытия лишайников как симбиотических организмов существовало множество версий о характере взаимоотношений грибов и водорослей:

1. Только гриб паразитирует на водоросли. По утверждению С. Швенденера, гриб является хозяином, а водоросль находится в подчинении, т. е. становится рабом. Он предположил, что гриб, паразитируя на водоросли, поглощает органические соединения. Но при этом чаще всего, но не всегда, водоросли остаются живыми, их клетки способны к делению.

2. Мутуалистический симбиоз. Согласно этой теории, водоросль для гриба является источником органических соединений. При этом она извлекает выгоду из такого сожительства – забирает воду, минеральные вещества, поставляемые грибным компонентом. Гриб способствует защите водоросли от чрезмерного нагревания и освещения. На этом основании взаимоотношения компонентов лишайников считали мутуалистическим симбиозом, взаимовыгодным сожительством.

3. Эндопаразитосапрофитизм. Французский ученый Е. Борне в 1873 г. обнаружил, что гифы гриба, находясь около клеток водорослей, внедряются в них с помощью гаусторий. В последующие годы были выявлены и другие образования, способствующие поглощению веществ из тела водорослей. Другими словами, гриб паразитирует на водоросли. При этом гаустории в большинстве случаев проникают лишь в клеточную оболочку, не разрушая целостность наружного слоя цитоплазмы – плазмалемму. Либо гифы гриба плотно присасываются к клеткам водорослей, образуя апрессории (рисунок 75). Предполагают, что поглощение питательных веществ происходит с помощью этих структур, но механизм этого явления окончательно не выяснен.

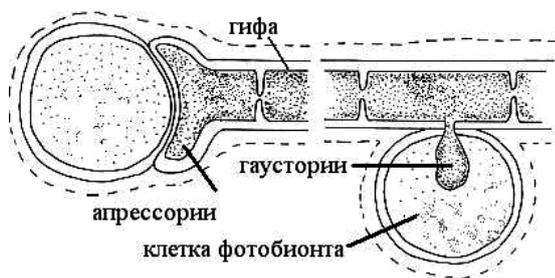


Рисунок 75 – Поглощение органических веществ микобионтом [16]

Но гриб может быть и сапротрофом, используя отмершие клетки водорослей. Русский ботаник А. А. Еленкин охарактеризовал отношения между компонентами лишайников как эндопаразитосапрофитизм.

4. Умеренный паразитизм. В 60-х гг. XX столетия советский лихенолог А. Н. Окснер пришел к выводу, что водоросль в слоевище лишайника тоже паразитирует на грибе. Поскольку водоросли находятся внутри слоевища лишайника, отграничены от внешней среды гифами гриба, то они используют все необходимые соединения для своей жизнедеятельности, имеющиеся в грибах. При этом они способны к фотосинтезу.

Но все же явственнее проявляется паразитизм микобионта в сравнении с фотобионтом. Тем не менее клетки водорослей способны к росту, развитию и размножению, долгое время оставаясь в живом состоянии. В последнее время исследователи более склоняются к тому, что взаимоотношения гриба и водоросли – *умеренный паразитизм*.

Опровергнуть или подтвердить гипотезы опытным путем пока не представляется возможным, так как пока никому еще не удалось осуществить подобный симбиоз в лабораторных условиях. Одна из причин – медленный рост лишайников. В лесных ценозах умеренных широт слоевище лишайника формируется за 20–50 лет, а на севере этот период растягивается до 300 лет.

### Характеристика компонентов лишайников

**Микобионт.** Тело лишайника – слоевище – состоит в основном из переплетающихся септированных гиф грибов с апикальным ростом, у которых есть приспособления для существования в воздушной среде.

- Для защиты от неблагоприятных условий окружающей среды гифы имеют двухслойную оболочку. В местах образования поперечных перегородок гифы расширены, в результате чего образуется больше перфораций, через которые осуществляется связь с соседними клетками.

- Оболочка гиф содержит пектиновые вещества, поэтому она может разбухать и ослизняться.

- В нижней части слоевища, в месте прикрепления к субстрату, могут быть жировые клетки или жировые гифы.

- Функциональное разделение гиф. Так, у грибов есть ищущие, или *охватывающие*, гифы, которые находят и охватывают клетки водорослей. *Двигающие* гифы способствуют переносу клеток водорослей в растущий край слоевища.

- Особенностью строения клетки является наличие небольшого числа мелких хромосом. Микобионт может проявлять избирательную способность в отношении фотобионта.

**Размножение.** Грибы способны размножаться вегетативно в результате фрагментации мицелия. Наличие бесполого размножения является дискуссионным вопросом. У грибов образуются пикнидии шаровидной или грушевидной формы, с развивающимися в них конидиями – анаморфная стадия. Конидии являются диагностическим признаком в определении видов и родов некоторых лишайников. Некоторые исследователи считают их элементами бесполого размножения, другие же – отводят им роль сперматозоидов, участвующих в половом размножении. Половое размножение происходит с образованием плодовых тел. Анаморфные грибы плодовых тел не образуют. Если в состав лишайника входят грибы, относящиеся к отряду *Basidiomycota*, то развиваются соответствующие плодовые тела (рисунок 76). Базидиальные лишайники обитают чаще всего в тропиках, но встречаются и в умеренных широтах. Плодовые тела могут быть многолетними, их развитие и созревание длится от 4 до 10 лет. Грибы из отдела *Ascomycota* образуют *апотеции, перитеции, псевдопитеции*.

**Перитеции**, обычно погруженные в тело лишайника, имеют выводное отверстие. С поверхности лишайника они выглядят как темные точки. В перитециях образуются сумки со спорами. Между сумками развиваются гифы – *парафизы*. У некоторых лишайников парафизы отсутствуют. Около выводного отверстия формируются *перифизы* – гифы, выполняющие функцию защиты и способствующие выбрасыванию аскоспор (см. рисунок 76).

**Апотеции** обнаружены у большинства видов лишайников. Чаще всего они имеют типичную блюдцевидную форму, но иногда бывают линейно вытянуты и называются *гистеротециями* (см. рисунок 76). Гистеротеции встречаются у накипных лишайников.



Рисунок 76 – Плодовые тела микобионтов: 1 – шляпочное плодовое тело, род *Lichenomphalia*; 2 – перитеций [16]; 3 – гистеротеции [20]

### Типы строения апотециев

В строении блюдцевидного апотеция различают плоский диск, который может быть окружен валиком, образованным слоевищем лишайника (*слоевищный валик*). На продольном разрезе различимы: *эпитеций*, *теций*, *гипотеций*, *эксципул* (рисунок 77).

**Теций** (гимений) – средняя часть апотеция, состоящая из сумок и бесплодных гиф – парафиз, служащих для защиты сумок со спорами. Вершины парафиз обычно несколько расширены, поэтому примыкают друг к другу, образуя эпитеций, выполняющий защитную функцию. Окраска диска связана с окраской эпитеция.

**Гипотеций** – нижняя часть апотеция, состоит из плотно переплетенных гиф. Именно здесь образуются гаметангии, происходит половой процесс, в результате которого развиваются сумки.

**Эксципул** – слой плотно переплетенных гиф, подстилает перечисленные выше составные части апотеция.

В зависимости от строения слоевищного края (валика) различают следующие типы апотециев: *леканоровые*, *лецидеевые*, *биаторовые* (рисунок 77).

**Леканоровый тип.** Диск окружен заметным валиком, сформированным слоевищным краем, содержащим водоросли. По окраске валик и диск отличаются. Обычно валик светлее диска.

**Лецидеевый тип.** У апотециев такого типа слоевищный край с водорослями отсутствует, поэтому наружным слоем оказывается эксципул, образующий валик вокруг диска. Такой край апотеция носит название собственного края. Апотеции этого типа обычно черного цвета, твердые.

**Биаторовый тип.** Апотеции по строению похожи на лецидеевый тип, но мягкие, имеют светлую окраску. Собственный край также лишен водорослей, вокруг диска формируется эксципул.

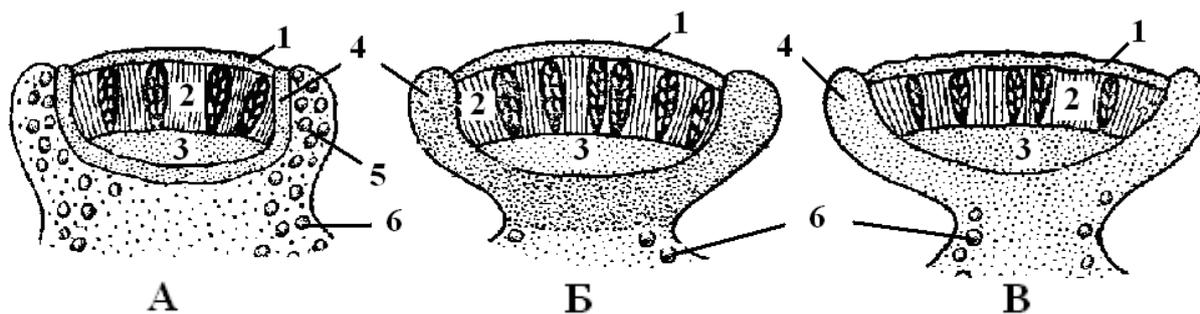


Рисунок 77 – Типы апотециев: А – леканоровый, Б – лецидеевый, В – биаторовый. 1 – эпитеций; 2 – теций гимениальный слой; 3 – гипотеций; 4 – эксципул; 5 – зона водорослей [20]

Сумки чаще всего унитарные, разной формы и с определенным количеством спор – от 8 до 32. Споры отличаются у разных видов рядом признаков: окраской, размерами, поверхностью, количеством клеток. Споры прорастают гифами, которые образуют первичные талломы – прототалломы. В дальнейшем для развития лишайника необходим контакт с водорослью.

**Фотобионт.** Водоросли, входящие в состав лишайников, относятся к разным отделам, царствам и даже надцарствам. Это могут быть различные одноклеточные, колониальные, нитчатые сине-зеленые цианобактерии, зеленые, желто-зеленые и даже бурые водоросли. В составе лишайников они видоизменяются: нитчатые талломы распадаются на клетки, деформируются. Наиболее часто в качестве фотобионта содержится одноклеточная зеленая водоросль *Trebouxia* – **требуксиа**, не встречающаяся в природе и имеющаяся лишь в слоевищах лишайников. Другие фотобионты могут быть типа зеленой водоросли хлореллы, типа цианобактерий – ностока, глеокапсы, или являются представителями родов трентеполия, кладофора. Всего известно около 100 видов водорослей, входящих в состав почти 20 тыс. лишайников. Следовательно, в разных лишайниках может быть один и тот же вид водорослей. Обычно в составе лишайника обитает один вид водорослей, но иногда может быть один или два фотобионта. Например, зеленая водоросль – первичный фотобионт и цианобактерия – вторичный фотобионт. С помощью цианобактерий лишайники способны усваивать атмосферный азот. Вторичный фотобионт, цианобактерии, находятся в особых образованиях – **цефалодиях**. Чаще всего они бывают внешними и выглядят как небольшие комочки, шарики черного цвета на поверхности таллома.

Видовой состав водорослей зависит от климатических условий. Так, в умеренных широтах 83 % фотобионтов являются в основном хлорококковыми зелеными водорослями. В тропиках чаще распространена трентеполия – около 48 %. Главная их черта – неприхотливость, так как водоросли окружены гифами грибов и получают свет в небольших количествах. В контакте с грибом у водорослей изменяется не только морфологическая структура, но и физиологические свойства. У фотобионтов практически отсутствуют запасные вещества – крахмал, липиды и др. При выделении водорослей в культуру восстанавливается структура и обмен веществ, но все же они отличаются медленным ростом, устойчивостью к высоким температурам и высыханию.

Размножение водорослей осуществляется апланоспорами или делением таллома. Подвижных спор зооспор, гамет нет.

### **Анатомическое строение слоевища лишайников**

У лишайников выделяют два основных типа слоевищ: **гомеомерный** и **гетеромерный**.

**Гомеомерное** строение слоевища встречается у небольшого числа видов. В таких лишайниках гифы гриба и водоросль равномерно распределены в слоевище (рисунок 78). Внешне такие лишайники в сухом состоянии похожи на черноватые корочки, которые при набухании становятся слизистыми. Фотобионтом являются цианобактерии. Встречаются, например, на камнях и скалах Кавказа, Черноморского побережья.

**Гетеромерное** строение лишайников распространено довольно широко (см. рисунок 78). Различают верхнюю и нижнюю кору, состоящую из плотно соединенных гиф гриба, водорослевый слой, сердцевину и структуры, способствующие прикреплению к субстрату. Коро-

вой слой выполняет защитную и механическую функции. Благодаря коре лишайники могут быстро впитывать влагу из окружающей среды и быстро высыхать. Через кору осуществляется газообмен, так как в ней есть участки с рыхло расположенными гифами, простые поры и щели. У высокоспециализированных лишайников имеются особые структуры – **цифеллы** и **псевдоцифеллы**, напоминающие устьица высших растений. В середине слоевища слабоветвистые гифы расположены рыхло и образуют сердцевину. Значение этого слоя – проведение воздуха к клеткам водорослей. В слоевище более или менее четко выделяется зона водорослей, где осуществляется фотосинтез. Под сердцевиной может быть нижняя кора. У лишайников, плотно прижатых к субстрату, нижняя кора не развивается.

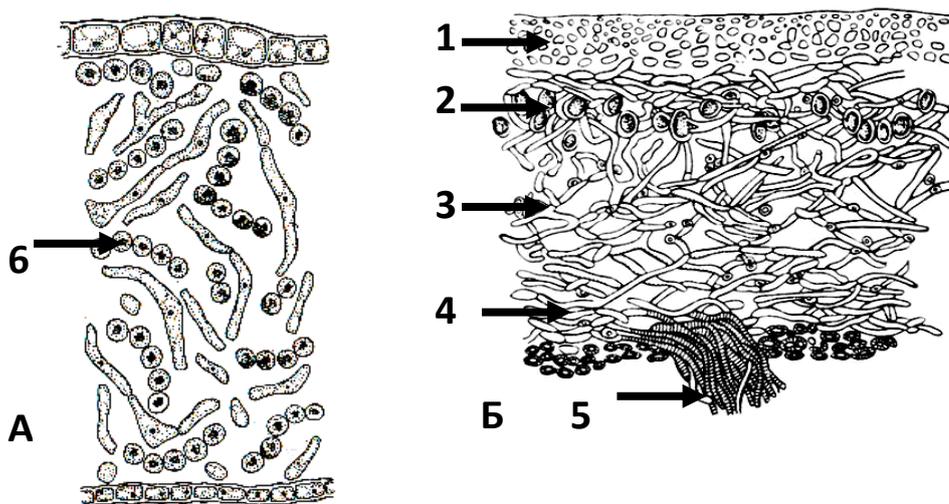


Рисунок 78 – Типы слоевищ лишайников: А – гомеомерное; Б – гетеромерное. 1 – верхняя кора; 2 – зона водорослей; 3 – сердцевина; 4 – нижняя кора; 5 – ризина; 6 – клетки водорослей [20]

**Прикрепление** лишайников к субстрату возможно с помощью **ризоидов**, **ризин**, **гомфа** (рисунок 79). **Ризоиды** имеют нитчатую структуру и отходят от нижней коры. Каждый ризоид берет начало от одной клетки.

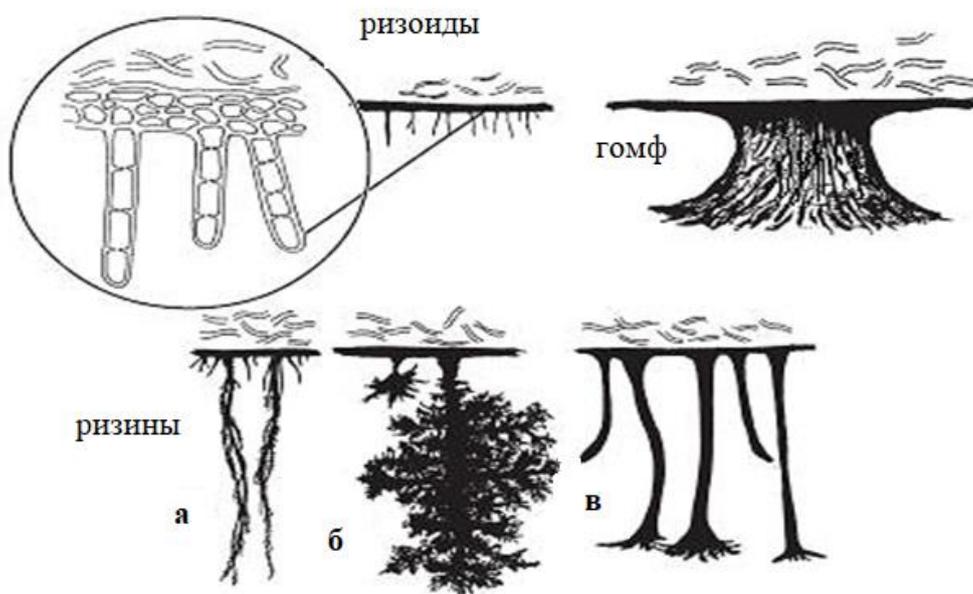


Рисунок 79 – Способы прикрепления лишайников к субстрату [16]

**Ризины** образованы гифами нижней коры в совокупности с гифами сердцевинки. Поэтому у ризин снаружи находятся гифы коры, а внутри – гифы сердцевинки. **Гомф** – короткая ножка, обычно отходящая от центра слоевища, образованная гифами коры и сердцевинки. Гифы имеют толстую оболочку.

### Морфологическое строение лишайников

Слоевища лишайников весьма разнообразны и отличаются друг от друга размерами, окраской, формой.

**Окраска** лишайников связана с наличием различных пигментов зеленого, синего, фиолетового, красного, коричневого цвета. На интенсивность окраски влияет свет. Иногда цвет лишайников зависит от лишайниковых кислот, кристаллы которых обычно прозрачны, но могут быть желтого, оранжевого, красного цвета. Их синтез связан с интенсивностью освещения, и они откладываются на поверхности гиф. Возможно, наружные окрашенные слои выполняют защитную функцию, предохраняя клетки водорослей. Обычно ярко окрашены лишайники высокогорий и полярных районов Арктики и Антарктики.

**Размеры** слоевищ лишайников варьируются от нескольких миллиметров до десятков сантиметров. Особенно длинные слоевища, до нескольких метров, у повисающих кустистых лишайников рода *Usnea* – уснея.

**По форме** лишайники могут быть объединены в три основные группы: накипные, листоватые и кустистые. Между этими основными формами существует много переходных форм.

**Накипные** лишайники прочно срастаются с субстратом нижней поверхностью слоевища и могут быть в виде порошкообразного налета, бугорков или зернышек, плотных корочек. Поселяются такие лишайники на каменистых субстратах в горах, но можно обнаружить их и на коре деревьев. Особенно суровые условия складываются для лишайников, обитающих на скалах, где перепад дневных и ночных температур может быть до 70 °С – от + 60, +70 °С днем до 0 °С ночью. Основным источником влаги для них – роса. Различают несколько вариантов накипных лишайников.

- **Лепрозное слоевище.** Получило название от рода *Lepraria* – лепрария. Это наиболее примитивный тип слоевища в виде белого или желтого порошкообразного налета на коре деревьев или на скалах. Гифы гриба оплетают клетки водорослей без определенного порядка.

- **Однообразно-накипной таллом** в виде корочек с цельной поверхностью.

- **Трещиноватый накипной таллом.** Поверхность корочек с трещинками, особенно у слоевища в сухом состоянии. Такая структура способствует быстрому поглощению воды.

- **Ареолированный таллом.** Состоит из отдельных бугорков ареолы, которые могут находиться на общей корочке – подслоевище, которое не содержит водорослей и отличается по цвету от слоевища.

- **Чешуйчатый таллом** иногда рассматривают как переходный к листоватому слоевищу. Ареолы уплощены в виде чешуек. Таллом похож на черепитчатую крышу.

Накипные лишайники могут быть гомеомерными и гетеромерными.

**Листоватые** лишайники имеют форму почти цельных или рассеченных пластинок, прикрепленных к субстрату разными способами – ризоиды, ризины, гомф. Для них характерно

рен радиальный рост. В слоевище выражены обычно 3 слоя, иногда может быть 4 слоя, как у *Peltigera* – пельтигера.

Различают следующие разновидности листоватого слоевища.

- **Монофильные** слоевища – лишайник представлен одной пластинкой, прикрепляющейся к субстрату с помощью короткой ножки – гомфа. Например, *Umbilicaria* – умбиликария.

- **Полифильные** слоевища состоят из многочисленных пластиночек. Например, *Peltigera* – пельтигера. Прикрепление к субстрату осуществляется посредством ризин, ризоидов.

**Кустистые** лишайники. Само название говорит о том, что эти лишайники могут быть в виде кустиков, вертикально расположенных на субстрате или свисающих с него. Широко распространены в таежной зоне, но особенно их много в тундре, где образуют сплошной покров под названием «ягель». Обычно такие лишайники прикрепляются к субстрату ризоидами. В строении кустистого лишайника различают нижнюю часть **первичное слоевище** (рисунок 80) в виде накипной корочки или в виде чешуек. На первичном слоевище вырастают вертикально стоящие веточки – **вторичное слоевище**, или **подеции**. Подеции могут быть ветвящиеся и неветвящиеся. Неветвящиеся могут быть палочковидными, в виде кубка. Кубковидные веточки называются **сцифы**, сцифовидные подеции (см. рисунок 80). На них в дальнейшем развиваются апотеции и пикнидии. Первичное слоевище сохраняется в течение всей жизни лишайника или рано отмирает. Кустистые лишайники могут с округлыми (**радиально-кустистый** таллом) или плоскими (**уплощенно-кустистый** таллом) лопастями. Радиально-кустистый таллом характерен для многих видов рода *Cladonia* – кладония, а уплощенно-кустистый – для рода *Evernia* – эверния. Существует множество переходных форм от листоватых лишайников к кустистым. По периферии таллома располагается кора. Коровой слой может быть сплошным и разорванным, что является диагностическим признаком. Центр может быть: а) полым; б) заполнен рыхлой сердцевиной из однородных гиф (*Alectoria* – алектория); в) заполнен плотным тяжом из склеенных гиф (*Usnea* – уснея).

### Размножение лишайников как единого целого

Лишайники являются уникальными организмами, способными размножаться вегетативно как единое целое.

**Вегетативное размножение** осуществляется кусочками слоевища (фрагментация) и специальными структурами – **соредиями, изидиями**. В сухую погоду лишайники становятся очень хрупкими, и под ногами человека или животных разламываются на отдельные частички, которые в подходящих условиях начинают развиваться дальше. **Соредии** образуются в слое водорослей и по виду похожи на пылинки, в которых одна или несколько клеток водорослей оплетены гифами гриба (рисунок 81).

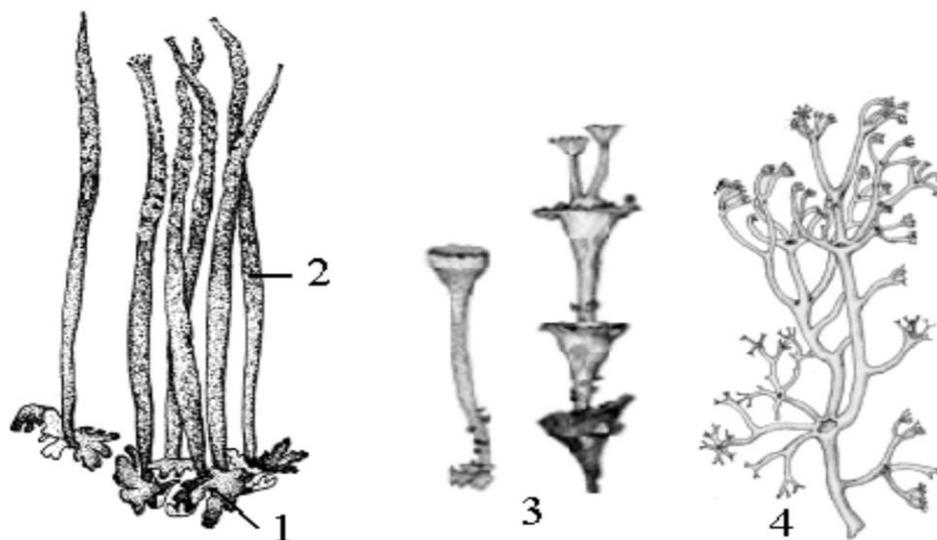


Рисунок 80 – Слоевища лишайников: 1 – первичное слоевище; 2 – вторичное слоевище, подеции палочковидные; 3 – подеции сцифовидные; [16]; 4 – ветвящиеся подеции [16]

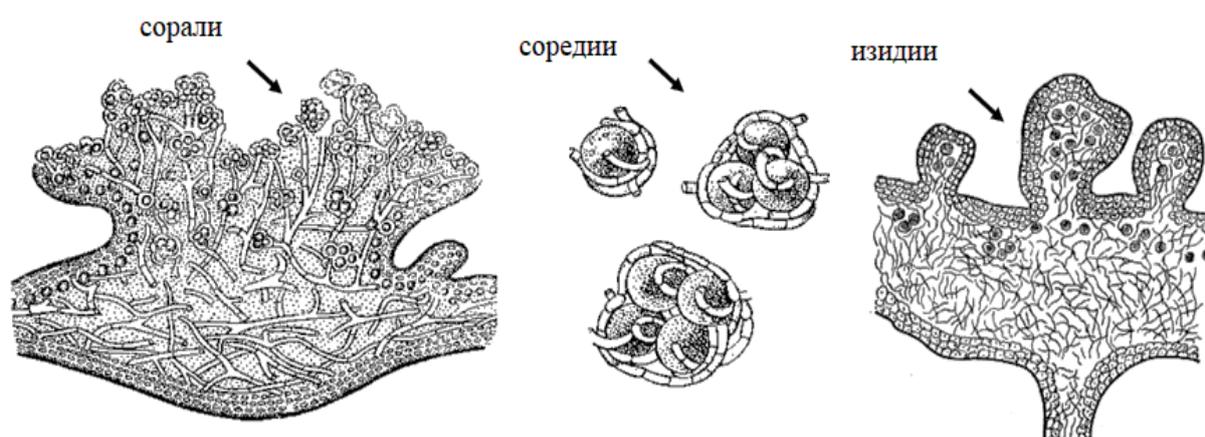


Рисунок 81 – Размножение лишайников [20]

Скопления соредий называются *сорали*. Когда соредий становится много, кора разрывается, и соредии высыпаются. Облик соралей и расположение на слоевище характерны для определенных видов. Сорали могут быть губовидными, как у *Hypogymnia physodes* – гипогимния вздутая, каемчатые, как у *Vulpicida* – *вильпицида*, головчатые, манжетовидными и др. *Изидии* образуются снаружи слоевища в виде чешуек, выростов палочковидной, коралловидной формы (см. рисунок 81). Снаружи находится кора из гиф гриба, а внутри обитают водоросли. Если у лишайника кора отсутствует, то изидии также будут без коры. Изидии отламываются и дальше начинают самостоятельное развитие. Форма изидий характерна для каждого вида. У лишайников, характеризующихся массовым развитием соредий и изидий, реже образуются апотеции и перитеции.

#### Химический состав лишайников

Химический состав лишайников отличается спецификой и разнообразием. Различают две группы веществ – первичные и вторичные.

Первичные вещества принимают участие в обмене веществ, из них состоит слоевище лишайника. Оболочки гиф содержат хитин, лихенин (лишайниковый крахмал), гемицеллюлозу. К этой группе относятся ферменты, аминокислоты, витамины, пигменты хлорофилл а, b, иногда каротины и ксантофиллы.

Вторичные вещества – конечные продукты обмена веществ. Всего насчитывается около 250 соединений, из которых 75 специфичны и нигде, кроме лишайников, больше не обнаружены. В первую очередь это лишайниковые кислоты салициловая, усниновая, леканоровая и др. Функция их окончательно не установлена, но они способствуют разрушению минерального субстрата, подавляют всхожесть семян цветковых растений, а также рост и развитие бактерий, мхов, грибов. Некоторые вещества отличаются горьким вкусом, поэтому не поедаются животными. Другие, напротив, придают лишайнику приятный аромат и яркий цвет, что используется человеком в парфюмерной промышленности и для производства красителей. Учитывая специфику веществ, синтезируемых отдельными видами лишайников, большое значение в их классификации имеет *хемотаксономия*.

### **Отношение к субстрату**

По отношению к субстрату выделяют следующие экологические группы лишайников: *эпилитные, эпифитные, эпигейные, эпиксильные*.

**Эпилитные** – поселяются на камнях и скалах. Лишайники, обитающие на бетоне, железе, выделяют в специальную группу – лишайники техногенных субстратов. В основном сюда относятся накипные лишайники, придающие скалам своеобразную окраску. Реже встречаются листоватые формы. Велико их значение в почвообразовательном процессе, так как гифы проникают в трещины между камнями, лишайниковые кислоты растворяют субстрат, что в итоге приводит к разрушению камней и началу образования почвы. Эпилитные лишайники отличаются приуроченностью к определенному типу камней в зависимости от их химического состава.

**Эпигейные** лишайники обитают на почвах. В основном это кустистые формы, заселяющие бедные почвы. Например, ковер лишайников характерен для сосновых лесов (сосняки лишайниковые). Широко распространены кустистые эпигейные лишайники на севере, в тундре и лесотундре, образуя ягель – корм для оленей. На почве можно обнаружить накипные лишайники, тоже относящиеся к этой группе. На мхах развиваются листоватые формы, их выделяют в группу эпибриофитных лишайников. К эпигейным лишайникам относятся кочующие лишайники, практически не имеющие связи с почвой, типа «перекати-поле».

**Эпифитные** лишайники могут иметь листоватые, накипные, кустистые формы. Они заселяют кору деревьев и кустарников.

**Эпиксильные** лишайники, обитающие на голой древесине, рассматривают в качестве самостоятельной группы. Это могут быть накипные, листоватые, кустистые формы, большая часть которых может заселять и другие субстраты.

### **Классификация лишайников**

Единого взгляда на классификацию лишайников в настоящее время не существует. Лишайники состоят из двух компонентов, фотобионта и микобионта. В основу классификации положены признаки, характерные для микобионта: развитие и строение плодовых тел, строение сумок, спор, конидий. Учитывается также таксономическая принадлежность фото-

бионта и особенности слоевища как единого целого. Большое значение имеет химический состав, метаболиты лишайников, хемотаксономия.

С учетом систематической принадлежности микобионта, лишайники рассматриваются в составе отделов – *Ascomycota* и *Basidiomycota*.

**Отдел *Ascomycota* – сумчатые грибы**  
**Класс *Lecanoromycetes* – леканоромицеты**  
**Порядок *Lecanorales* – леканоральные**

У представителей этого широко распространенного порядка образуются плодовые тела в виде апотециев леканорового, лецидеевого и биаторового типов. Разнообразны типы слоевищ – от накипных до кустистых. Фотобионт может быть один (зеленые водоросли или цианобактерии) или оба вместе.

▲ Сем. *Parmeliaceae* – пармелиевые

Род *Bryopogon sp.* (= *Bryoria sp.*) – бриопогон (=бриория). Кустистый лишайник.

Род *Cornicularia* – корникулария. Кустистые лишайники с плоскими лопастями, с верхушечными апотециями, часто свернутыми в трубочку. *C. islandica* (= *Cetraria islandica*) – корникулария исландская, «исландский мох» – корм для северных оленей. Используется человеком в лекарственных целях – лечение болезней органов дыхания и как вяжущее средство при желудочно-кишечных заболеваниях. Обитает чаще всего на песчаных почвах в сосновых лесах.

Род *Evernia* – эверния. Кустистые лишайники, апотеции образуются редко. *E. prunastri* – эверния сливовая – обитает на коре деревьев, часто таллом свисающий.

Род *Hypogymnia* – гипогимния. *H. physodes* – гипогимния вздутая. Распространенный листоватый лишайник, растущий на коре деревьев.

Род *Parmelia* – пармелия. *P. sulcata* – пармелия бороздчатая. Слоевище тонкое, с плоскими лопастями. Растет на коре деревьев.

Род *Usnea sp.* – уснея. Кустистые лишайники, таллом, свисающие с деревьев в виде длинных нитей. Внутри слоевища имеется прочный стержень белого цвета, состоящий из гиф. Прикрепляется к субстрату гомфом. Известны под названием «бородачи». Встречается как эпифит на деревьях.

Род *Vulpicida* – вульпицида. *V. pinastri* – вульпицида сосновая. Слоевище желтоватого цвета, растет на коре сосны.

▲ Сем. *Cladoniaceae* – кладониевые

Род *Cladonia* – кладония. Кустистые лишайники, имеется первичное и вторичное слоевище. Первичное слоевище в виде чешуек, а вторичное слоевище разнообразной формы с верхушечными апотециями коричневого, красного цвета. Встречаются обычно на почве. Виды рода составляют основу корма северных оленей – ягеля. Наиболее часто встречаются: *C. cornuta* – кладония острая, *C. deformis* – кладония бесформенная, *C. gracilis* – кладония грациозная, *C. pyxidata* – кладония крыночковидная, *C. rangiferina* – кладония оленья, *C. stellaris* – кладония звездчатая (альпийская).

**Порядок *Peltigerales* – пельтигеральные**

▲ Сем. *Peltigeraceae*

Род *Lobaria* – лобария. *L. pulmonaria* – лобария лёгочная. Листоватый таллом. Обитает на деревьях. Имеет лекарственное значение. Редкий вид.

Род *Peltigera* – пельтигера. Талломы листоватые, крупнолопастные, на их концах образуются апотеции. Нижняя кора отсутствует. Фотобионт у большинства – цианобактерии. Довольно часто встречается *P. canina* – пельтигера собачья.

#### Порядок *Rhizocarpales* – ризокарпальные

▲ Сем. *Rhizocarpaceae* – ризокарповые. Род *Rhizocarpon* – ризокарпон. *R. geographicum* – ризокарпон географический. Накипной лишайник.

#### Порядок *Teloschistales* – телосхистальные

▲ Сем. *Teloschistaceae* – телосхистовые. Род *Xanthoria* – ксантория. *X. parietina* – ксантория (стенная золотянка). Таллом листоватый, желтого цвета. Встречается на коре деревьев, обработанной древесине.

#### Класс *Dothideomycetes* – дотидеомицеты

#### Порядок *Patellariales* – пателлариальные

▲ Сем. *Patellariaceae* – пателлариевые. Род *Patellaria* – пателлария. *P. foliacea* var. *arbuscula* (= *Cladonia arbuscula*) – пателлария (кладония) лесная. Кустистые лишайники, обитают на почве. Внешне похожи на «подстриженные кусты».

#### Отдел *Basidiomycota* – базидиальные грибы

Считают, что базидиальные лишайники являются наиболее молодой группой в эволюционном плане. Эта малочисленная группа лишайников относится к классу *Agaricomycetes* – агарикомицеты. Обитают они не только в тропических и субтропических областях, но и в умеренных широтах. Фотобионтом являются чаще цианобактерии, но могут быть и зеленые водоросли; или и то, и другое вместе. Плодовые тела микобионтов – базидиомы. Заслуживают внимания такие роды, как диктионема *Dictyonema*, мультиклавула *Multiclavula*, лишайномфалия *Lichenomphalia*.

#### Значение лишайников в природе

Велика роль лишайников как пионеров растительности. Они заселяют субстраты, непригодные для растений, грибов и водорослей. Гифы грибов проникают между трещинками пород, выделяемые ими «лишайниковые кислоты» способствуют «растворению» субстрата. Поселяясь, например, на камнях или даже внутри горных пород, на застывших лавовых потоках после извержения вулканов, они дают начало почвообразовательному процессу.

Способствуют повышению плодородия почвы. Те лишайники, у которых фотобионтом являются цианобактерии, обогащают почву азотом.

Лишайники отрицательно влияют на развитие микроорганизмов и микоризообразование, снижают прорастание семян растений, спор мхов.

## Использование лишайников человеком

1. На севере лишайники являются ценным кормом для животных. Например, *Cornicularia islandica* (= *Cetraria islandica*) – корникулария исландская, «исландский мох», «ягель» *Cladonia* sp. и др.

2. Используются в пищу человеком, особенно в Китае и Японии. Предполагают, что библейская «манна небесная» есть не что иное, как сорванные ветром талломы накипного лишайника, растущего в горах, *Circinaria esculenta* (*Aspicilia esculenta*) – цирцинария съедобная (= аспилиция съедобная). Этот лишайник составлял значительную часть рациона племен, населяющих пустыни. Есть сведения об использовании лишайников в пищу египтянами, индейцами, населением северных стран.

3. Применение лишайников в лечебных целях уходит корнями в эпоху Средневековья. В народной медицине использовали и используют в настоящее время, например, *Lobaria pulmonaria* – лобария лёгочная, *Cornicularia islandica* (= *Cetraria islandica*) – корникулария исландская, «исландский мох» для лечения лёгочных заболеваний. В лишайниках обнаружено много биологически активных веществ, в частности антибиотиков. Были разработаны некоторые антимикробные препараты на основе усниновой кислоты.

4. Из лишайников получали красители для тканей, лакмус.

5. В парфюмерной промышленности используют лишайниковые вещества для придания стойкости духам.

6. По размерам слоевища лишайников, зная ежегодный прирост, можно определить возраст того субстрата, на котором они обитают, – от нескольких десятилетий до нескольких тысячелетий.

7. Лишайники чутко реагируют на загрязнение атмосферы, особенно фтором, оксидами серы, азотом, поэтому их используют в качестве индикатора состояния окружающей среды. Существует метод определения чистоты окружающей среды – **лихеноиндикация**. Выяснено, что в экологически неблагоприятных районах сначала исчезают кустистые, затем некоторые листоватые и накипные лишайники.

8. Отрицательное значение лишайников в том, что они, поселяясь на скульптурах, памятниках архитектуры, разрушают их.

## 5. ЦАРСТВО *PROTOZOA*

Еще в конце XIX в. А. де Бари (1884) относил миксомицеты к царству животных, поскольку эти организмы обладают чертами животных и грибов. С животными их сближают такие черты, как зоотрофное питание, наличие вегетативной амебоидной стадии, присутствие в циклах развития подвижных стадий с двумя апикальными гладкими жгутиками, строение митохондрий. В настоящее время во многих системах органического мира они находятся в царстве *Protozoa*. Из всего многообразия отделов остановимся на характеристике только двух – *Myxomycota* и *Plasmodiophoromycota*.

### ОТДЕЛ *МУХОМУСОТА (MYCETOZOA)* – МИКСОМИКОТА, ИЛИ НАСТОЯЩИЕ СЛИЗЕВИКИ

- Название «слизевики» связано с обликом вегетативного тела, представленного слизистым голым многоядерным протопластом – **плазмодием**, размеры которого могут быть микроскопическими либо макроскопическими, достигать нескольких десятков сантиметров в диаметре. В состав плазмодия входит вода (75 %), белки (30 %), гликоген, пигменты, придающие яркую желтую, красную, фиолетовую и другую окраску. Слизевикам с окрашенными плазмодиями необходим свет для нормального спороношения, так как некоторые пигменты играют роль фоторецепторов. В плазмодиях обнаруживают пульсирующие вакуоли. Плазмодий способен к активному передвижению переползанию к источнику пищи, воде, свету.

- Вегетативная стадия сменяется различными формами спороношений, между которыми имеются переходы.

**Плазмодиокарп.** Наиболее простой тип спорофора. Весь плазмодий покрывается оболочкой и приобретает форму лепешки, подушечки. Плазмодиокарпы всегда сидячие.

**Спорангий.** В других случаях образуются более сложные спороношения – шаровидные, цилиндрические, ветвистые и др. Плазмодий распадается на множество образований, формирующих дифференцированные спорангии, сидячие или состоящие из головки с ножкой. Спорангий покрыт оболочкой, в ряде случаев содержащей целлюлозу и известь.

**Эталии** формируются из ветвящихся плазмодиев. Спорангии сливаются, образуется общая оболочка.

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

Внутри спороношений развиваются споры с многослойной оболочкой. Поверхность спор часто неровная: с шипиками, бородавками и т.п. У многих слизевиков внутри спороношения образуются из вытягивающихся и сливающихся вакуолей гигроскопические переплетающиеся полые или сплошные нити – **капиллиций**. При изменении влажности капиллиций способствует разрыхлению споровой массы и распространению спор. В эталиях эту же функцию выполняет **псевдокапиллиций**, состоящий из остатков слившихся спорангиев. Перед образованием спор идет редукционное деление.

- Гаплоидные споры могут прорасти в воде или на влажном субстрате. В первом случае из споры образуется 1–8 зооспор с одним или двумя гладкими неравными апикальными жгутиками. В отсутствие воды спора прорастает безжгутиковыми миксамёбами, которые перемещаются с помощью выдвигающихся и втягивающихся псевдоподий. И зооспоры, и миксамёбы могут попарно сливаться с образованием диплоидной клетки. Это явление считается

половым процессом у миксомицетов. Далее в результате митотических делений увеличивается количество ядер и развивается диплоидный плазмодий.

- В циклах развития преобладает диплоидная стадия – диплонты.
- Питание происходит путем внутреннего переваривания частиц пищи бактерий. Источником питания могут быть также клетки водорослей, гифы грибов.
- Большинство миксомицетов являются космополитами. В основном это сапротрофы, обитающие в почве, на лесной подстилке и растительных остатках в лесных экосистемах. Реже их можно обнаружить на остатках животного происхождения. Наиболее активно споры образуются в летне-осенний период. Для развития плазмодия необходима высокая влажность субстрата, а для образования спор – более низкая. Поэтому миксомицеты чаще встречаются в лесах умеренного климата, чем в тропических лесах.
- Доказано, что по происхождению это полифилетическая группа.

### Классификация

#### Класс *Mucoromycetes* – миксомицеты

Порядки: *Liceales* лицеальные, *Physarales* физаральные, *Stemonitales* стемонитальные, *Trichiales* трихимальные.

#### Порядок *Liceales* – лицеальные

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

▲ Сем. *Reticulariaceae* – ретикуляциевые. Род *Lycogala* – ликогала. *L. epidendrum* – ликогала древесинная. Эталии сначала розового, затем серого цвета, встречаются повсюду на пнях, древесных остатках.

#### Порядок *Physarales* – физаральные

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

#### ▲ Сем. *Physaraceae* – физаровые

Род *Physarum* – физарум. Наиболее представлен по количеству видов. Широко распространен *Ph. cinereum* – физарум пепельный, встречающийся на опаде, иногда даже на живых травянистых растениях, растущих на газонах. Может вызывать угнетение растений. Плазмодий сначала белый, затем желтеет. Спорангии сидячие, перидий пепельно-серого цвета (рисунок 82). Споры темные, почти черные. Группа спорангиев может покрываться общей оболочкой, не теряя своей индивидуальности, с образованием *плазмодиокарпа*.

Род *Fuligo* – фулиго. На территории России широко распространен *F. septica* – фулиго септированный (см. рисунок 82). Встречается на гниющих растительных остатках. Плазмодий желтого, бежевого, беловатого цвета. Спороношение чаще всего в виде сидячих эталиев, более 1 см в диаметре. Перидий содержит известь, поэтому очень хрупкий. Развита псевдокапиллиция, тоже с зернами извести. Споры темные, грязно-черные.

Род *Leocarpus* – леокарпус. Довольно часто встречается на мхах и живых травянистых растениях, на гнилых растительных остатках *L. fragilis* – леокарпус хрупкий. Его блестящие, коричневого цвета спорангии содержат темные споры. Перидий спорангия трехслойный, хрупкий. Наружный и внутренний слои – тонкие, а средний, обызвествленный – тол-

стый. Колонка отсутствует. Капиллиций состоит из плоских, расширенных в местах ветвления, трубочек без извести и из обызвествленных трубочек (см. рисунок 82).

▲ Сем. *Didymiaceae* – дидимиевые. Род *Didymium* – дидимиум (см. рисунок 82). Спорангии сидячие или на ножке, могут быть плазмодиокарпы. Споры черные. Перидий однослойный или двухслойный, с включениями кристаллической извести. Капиллиций без извести. Встречается на гнилых растительных остатках, опаде, травянистых растениях.

### Порядок *Stemonitales* – стемонитальные

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

▲ Сем. *Stemonitidaceae* – стемонитидовые. Род *Stemonitis* – стемонитис. Плазмодий тонкий, прозрачный. Спорангии вытянутые, на ножке, которая образует внутри них колонку. Встречается на гнилой древесине и других отмерших растительных остатках.

### Порядок *Trichiales* – трихальные

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

▲ Сем. *Trichiaceae* – трихиевые. Род *Trichia* – трихия. Представителей рода можно обнаружить на гнилой древесине, коре живых деревьев. Чаще всего образуются спорангии, близко расположенные друг к другу. Нити капиллиция со спиральными утолщениями. Они могут быть сидячими или на ножке.

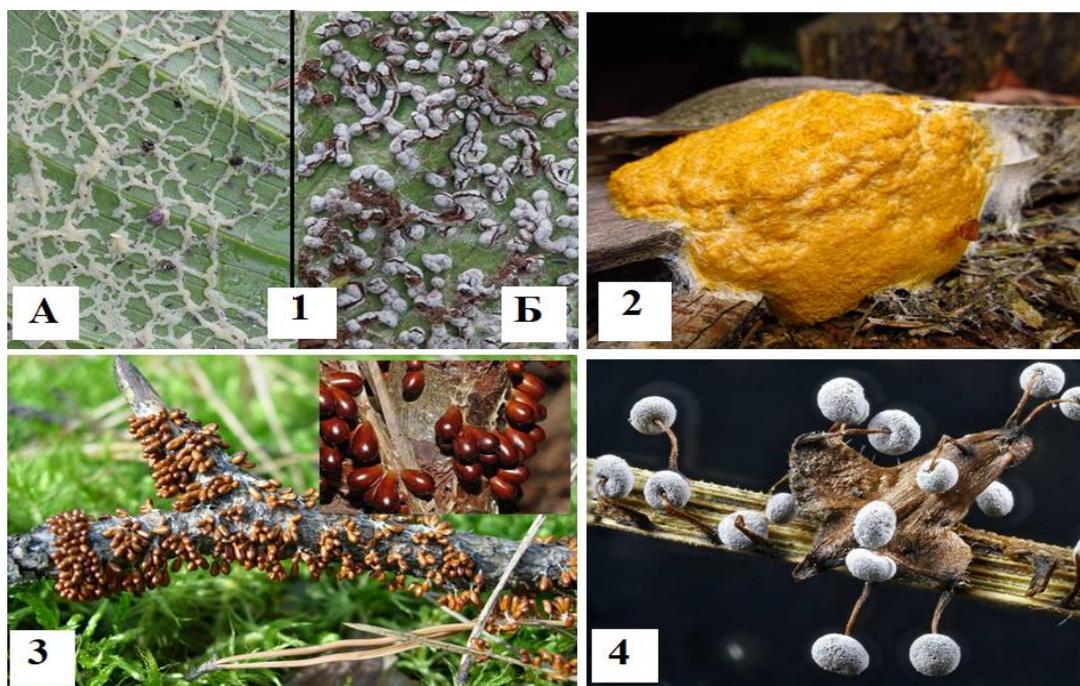


Рисунок 82 – Физаральные грибы: 1 – *Physarum cinereum* – физарум пепельный [66] (А – плазмодий; Б – внешний вид спороношения, спорангии); 2 – *Fuligo septica* – фулиго септированный, плазмодиокарп; 3 – *Leocarpus sp.* – леокарпус; 4 – *Didymium sp.* – дидимиум [54]

## ОТДЕЛ *PLASMODIOPHOROMYCOTA* – ПЛАЗМОДИОФОРОМИКОТА, ИЛИ ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ СЛИЗЕВИКИ

К отделу относятся облигатные внутриклеточные паразиты.

- Вегетативное тело в виде многоядерного протопласта, не способного к самостоятельному движению и находящегося внутри клетки растения-хозяина.
- Специальные спороношения не образуются. Зимующая стадия представлена спорами, образующимися при распаде внутриклеточного плазмодия. При наступлении благоприятных условий споры прорастают двужгутиковыми зооспорами. Жгутики гладкие, прикреплены к переднему концу, один из них длинный, другой – короткий.
- В жизненном цикле имеется 2 стадии: гаплоидная и диплоидная.
- Пораженные ткани разрастаются и формируют наросты неправильной формы на подземных органах растений.

### Классификация

Относится один класс *Plasmodiophoromycetes* – плазмодиофоромицеты (1 порядок, 1 семейство, 30 видов). Распространенные роды: *Plasmodiophora* – плазмодиофора, *Spongospora* – спонгоспора).

**Класс *Plasmodiophoromycetes* – плазмодиофоромицеты**

**Порядок *Plasmodiophorales* – плазмодиофоральные**

**Сем. *Plasmodiophoraceae* – плазмодиофоровые. Род *Plasmodiophora* – плазмодиофора.** Наиболее известный представитель – *P. brassicae* – плазмодиофора капустная, поражающая корни растений из семейства крестоцветные. Заболевание известно под названием «кила капусты». Пораженные корни растения имеют уродливый вид, который придают им объемные опухоли (рисунок 83). Плазмодий паразита находится внутри клеток корня растения. Под влиянием паразита нарушается синтез фенольных и индольных соединений в клетках растений, что приводит к увеличению размеров клеток (*гипертрофии*) и усиленному их делению (*гиперплазии*). Впоследствии пораженные корни загнивают. В клетках корня находятся многочисленные споры. При заражении капустной рассады кочаны могут совсем не развиваться. У зараженных взрослых растений они недоразвиваются.

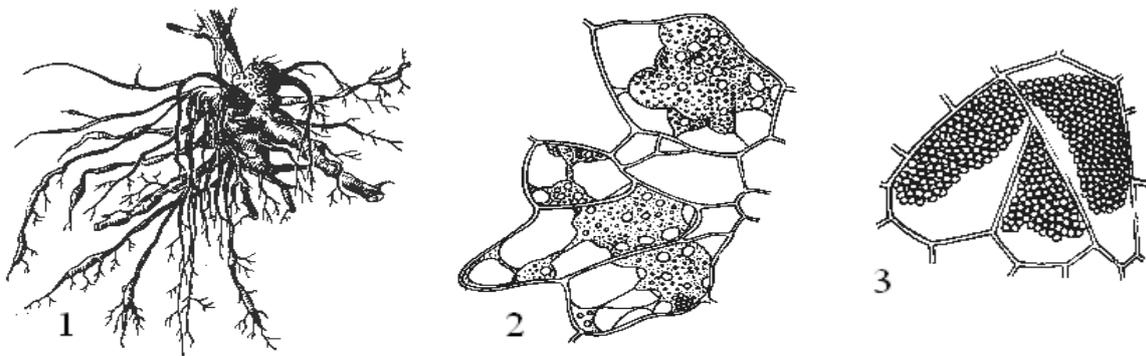


Рисунок 83 – *Plasmodiophora brassicae* – плазмодиофора капустная:

- 1 – внешний вид корней пораженного растения; 2 – клетки растения с плазмодием паразита;  
3 – клетки растения с гаплоидными спорами паразита [20]

В цикле развития различают несколько стадий, протекающих в корневых волосках, почве и корнях растений (рисунок 84).

**Первичная стадия.** Протекает в почве и корневом волоске. Покоящиеся гаплоидные споры (рисунок 84, 1), находящиеся в почве, прорастают *первичными* зооспорами (рисунок 84, 2), имеющими два гладких жгутика разной длины на апикальном конце.

**В корневом волоске (п).** Зооспоры достигают корневого волоска, теряют жгутики и прикрепляются к нему с помощью выроста в виде трубки. В ней находится «шип» из плотной плазмы, который прокалывает оболочку корневого волоска. Плотное прижатие «шипа» к поверхности волоска обусловлено образованием в бывшей зооспоре вакуоли. Цитоплазма далее переливается через тонкий канал, ядра митотически делятся с образованием гаплоидного **первичного** плазмодия (рисунок 84, 3–5). Затем плазмодий распадается на одноядерные фрагменты округлой формы (рисунок 84, 6). Ядра в них делятся несколько раз митотически (рисунок 84, 7). Содержимое распадается на 4–8 частей по числу ядер, которые становятся вторичными зооспорами или гаметами, выходящими из корневого волоска в почву (рисунок 84, 8).

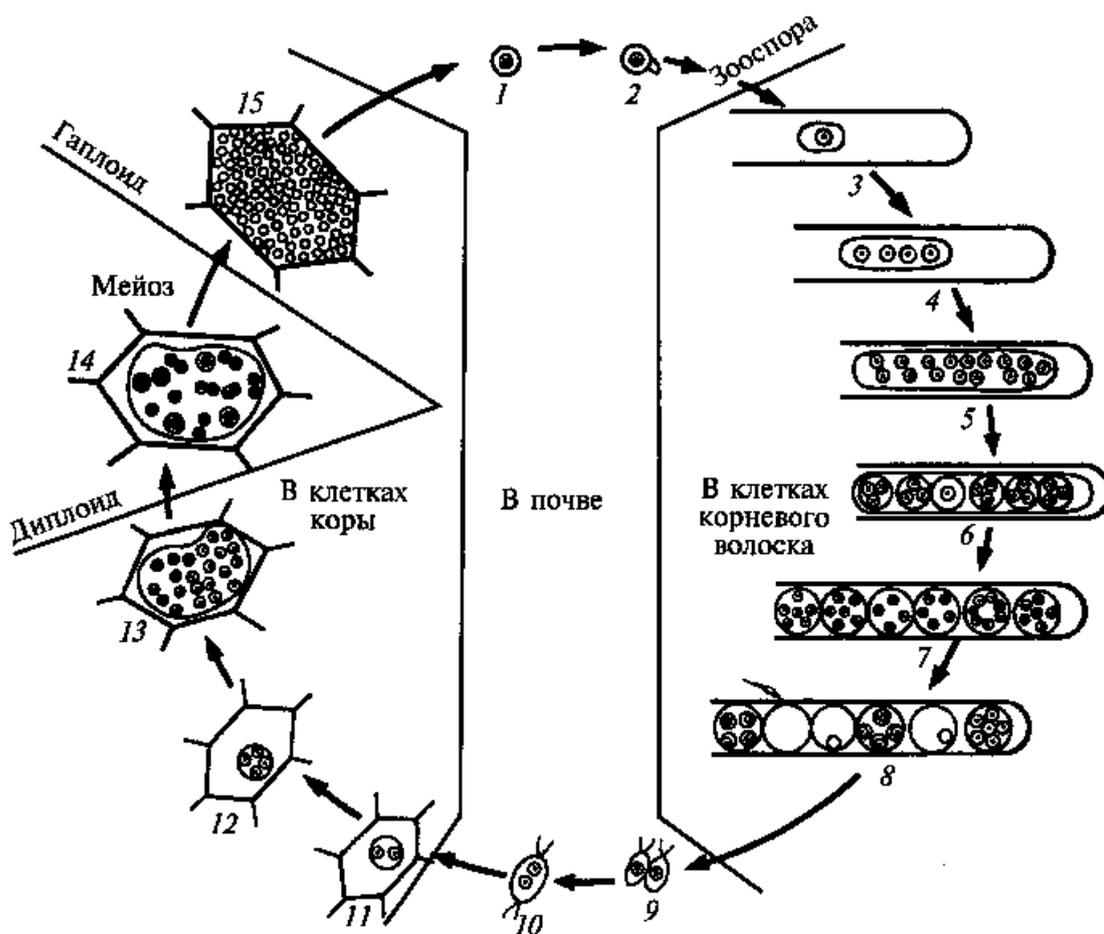


Рисунок 84 – Схема цикла развития *Plasmodiophora brassicae* [20]. Пояснения в тексте

**Вторичная стадия.** Протекает в почве и клетках коры корня.

**В почве.** Зооспоры, функционирующие как гаметы, попарно сливаются (плазмोगамия), образуется двуядерная клетка, которая способна заражать корни растения (рисунок 84/9,10).

**В клетках коры корня.** В корнях растения ядра митотически делятся, развивается сначала двуядерный вторичный *плазмодий* (рисунок 84, 11), а затем мощный вторичный многоядерный плазмодий (рисунок 84, 12, 13). Пораженные корни утолщаются.

На поздних стадиях развития болезни ядра плазмодия попарно сливаются (кариогамия), далее следует редукционное деление (рисунок 84, 14), и плазмодий распадается на массу гаплоидных мелких круглых спор *мейоспор* (рисунок 84, 15).

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

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

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

**Род *Spongospora* – спонгоспора. *S. subterranea* (= *Spongospora solani*) – спонгоспора картофельная.** Является возбудителем порошистой парши клубней картофеля. Многоядерные плазмодии спонгоспоры развиваются в периферических клетках клубня. Затем плазмодий распадается на споры, плотно склеивающиеся в губчатые комочки. Пораженный клубень покрыт язвочками с коричневым порошистым содержимым, состоящим из скоплений этих комочков. Цикл развития похож на цикл развития *Plasmodiophora brassicae*. Иногда поражаются стебли и столоны. Кроме картофеля поражаются томаты и другие представители сем. пасленовые.

## 6. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ГРИБОВ И ГРИБОПОДОБНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Грибы и грибоподобные организмы широко распространены в природе. Они входят в состав гетеротрофного блока различных экосистем, как наземных, так и водных. Грибы встречаются на всех континентах, но предъявляют определенные требования к конкретной среде. Главное условие существования грибов – наличие питающего субстрата, с которым они связаны трофически. Поскольку мицелий погружен в субстрат, то грибы связаны с ним также местом обитания, т. е. топически.

Под экологическими группами грибов понимается совокупность популяций разных видов грибов, объединяемых по признакам трофических и топических связей.

### Характерные признаки экологических групп грибов

1. Экологические группы грибов не связаны с систематическим положением. В одну экологическую группу входят представители разных таксонов.

2. Возникновение экологических групп грибов – сложный и длительный процесс, результат эволюции, адаптации к условиям окружающей среды.

3. Огромная роль в их становлении принадлежит биогеохимической адаптации, позволяющей приспособиться к субстратным и абиогенным факторам.

4. Многие виды грибов образуют биологические активные вещества (БАВ), антибиотики, токсины, стерины и т.д. Так, например, паразитические грибы образуют БАВ, которые регулируют процессы метаболизма и проницаемости мембран хозяина.

Таким образом, экологические группы грибов формировались в результате адаптации к условиям окружающей среды. Механизмы и пути формирования экологических групп характеризуются большим разнообразием. Огромную роль в этом явлении играет субстрат, обеспечивающий грибы питательными веществами.

Все грибы можно подразделить на 2 группы: **биотрофы** микоризные, паразитические, использующие питательные вещества живых организмов, и **сапротрофы**, живущие за счет разложения отмерших организмов или их частей. Основные группы сапротрофов перечислены ниже.

- **Ксилотрофы** – грибы поселяются на древесине и древесных остатках.
- **Подстилочные сапротрофы** – грибы обитают на подстилке.
- **Гумусовые сапротрофы** – участвуют в разложении гумуса почвы.
- **Карботрофы** – поселяются на углях, образовавшихся на кострищах, пожарищах.
- **Копротрофы** – поселяются на экскрементах животных.
- **Микотрофы** – производят разложение и минерализацию грибных остатков.

Биотрофы и сапротрофы бывают облигатными и факультативными. Поэтому разграничить их порой бывает сложно. Например, некоторые ксилотрофы, поселяясь на живых деревьях, ведут паразитический образ жизни, продолжая развиваться впоследствии как сапротрофы на уже отмершей древесине.

Внутри группы сапротрофов провести четкое разграничение тоже затруднительно. Многие грибы могут переходить с одного субстрата на другой, поэтому в зависимости от заселяемого субстрата один и тот же вид причисляют, например, и к ксилотрофам, и к подстилочным сапротрофам.

Остановимся более подробно на характеристике некоторых экологических групп грибов. Паразитические грибы были достаточно подробно рассмотрены при характеристике разных отделов.

### **Биотрофы**

**Микоризные грибы.** Микориза – симбиоз грибов с корнями высших растений. В настоящее время известно примерно 200 тыс. видов микоризных растений. Профессором кафедры ботаники Пермского государственного педагогического института И. А. Селивановым было исследовано 3425 видов высших растений, из которых 2675 видов (78,1 %) оказались микосимбиотрофными. По мнению автора, примерно 20 % растений не имели микоризу, так как обитали на почвах, богатых растворимыми фосфатами. Взгляды на взаимоотношения между симбионтами неоднозначны. Скорее всего, это симбиотические отношения в форме мутуализма, когда партнеры извлекают взаимную выгоду из сожительства. При этом высшие растения обеспечивают грибы энергетическими веществами, некоторыми витаминами, необходимыми для развития. Роль грибов в этих процессах более разнообразна:

1) грибы, обладая разветвленным мицелием, увеличивают всасывающую поверхность корней растений, поставляя воду и минеральные соединения;

2) грибы способны переводить труднодоступные соединения фосфора в растворимые и транспортировать в корневую систему растений; считается, что круговорот фосфора на планете осуществляется в большей степени благодаря микоризным грибам; микоризные растения имеют в 2 раза больше фосфора, калия, чем безмикоризные;

3) необходимыми соединениями для растений являются активные биологические вещества, производимые грибами;

4) установлено, что грибы защищают корни растений от патогенных микроорганизмов и паразитических грибов;

5) благодаря тому, что микоризные грибы чаще всего образуют микоризу с несколькими видами растений, происходит объединение многих популяций в единое целое, где осуществляется обмен метаболитами.

Палеонтологические данные о микоризе очень скудны. Предположительное время появления микоризных растений относится к девону. Микоризные грибы сначала были сапротрофами, поселяясь в ризосфере растений, а затем стали проникать в межклетники корней растений. Первоначально формируется эндотрофная (внутренняя) микориза, а затем – эктотрофная (наружная). По мнению некоторых ученых, именно микориза способствовала выходу растений на сушу и расцвету древесных растений в карбоне.

В целом образование микоризы – явление эволюционно недавнее. Свидетельством тому является тот факт, что большинство грибов является сапротрофами, наиболее развита микориза в бореальной умеренно-климатической зоне, а не в тропиках, считающихся центром происхождения растений. Среди грибов не так много микоризообразователей. Так, из 900 родов 91 род считается микоризным.

По И. А. Селиванову, микоризные ассоциации имеют следующие признаки:

1) типичные микоризы характерны для активных корней, имеющих первичное строение, в корнях с вторичным строением грибы отсутствуют;

2) грибы находятся либо на поверхности корня, либо внутри;

3) в корнях происходит ограничение роста и распространения грибов в результате действия физиологических барьеров растения-хозяина;

4) в клетках растения может происходить переваривание гриба с образованием зернистой массы.

По расположению грибных элементов выделяют 3 типа микориз: эктотрофная, эндотрофная и экто-эндотрофная микориза.

**Эктотрофная микориза.** Характерна для древесных растений. Основная масса гриба находится снаружи корня, образуя грибные чехлы различного строения. В коре корня по межклетникам проходят гифы гриба, образуя сеть **Гартига** (рисунок 85). В образовании микоризы участвуют преимущественно шляпочные грибы. Некоторые семейства, например сем. сыроежковые *Russulaceae*, болетусовые *Boletaceae*, а также некоторые роды, как мухомор *Amanita*, паутинник *Cortinarius* и др., являются облигатными микоризообразователями. В меньшей степени в микоризообразовании участвуют гастеромицеты и сумчатые грибы. Потребность в микоризообразовании у грибов различна. Большинство видов грибов образует микоризу с широким кругом растений-хозяев. Мухомор красный способен вступать в симбиоз с 26 видами растений. Другие виды, напротив, являются узкоспециализированными, и образуют микоризу либо только с хвойными, либо только с лиственными деревьями. В этом плане показателен симбиоз лиственницы сибирской и нескольких видов грибов, узкоспециализированных симбионтов, таких как масленок лиственничный, решетник азиатский.

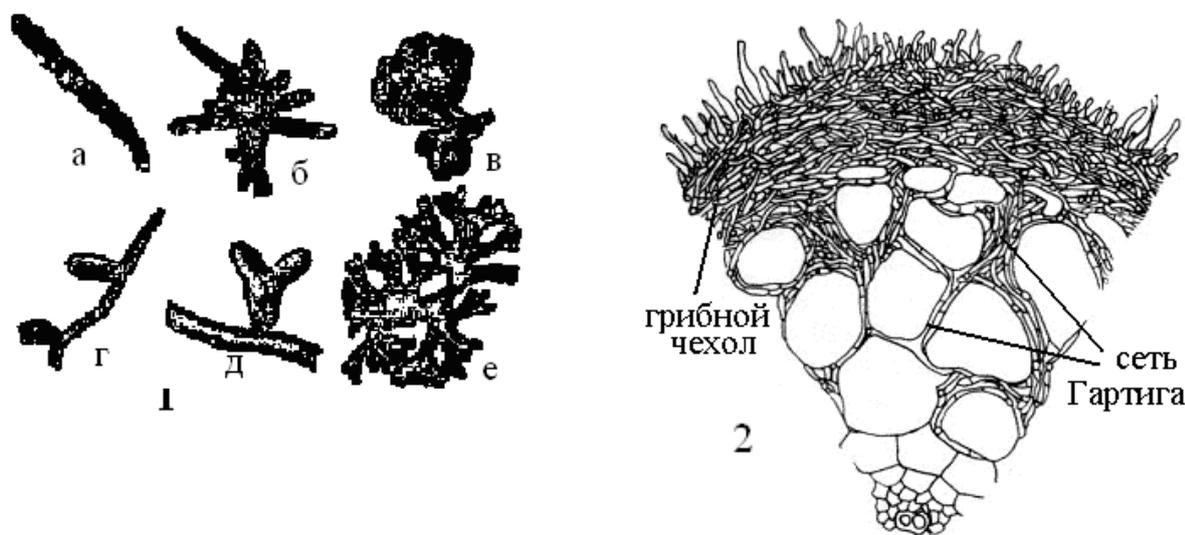


Рисунок 85 – Эктомикориза. 1. Разнообразие микоризных окончаний: а – четковидное; б – папоротниковидное; в – клубневидное; г – булавовидное; д – вильчатое; е – коралловидное. 2. Поперечный разрез через микоризное окончание [34]

**Эндотрофная микориза.** Свойственна травянистым растениям и некоторым древесным, в частности, растениям из сем. розоцветные – яблоне, черемухе. Гриб преимущественно находится внутри корня, но не проникает в центральный цилиндр. Гифы гриба идут по межклетникам, в клетках корня они вильчато ветвятся, образуя арбускулы. Иногда гифы на концах или в середине вздуваются, формируя терминальные и интеркалярные везикулы. В них накапливается масло и другие продукты обмена веществ. Такой тип микоризы образуют грибы из отдела гломеромикота *Glomeromycota*.

**Экто-эндотрофная микориза.** Присуща растениям из сем. орхидные. Гриб находится и снаружи, и внутри корня. В клетках корня образуются клубки гиф и зернистая масса.

## Сапротрофы

**Ксилотрофы.** Разложение древесины – одно из основных звеньев биологического круговорота веществ в природе. Ведущая роль в этом процессе принадлежит дроворазрушающим грибам из различных таксономических групп: базидиомицетам, аскомицетам, анаморфным грибам. Ксилотрофы иногда могут быть паразитическими грибами, поселяющимися на живых деревьях, а также сапротрофами. Первые признаки древесины, демонстрирующие начальные этапы ее разложения, связаны с изменением окраски. Так, развитие грибов рода фузариум приводит к появлению розовой окраски. Окраска может быть синяя, зеленая, желтая, черная, серая. Клеточные стенки на этой стадии разложения древесины не разрушаются. У дроворазрушающих грибов имеются гидролитические ферменты пектиназа, амилаза, ксилонаназа и др. Большое значение имеют разнообразные окислительные ферменты, различные полифенолоксидазы – лакказы, тирозиназа, пероксидаза и др.

В зависимости от вида разлагаемых соединений грибы делят на две группы:

1. Грибы используют только углеводный комплекс, в частности целлюлозу, а лигнин не расщепляется. Такой вид деструкции (разложения) называется бурой или деструктивной «гнилью». Древесина теряет прочность и рассыпается на отдельные кубики. Представители: трутовик окаймленный *Fomitopsis pinicola*, трутовик чешуйчатый *Polyporus squamosus*, дубовая губка *Daedalea quercina* и др.

2. Грибы используют преимущественно лигнин. При этом древесина расщепляется на отдельные волокна белого цвета. Такая «гниль» называется белой или коррозийной. Представители: опенок осенний *Armillaria mellea*, трутовик настоящий *Fomes fomentarius*, трутовик плоский *Ganoderma lipsiense*, вешенка *Pleurotus*.

Наибольшее количество древесины необходимо грибам в период образования спор. В среднем для образования 1 плодового тела гриба необходимо азота, содержащегося в 6 кг древесины. Для образования спор 1 плодовым телом трутовика плоского в течение сезона требуется 35 кг древесины. Потребности настоящего трутовика еще больше. Для образования спор 1 плодовым телом в течение 20 дней необходим 41 кг древесины. Попутно с разложением древесины происходит и другой важный процесс – почвообразовательный, так как в гифах грибов в результате разложения лигнина происходит накопление темноокрашенных гуминоподобных соединений.

Разложение древесины идет поэтапно, разрушение веществ идет постепенно, и одни виды замещаются другими (сукцессии). Согласно схеме С. А. Ваксмана, этот процесс может быть представлен следующими этапами:

1. Быстрорастущие группы зигомицетов совместно с бактериями используют водорастворимые соединения древесины.

2. На следующем этапе происходит утилизация полисахаридов, таких как крахмал, гемицеллюлоза сумчатыми грибами и анаморфными грибами.

3. Разложение лигнина дроворазрушающими грибами. Сначала поселяются афиллофороидные, в частности трутовые, базидиомицеты, а затем агариикоидные базидиомицеты и гастеромицеты, завершающие разложение древесины.

**Подстилочные сапротрофы.** Само название говорит о местонахождении и функциональном значении грибов этой экологической группы. Разложение подстилки – очень важный процесс в жизни экосистем. Известно, что подстилка в лесах на 25–60 % состоит из листьев и хвои, отличающихся от древесных остатков по химическому составу. В разложении

подстилки участвуют почти все таксономические группы грибов, однако доминируют аскомицеты, зигомицеты, анаморфные грибы. Большой интерес вызывают пигментированные анаморфные грибы. Порой их бывает 70–90 %, даже 100 %. Из макромицетов обычны грибы рода негниючник *Marasmius*, мицена *Mycena*, коллибия *Collybia*, говорушка *Clitocybe*, земляная звезда *Geastrum*. Мицелий подстилочных сапротрофов выдерживает резкие колебания температуры и влажности.

Процессы, протекающие при разложении подстилки: 1. Минерализация азотистых соединений. В этих процессах участвуют бактерии – аммонификаторы и грибы родов мукор, аспергилл, триходерма. Происходит разложение белков. Главный итог – превращение связанного азота в свободный аммиак:  $N \rightarrow NH_3$ .

2. Разложение углеродных соединений до  $CO_2$  и  $H_2O$  осуществляется также определенными группами бактерий и грибов.

**Гумусовые сапротрофы.** Гумусовые сапротрофы образуют группу видов, участвующих в разложении гумуса почвы. Мицелий их расположен в нижнем слое лесной подстилки и в верхнем горизонте почвы, но они могут расти на совершенно оголенных, лишенных подстилки участках. В основном это агарикоидные базидиомицеты и гастеромицеты. Встречаются эти грибы на открытых пространствах, например: гриб-зонтик высокий *Macrolepiota procera*, гриб-зонтик краснеющий *M. rhacodes*, шампиньоны *Agaricus*, земляные звезды *Geastrum*, дождевики *Lycoperdon*.

**Карботрофы.** Карботрофы поселяются на старых кострищах, пожарищах, т. е. занимают пирогенные местообитания. С одной стороны, их можно рассматривать как результат биохимической адаптации к пирогенным местообитаниям. С другой стороны, это уход от конкурентов в недоступную для них экологическую нишу. Субстрат представляет собой смесь минеральных частиц почвы с обуглившимися остатками древесины. Такая питательная среда содержит чистый углерод с небольшой примесью 2–3 % полимерных углеводов.

Наблюдается четкая колонизация субстрата. Через 2 недели появляются термофильные виды аскомицетов, например сордария *Sordaria*, пиронема *Pyronema*. Потом появляются виды с антагонистической активностью. Например, виды рода пецица *Peziza*. На последних этапах разрушения угольного субстрата растут чешуйчатка угольная *Pholiota carbonaria*, миксомфалия гаревая *Muxomphalia maura*, псатирелла перистая *Psathyrella pennata*. К этому времени обычно восстанавливается микробиота почв. Таким образом, карботрофы – специфическая группа грибов, функционально направленная на подготовку субстрата для дальнейшего его заселения высшими растениями.

**Копротрофы.** Копротрофы утилизируют органические вещества, находящиеся в экскрементах животных (копрос – навоз). Субстрат богат органическими веществами. Для них этот источник питания является единственным и потому определяет их распространение в природе. Копротрофы чаще встречаются на навозе домашнего скота, чем на экскрементах диких животных. Таким образом, это определяет их приуроченность к населенным пунктам. Грибы, поселяющиеся на навозе, отличаются спецификой. Прежде всего, споры грибов должны быть устойчивы к повышенным температурам и воздействию пищеварительной системы животных. В основном к копротрофам относятся грибы сем. муковорые: мукор, пиллоболус, а также макроскопические грибы – навозник *Coprinus*, панеолус *Panaeolus*. Обитание на специфичном субстрате привело к интересным особенностям, способствующим распространению спор: споры с силой выбрасываются из плодовых тел (навозник) или от споранги-

еносца (пилоболлюс); споровая масса выносятся над субстратом (мукор); споры или плодовые тела имеют придатки и разносятся животными и птицами (хэтомиум, лофотрихум).

**Микотрофы.** Разложение и минерализация грибных остатков в природе осуществляется грибами – микотрофами, как микромицетами, так и макромицетами. Микотрофы распространены повсеместно, в разных климатических зонах. Довольно редко в лесах, на плодовых телах сыроежковых грибов растут вторым этажом шляпочные грибы – астерофора дождевиковидная *Asterophora lycoperdoides*.

**Вывод.** Перечень и краткая характеристика экологических групп грибов свидетельствуют о том, что грибы приспособились к обитанию во всех сообществах, находятся в тесной связи с другими организмами и являются активными участниками почвообразовательного процесса, а также круговорота углерода, азота и фосфора в природе.

## 7. МАТЕРИАЛЫ К ЛАБОРАТОРНЫМ ЗАНЯТИЯМ

### 7.1. ТЕМА: ЗНАКОМСТВО С ПРЕДСТАВИТЕЛЯМИ ЦАРСТВ: *CHROMISTA* (отдел *Oomycota*), *FUNGI* (отделы: *Chytridiomycota*, *Olpidiomycota*, *Mucoromycota*, *Glomeromycota*)

#### ОТДЕЛ ООМУСОТА – ООМИКОТА (ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ)

##### Класс *Oomycetes* – оомицеты

##### Порядок *Saprolegniales* – сапролегниальные

▲ *Saprolegnia sp.* – сапролегния. Рассмотреть готовый препарат. Зарисовать, на рисунке отметить: 1) мицелий, 2) оогоний, 3) антеридии.

##### Порядок *Peronosporales* – пероноспоральные

▲ *Phytophthora infestans* – фитофтора, «картофельный» гриб. Зарисовать внешний вид пораженных листьев картофеля (гербарий, высушенные листья). Отметить пораженные участки.

1. Сделать препарат с нижней стороны листа. Зарисовать, отметить: 1) спорангиеносцы (спорангиеносцы/конидиеносцы), 2) симподиальное ветвление, 3) споры (спорангиеспоры/конидиеспоры).

2. Зарисовать пораженный клубень картофеля, отметить пораженный участок (муляж, фиксированный материал).

▲ *Plasmopara sp.* – плазмопара. Рассмотреть демонстрационный препарат. Зарисовать, отметить: 1) конидиеносцы, 2) моноподиальное ветвление, 3) конидиеспоры.

▲ *Peronospora sp.* – пероноспора. Рассмотреть демонстрационный препарат. Зарисовать, отметить: 1) конидиеносцы, 2) дихотомическое ветвление, 3) конидиеспоры.

#### Вопросы для самоконтроля

1. Общая характеристика царства *Chromista*.
2. Отличие представителей царства *Chromista* от представителей царства *Mycota*.
3. Общая характеристика отдела *Oomycota*.
4. Способы размножения представителей из отдела *Oomycota*.

5. Цикл развития сапролегнии. Половой процесс, доминирующее ядерное состояние. Заболевание, вызываемое грибами рода сапролегния. Значение сапролегнии в экосистемах и для человека. Меры борьбы.

6. Фитофтора. Особенности строения в связи с приспособлением к наземному образу жизни. Значение фитофторы в экосистемах и для человека. Заболевание, вызываемое грибами рода фитофтора. Меры борьбы.

7. Чем обусловлено использование двойных названий «спорангий – конидия» у фитофторы?

8. Плазмодара, пероноспора. Отличие от фитофторы. Значение представителей родов в экосистемах.

9. Почему заболевание растений, вызванное оомицетами, называют ложной мучнистой росой?

## ЦАРСТВО *FUNGI* (*MYCOTA*) – ГРИБЫ

### ОТДЕЛ *CHYTRIDIOMYCOTA* – ХИТРИДИОМИКОТА

#### Порядок *Synchytriales* – синхитриальные

▲ *Synchytrium endobioticum* – синхитриум внутриклеточный. Зарисовать внешний вид поражения клубней картофеля синхитриумом внутриклеточным («рак» картофеля). Отметить пораженный участок.

### ОТДЕЛ *OLPIDIOMYCOTA* – ОЛЬПИДИОМИКОТА

#### Порядок *Olpidiales* – ольпидиальные

▲ *Olpidium brassicae* – ольпидиум капустный. Зарисовать внешний вид поражения капустной рассады («черная ножка» капусты). Отметить поражённый участок.

### ОТДЕЛ *MUCOROMYCOTA* (= *ZYGOMYCOTA*)

#### МУКОРОМИКОТА (ЗИГОМИКОТА)

#### Порядок *Mucorales* – мукоральные

##### ▲ *Mucor sp.* – мукор, головчатая плесень

1. Рассмотреть и зарисовать внешний вид мицелия, растущего на субстрате.  
2. Сделать препарат, рассмотреть под микроскопом. Зарисовать и на рисунке отметить: 1) мицелий, 2) спорангиеносец, 3) спорангий, 4) колонка, 5) споры.

##### ▲ *Rhizopus sp.* – ризопус

Рассмотреть готовый препарат (или сделать самостоятельно), зарисовать и на рисунке отметить: 1) ризоиды, 2) столоны, 3) спорангиеносец, 4) спорангий, 5) споры.

### ОТДЕЛ *GLOMEROMYCOTA* – ГЛОМЕРОМИКОТА

▲ Рассмотреть на препарате корни растений с эндомикоризой. Отметить: 1) несептированные гифы, 2) везикулы, 3) арбускулы.

#### Вопросы для самоконтроля

1. Общая характеристика царства *Fungi*.
2. Общая характеристика отделов *Chytridiomycota*, *Olpidiomycota*. Значение в природе и жизни человека. Заболевания, вызываемые этими грибами. Меры борьбы.
3. Общая характеристика отдела *Mucoromycota* (*Zygomycota*).
4. Цикл развития мукора: половой процесс, доминирующее ядерное состояние.
5. Бесполое размножение мукоральных грибов.
6. Отличие грибов рода мукор от грибов рода ризопус.

7. Распространение и значение мукоральных грибов в природе и для человека.  
 8. Общая характеристика отдела *Glomeromycota*. Значение в природе и жизни человека.

Таблица 3 – Сравнительная характеристика царств и отделов грибов и грибоподобных организмов

Сравниваемые показатели	Царство <i>CHROMISTA</i>	Царство <i>FUNGI</i>	
	<i>OOMYCOTA</i>	<i>CHYTRIDIOMYCOTA</i>	<i>MUCOROMYCOTA</i>
отделы			
Вегетативное тело			
Состав клеточной оболочки			
Синтез лизина			
Запасные вещества			
Жгутиковые стадии в процессе размножения			
Вегетативное размножение			
Бесполое размножение			
Половой процесс			
Цикл развития			
Среда обитания			
Эколого-трофические группы			
Значение в природе и для человека			

## ИНФОРМАЦИОННЫЕ МАТЕРИАЛЫ

### ЦАРСТВО *CHROMISTA*

#### ОТДЕЛ *OOMYCOTA*

▲ *Saprolegnia sp.* – сапролегния. Виды этого рода широко распространены в природе, паразитируют на мальках рыб. В цикле развития наблюдается два ядерных состояния ( $n$  и  $2n$ ). Преобладает диплоидная стадия, гаплоидны лишь гаметы (или ядра в антеридиях). Половой процесс – нетипичная оогамия (см. рисунок 86). Мейоз гаметический.

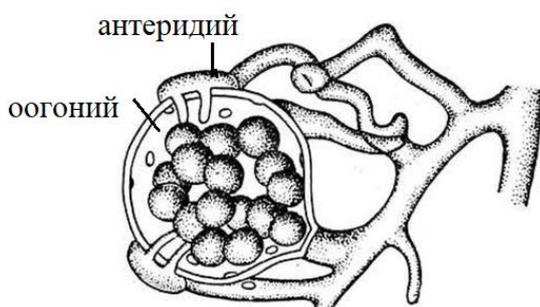


Рисунок 86 – Нетипичная оогамия у сапролегнии [32]

#### ▲ *Phytophthora infestans* – фитофтора, «картофельный» гриб

*Phytophthora infestans* – наиболее известный гриб из этого отдела. Название вида, данное А. де Бари, звучит в переводе как «пожиратель растений инфекционный». Поражаемые растения – из сем. пасленовые, в том числе картофель (рисунок 87, 88). Массовое развитие этого гриба на картофеле во Фландрии, Франции, Голландии, Ирландии в 1845–1847 гг. связано с трагическими страницами истории человечества. Особенно пострадало население Ирландии, где основной пищей бедняков был картофель (4–6 кг в день). Из 8 млн населения этой страны 2 млн человек эмигрировало, а 1 млн человек погибли голодной смертью. В

настоящее время ежегодные экономические потери от фитофтороза во всем мире превысили 3 млрд долларов. Ни один фитопатоген на сегодняшний день не наносит столь значительного ущерба.

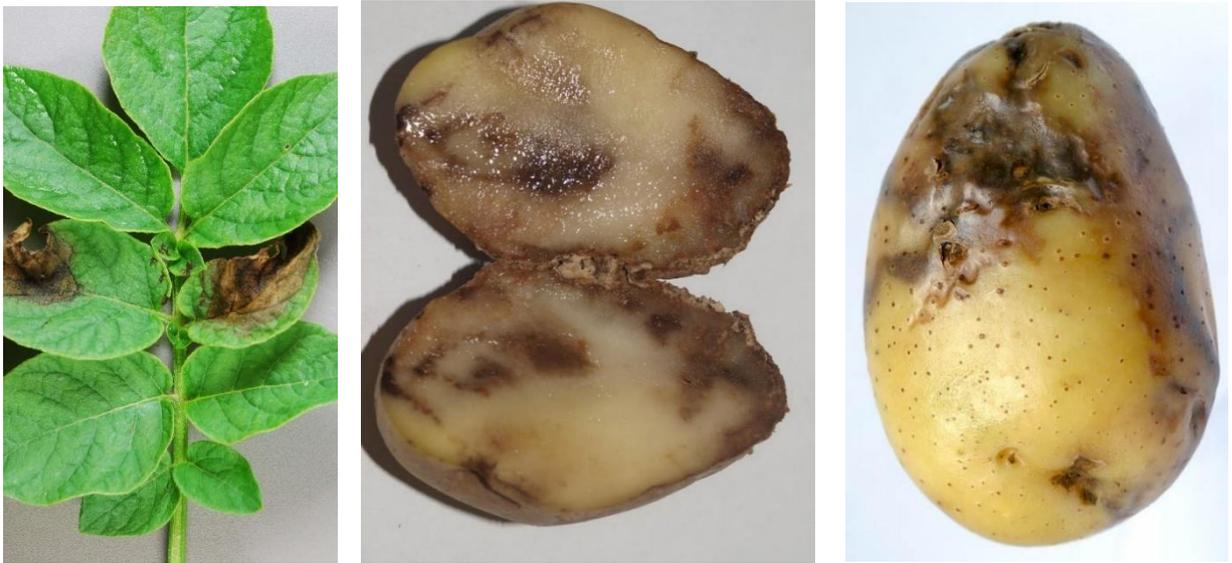


Рисунок 87 – Лист и клубни картофеля, пораженные фитофторой (*Phytophthora infestans*) [39]



Рисунок 88 – Зооспорангии (конидии) на спорангиеносце (конидиеносце) [73]

▲ *Plasmopara sp.* – **плазмopapa** (рисунок 89). Паразитирует как на культурных, так и на дикорастущих растениях. Пораженные участки похожи на маслянистые пятна, а также заметен белый пушистый налет, состоящий из конидиеносцев с конидиями, ветвящимися *моноподуально*. Заболевание называется «ложная мучнистая роса».

▲ *Peronospora sp.* – **пероноспора** (рисунок 90). Паразитирует на травянистых растениях. На пораженных органах формируются пятна, белый налет. Конидиеносцы многочисленные, ветвление *дихотомическое*. Пораженные листья, цветы деформируются, отстают в росте.



А

Б

Рисунок 89 – *Plasmopara nivea* – плазмопара белоснежная, на сныти – *Aegopodium podagraria*: А – внешний вид пораженных листьев [76]; Б – конидиеносцы с конидиями [55]



А

Б

Рисунок 90 – *Peronospora tabacina* – пероноспора табака: А – верхняя (а) и нижняя (б) стороны пораженного листа табака; С – конидиеносец с конидиями [72]

## ЦАРСТВО ГРИБЫ – FUNGI (MYCOTA)

### ОТДЕЛ CHYTRIDIOMYCOTA – ХИТРИДИОМИКОТА

▲ *Synchytrium endobioticum* – синхитриум внутриклеточный (рисунок 91). Паразитический гриб. Впервые описан в Венгрии в 1896 г. Образование бугристых раковых наростов, напоминающих губку, начинается с глазков клубня картофеля. При интенсивном развитии заболевания наросты могут возникать на стебле. Корни не поражаются. Пораженные клубни могут полностью превратиться в губчатую массу темного цвета, которая потом загнивает. Недобор урожая может достигать 40–60 %.



Рисунок 91 – «Рак» картофеля. Клубень, пораженный *Synchytrium endobioticum* – синхитриум внутриклеточный [56]

### ОТДЕЛ *OLPIDIOMYCOTA* – ОЛЬПИДИОМИКОТА

▲ *Olpidium brassicae* – ольпидий капустный (рисунок 92). Паразитический гриб, поражающий всходы с начала прорастания. Прикорневая зона становится бурой и загнивает. Растения полегают и гибнут.



Рисунок 92 – Черная ножка капустной рассады. Пораженное растение капустной рассады

### ОТДЕЛ *MUCOROMYCOTA* (=ZYGOMYCOTA) – МУКОРОМИКОТА (=ЗИГОМИКОТА)

▲ *Mucor sp.* – мукор (рисунок 93). Грибы рода *Mucor* обитают чаще всего в почве, являясь сапротрофами. Они структурируют почву, соединяя посредством мицелия отдельные частички в почвы в комочки, а также разлагают органические остатки. Гриб может появиться на продуктах питания, образуя «белую плесень». Мицелий несептированный, спорангиеносцы бесцветные, одиночные. Некоторые виды могут вызывать заболевания человека и животных – мукоромикозы. Другие же виды нашли применение в процессе кодзи (производство продуктов питания из соевого молока).

▲ *Rhizopus sp.* – ризопус (рисунок 93). Грибы этого рода встречаются на почве, на гниющих растительных остатках, поселяются часто на продуктах питания, образуя «черную плесень» или «головчатую плесень». Часто путают с грибами рода мукор, от которого отличается спорангиеносцами коричневого цвета, которые пучком выходят из одного места. В субстрат погружены ризоиды. Быстро колонизируют субстрат посредством «укореняющихся» столонов.



Рисунок 93 – Спорангиеносцы со спорангиями грибов родов: А – *Mucor* sp. – мукор; Б – *Rhizopus* sp. – ризопус [64]

### ОТДЕЛ *GLOMEROMYCOTA* – ГЛОМЕРОМИКОТА

▲ *Glomus* – гломус. Облигатные микоризные грибы, встречающиеся в основном у травянистых растений, а также у некоторых деревьев и кустарников. В коре корня можно обнаружить гифы, вздутые образования – везикулы, разветвленные арбускулы и зернистую массу (рисунок 94).

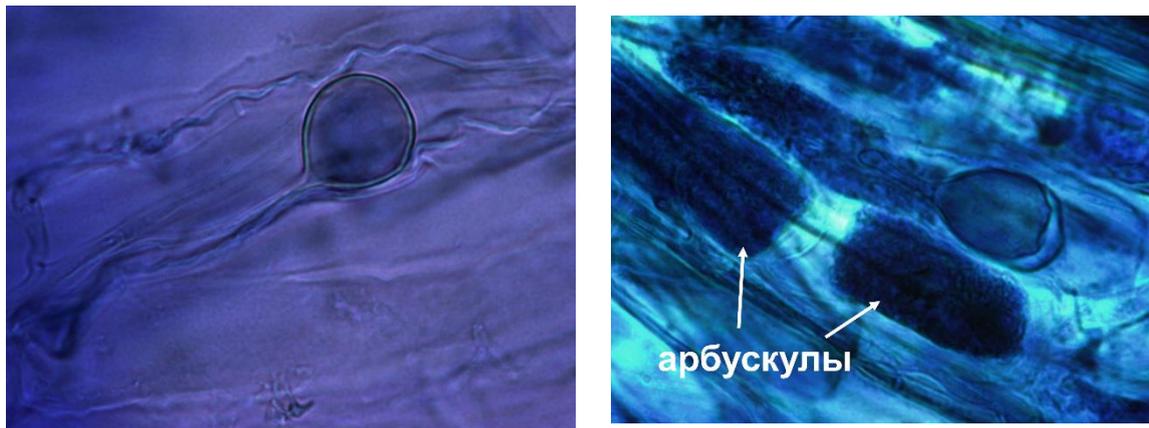


Рисунок 94 – Эндомикоризные грибы в корнях травянистых растений

## 7.2. ТЕМА: ЗНАКОМСТВО С ПРЕДСТАВИТЕЛЯМИ ЦАРСТВА *FUNGI*

### ОТДЕЛ *ASCOMYCOTA* – АСКОМИКОТА (СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ)

#### Класс *Saccharomycetes* – сахаромицеты

#### Порядок *Saccharomycetales* – сахаромицетовые

▲ *Saccharomyces cerevisiae* – пекарские дрожжи. Приготовить препарат (реактив I + KI).

1. Зарисовать отдельные клетки. Отметить: 1) оболочку, 2) цитоплазму, 3) вакуоль.
2. Зарисовать клетки, соединенные в цепочки. Отметить: псевдомицелий.

#### Класс *Taphrinomycetes* – тафриномицеты

#### Порядок *Taphrinales* – тафринальные

▲ *Taphrina padi* – тафрина черёмуховая – заболевание «дутые плоды» черёмухи.

Рассмотреть внешний вид поражённого растения, на рисунке отметить: 1) здоровые плоды, 2) пораженные плоды.

### Класс *Eurotiomycetes* – эвроциномицеты

#### Порядок *Eurotiales* – эвроциевые

##### ▲ *Aspergillus sp.* – аспергилл

1. Рассмотреть внешний вид колонии. Зарисовать.
2. Рассмотреть на готовом препарате строение конидиеносцев. Зарисовать и отметить: 1) септированный мицелий, 2) несептированный конидиеносец, 3) Т-образную клетку, 4) пузырь, 5) фиалиды, 6) цепочки конидий.

##### ▲ *Penicillium sp.* – пеницилл

1. Рассмотреть внешний вид колонии. Зарисовать.
2. Рассмотреть на готовом препарате строение конидиеносцев. Зарисовать и отметить: 1) септированный мицелий, 2) септированный конидиеносец, 3) веточки (метулы), 4) фиалиды, 5) цепочки конидий.

### Класс *Leotiomycetes* – леоциномицеты

#### Порядок *Erysiphales* – эризифальные, или мучнисторосяные

1. Рассмотреть гербарный образец растения, поражённого мучнистой росой, зарисовать и отметить поражённые участки.
2. Сделать препарат с поражённого листа или плода изучаемого образца, рассмотреть под микроскопом и зарисовать. Отметить: клейстотеций, придатки, сумки (аски), аскоспоры.
3. Ориентируясь на рисунок 96, определить вид паразитического гриба.
4. Заполнить таблицу 1.

▲ *Erysiphe adunca* (= *Uncinula adunca*) – эризифе ивовая. Заболевание: мучнистая роса ивы.

▲ *Erysiphe syringae* – эризифе сирени. Заболевание: мучнистая роса сирени.

▲ *Blumeria graminis* (= *Erysiphe graminis*) – блюмерия злаковая. Заболевание: мучнистая роса злаков.

▲ *Podosphaera mors-uae* (= *Sphaerotheca mors-uae*) – подосфера крыжовника. Заболевание: мучнистая роса крыжовника.

Таблица 4 – Отличие ложной мучнистой росы от настоящей мучнистой росы

Сравниваемые показатели	Ложная мучнистая роса	Настоящая мучнистая роса
Отдел		
Роды		
Строение мицелия, местонахождение		
Бесполое размножение		
Строение конидиеносцев		
Половой процесс		
Цикл развития		
Плодовые тела		
Зимующая стадия		

## Порядок *Rhytismatales* – ритизматальные

▲ *Lophodermium pinastri* – лофодермий сосновый, возбудитель ложного шютте. Рассмотреть поражённую хвою сосны обыкновенной, отметить апотеции.

▲ *Rhytisma acerinum* – ритизма кленовая. Возбудитель заболевания – черная пятнистость листьев клена. Рассмотреть пораженный лист клена платанолистного, отметить склероциальные стромы.

## Порядок *Helotiales* – гелоциальные

▲ *Monilinia fructigena* – монилиния фруктовая

(название конидиальной стадии – *Monilia*)

1. Рассмотреть пораженное яблоко, зарисовать и отметить: подушечки конидий (конидиальная стадия – *Monilia*).

2. Рассмотреть и зарисовать склероций.

▲ *Spathularia flavida* – спатулария жёлтая –: зарисовать внешний вид апотеция.

## Класс Sordariomycetes – сордариомицеты

### Порядок Нурокреальные – гипокреальные

▲ *Claviceps purpurea* – спорынья пурпурная

1. Рассмотреть гербарный образец. Зарисовать колос ржи со склероциями, отметить: 1) здоровые зерновки, 2) склероций.

2. Рассмотреть проросший склероций (демонстрационный материал). Зарисовать проросший склероций спорыньи. Отметить: 1) склероций, 2) головчатые стромы.

3. Рассмотреть готовый препарат (демонстрационный материал), зарисовать и отметить: 1) строму, 2) погруженные в строму плодовые тела (аскомы) перитеции.

▲ *Nectria cinnabarina* – нектрия киноварно-красная. Рассмотреть пораженный побег, отметить стромы (иногда можно увидеть полупогруженные аскосмы – перитеции)

## Класс Pezizomycetes – пезизомицеты

### Порядок Pezizales – пезизальные

▲ *Aleuria aurantia* – алеврия оранжевая

1. Зарисовать внешний вид апотеция.

2. Сделать препарат, рассмотреть и зарисовать строение гимениального (плодоносящего) слоя. Отметить: 1) аски, 2) парафизы (бесплодные гифы), 3) аскоспоры.

▲ *Morchella conica* – сморчок конический: зарисовать внешний вид апотеция.

▲ *Gyromitra esculenta* – строчок съедобный: зарисовать внешний вид апотеция.

▲ *Helvella monachella* (= *Gyromitra infula*) – строчок осенний: зарисовать внешний вид апотеция.

▲ *Ptichoverpa bohemica* (= *Verpa bohemica*) – сморчковая шапочка: зарисовать внешний вид апотеция.

▲ *Sarcosoma globosum* – саркосома шаровидная (земляное масло): зарисовать внешний вид апотеция.

#### Вопросы для самоконтроля:

1. Общая характеристика отдела *Ascomycota* (по схеме).
2. Типы плодовых тел (аском), отличительные особенности.
3. Преобладающее ядерное состояние в цикле развития у тафрины черёмуховой.
4. Преобладающее ядерное состояние в цикле развития у пекарских дрожжей.
5. Что такое склероций и каково его биологическое значение?
6. Цикл развития спорыньи, ее значение для человека. Меры борьбы с заболеванием.
7. Мучнисторосяные грибы, значение в природе и для человека. Меры борьбы с заболеванием.
8. Отличие настоящей мучнистой росы от ложной мучнистой росы.
9. Значение сумчатых грибов в природе и для человека.

## ИНФОРМАЦИОННЫЕ МАТЕРИАЛЫ

### ЦАРСТВО *FUNGI* (*MYCOTA*) – ГРИБЫ

#### ОТДЕЛ *ASCOMYCOTA* – АСКОМИКОТА (СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ)

▲ *Saccharomyces cerevisiae* – пекарские дрожжи. Размножаются вегетативно путем рубчикового почкования. Грибы используются в хлебопекарной промышленности и в виноделии. В научных исследованиях является модельным объектом для изучения эукариотических клеток.

▲ *Taphrina padi* – тафрина черёмуховая. В Пермском крае поражаются растения, обитающие около домов, в садах и парках. В лесных ценозах практически не отмечено это заболевание.

▲ *Aspergillus sp.* – аспергилл; ▲ *Penicillium sp.* – пеницилл (рисунок 95).

*Penicillium* – пеницилл – широко распространен в природе как сапротроф, встречается на различных субстратах в помещениях, на продуктах, образуя колонии зеленого цвета. Продуцент пенициллина – *P. chrysogenum* – пеницилл золотистый. Используются виды этого рода для изготовления голубых сыров: рокфор, горгондзола, камбоцола, дорблю и др.

*Aspergillus flavus* – аспергилл желтый – выделяет канцерогенные вещества **афлатоксины**, очень стойкие к тепловой обработке, накапливающиеся в организме животных и человека. Это очень опасные яды, которые не выводятся из организма, подавляют иммунную систему, способны вызывать развитие злокачественных образований. *Aspergillus flavus var. oryzae* – аспергилл рисовый – используется в процессе кодзи (койя). Субстратом служит соевое молоко, которое осаждаётся сульфатом магния до творожистой массы (тофу), которую впоследствии подсушивают, формируют кубики (софу) и заражают грибами. Получается продукт – основа для приготовления соевого соуса. Эти грибы используют также в производстве рисовой водки sake, осветлении соков, снятия шерсти со шкур животных в кожевенной промышленности.

Но некоторые паразитические виды могут поселяться в легких человека, вызывая аспергиллез легких, протекающий как псевдотуберкулез.

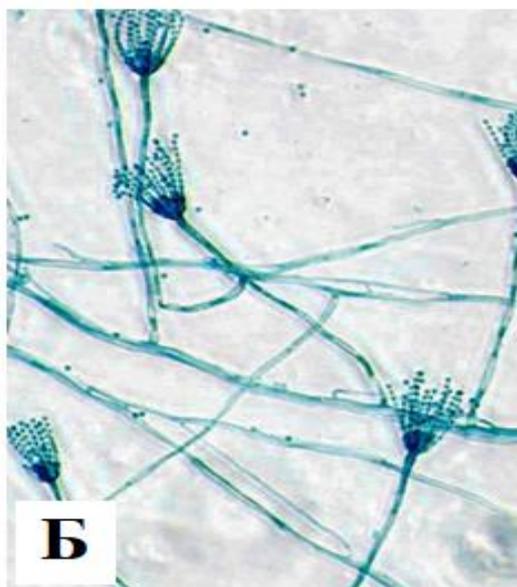


Рисунок 95 – Эвросциевые грибы под микроскопом: А – *Aspergillus*; Б – *Penicillium* [59]

**Мучнисторосяные грибы (рисунок 96).**

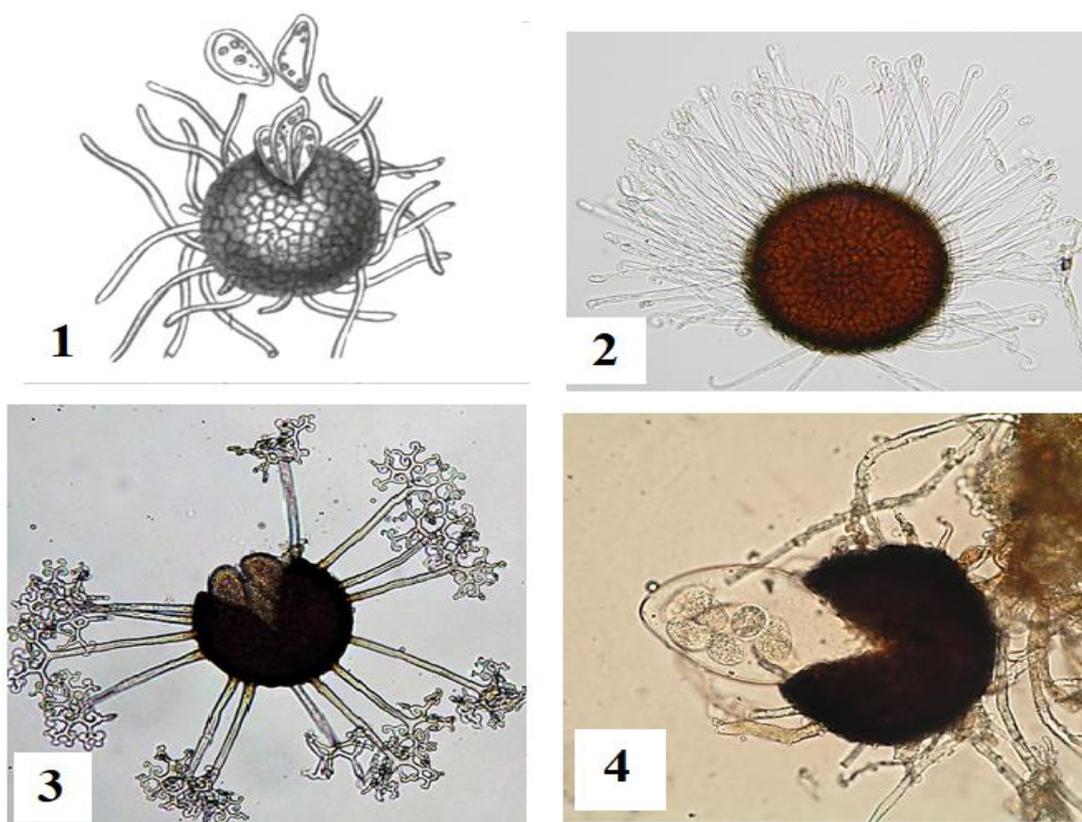


Рисунок 96 – Разнообразие клейстотециев мучнисторосяных грибов:  
 1 – *Blumeria graminis* (= *Erysiphe graminis*) – блюмерия злаковая, 2 – *Erysiphe adunca* (= *Uncinula adunca*) – эризифе ивовая, 3 – *Erysiphe syringae* – эризифе сирени,  
 4 – *Podosphaera mors-uve* (= *Sphaerotheca mors-uve*) – подосфера крыжовника

▲ *Rhizisma acerinum* – ритизма кленовая. В пределах городов практически не обнаружен. Выявлен гриб в южных районах Пермского края.

▲ *Monilinia fructigena* – монилия фруктовая. В Пермском крае – обычный паразитический гриб, обнаруживаемый на яблоках в садах и парках.

▲ *Spathularia flavida* – спатулария желтая. Плодовое тело в виде лопаточки (апотеций) до 6 (8) см высотой. На беловато-желтоватой ножке находится «шапочка с ушами» желтой, желто-кремовой окраски, с извилистыми краями. Поверхность «шапочки» несет сумки со спорами. Споры (40–50)×(2–3) мкм, нитевидные, бесцветные. **Подстилочный сапротроф.** Встречается чаще всего в еловых и смешанных лесах, в августе–сентябре. **Съедобный** малоизвестный гриб.

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

▲ *Nectria cinnabarina* – нектрия киноварно-красная. На территории Пермского края встречается часто на отмирающих ветвях деревьев и кустарников в садах, на газонах, в парках.

▲ *Aleuria aurantia* – алеврия оранжевая. Плодовое тело (апотеций) 3–7 см диаметром, блюдцевидное, часто неправильной формы, с волнистыми краями, оранжевого, оранжево-красного цвета. Внутренняя поверхность гладкая, блестящая, со спороносным (гимениальным) слоем, содержащим цилиндрические сумки (аски) со спорами. Наружная сторона светлее, с беловатым опушением. Мякоть хрящеватая, восковидная, ломкая. **Ножка** отсутствует, иногда образуется ложная ножка – основание плодового тела. **Споры** (15–19)×(8–10) мкм, эллипсоидные, бесцветные, сетчатые, с двумя каплями внутри. В сумках может быть до 8 спор. Отпечаток спор белый. **Гумусовый сапротроф.** Грибы растут скученно, по несколько плодовых тел. Встречается на опушках леса, в травянистых местах, на газонах, в августе–сентябре, редко. **Съедобный** малоизвестный гриб.

▲ *Morchella conica* – сморчок конический. Шляпка высотой 3–6 см, диаметром 3–4 см, шоколадно-коричневая ячеистая, с вертикально вытянутыми ячейками, полая. Мякоть белая, восковидная, хрупкая, с приятным запахом. **Ножка** высотой 3–5 см, толщиной 1–2 см, цилиндрическая или слегка утолщена в основании, гладкая, полая, ломкая, сначала беловатая, затем желтоватая или буроватая. **Споры** бесцветные, эллипсоидные, гладкие, (18–21)×(12–14) мкм. Споровый порошок желтоватый. **Встречается** на почве в смешанных и хвойных лесах, среди кустарников в мае – начале июня, довольно часто. **Условно съедобный** гриб. Перед употреблением необходимо отварить в течение 10–20 мин. Отвар вылить. Гриб внешне похож на сморчковую шапочку, от которой отличается приросшей по краю шляпкой. В отличие от строчков, сморчки имеют не складчатую поверхность шляпки, а ячеистую. У сморчков также более длинная, хорошо выраженная ножка. **Лечебные свойства.** Используется в народной медицине для лечения желудочно-кишечных и легочных заболеваний. В прежние времена настойкой сморчков, используя его наружно, лечили конъюнктивиты, а принимая внутрь, боролись с близорукостью, дальнозоркостью, катарактой. Лечебные свойства сморчков были подтверждены научно. В них нашли вещества, укрепляющие мышцы глаз, препятствующие помутнению хрусталика. В настоящее время успешно прошел испытания препарат «Сморчок» (в капсулах), используемый в борьбе с катарактой.

В народной медицине сморчки используют для лечения суставов (артриты, полиартриты и др.) в смеси с лекарственными травами. Например, рекомендуют «взять 100 г измельченных сморчков, горсть цветков багульника, горсть цветков и травы медуницы, горсть цветков вербы и кислицы. Всё залить 600 мл водки и добавить 1 ст. ложку меда. Настаивать 2 недели в темном месте. Принимать по 50 мл один раз в день при появлении признаков заболевания. С осторожностью использовать средство при язве желудка, гастрите с повышен-

ной кислотностью: категорически запрещается употреблять его при хроническом гепатите и болезнях печени».

▲ *Gyromitra esculenta* – строчок съедобный. Плодовое тело в виде бесформенной шляпки на короткой ножке. Консистенция хрупкая, хрящевидная. Шляпка складчатая, шоколадно-коричневая, 5–12 см в диаметре, похожа на половинку грецкого ореха. Ножка белая или лиловато-буроватая, хрупкая, ломкая до 6 см высотой. Споровый порошок беловатый. Споры (18–22)×(10–12) мкм, гладкие, эллипсоидные, с двумя каплями масла на концах, бесцветные. Встречается на песчаных почвах, на месте вырубков, пожаров, вдоль дорог в хвойных (сосновых) и смешанных лесах, в мае, довольно часто, повсеместно.

**Ядовитый гриб.** Ядовитые вещества разрушаются при длительном хранении гриба. Поэтому примерно через месяц после сушки можно использовать в пищу. Сырые грибы следует перед употреблением предварительно отварить в течение 25 мин. Отвар необходимо слить, а грибы можно дальше готовить.

**Лечебные свойства.** Водочная настойка используется как наружное обезболивающее средство для примочек и компрессов при суставных заболеваниях, артритах, невралгиях. Водным отваром промывали глаза при конъюнктивитах.

▲ *Helvella monachella* (= *Gyromitra infula*) – строчок осенний. Плодовое тело в виде седловидной шляпки на ножке. Консистенция хрупкая, хрящевидная. Шляпка чаще всего трехлопастная, шоколадно-коричневая, до 10 см шириной. Ножка белая, лиловато-буроватая, хрупкая, ломкая до 10 см высотой. Споры (18–22)×(8–10) мкм, гладкие, бесцветные. **Подстилочный сапротроф.** Встречается на песчаных почвах, на разрушенной древесине, в хвойных и смешанных лесах, в августе–сентябре. **Ядовитый гриб.**

▲ *Ptichoverpa bohemica* (= *Verpa bohemica*) – сморчковая шапочка. Гриб отличается от сморчков тем, что шляпка сростается с ножкой только в верхней части, а края ее свободны. Плодовые тела варьируют по высоте от 5–6 до 15 см. Шляпка ширококолокольчатая высотой 2–5 см, толщиной 2–4 см, морщинистая, охристо-коричневая, гладкая, снизу беловатая, с восковидной мякотью, приятным запахом и вкусом.

**Ножка** высотой 4–14 см, толщиной 1,5–3 см, цилиндрическая, часто расширенная к основанию, сначала беловатая с ватообразной мякотью, позднее желтоватая, розоватая, полая, хрупкая с мелкими чешуйками на поверхности. Споры (60–80)×(18–25) мкм, гладкие, бесцветные, почти цилиндрические. Отпечаток спор желтоватый. **Микоризообразователь.** Встречается на почве в лиственных лесах, на опушках, у лесных дорог, среди кустарников в мае – начале июня.

**Условно съедобный гриб.** Перед использованием в пищу необходимо отварить 10–15 мин, а отвар вылить. Некоторые авторы считают, что сморчковые шапочки достаточно ошпарить крутым кипятком. Говорят, что самая вкусная грибовница получается из сморчковых шапочек.

▲ *Sarcosoma globosum* – саркозома шаровидная. Плодовое тело (апотеций) сначала почти шаровидное, погруженное в мох, позднее раскрывающееся, бочонковидное или почти шаровидное, 6–12 см высотой и 3–6 см в диаметре, мягкое, внутри студенистое, содержащее воду. Поверхность боковых сторон бархатистая, буро-черная, слегка морщинистая, сверху имеется глянцевый, блестящий, черный диск, на котором образуются сумки со спорами. Споры эллипсоидные, гладкие (20–28)×(7–10) мкм. Встречается на почве в хвойных и смешанных лесах, в мае–июне, не часто. Гриб интенсивно истребляется, поэтому внесен в Красную книгу Российской Федерации и Красную книгу Пермского края, статус – II категория редкости: виды, находящиеся в опасном состоянии (сокращающиеся в численности). Сбор его на территории Пермского края запрещен.

7.3. ТЕМА: ЗНАКОМСТВО С ПРЕДСТАВИТЕЛЯМИ ЦАРСТВА *FUNGI*  
ОТДЕЛ *BASIDIOMYCOTA* – БАЗИДИОМИКОТА (БАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ);  
АФИЛЛОФОРОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ

КЛАСС *AGARICOMYCETES* – АГАРИКОМИЦЕТЫ  
ГРУППА АФИЛЛОФОРОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ

I. Строение плодового тела (базидиомы) трутовика

Порядок *Polyporales* – полипоральные

▲ *Fomitopsis pinicola* – трутовик окаймлённый

1. Зарисовать внешний вид плодового тела (базидиомы), отметить трубчатый гименофор.
2. Зарисовать продольный разрез плодового тела. Отметить: 1) трама, 2) трубчатый гименофор.
3. Определите возраст плодового тела трутовика в раздаточном материале. Результат запишите.

II. Эволюция формы базидиом афиллофороидных грибов

(один из вариантов, на примере грибов с трубчатым гименофором)

1. Рассмотрите все предложенные виды грибов, определите форму плодового тела.
2. Расположите в определенном порядке по мере усложнения формы плодового тела.
3. В такой же последовательности зарисуйте в альбоме, подпишите у каждого вида его название (по-русски и по-латыни), укажите форму плодового тела.
4. Сделайте вывод и запишите: в каком направлении шла эволюция формы плодового тела. Какие преимущества имеет прогрессивная форма базидиом перед примитивной?

Порядок полипоральные – *Polyporales*

▲ *Ganoderma lipsiense* – трутовик плоский

▲ *Trametes versicolor* – трутовик разноцветный

▲ *Fomitopsis betulinus* – березовая губка

▲ *Fomes fomentarius* – трутовик настоящий

▲ *Polyporus brumalis* – трутовик зимний

▲ *Picipes melanopus* – трутовик черноногий

▲ *Polyporus squamosus* – трутовик чешуйчатый

▲ *Ganoderma lucidum* – трутовик лакированный (демонстрационно) – занесен в Красную книгу России и Красную книгу Пермского края (статус III категория редкости)

Порядок *Russulales* – сыроежковые

▲ *Peniophora* sp. – пениофора

Порядок гименохэталые – *Hymenochaetales*

▲ *Inonotus obliquus* – чага (березовый гриб), трутовик скошенный (стерильная форма)

III. Эволюция гименофора (один из вариантов)

1. Рассмотрите все предложенные виды грибов, определите тип гименофора.
2. Расположите в определенном порядке по мере усложнения типа гименофора.
3. В такой же последовательности зарисуйте в альбоме, подпишите у каждого вида его название (по-русски и по-латыни), укажите тип гименофора.

4. Сделайте вывод и запишите: в каком направлении шла эволюция гименофора. Какие преимущества имеет прогрессивная форма базидиом перед примитивной?

#### **Порядок *Cantharellales* – лисичковые или кантареллальные**

- ▲ *Cantharellus cibarius* – лисичка желтая, или обыкновенная
- ▲ *Craterellus cornucopioides* – лисичка серая
- ▲ *Hydnum repandum* – ежовик желтый

#### **Порядок *Thelephorales* – телефоральные**

- ▲ *Sarcodon imbricatus* – ежовик черепитчатый
- ▲ *Thelephora terrestris* – телефора наземная

#### **Порядок *Gloeophyllales* – глеофиллальные**

- ▲ *Gloeophyllum sepiarium* – заборный гриб

#### **Порядок *Gomphales* – гомфальные**

- ▲ *Clavariadelphus ligula* – клавариадельфус язычковый
- ▲ *Ramaria sp.* – рамария

#### **Порядок *Russulales* – сыроежковые**

- ▲ *Auriscalpium vulgare* – аурискальпий обыкновенный
- ▲ *Hericium coralloides* – ежовик разветвленный

#### **Порядок *Polyporales* – полипоральные**

- ▲ *Lenzites betulinus* – лензитес березовый
- ▲ *Daedalea quercina* – дубовая губка
- ▲ *Daedaleopsis tricolor* – трутовик трехцветный
- ▲ *Polyporus umbellatus* – трутовик зонтичный (гриб-баран) – (демонстрационно). Красная книга России и Пермского края (III категория редкости)
- ▲ *Sparassis crispa* – спарассис курчавый, грибная капуста – (демонстрационно). Красная книга России и Пермского края (III категория редкости)

#### **Порядок *Hymenochaetales* гименохэталые**

- ▲ *Coltricia perennis* – сухлянка двулетняя

#### **Вопросы для самоконтроля**

1. Общая характеристика отдела Basidiomycota (по схеме).
2. Преобладающее ядерное состояние в цикле развития у афиллофороидных грибов.
3. Охарактеризовать приспособления к распространению спор у афиллофороидных грибов.
4. Охарактеризовать приспособления к увеличению числа спор у афиллофороидных грибов.
5. Значение афиллофороидных грибов в природе и для человека.

## ИНФОРМАЦИОННЫЕ МАТЕРИАЛЫ

### ЦАРСТВО ГРИБЫ – FUNGI (MYCOTA)

#### ОТДЕЛ BASIDIOMYCOTA – БАЗИДИОМИКОТА (БАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ)

##### ГРУППА АФИЛЛОФОРОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ

▲ *Ganoderma lipsiense* – **трутовик плоский** (рисунок 97). Плодовые тела очень крупные, до 60 см в ширину, сидячие, распростерты. Поверхность сухая, матовая, бороздчатая, морщинистая, серовато-коричневатая, затем коричневая, часто покрыта слоем коричневых спор (если плодовые тела растут друг над другом). Край шляпки сначала беловатый, затем становится одного цвета со шляпкой. Мякоть буроватая. **Ксилотроф**. Встречается на пнях, валежной древесине лиственных деревьев, часто и повсеместно. Вызывает белую гниль. **Лечебные свойства**. В восточной медицине используется водная настойка в горячем виде для лечения рака пищевода, туберкулеза (противоопухолевое действие оказывают полисахариды). Из плодовых тел готовят порошки, которые используют как болеутоляющее и жаропонижающее (по 2–5 г в сутки). Грибы содержат вещества, повышающие тонус организма, снимающие усталость и сонливость.

▲ *Trametes versicolor* – **трутовик разноцветный** (см. рисунок 97). Плодовые тела однолетние, тонкие, жесткие, веерообразные, сидячие, распростерто-отогнутые, черепитчато расположенные. Часто срastaются основаниями. Край шляпки волнисто изогнут, тонкий, стерильный снизу. Поверхность бархатистая, с серыми, голубовато-буроватыми, грязно-желтыми, коричневыми и другого цвета зонами. Мякоть тонкая, белая. **Ксилотроф**. Встречается на пнях, валеже, сухостое, деревянных заборах, на древесине лиственных и хвойных деревьев, с июля по октябрь. Вызывает белую сердцевинную гниль. **Лечебные свойства**. В целом гриб благотворно влияет на иммунную систему. Выделяется среди грибов как продуцент различных биологических активных веществ и антибиотиков, воздействующих даже на вирусы, в том числе на вирус СПИДа. Из различных штаммов траметеса разноцветного в Японии получают препарат «Крестин», а в Китае – препараты, обладающие противоопухолевым действием при лечении различных форм рака. Культуральная жидкость тормозит рост и развитие некоторых фитопатогенных грибов. Е. М. Булах (2001) приводит рецепт изготовления препарата из плодовых тел траметеса разноцветного для лечения воспаления верхних дыхательных путей, мочевого и пищеварительного тракта, хронического гепатита Б, а также злокачественных опухолей желудка и печени: «Суточная доза примерно 3–5 граммов. Эту дозу лучше разделить на три части: 1 часть залить 0,5 стакана кипятка, настаивать 2 часа, можно и больше, и выпить натощак за полчаса до еды. Пить 3 раза в день. Принимается курсами по 20 дней с перерывом на 10 дней, годами».

▲ *Fomitopsis betulinus* – **березовая губка** (см. рисунок 97). Шляпка слегка выпуклая, сплюснутая, сухая, сначала беловатая, затем буроватая или охристо-буроватая с завернутым краем, впоследствии с трещинами, диаметром 5–20 см. Ткань белая, вкус пресный. Плодовые тела однолетние. Ножка очень короткая, боковая. **Ксилотроф**. Встречается в основном на отмерших березах, часто и повсеместно. Вызывает бурую гниль. Пораженная древесина быстро разрушается, так как гриб вызывает интенсивно развивающуюся красно-коричневую гниль. Древесина становится настолько хрупкой, что растирается пальцами в порошок, который в Швейцарии используют для полировки деталей часов. **Несъедобен**, но, по некоторым сведениям, молодые плодовые тела можно использовать в пищу для приготовления бульонов и грибного порошка. **Лечебные свойства**. В народной медицине использовали как общеукрепляющее средство, так как усиливает сопротивляемость организма при заболеваниях. Содержит антибиотики и противоопухолевые вещества. Из плодового тела гриба получают ценный противовоспалительный препарат, не уступающий по своему эффекту кортизону. Разрезанные плодовые тела грибов можно использовать в качестве пластыря для скорейшего

заживления ран. Щелочной экстракт из плодовых тел обладает противовирусной активностью.

▲ *Fomes fomentarius* – **трутовик настоящий** (см. рисунок 97). Трутовик – русское обобщенное название многих видов грибов с плотной, твердой мякотью, растущих на деревьях. На них еще в I в. н. э. обратил внимание Плиний старший и причислил к грибам. Трутовики использовались для изготовления зажигательного трута. Рыхлую мякоть несколько часов варили в щелоке из древесной золы, высушивали, затем расплющивали на мелкие ватобразные частички, пропитывали селитрой и вновь высушивали. Достаточно было искры от удара камней, чтобы разжечь огонь. Еще совсем недавно, немногим более 100 лет назад, в Германии существовали фабрики по изготовлению трута, который экспортировали в Европу и Россию.

Плодовые тела до 40 см в поперечнике, многолетние, копытообразные, нередко плоские или, наоборот, с выпуклым, почти полушаровидным верхом, иногда немного вытянутые и почти конусовидно суженные кверху. Поверхность с концентрическими бороздками, обычно довольно глубокими, вначале нежно бархатисто-ворсистая, затем голая, почти гладкая, в большинстве случаев серая до темно-серой и черноватой, реже рыжевато-бледно-буроватая до темно-серо-бурой, край тупой, иногда толстый, серовато-рыжеватый, тонко опушенный. Ткань рыжевато-коричневая. **Ксилотроф**. Встречается в течение всего года на пнях и сухостое и валеже, иногда на живых ослабленных листовенных деревьях (осина, береза, ольха) часто и повсеместно. Гриб быстро разрушает древесину, вызывая белую гниль. Древесина становится светло-желтоватой с черными линиями и черточками. **Лечебные свойства**. В древности трутовики использовали как трут для добывания огня, а также в качестве ваты. Для этого грибы долго варили в воде, а затем расплющивали молотками на тонкие волокна. Такая «вата» была очень гигроскопичной, обладала антибактериальными свойствами. Поэтому раны быстро заживали. В народной медицине России применялся как кровоостанавливающее средство, при нарушении пищеварения, раке пищевода, желудка, матки, при геморрое, диспепсии, гастрите, нервных расстройствах. Способ применения – как у чаги. **Выявлено**, что гриб содержит противоопухолевые вещества – *эргостерол*, *фунгистерол*, *изоэргостерон* и др. Другое соединение – *фоментариол* – обладает антибактериальным действием. Спиртовые экстракты гриба также понижают содержание холестерина в крови, оказывают антиоксидантным действием.

▲ *Polyporus brumalis* – **трутовик зимний** (см. рисунок 97). Шляпка до 6 см диаметром, выпуклая, затем вдавленная, волокнистая, буроватая, бархатистая, с прижатыми чешуйками. Ткань белая, плотная, вкус пресный. Ножка (2–4)×0,5 см, центральная, белая, с многочисленными мелкими бурыми чешуйками, с плотной белой мякотью. **Ксилотроф**. Встречается в основном на поваленных стволах и отпавших ветках листовенных деревьев. Плодовые тела появляются осенью. Пищевого значения не имеет.

▲ *Picipes melanopus* – **трутовик черноногий**. Похож на *Polyporus brumalis* – трутовик зимний, но ножка полностью черная, бархатистая. **Ксилотроф**. **Подстилочный сапротроф**. Встречается на корнях листовенных деревьев, на почве, иногда на погребенной древесине.

▲ *Polyporus squamosus* – **трутовик чешуйчатый** (см. рисунок 97). Шляпка у однолетних плодовых тел достигает 50 см в диаметре. Поверхность беловатая или кремовая, с крупными прижатыми бурими чешуйками. Край шляпки острый, тонкий. Мякоть плотная, беловатая. Запах и вкус приятный. Ножка до 8 см длиной, беловато-кремовая, у основания почти черная. **Ксилотроф**. **Раневой паразит**. Встречается на живых и отмерших стволах и ветках листовенных деревьев, с июня по сентябрь, в условиях города – часто. В лесах обитает очень редко. **Съедобен** в молодом возрасте, так как старые грибы жесткие. Содержит витамины А, F, B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub>, B<sub>12</sub>, D, H и ферменты. **Лечебные свойства**. Используются настои внутрь, а особенно мази – наружно для лечения воспалительных процессов в суставах, при остеохондрозах, артрозах, варикозном расширении вен. **Культивируется** глубинным способом для получения мицелия.

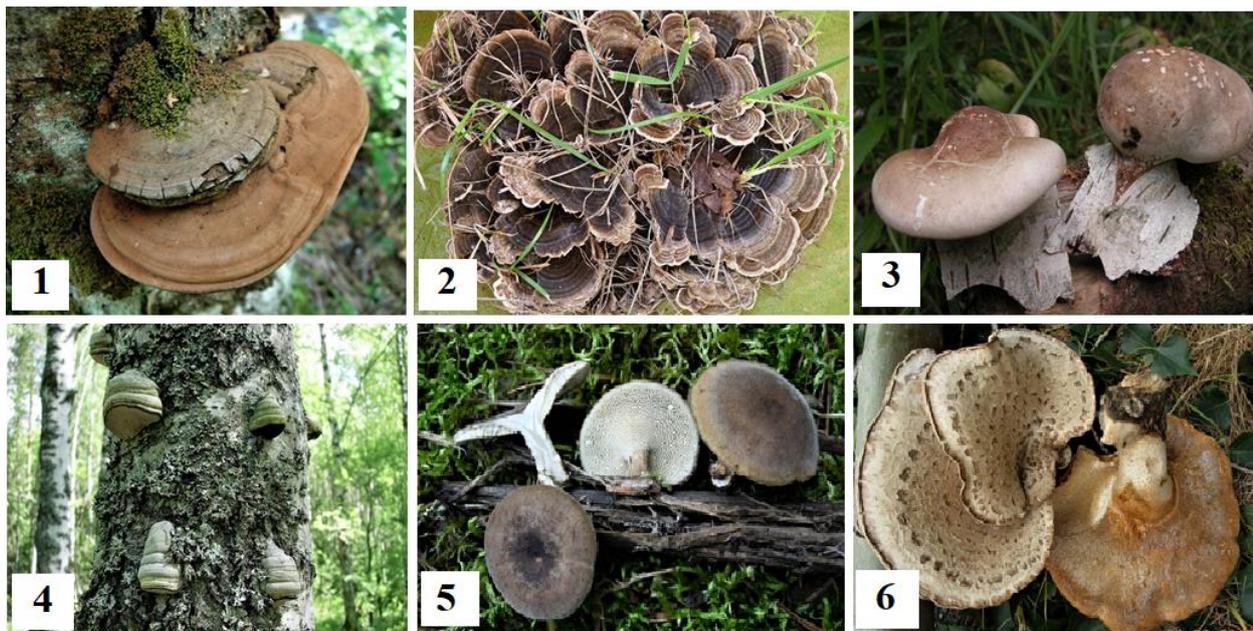


Рисунок 97 – Афиллофороидные базидиомицеты: 1 – *Ganoderma lipsiense* – трутовик плоский; 2 – *Trametes versicolor* – трутовик разноцветный; 3 – *Fomitopsis betulinus* – березовая губка; 4 – *Fomes fomentarius* – трутовик настоящий; 5 – *Polyporus brumalis* – трутовик зимний; 6 – *Polyporus squamosus* – трутовик чешуйчатый

▲ ***Ganoderma lucidum* – трутовик лакированный** (рисунок 98) (демонстрационно). Плодовые тела однолетние или 2–3-летние, с боковой или центральной ножкой, которая может достигать 15 см в длину. Шляпка полуокруглая или почковидная, (3–8)×(10–25) см. Поверхность шляпки и ножки покрыта блестящей, как бы лакированной коркой, рыжевато-пурпурной, каштаново-бурой, впоследствии, у старых плодовых тел, почти черной. **Ксило-троф.** Встречается редко, в июле–сентябре, на пнях лиственных и хвойных деревьев, иногда растет на живых деревьях, вызывает белую гниль. Реликт третичных хвойно-широколиственных лесов. **Лечебные свойства.** Известен с древности (более 2000 лет) как ценное лекарственное средство. Не случайно в Китае его называют «грибом бессмертия», «эликсиром жизни» или «императорским грибом». Используется в народной медицине в виде настоев и порошков при гипертонии, бронхитах, стрессах и аллергии, для снижения кровяного давления, лечения злокачественных образований. Водные настои рекомендуют при склерозе, для очищения кровеносных сосудов, снижения уровня холестерина и улучшения работы головного мозга. Благоприятно влияет на обмен веществ, усиливает сопротивляемость организма к неблагоприятным факторам, например к никотину и радиации. Используют при укусах змей и отравлениях грибами (как противоядие). **Культивируется** в промышленных масштабах на дешевой питательной среде – отходах деревоперерабатывающей промышленности. В последнее время проводят эксперименты по использованию гриба в качестве пищевой биологической добавки. Содержит много биологически активных веществ, основными из которых являются полисахариды (например, глюконовая кислота и полиглюканы) и тритерпены. Полисахариды (более 50 видов) являются хорошими адсорбентами, обладают противоопухолевым действием. Получено более 30 биологически активных тритерпенов, имеющих антиаллергические свойства.

**Внимание!** Трутовик лакированный занесён в Красную книгу Пермского края (2018), III категория редкости – уязвимые (редкие) организмы с естественно низкой численностью, встречающиеся на ограниченной территории или спорадически распространенные на значительных территориях, для выживания которых необходимо принятие специальных мер охраны.

Поэтому собирать его в природе категорически запрещено. Рекомендуем использовать готовые препараты, полученные из культивируемых грибов.

▲ *Inonotus obliquus* – чага (березовый гриб), трутовик скошенный (стерильная форма) (см. рисунок 98). Чага является стерильной формой гриба иноотуса скошенного (*Inonotus obliquus*). Гриб паразитирует в основном на березе, вызывая белую гниль. Заражение происходит в местах механического повреждения деревьев. Гриб выглядит как бесформенная масса деревянистой консистенции с черной растрескивающейся поверхностью. Эти наросты гриба могут достигать значительных размеров. Диаметр может быть до 50 см, а вес – до 5 кг. Мякоть твердая, состоит из плотно переплетающихся гиф. Цвет ее ржаво-коричневый, с белыми прожилками. Плодовое тело гриба образуется под корой уже отмерших деревьев, но лечебными свойствами не обладает. Оно плоское, распростертое, темно-бурого цвета. Гименофор трубчатый. Споры эллипсоидные, светлые (7–10)×(5–7) мкм. **Паразитический гриб.** Встречается довольно часто и повсеместно, вызывает сердцевинную гниль. **Лечебные свойства** чаги известны с глубокой древности. В народной медицине применяли чагу для лечения рака желудка, при болезнях кишечника, печени и селезенки. Из нее готовили водные настои (1 часть гриба на 5 частей воды). Употребляли внутрь и использовали наружно для компрессов. На севере страны и в Пермском крае до сих пор чагу заваривают вместо чая. Для лечебных целей следует брать чагу с живых стволов, на пнях и валеже собирать не рекомендуется. Следует помнить, что целебные свойства чаги со временем теряются. Ее надо использовать в течение года. В 50–60-х гг. был получен ряд лечебных препаратов. Среди них «Бефунгин» или «Бин-чага» – концентрированный экстракт гриба. Препарат выпускают и в виде таблеток. Используют при язвенной болезни желудка и двенадцатиперстной кишки. Отмечено, что чага повышает сопротивляемость организма к инфекционным заболеваниям, понижает уровень сахара в крови, обладает успокаивающим действием (применяется при бессоннице). Чага облегчает состояние онкологических больных, у них повышается аппетит. Но препараты чаги не являются радикальным средством при лечении рака. Чага популярна среди населения, она поступает в продажу в аптеки, а с 1963 г. экспортируется в ряд стран. Чагу можно выращивать в искусственных условиях.

Далее приводятся некоторые рецепты приготовления препаратов из чаги в домашних условиях.

1. Для лечения гастрита, язвы, полипоза и рака желудка [Булах 2001]. Три чайных ложки грибного порошка залить 1 литром кипятка, остудить до 60 градусов, залить в термос и настаивать сутки. Затем процедить и поставить в холодильник. Пить неделю по 1 чайной ложке три раза в день за 2 часа до еды. Через 3 дня сделать перерыв. Настой следует пить в течение нескольких лет. Используют грибы, растущие только на живых деревьях.

2. Для лечения злокачественных образований и улучшения состояния онкологических больных, когда исключены хирургическое вмешательство и лучевая терапия [Елисеев 2005]. Небольшой свежий гриб (сушеный размочить в холодной кипяченой воде) обмыть и натереть на терке. На 1 часть натертого гриба взять 5 частей кипяченой воды (температура не более 50 °С), настаивать 2 суток. Процедить, отжав в настой осадок. Принимать по 1 стакану в сутки за 30 мин до еды, разделив на несколько приемов. Настой можно хранить не более 4 суток в холодном месте. По разным источникам имеются варианты дозировки. При опухолях, расположенных в малом тазу, дополнительно назначают легкую клизму 50–100 мл настоя на ночь.

**Запрещается** одновременное внутривенное введение глюкозы и пенициллина, поскольку они являются антагонистами гриба. Не следует при лечении чагой употреблять в пищу мед, виноград, варенье, сахар, жирное, соленое и кислое, селедку, мороженое, конфеты, животное сало (свиное, баранье, коровье), копчености, острое, алкоголь.

▲ *Cantharellus cibarius* – лисичка желтая, или обыкновенная (рисунок 98). Шляпка 2,5–10 (11) см в диаметре, толстомясистая, вначале выпуклая с завернутым краем, затем почти плоская и позднее воронковидная, с неравномерными сильно волнистыми краями, желтая, бледно-желтая. Мякоть плотная, резиновая, не ломкая, белая, на изломе желтеет в пери-

ферическом слое плодового тела, с приятным ароматическим запахом. Мякоть почти никогда не подвержена червоточине. На нижней стороне шляпки находятся жилки (не пластинки), низбегающие на ножку, узкие, с многочисленными анастомозами, желточно-желтые.

**Микоризообразователь.** Встречается на почве в смешанных и лиственных лесах, группами, с июня по октябрь, часто. **Съедобный** гриб с хорошим вкусом, употребляется в пищу в жареном, вареном, маринованном и соленом виде. Сходства с ядовитыми и несъедобными грибами лисичка настоящая не имеет. **Лечебные свойства** обусловлены тем, что в лисичках содержатся различные витамины (А, С, РР, В<sub>1</sub>, В<sub>3</sub>), незаменимые аминокислоты, антибактериальные вещества. Так, витамина С в лисичках примерно столько же, сколько и в апельсинах. Витамин В<sub>3</sub> (никотиновая кислота) оказывает влияние на рост клеток, улучшает состав сока поджелудочной железы. Витамин А способствует улучшению зрения, уменьшению сухости слизистой оболочки глаз и кожи. Повышает устойчивость к простудным заболеваниям. Спиртовые настои плодовых тел тормозят рост раковых клеток. В народной медицине используют спиртовую настойку против гельминтов [Гуркин, Докучаева 2005]. Для этого берут две столовые ложки измельченных свежих или три столовых ложки сухих грибов, заливают 150 мл водки, настаивают две недели в холодильнике. Полученный настой не процеживать. Принимают по одной чайной ложке один раз в день (перед сном). Курс лечения – 1 месяц.

▲ *Craterellus cornucopioides* – лисичка серая, вороночник (см. рисунок 98). Плодовое тело напоминает трубку черного цвета с отогнутыми лопастными и разорванными краями. Грибы сростаются пучками. Ширина шляпки вверху 3–5 см. Мякоть серо-черная с приятным вкусом и запахом. Нижняя сторона шляпки гладкая, слегка морщинистая с восковым налетом. Ножка высотой до 10 см. **Гумусовый сапротроф.** Встречается в лиственных, реже хвойных лесах, в августе–сентябре. **Съедобен**, но имеет довольно жесткую консистенцию. Используется для изготовления грибного порошка, отличающегося нежным, приятным вкусом. В Германии вороночник называют «трубой мертвых», во Франции – «рогом изобилия».

▲ *Hydnum repandum* – ежовик желтый (см. рисунок 98). Шляпка выпукло-распростертая, 3–8 см в диаметре, с волнистым краем, гладкая или слегка бархатистая, от кремовой до светло-охристой. Гименофор шиповатый. Шипики, одноцветные со шляпкой, расположены на нижней ее стороне, слегка низбегают на ножку. Отпечаток спор желтовато-буроватый. Ножка светло-охристая, до 7 см высотой, часто изогнутая, с плотной мякотью.

**Микоризообразователь.** Встречается в хвойных, лиственных и смешанных лесах, в августе–сентябре, не часто, повсеместно. **Съедобный** гриб в молодом возрасте. Годится для всех видов кулинарной обработки. **Лечебные свойства.** В грибах обнаружена полипоровая кислота, которая обладает противоопухолевым и антибактериальным действием.

▲ *Sarcodon imbricatus* – ежовик черепитчатый (см. рисунок 98). Шляпка полушаровидная, с завернутым краем, затем распростертая, слегка вдавленная в центре, серо-коричневая, с крупными, отстающими, концентрически расположенными чешуйками черного цвета диаметром 8–16 см. Мякоть плотная, толстая, беловатая. На нижней стороне шляпки находятся шипики сероватого цвета, низбегающие по ножке. Ножка высотой до 10 см, толщиной 1–2,5 см, гладкая, серо-коричневая. **Гумусовый сапротроф.** Встречается в основном в сосняках на песчаной почве в августе–сентябре. **Съедобен.** В пищу используют только молодые плодовые тела.

▲ *Gloeophyllum sepiarium* – заборный гриб (см. рисунок 98). Плодовые тела многолетние, сидячие, часто черепитчато расположенные, продолговатые, до 10 см в длину. Поверхность грубо-войлочная, затем щетнисто-войлочная, с концентрическими зонами, ржаво-коричневая, темно-коричневая. Край светло-ржавый. Мякоть ржаво-коричневая. **Гименофор** (плодоносящий слой) в виде пластинок оранжево-буроватого цвета. Характерная особенность: пластинки при надавливании темнеют. Споры бесцветные, цилиндрические, 7–11 (12) × 3–4 мкм. **Ксилотроф.** Встречается на мертвой древесине – пнях и валежнике, на обработанной древесине хвойных деревьев (реже лиственных). **Несъедобный гриб.** **Лечебные свойства.** Выявлены антибиотики, которые подавляют рост грибов и микобактерий, угнетающе действуют на бактерии.



Рисунок 98 – Афиллофороидные базидиомицеты: 1 – *Ganoderma lucidum* – трутовик лакированный; 2 – *Inonotus obliquus* – чага (березовый гриб), трутовик скошенный (стерильная форма); 3 – *Cantharellus cibarius* – лисичка желтая, или обыкновенная; 4 – *Craterellus cornucopioides* – лисичка серая; 5 – вороночник *Hydnum repandum* – ежовик желтый; 6 – *Sarcodon imbricatus* – ежовик черепитчатый

▲ *Thelephora terrestris* – телефора наземная (рисунок 99). Плодовые тела вееровидной формы, кожистые, довольно тонкие, не слоистые. Подстилочный сапротроф (возможно, микоризный гриб).

▲ *Daedalea quercina* – дубовая губка (рисунок 99). Плодовые тела многолетние, сидячие, пробковые, с лабиринтовидным гименофором, **Ксилотроф**. Вызывает бурую гниль. В Пермском крае пока не обнаружена.

▲ *Auriscalpium vulgare* – аурискальпий обыкновенный (рисунок 99). Это необычные грибы с эксцентрической опушенной ножкой, похожие на маленькие статуэтки, растущие на сосновых шишках. Шляпка снаружи войлочная. Весь гриб коричневого цвета. Гименофор шиповатый, серый. **Подстилочный сапротроф**.

▲ *Hericium coralloides* – ежовик разветвленный (рисунок 99). Плодовые тела коралловидно-разветвленные, в виде кустиков до 30 см, покрыты белоснежными шипами. Впоследствии становится желтоватым. Мякоть белая, запах приятный. **Ксилотроф**. Встречается на древесине лиственных деревьев, в августе–сентябре, редко. **Съедобный** малоизвестный гриб, но редко встречается. Поэтому срывать плодовые тела не следует. **Лечебные свойства**. В народной медицине использовали как тонизирующее средство, при неврастении и общей слабости. Считали, что настои гриба способствуют пищеварению, лечат гастрит и язву желудка.

▲ *Lenzites betulinus* – лензитес березовый (рисунок 100). Плодовые тела однолетние, сидячие, до 6 см в диаметре, одиночные или черепитчато расположены друг над другом. Мякоть тонкая, жесткая, кремовая. Поверхность войлочная, войлочно-щетинистая, серовато-беловатая, с едва заметными концентрическими зонами охристого цвета. Край шляпки тонкий, острый, часто светлее шляпки. Пластинки редкие, толстые, серовато-буроватые, часто вильчато разветвленные. Встречается на пнях и валеже лиственных и хвойных деревьев, иногда на обработанной древесине, в августе–сентябре, довольно часто и повсеместно. Несъедобен. **Лечебные свойства**. В китайской медицине использовали для расслабления мышц и снятия мышечных контрактур.

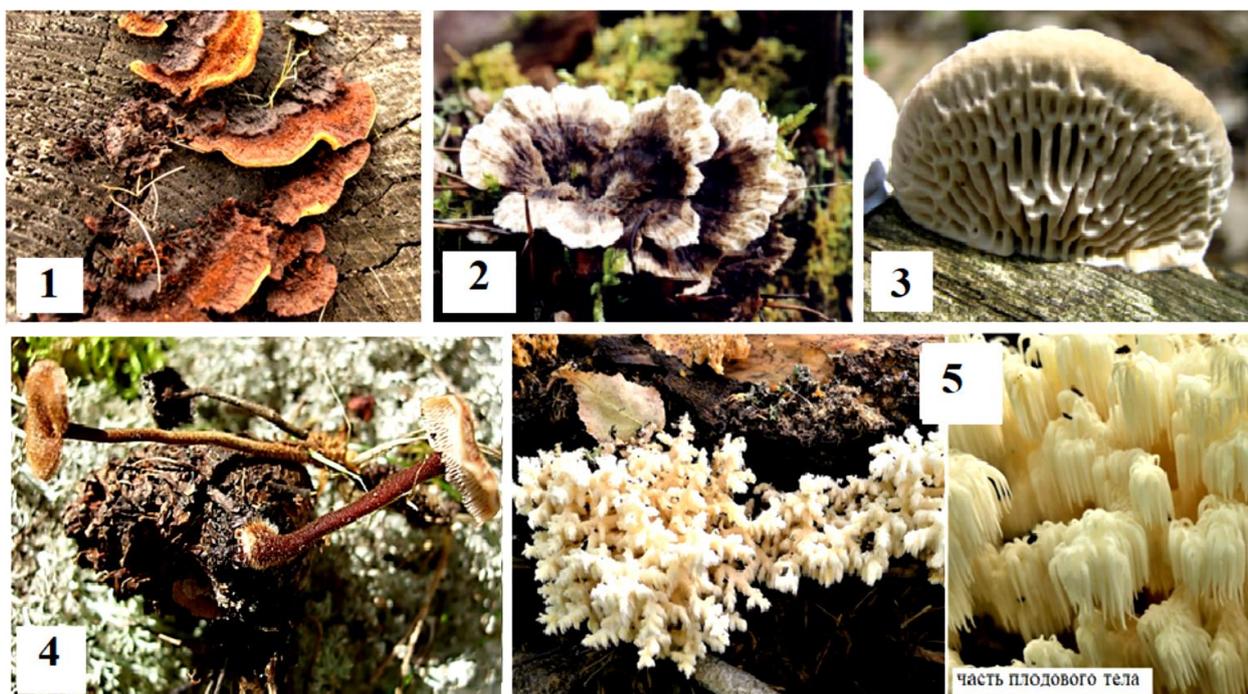


Рисунок 99 – Афиллофороидные базидиомицеты: 1 – *Gloeophyllum sepiarium* – заборный гриб; 2 – *Thelephora terrestris* – телефора наземная; 3 – *Daedalea quercina* – дубовая губка; 4 – *Auriscalpium vulgare* – аурискальпий обыкновенный; 5 – *Hericium coralloides* – ежовик разветвленный

▲ *Daedaleopsis tricolor* – **трутовик трехцветный** (см. рисунок 100). Плодовые тела однолетние, до 10 см длиной, тонкие, сидячие. Растут, чаще всего черепитчато-расположенными группами или располагаются напротив друг друга. Реже могут быть одиночные плодовые тела. Поверхность сухая, голая, матовая, радиально-морщинистая с хорошо заметными зонами. Край шляпки сначала беловатый, затем становится одного цвета со шляпкой. Мякоть твердая, буроватая. Гименофор пластинчатый, в виде дихотомически разветвлённых пластинок беловатого цвета, которые затем становятся коричневато-серыми. При надавливании остаются бурые пятна (у молодых плодовых тел). **Ксилотроф**. Встречается на пнях, валежной древесине лиственных деревьев, часто и повсеместно. **Пищевого значения не имеет.**

▲ *Polyporus umbellatus* – **трутовик зонтичный (гриб-баран)** (см. рисунок 100). Плодовые тела до 50 см в диаметре. В основании ножка ветвится с образованием многочисленных ножек, несущих светло-охристые, иногда чешуйчатые шляпки до 4 см в диаметре. В одном плодовом теле может быть более 100 шляпок. Гименофор трубчатый. Обитает около стволов и пней широколиственных деревьев. Встречается очень редко.

**Внимание!** Гриб включен в Красную книгу России и Красную книгу Пермского края (III категория редкости).

▲ *Sparassis crispa* – **спарассис курчавый, грибная капуста** (см. рисунок 100). Плодовое тело шаровидное, от 5 до 60 см в диаметре. Состоит из большого количества хрупких, беловато-кремовых веточек, плоских на концах, волнисто-извилистых, отходящих от общего основания, погруженного в почву. С возрастом лопасти темнеют, особенно быстро по краям, становятся охристо-буроватыми. Плодовое тело похоже на цветную капусту, в связи с чем имеет второе название – грибная капуста. Мякоть беловатая, хрупкая, с приятным вкусом и сильным специфическим (смолистым) запахом. Ножка обычно центральная, толстая, глубоко погруженная в почву, беловатая, позднее охристо-буроватая. **Ксилотроф**. Встречается редко

в июле–сентябре, в старовозрастных хвойных и хвойно-широколиственных лесах на корнях сосен, елей. Обычно плодовые тела находят у основания стволов. Паразитический гриб, вызывающий деструктивную (бурую) гниль корней и ствола. **Съедобный** гриб в молодом возрасте. По вкусу напоминает орех, но с возрастом плодовое тело становится жестким и горьким. **Лечебные свойства.** Используется в народной медицине как антимикробное средство для лечения гнойных ран, так как содержит вещество *спарассол*. Обнаружены соединения, обладающие противоопухолевой активностью. Гриб культивируется для получения биопрепаратов и пищевых биодобавок.

**Внимание!** *Спарассис курчавый, грибная капуста, занесен в Красную книгу России и Красную книгу Пермского края (2018), III категория редкости. Сбор плодовых тел грибов запрещён на всей территории Пермского края.*

▲ *Coltricia perennis* – сухлянка двулетняя (см. рисунок 100). Шляпка до 7 см в диаметре, воронковидная. Поверхность сначала бархатистая, с концентрическими зонами, охристая, яркая, затем становится охристо-коричневой, по высыхании сереет. В сырую погоду поверхность шляпки темная с более светлым краем. Мякоть волокнистая, охристо-ржавого цвета. Трубочки низбегающие, коричневые. Споровый порошок ржаво-охристый. Ножка центральная, одноцветная со шляпкой, бархатистая, до 3 см высотой, иногда с клубеньком. **Встречается** чаще всего в сосновых лесах на песчаной почве, в течение вегетационного периода, довольно часто, местами обильно, повсеместно. **Несъедобный гриб. Лечебные свойства.** Обнаружены вещества, обладающие противоопухолевыми свойствами.



Рисунок 100 – Афиллофороидные базидиомицеты: 1 – *Lenzites betulinus* – лензитес березовый; 2 – *Daedaleopsis tricolor* – трутовик трехцветный; 3 – *Polyporus umbellatus* – трутовик зонтичный (гриб-баран); 4 – *Sparassis crispa* – спарассис курчавый, грибная капуста; 5 – *Coltricia perennis* – сухлянка двулетняя

#### 7.4. ТЕМА: ЗНАКОМСТВО С ПРЕДСТАВИТЕЛЯМИ ЦАРСТВА *FUNGI* (АГАРИКОИДНЫЕ И ГАСТЕРОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ)

1. Знакомство с представителями.

2. Контрольное мероприятие «Общая характеристика отделов, циклы развития грибов и грибоподобных организмов» (45 мин)

#### ОТДЕЛ *BASIDIOMYCOTA* – БАЗИДИОМИКОТА (БАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ)

#### КЛАСС *AGARICOMYCETES* – АГАРИКОМИЦЕТЫ (БАЗИДИОМИЦЕТЫ)

#### ГРУППА АГАРИКОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ

#### I. Строение плодового тела трубчатого гриба, строение эктомикоризного окончания у сосны обыкновенной

##### Порядок *Boletales* – болетальные

##### ▲ *Boletus pinophilus* – белый гриб сосновый

1. Зарисовать и отметить: 1) шляпка, 2) ножка, 3) трубчатый гименофор. Определить тип развития плодового тела (открытый, закрытый, полузакрытый). Данные занести в таблицу (см. далее).

2. Рассмотреть готовый препарат – поперечный разрез микоризного окончания (эктомикориза) сосны обыкновенной. На рисунке отметить: 1) коммуникационные гифы, 2) грибной чехол, 3) сеть Гартига.

#### II. Строение плодового тела пластинчатого гриба

Рассмотреть гербарные образцы, коллекционный и фиксированный материал

##### Порядок *Agaricales* – агарикальные

▲ *Amanita muscaria* – мухомор красный. Зарисовать и отметить: 1) ножка, 2) шляпка, 3) пластинчатый гименофор, 4) остатки общего покрывала на шляпке, 5) частное покрывало. Определить тип вольвы (общее покрывало) и отметить: вольва (приросшая, свободная).

Определить тип развития плодового тела (открытый, закрытый, полузакрытый). Данные занести в таблицу.

▲ *Amanita crocea* – поплавок шафранный. Зарисовать и отметить: 1) ножка, 2) шляпка, 3) пластинчатый гименофор. Определить тип вольвы (общее покрывало) и отметить: вольва (приросшая, свободная). Определить тип развития плодового тела (открытый, закрытый, полузакрытый). Данные занести в таблицу.

▲ *Macrolepiota procera* – гриб-зонтик пёстрый. Зарисовать и отметить: 1) ножка, 2) шляпка, 3) пластинчатый гименофор, 4) частное покрывало. Определить тип развития плодового тела (открытый, закрытый, полузакрытый). Данные занести в таблицу.

▲ *Chlorophyllum rhacodes* – гриб-зонтик краснеющий (демонстрационный материал). 1. Задание такое же, как для предыдущего вида.

2. Посмотреть описание вида в книге (*Переведенцева Л.Г. «Определитель грибов (агарикоидные базидиомицеты): учебное пособие»*), отметить, чем отличается этот вид от предыдущего вида.

▲ *Agaricus bisporus* – шампиньон двуспоровый. 1. Зарисовать и отметить: 1) ножка, 2) шляпка, 3) пластинчатый гименофор, 4) частное покрывало. Определить тип развития плодового тела (открытый, закрытый, полузакрытый). Данные занести в таблицу.

2. Приготовить препарат спор (реактив – раствор аммиака), рассмотреть под микроскопом, зарисовать несколько штук. Отметить: 1) форма, 2) цвет спор, 3) поверхность, 4) наличие поры. *Описание спор посмотреть в книге Переведенцевой Л.Г. «Определитель грибов (агарикоидные базидиомицеты): учебное пособие».*

**Заполнить таблицу: «Сравнительная характеристика некоторых видов грибов»**

Сравниваемые признаки	Белый гриб	Мухомор красный	Поплавок шафранный	Гриб-зонтик пёстрый	Шампиньон двуспоровый
Тип развития базидиомы					
Гименофор					
Цвет гименофора					
Наличие вольвы					
Тип вольвы					
Наличие частного покрывала					
Пищевое значение					

**ГРУППА ГАСТЕРОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ**

**Порядок *Agaricales* – агарикальные**

▲ *Lycoperdon perlatum* – дождевик шиповатый. Зарисовать внешний вид плодового тела. Отметить: 1) ножка (бесплодный столбик), 2) экзоперидий, 3) перистом.

▲ *Lycoperdon pyriforme* – дождевик грушевидный. Зарисовать внешний вид плодового тела. Отметить ризоморфы.

▲ *Calvatia gigantea* – дождевик гигантский. Зарисовать внешний вид плодового тела.

▲ *Crucibulum crucibuliforme* – бокальчик гладкий. На рисунке отметить: 1) перидиоли (участки трамы), 2) перидий.

**Порядок *Geastrales* – геастральные (звездовиковые)**

▲ *Geastrum fimbriatum* – звездовик бахромчатый. На рисунке отметить: 1) экзоперидий, 2) глеба, одетая эндоперидием, 3) перистом.

**Порядок *Phallales* – фаллальные (весёлковые)**

▲ *Phallus impudicus* – весёлка обыкновенная. На рисунках отметить: 1) перидий, 2) рецептакул («ножка»), 3) глеба («шляпка») с базидиоспорами.

▲ *Mutinus ravenelii* – сморчок вонючий, демонстрационно. На рисунках отметить: 1) перидий, 2) рецептакул («ножка»), 3) глеба («шляпка») с базидиоспорами.

**Вопросы для самоконтроля**

1. Общая характеристика агарикоидных базидиомицетов.
2. Строение базидиом и типы развития агарикоидных базидиомицетов.
3. Строение эктомикоризного окончания у сосны, значение эктомикоризы для древесных растений.
4. Общая характеристика гастероидных базидиомицетов.
5. Строение базидиом и типы развития гастероидных базидиомицетов.
6. Признаки высокой организации весёлковых грибов.
7. Значение агарикоидных и гастероидных базидиомицетов в природе и для человека.

### III. Контрольное мероприятие «Общая характеристика отделов, циклы развития грибов и грибоподобных организмов» (45 мин)

Студенту предлагается один из 4 циклов развития грибов и грибоподобных организмов. Представители: 1 – сапролегния, 2 – мукор, 3 – спорынья, 4 – шляпочный гриб мухомор красный.

#### Выполнить следующие задания:

1. Общая характеристика отдела (18 баллов)

Название отдела (русское и латинское названия) и представителя.

Общая характеристика представителя (или рода): вегетативное тело, строение клетки (клеточная оболочка, ядерный аппарат, синтез лизина, запасные вещества), наличие жгутиковых стадий в стадии размножения.

Размножение: вегетативное, бесполое, половое. Тип полового процесса (пояснить).

Цикл развития (пояснить).

Среда обитания, значение в природе и хозяйственной деятельности человека.

2. Изобразить цикл развития гриба (12 баллов). На рисунке подписать все стадии развития, ядерное состояние, место мейоза.

## ИНФОРМАЦИОННЫЕ МАТЕРИАЛЫ

### ЦАРСТВО *FUNGI* (*MYCOTA*) – ГРИБЫ

#### ОТДЕЛ *BASIDIOMYCOTA* – БАЗИДИОМИКОТА (БАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ)

##### ГРУППА АГАРИКОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ

▲ *Boletus pinophilus* – белый гриб сосновый (рисунок 101). Шляпка подушковидная диаметром от 5 до 25 см, иногда выпукло-распростертая, гладкая или морщинистая, сухая. Цвет шляпки шоколадного цвета. Мякоть мясистая, белая, под кожицей шляпки окрашена в красновато-фиолетовый цвет. Гриб в сушке не чернеет. Трубочки сначала белые, затем желтоватые, в зрелости – оливково-буроватые. Споры веретеновидные, гладкие, (15–19)×(4,5–5,5) мкм. Отпечаток спор оливково-бурого цвета. Ножка толстая и мясистая, плотная, белая, буроватая, в верхней части с сеточкой. **Микоризообразователь.** Встречается в сосновых лесах, в июле–сентябре. **Съедобный** гриб с высокими вкусовыми качествами. **Лечебные свойства.** В народной медицине России уже в XVII в. экстрактом из белых грибов (или размоченными сухими грибами) лечили обмороженные части тела даже в самой тяжелой степени. Жители деревень Богемского леса в Баварии считают, что употребление белых грибов предупреждает развитие рака. Белый гриб (боровик) содержит противоопухолевые вещества, восемь незаменимых аминокислот и больше, чем в других грибах, необходимого для организма человека микроэлемента селена. Гриб используют как тонизирующее средство, его применяют против грудной жабы и для лечения болей в суставах. Из белого гриба получен алкалоид **герцинин**, повышающий жизнедеятельность организма.

▲ *Amanita muscaria* – мухомор красный (см. рисунок 101). Шляпка в молодом возрасте полушаровидная, затем распростертая, блестящая, яркая, желто-оранжевая, оранжево-красная, киноварно-красная, с белыми хлопьевидными остатками общего покрывала (вольвы) диаметром 8–20 см. Мякоть белая. Пластинки свободные, белые, частые. Отпечаток спор белый. Споры овальные, гладкие, бесцветные, (9–11)×(6–9) мкм. Ножка высотой до 20 см, центральная, в основании с клубнем. Вольва приросшая в виде бородавчатых поясков. Кольцо белое, неподвижное, плёнчатое. **Микоризообразователь.** Встречается часто в хвойных и лиственных лесах в июле–августе. **Ядовитый** гриб. Содержит ядовитые психотропные вещества, однако смертельные отравления бывают редко (смертельная доза для взрослого че-

ловека около 3–4 кг мухоморов). Одурманивающие свойства мухомора красного были известны служителям культа народов Сибири. Шаманы ели мухоморы сырыми, после чего входили в состояние мухоморного опьянения, сопровождающееся галлюцинациями. Коряки использовали мухоморы в период осеннего промыслового праздника, а также при исполнении былин. **Лечебные свойства.** Несмотря на свою ядовитость, в народной медицине красный мухомор применяется при болях в позвоночнике, нервных заболеваниях, спазмах сосудов, эпилепсии, ангине. Отвары и настои гриба особенно популярны для лечения наружных болезней. Издавна используется жителями Крайнего Севера для снятия усталости и лечения экземы. Замечено, что мухоморами лечатся олени и лоси, избавляясь от глистов. В настоящее время в красном мухоморе обнаружен антибиотик *мускарруфин*, способный тормозить развитие злокачественных опухолей (рак матки, опухоли мочевого пузыря). Соки, мази и настои хорошо заживляют кожу, облученную рентгеновскими лучами. Гриб используется в гомеопатии для лечения различных заболеваний. **Использование.** В народной медицине для наружного применения используются водные и спиртовые настои, а также мази. Далее приведены некоторые народные рецепты приготовления и использования лекарственных препаратов из мухомора красного [Булах 2001; Гуркин, Докучаева 2005; а также устные сообщения народных целителей Пермского края].

*Рецепт № 1.* Для получения настойки 500 г шляпок поместить в литровую банку, залить 350 мл водки, закопать в землю на месяц. Затем процедить, поставить в холодильник. Или стеклянную литровую банку заполнить молодыми мухоморами, залить водкой и оставить на месяц. Настои можно использовать наружно, в качестве компрессов и натираний, либо внутренне – при спазме кровеносных сосудов, хронической ангине, раке желудка и кожи. Пить 20 дней по 1 капле в чайной ложке дистиллированной воды 3 раза в день за час до еды, затем сделать перерыв на 10 дней и повторить снова.

*Рецепт № 2.* При болях в суставах и отложении солей можно использовать «мазь». Для этого измельченные мухоморы поместить в стеклянную бутылку, закрыть пробкой и поставить в духовку (или печку) на медленный огонь на 5–8 ч. Затем содержимое протереть через сито и сложить в стеклянную посуду (хранить в холодильнике).

«Мазью» натирают на ночь больные места, после чего хорошо их укутывают.

▲ ***Amanita crocea* – поплавок шафранный** (см. рисунок 101). Шляпка тонкомясистая, сначала яйцевидно-колокольчатая, затем плоская, с рубчатым краем, оранжево-охристая, голая, диаметром 4–10 см. Остатки общего покрывала бывают на шляпке редко. Пластинки свободные, белые, широкие. Отпечаток спор белый. Споры округлые, бесцветные 8–14 мкм. Отпечаток спор белый. Ножка высотой до 15 см, тонкочешуйчатая, оранжево-охристая, без кольца. Вольва свободная, белая, часто с оранжевыми хлопьями. **Микоризообразователь.** Встречается в хвойных, чаще в лиственных лесах, в августе. Отличается от мухомора красного отсутствием кольца на ножке, хлопьев на шляпке, а также свободной вольвой и рубчатым краем шляпки. **Съедобный** малоизвестный гриб. Употребляется в пищу в свежем виде.

▲ ***Macrolepiota procera* – гриб-зонтик пёстрый** (см. рисунок 101). Шляпка вначале яйцевидная, затем выпуклая, у взрослых экземпляров распростертая, с бугром, беловато-сероватая или беловато-буроватая с темным центром и коричнево-бурыми чешуйками, хлопьевидно-волокнистым краем, диаметром до 40 см. Мякоть белая, рыхлая, на изломе цвет не меняется. Пластинки свободные, широкие, частые, беловатые или серовато-белые. Споры (13–18)×(8–11) мкм, эллипсоидные, гладкие, бесцветные. Отпечаток спор белый. Ножка высотой до 50 см, толщиной 1,5–3 см, жесткая, полая, в основании клубневидная, беловатая с бурыми чешуйками, образующими зигзагообразные полосы. В верхней части ножки имеется широкое подвижное кольцо. **Гумусовый сапротроф.** Встречается на почве среди травы, на лугах, полянах, огородах в июле – августе, часто. **Съедобен.** Употребляются в пищу лишь молодые шляпки в свежем виде, так как ножки жесткие. Жареные грибы по вкусу напоминают курицу. Очень вкусны пирожки с начинкой из жареных зонтиков с луком. Шляпки грибов можно жарить как блины. Для этого их подсаливают и ждут некоторое время для удаления воды. Затем шляпки целиком (можно кусочками) макают во взбитые яйца, а затем обва-

ливают в муке и жарят до золотистой корочки. **Лечебные свойства.** Гриб содержит 18 незаменимых аминокислот. Способствует улучшению пищеварения и общему укреплению здоровья.

▲ *Chlorophyllum rhacodes* – **гриб-зонтик краснеющий** (см. рисунок 101). Гриб похож на *гриб-зонтик высокий*, но отличается от него тем, что мякоть от прикосновения или давления краснеет, а на ножке отсутствуют зигзагообразные полосы.

▲ *Agaricus bisporus* – **шампиньон двуспоровый** (см. рисунок 101). Шляпка 5–10 см диаметром, выпуклая, выпукло распростертая, волокнисто-шелковистая или прижато хлопьевидно-чешуйчатая. Пластинки розовато-серые, позже с красноватым оттенком, затем темно-коричневые, со светлым стерильным краем. Ножка центральная, ровная, цилиндрическая, часто к основанию слегка суживающаяся, плотная, беловатая, к верхушке слегка окрашенная в буроватый цвет, гладкая, волокнистая, ниже кольца с хлопьевидным налетом, с толстым беловатым кольцом, часто с раздвоенными краями. Мякоть белая, на воздухе розовеет. **Съедобен.** Обладает хорошими вкусовыми качествами. Содержит незаменимые аминокислоты, витамины В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, РР, С и минеральные соли. Употребляется в пищу в свежем виде. **Культивирование.** По объему промышленного культивирования занимает первое место в мире. **Лечебные свойства.** В народной медицине использовали как средство, стимулирующее пищеварение. Способствует снижению в организме холестерина – главного виновника атеросклероза. Содержит противоопухолевые вещества, подавляющие рост опухолей у белых мышей на 90–100 %. Получают антиаллергенные препараты. Постоянное применение в пищу понижает кровяное давление, усиливает лактацию кормящих матерей, улучшает общее состояние.



Рисунок 101– Агарикоидные базидиомицеты: 1 – *Boletus pinophilus* – белый гриб сосновый; 2 – *Amanita muscaria* – мухомор красный; 3 – *Amanita crocea* – поплавок шафранный; 4 – *Macrolepiota procera* – гриб-зонтик пёстрый; 5 – *Chlorophyllum rhacodes* – гриб-зонтик краснеющий; 6 – *Agaricus bisporus* – шампиньон двуспоровый

## ГРУППА ГАСТЕРОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ

▲ *Lycoperdon perlatum* – **дождевик шиповатый**. Плодовое тело высотой 3–7 см, диаметром 1–3 см, грушевидное, беловатое, белое, затем буроватое, на вершине усеянное бородавочками или шипиками белого или коричневатого цвета, которые легко обламываются. При созревании гриба на верхушке образуется отверстие, через которое высыпаются споры. Не случайно народное название дождевиков – «чертов табак», «дедушкин табак». Мякоть у молодых плодовых тел белая, затем становится бежевой и, наконец, серовато-коричневой, порошковидной. Споры 2,5–4 мкм, шаровидные, мелкобородавчатые, буроватые. Отпечаток спор коричневый. **Гумусовый сапротроф**. Встречается на лугах, пастбищах, в лесах в июне–сентябре, довольно часто. **Съедобный** гриб в молодом возрасте. Пока мякоть белая, можно использовать в пищу в жареном виде. **Лечебные свойства**. Оказывает противоопухолевое, противовоспалительное и кровоостанавливающее действие. Можно применять наружно в качестве присыпки (споры) или пластыря (белая мякоть свежего гриба). Порошок из плодовых тел (также отваренные или поджаренные грибы) употребляют при лейкемии, внутренних кровотечениях и для выведения из организма тяжелых металлов. В монгольской медицине готовили «мазь» для лечения ран и ожогов. Для этого плодовые тела сжигали в герметически закрытом сосуде до образования густой черной массы.

▲ *Lycoperdon pyriforme* – **дождевик грушевидный**. Плодовое тело высотой 2–5 см, диаметром 1–1,5 см, обратно-грушевидное или яйцевидное, реже шаровидное, белое, затем кремовое или коричневое с мучнистым или мелко игольчатым налетом. Мякоть белая, затем кремовая либо оливково-коричневая, порошковидная. Плодовое тело сидячее или с короткой зауженной ложной ножкой, от которой отходят длинные белые мицелиальные тяжи. **Ксилотроф**. Встречается в лиственных и хвойных лесах на гнилой древесине, пнях большими скопленными группами с июля по сентябрь, часто. **Съедобен** в молодом возрасте, пока мякоть белая. Используется в жареном виде. **Лечебные свойства**. В плодовых телах обнаружена *кальвацевая кислота*, которая подавляет рост бактерий и грибов, а также обладает кровоостанавливающими и противоопухолевыми свойствами. Используется наружно для лечения злокачественных язв, ран, обморожений. Употребляется внутрь при лейкемии.

▲ *Calvatia gigantea* – **дождевик гигантский** (рисунок 102). Плодовое тело очень крупное, по форме и размерам напоминает футбольный мяч или арбуз, достигая 50 см в диаметре. Поверхность гладкая, белого цвета у молодых грибов и сероватая – у старых. В молодости мякоть гриба белая, ватообразная, приятного вкуса. По мере созревания мякоть становится бежевой, буро-оливковой. Далее плодовое тело сверху разрывается, и высыпаются споры. Споры 4–5 мкм, округлые, оливково-коричневые. Отпечаток спор оливково-коричневый. **Гумусовый сапротроф**. Встречается редко, на пастбищах, около ферм, на лугах, в августе – сентябре. **Съедобный** гриб хорошего качества. В пищу можно использовать молодые плодовые тела, в которых мякоть (глеба) белого цвета. Обычно гриб жарят или сушат, разрезав на тоненькие пластиночки. **Лечебные свойства**. В народной медицине применяли при некоторых болезнях почек. В мякоти молодых плодовых тел обнаружено антибиотическое и противоопухолевое вещество *кальвацин*. Используют гриб наружно и внутренне. Наружно прикладывают мякоть к ранам или злокачественным язвам, образующимся при раке кожи. Внутренне применяют отвар гриба как жаропонижающее и противовоспалительное при хроническом тонзиллите, опухолях горла. При приеме внутрь действует как жаропонижающее и противовоспалительное средство.

▲ *Crucibulum crucibuliforme* – **бокальчик гладкий**. Плодовые тела до 0,9 см диаметром и до 1 см высотой, сначала шаровидные, потом цилиндрические, затем воронковидные. Сначала плодовое тело закрыто покрывалом (перидий) охристо-желтого, желтовато-коричневого цвета. Впоследствии оно разрывается и становятся видны «лепешечки» (перидиолы) со спорами внутри. Перидиолы линзовидные, с длинным белым скрученным «шнуром» – фуникулёмом, который одним концом прикрепляется к перидиоле, а другим – к небольшому выросту внутри бокальчатого плодового тела. Споры (6–9)×(4–7) мкм, эллипсоид-

ные, гладкие, бесцветные. **Ксилотроф/подстилочный сапротроф.** Встречается в лесах на гниющей древесине, на старых досках, соломе большими скупенными группами, в июне – октябре. **Пищевого** значения не имеет.

▲ ***Geastrum fimbriatum*** – звездовик бахромчатый (см. рисунок 102). Плодовое тело сначала шаровидное, до 3 см в диаметре, затем наружное покрывало (экзоперидий) разрывается на 5–10 неравных лопастей, гриб «раскрывается» и достигает 5 см в диаметре. Лопастки обычно подвернуты внутрь. Молодые плодовые тела снаружи беловатые или буроватые, затем по мере созревания и старения гриб высыхает, становится бурым. На верхушке образуется отверстие (перистом), через которое высыпается споры. Мякоть (глеба) сначала белая, ватообразная, при созревании порошащая. Споры шаровидные, 3–4 мкм, тонкобородчатые, светло-коричневые. Отпечаток спор коричневый. **Гумусовый сапротроф.** Встречается на почве в хвойных, лиственных и смешанных лесах, с июля по сентябрь, довольно редко. **Пищевого** значения не имеет. **Лечебные свойства.** Споры можно использовать в виде присыпки, а плодовое тело в виде пластыря как кровоостанавливающее и антисептическое средство.



Рисунок 102 – Агарикоидные базидиомицеты: 1 – *Calvatia gigantea* – дождевик гигантский; 2 – *Geastrum fimbriatum* – звездовик бахромчатый

▲ ***Phallus impudicus*** – весёлка обыкновенная. Этот гриб очень популярен в народе и народной медицине не только своим необычным видом, но и необыкновенными лечебными свойствами. Не случайно в разных местностях гриб получил такие названия, как «чертово яйцо», «ведьмино яйцо», «дьявол глаз», «срамотник бесстыдный», «громовая стрела», «подагрический сморчок». Плодовое тело сначала в виде яйца до 6 см в диаметре, похоже на дождевик. На разрезе видны 3 оболочки: наружная и внутренняя плёнчатые, а внутренняя – слизистая, зеленоватая. Плодовое тело развивается в течение нескольких часов. При этом оболочки разрываются, и вытягивается ножка со скоростью 5 мм в минуту. Этот гриб – рекордсмен среди грибов по скорости роста. Ножка белая губчатая, ячеистая, полая, высотой до 10–13 см. На вершине ножки находится маленькая ячеистая шляпка, поверхность которой быстро ослизняется. Зеленовато-черная слизь содержит споры и имеет запах падали, что привлекает мух, разносящих споры. Споры (3,5–5)×(1,2–2) мкм, эллипсоидно-цилиндрические, гладкие, бесцветные или бледно-желтые. **Гумусовый сапротроф.** Встречается в лиственных и хвойных лесах, в августе. В Перми был обнаружен на газоне. **Съедобен** в молодом возрасте (когда плодовое тело имеет форму яйца). **Лечебные свойства.** В народной медицине используется слизистая оболочка (земляное масло) в качестве антиревматического и противоопухолевого средства. Известно, что в некоторых деревнях Белоруссии, где люди ели такое блюдо, как мелко нарубленные «яйца» весёлки со сметаной, не было онкологических заболеваний. Водную и спиртовую настойки весёлки обыкновенной применяют при заболеваниях желудочно-кишечного тракта. В народе считали, что применение весёлки способно возбуждать половое влечение, помогает при половом бессилии. Из сушёных плодовых тел весёлки также готовят настойки, используемые для лечения ран. Из весёлки и сме-

таны готовили кремы для лица. Оказалось, что весёлка обладает более широким спектром соединений, оказывающих благотворное влияние на организм человека. Так, препараты из весёлки способны выводить холестерин и понижать давление, они убивают вирусы герпеса, гриппа, гепатита и даже СПИДа. Спиртовую настойку весёлки употребляют для лечения трофических язв, пролежней, рака кожи. **Культивируется** глубинным способом.

**Внимание!** *Весёлка обыкновенная занесена в Красную книгу Пермского края (2018), статус III – уязвимые (редкие) организмы с естественно низкой численностью, встречающиеся на ограниченной территории или спорадически распространённые на значительных территориях, для выживания которых необходимо принятие специальных мер охраны.*

▲ *Mutinus ravenelii* – **сморчок вонючий**. Плодовые тела сначала нераскрытые (стадия «яйца») округлые, иногда яйцевидные, около 3 см в диаметре. Наружная оболочка (перидий) бледно-желтоватая, в скором времени разрывается на вершине на лопасти. «Яйцо» прикреплено к тяжу мицелия белого цвета. Ножка (рецептакул) розового цвета, быстро вытягивается из лопнувшего «яйца». Рецептакул цилиндрический, полый, слабый, губчатый, 5,5–12 см высотой и 0,4–1 см толщиной. Вершина рецептакула заостренная, толще ширины ножки, красная, без шляпки, гладкая, покрыта глебой. Глеба оливково-зеленая, слизистая, с резким, долго сохраняющимся запахом падали. Оливково-зеленая слизь привлекает мух, которые массово собираются на запах и поедают глебу. Споры приклеиваются к лапкам насекомых и далее разносятся мухами по окрестности. Споры почти бесцветные, широко-эллипсоидные или эллипсоидные. **Гумусовый сапротроф**. Встречается только на плодородной почве в лесах, среди кустарников, с июня до конца сентября. В Пермском крае встречается редко в садах, в естественных условиях не найден. **Несъедобен**, в пищу не используется. Согласно некоторым данным, гриб съедобен в стадии «яйца». Но все же использование в пищу не рекомендуется. **Гриб занесен в Красные книги 7 регионов:** Республика Карелия, Кировская, Пензенская, Саратовская, Кемеровская, Новосибирская, Липецкая области.

Часто Мутинус Равенеля путают с Мутинусом собачьим (*Mutinus caninus* (Huds.) Fr.), у которого ножка бежево-желтая, а не розовая. Заостренная верхушка ножки в самой ее широкой части не больше диаметра ножки. Глеба ячеистая.

## 7.5. ТЕМА: ЗНАКОМСТВО С ПРЕДСТАВИТЕЛЯМИ ЦАРСТВА FUNGI (ОТДЕЛ *BASIDIOMYCOTA*, КЛАССЫ: *PUCCINIOMYCETES*, *USTILAGINOMYCETES*, *EXOBASIDIOMYCETES*, *MICROBOTRYOMYCETES*)

1. Знакомство с представителями.
2. Контрольное мероприятие «Биоразнообразие грибов»

### ОТДЕЛ *BASIDIOMYCOTA* – БАЗИДИОМИКОТА (БАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ)

#### КЛАСС *PUCCINIOMYCETES* (*UREDINIOMYCETES*) – ПУКЦИНИОМИЦЕТЫ (УРЕДИНИОМИЦЕТЫ)

##### Порядок *Pucciniales* (*Uredinales*) – ржавчинные грибы (пукциниальные)

▲ *Puccinia graminis* – возбудитель линейной ржавчины злаков (полный цикл развития со сменой растений-хозяев)

1. Зарисовать листья барбариса, пораженные ржавчиной, с эциями на нижней и пикниями на верхней стороне листа. Отметить: 1) эции, 2) пикнии.
2. Зарисовать листья злака с уредино- и телиоспороношением. Отметить: 1) урединии, 2) телии.
3. Приготовить препараты с уредино- и телиоспорами (или воспользоваться готовыми). Зарисовать внешний вид названных спор.

▲ *Melampsorella caryophyllacearum* – возбудитель болезни: **ржавчинный рак пихты** (полный цикл развития со сменой растений-хозяев). На рисунке отметить: 1) здоровый побег, 2) «ведьмина метла» – эцидиальная стадия поражения.

▲ *Gymnosporangium cornutum* – возбудитель болезни: ржавчина рябины и можжевельника (неполный цикл развития). На рисунке отметить эции на листе рябины.

**Класс *Ustilaginomycetes* – устилагиномицеты**

**Порядок *Ustilaginales* – головнёвые**

▲ *Ustilago avenae* – возбудитель пыльной головни овса. 1 – Зарисовать, на рисунке отметить пораженное соцветие (метелка). 2 – Приготовить препарат и зарисовать головнёвые споры.

▲ *Ustilago tritici* – возбудитель пыльной головни пшеницы. Зарисовать, на рисунке отметить пораженное соцветие.

▲ *Ustilago maydis* – возбудитель пузырчатой головни кукурузы.

1 – Зарисовать, на рисунке отметить пораженные части растения: початок, узлы.

2 – Приготовить препарат и зарисовать головнёвые споры.

**Класс *Exobasidiomycetes* – экзобазидиомицеты**

**Порядок *Tilletiales* – тиллециальные**

▲ *Tilletia laevis* – возбудитель твердой (вонючей) головни пшеницы. На рисунке отметить: 1) здоровые зерновки, 2) пораженные зерновки.

**Класс *Microbotryomycetes* – микроботриомицеты**

**Порядок *Microbotryales* – микроботриальные**

▲ *Microbotryum violaceum* – возбудитель пыльной головни гвоздичных на дрёме белой. На рисунке отметить: 1) здоровые цветки, 2) пораженные цветки.

**Отличие и сходство головневых и ржавчинных грибов**

**Сходство**

1. Состав клеточной оболочки:
2. Ядерное состояние в цикле развития:
3. Плодовые тела:
4. Покоящиеся споры:
5. Экологическая группа:
6. Заражение происходит:

**Отличие**

Сравниваемые признаки	Ржавчинные	Головнёвые
1. Состав клеточной оболочки		
2. Половой процесс		
3. Смена растений-хозяев		
4. Типы спороношений		
5. Поражение растений		

**Вопросы для самоконтроля**

1. Общая характеристика класса пукциномицеты (урединиомицеты). Отличительные особенности ржавчинных грибов?
2. Перечислить типы спороношений ржавчинных грибов, отметить значение каждого из типов.
3. Классификация циклов развития ржавчинных грибов: 1 – по числу стадий развития; 2 – по числу растений-хозяев. Примеры.
4. Цикл развития возбудителя линейной ржавчины злаков.
5. Меры борьбы с ржавчинными грибами.
6. Общая характеристика класса устилагиномицеты. Отличительные особенности.
7. Типы развития головнёвых грибов. Примеры.
8. Меры борьбы с головнёвыми грибами.
9. Как обеспечивается массовость размножения у базидиальных грибов, не имеющих плодовых тел?

## ИНФОРМАЦИОННЫЕ МАТЕРИАЛЫ

### ЦАРСТВО ГРИБЫ – FUNGI (MYCOTA)

#### ОТДЕЛ BASIDIOMYCOTA – БАЗИДИОМИКОТА (БАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ)

#### КЛАСС PUCCINIOMYCETES (UREDINIOMYCETES) – ПУКЦИНИОМИЦЕТЫ (УРЕДИНИОМИЦЕТЫ)

▲ *Puccinia graminis* – возбудитель линейной ржавчины злаков (рисунок 103). Распространен повсеместно – в Европе, Азии, Австралии, Африке, Америке. Поражение приводит к полеганию растений, снижается урожай зерна. Недобор урожая может составлять 60–70 %. Теплая зима способствует сохранению инфекции в почве, на соломе. Развитию болезни способствуют росы, дожди. Наиболее эффективным методом борьбы с заболеванием считается выведение или подбор устойчивых сортов.

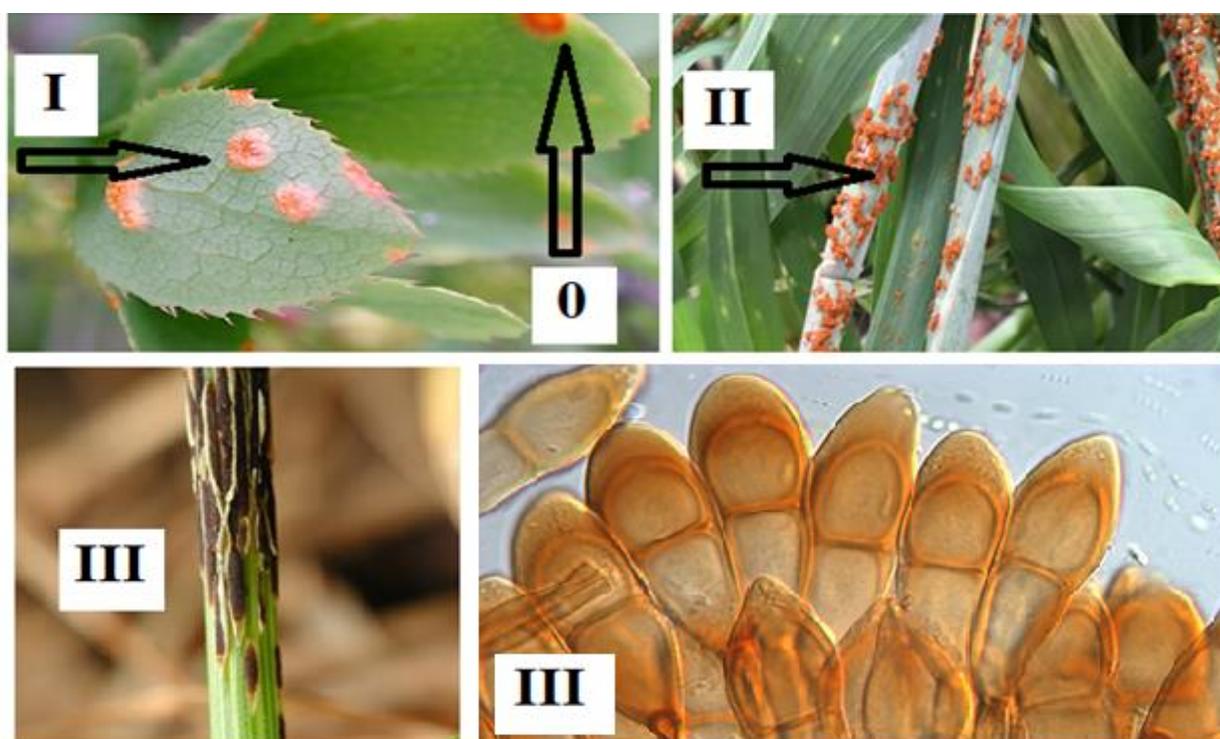


Рисунок 103 – Стадии развития ржавчинного гриба *Puccinia graminis* [68]

▲ *Melampsorella caryophyllacearum* – возбудитель болезни: ржавчинный рак пихты (рисунок 104). Разнохозяйный вид с полным циклом развития. Растения-хозяева: пихта (I) и растения сем. гвоздичные (II, III). Ведьмины метлы (эцидиальная стадия) могут жить до 20 лет. Из ветвей грибница проникает в ствол, камбий отмирает, образуется опухоль с трещинами, через которые проникают грибы, вызывающие гниль древесины, и насекомые – стволовые вредители. Урединии и телии образуются на звездчатке *Stellaria*, ясколке *Cerastium* и др.

▲ *Gymnosporangium cornutum* – возбудитель болезни: ржавчина рябины и можжевельника (см. рисунок 104). В Пермском крае обнаруживается только эциостадия, а уредо- и телиоспороношения, развивающиеся на можжевельнике, пока не обнаружены.



Рисунок 104 – Эцидиальные стадии ржавчинных грибов: 1 – *Melampsorella caryophyllacearum* (на пихте); 2 – *Gymnosporangium cornutum* (на рябине)

### ▲ КЛАСС *USTILAGINOMYCETES* – УСТИЛАГИНОМИЦЕТЫ (рисунок 105)

*Ustilago avenae* – возбудитель пыльной головни овса. Поражаются соцветия, мицелий зимует не в зародыше, а в оболочках зерновки.

*Ustilago tritici* – возбудитель пыльной головни пшеницы. Поражаются соцветия, которые от массы устоспор выглядят как обожженные. Споры прорастают без периода покоя. Гриб зимует в зародыше зерновки в виде мицелия.

*Ustilago maydis* – возбудитель пузырчатой головни кукурузы. Заражение местное, многократное. Гриб поражает различные органы растения: соцветия, молодые междоузлия. Телиоспоры прорастают без периода. Зимует в виде устоспор в галлах, которые съедобны в молодом состоянии. В Мексике используется как деликатес.

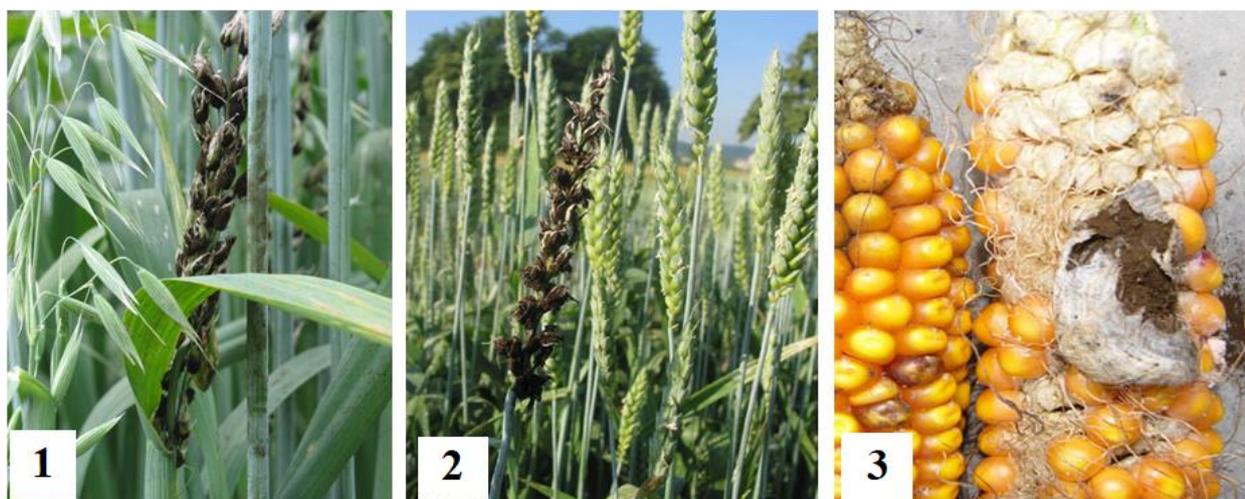


Рисунок 105 – Головнёвые грибы: 1 – *Ustilago avenae* – возбудитель пыльной головни овса; 2 – *Ustilago tritici* – возбудитель пыльной головни пшеницы; 3 – *Ustilago maydis* – возбудитель пузырчатой головни кукурузы [46]

### КЛАСС *EXOBASIDIOMYCETES* – ЭКЗОБАЗИДИОМИЦЕТЫ

▲ *Tilletia laevis* – возбудитель твердой (вонючей) головни пшеницы (рисунок 106). Заражение происходит в период прорастания. Перезимовка в виде телиоспор, находящихся в почве, на поверхности зараженных зерновок.

## КЛАСС MICROBOTRYOMYCETES – МИКРОБОТРИОМИЦЕТЫ

▲ *Microbotryum violaceum* – возбудитель пыльной головни гвоздичных. У дрёмы белой, двудомного растения, в мужских цветках вместо пыльцы в пыльниках образуются устоспоры. В женских цветках происходят интересные метаморфозы. Цветки внешне выглядят как обоеполые, так как гриб стимулирует развитие тычинок, а пестик недоразвивается, семена не образуются. Однако вместо пыльцы в пыльниках также формируются головневые споры (рисунок 106).



Рисунок 106 – Паразитические грибы (головнёвоподобные): 1 – *Tilletia laevis* (пораженные зерновки); 2 – *Microbotryum violaceum* (поражённые женские цветки дрёмы белой)

### 7.6. ТЕМА: ЗНАКОМСТВО С ПРЕДСТАВИТЕЛЯМИ FUNGI (ГРУППА ЛИШАЙНИКИ (ЛИХЕНИЗИРОВАННЫЕ ГРИБЫ))

#### ГРУППА ЛИШАЙНИКИ (ЛИХЕНИЗИРОВАННЫЕ ГРИБЫ)

### ОТДЕЛ ASCOMYCOTA – АСКОМИКОТА (СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ)

#### I. Типы апотециев

Зарисовать типы апотециев (см. рисунок 106), отметить леканоровые (со слоевищным краем), лецидеевые (с собственным краем) и биаторовые апотеции. На рисунках подписать тип апотеция, отметить: 1) слоевищный край, 2) эксципул, 3) эпитеций, 4) гимениальный слой, 5) гипотеций. Привести примеры.

II. Представители родов: 1) *Lecanora* – леканора, 2) *Mycoblastus* – микобластус, 3) *Bacidia* – бацидия.



Рисунок 107 – типы апотециев [20]

#### III. Характеристика некоторых видов лишайников

Рассмотреть образцы лишайников, зарисовать, отметить апотеции (при наличии). Определить тип таллома, указать принадлежность к экологической группе. Занести данные в таблицу.

Класс *Lecanoromycetes* – леканоромицеты

Порядок *Rhizocarpales* – ризокарпальные

▲ Сем. *Rhizocarpaceae* – ризокарповые, *Rhizocarpon geographicum* – ризокарпон географический.

Порядок *Lecanorales* – леканоральные

▲ Сем. *Parmeliaceae* – пармелиевые. *Bryopogon sp.* (= *Bryoria sp.*) – бриопогон. *Usnea sp.* – уснея. *Evernia sp.* – эверния. *Hypogymnia physodes* – гипогимния вздутая. *Parmelia sulcata* – пармелия бороздчатая. *Vulpicida pinastri* – вульпицида сосновая. *Cornicularia islandica* (= *Cetraria islandica*) – корникулария исландская, «исландский мох».

▲ Сем. *Cladoniaceae* – кладониевые. *Cladonia cornuta* – кладония острая. *Cladonia deformis* – кладония бесформенная. *Cladonia gracilis* – кладония грациозная. *Cladonia pyxidata* – кладония крыночковидная. *Cladonia pyxidata* – кладония крыночковидная. *Cladonia rangiferina* – кладония оленья. *Cladonia stellaris* – кладония звездчатая (альпийская).

Порядок *Peltigerales* – пельтигеральные

▲ Сем. *Peltigeraceae* – пельтигеровые. *Lobaria pulmonaria* – лобария лёгочная. *Peltigera canina* – пельтигера собачья; *Lichen aphthosus* (= *Peltigera aphthosa*) – лихен пупырчатый (=пельтигера пупырчатая)

Порядок *Teloschistales* – телосхистальные

▲ Сем. *Teloschistaceae* – телосхистовые. *Xanthoria parietina* – ксантория (стенная золотянка).

Класс *Dothideomycetes* – дотидеомицеты

Порядок *Patellariales* – пателлариальные

▲ Сем. *Patellariaceae* – пателлариевые. *Patellaria foliacea var. arbuscula* (= *Cladonia arbuscula*) – пателлария (кладония) лесная.

Таблица 5 – Типы слоевищ и разнообразие экологических групп лишайников

Виды (или роды) лишайников	Таллом	Экологическая группа			
		Эпилитные	Эпигейные	Эпиксильные	Эпифитные
<i>Bryopogon sp.</i> (= <i>Bryoria sp.</i> ) – бриопогон					
<i>Cladonia sp.</i> – кладония					
<i>Cornicularia islandica</i> (= <i>Cetraria islandica</i> ) – корникулария исландская, «исландский мох»					
<i>Evernia prunastri</i> – эверния сливовая					
<i>Hypogymnia physodes</i> – гипогимния вздутая					
<i>Lichen aphthosus</i> (= <i>Peltigera aphthosa</i> ) – лихен пупырчатый (=пельтигера пупырчатая)					
<i>Lobaria pulmonaria</i> – лобария лёгочная					
<i>Parmelia sulcata</i> – пармелия бороздчатая					
<i>Patellaria foliacea var. arbuscula</i> (= <i>Cladonia arbuscula</i> ) – пателлария (кладония) лесная					
<i>Peltigera canina</i> – пельтигера собачья					
<i>Rhizocarpon geographicum</i> – ризокарпон географический					
<i>Usnea sp.</i> – уснея					
<i>Vulpicida pinastri</i> – вульпицида сосновая					
<i>Xanthoria parietina</i> – ксантория (стенная золотянка)					

### III. Способы вегетативного размножения лишайников

1. Размножение соредиями. Рассмотреть и отметить: 1) скопление соредий – сорали; 2) отдельные соредии; 3) губовидные сорали на слоевище *Hypogymnia physodes* – гипогимния вздутая.
2. Размножение изидиями. Рассмотреть и отметить изидии на слоевище *Parmelia sulcata* – пармелия бороздчатая.

### IV. Анатомические типы слоевищ лишайников

1. Рассмотреть препарат среза гомеомерного слоевища (*Leptogium* – лептогиум). Зарисовать, на рисунке отметить: 1) клетки водорослей, 2) гифы гриба.
2. Рассмотреть препарат среза гетеромерного слоевища (*Peltigera* – пельтигера). Зарисовать, на рисунке отметить: 1) верхняя кора, 2) зона водорослей, 3) сердцевина, 4) нижняя кора, 5) ризины.

### Вопросы для самоконтроля

1. Общая характеристика группы – лишенизированные грибы.
2. Взаимоотношения гриба и водоросли в талломе лишайника, их таксономический состав.
3. Размножение микобионта лишайника.
4. Размножение фотобионта лишайника.
5. Размножение лишайника как единого организма.
6. Типы морфологического строения талломов лишенизированных грибов.
7. Типы анатомического строения талломов лишенизированных грибов.
8. Значение лишайников в природе и для человека.

## ИНФОРМАЦИОННЫЕ МАТЕРИАЛЫ

### ЦАРСТВО ГРИБЫ – FUNGI (MYCOTA)

#### ОТДЕЛ ASCOMYCOTA – АСКОМИКОТА

### Характеристика некоторых видов лишайников

#### 1. Ризокарпальные и леканоральные лишайники (рисунок 108)

▲ *Rhizocarpon geographicum* – ризокарпон географический. Встречается на каменистых субстратах.

▲ *Bryopogon sp.* (= *Bryoria sp.*) – бриопогон. Таллом разнообразной окраски, вплоть до черной. Свисающие талломы обитают обычно на ветвях хвойных деревьев.

▲ *Usnea sp.* – уснея. Отличительная особенность – наличие в центре слоевища прочного стержня из гиф. Растет на деревьях. Виды рода известны под названием «бородачи», так как имеют таллом, свисающий в виде нитей. Талломы, содержащие усниновую кислоту, используются как сырье для получения антибактериальных препаратов.

▲ *Evernia sp.* – эверния. На слоевище обильно развиваются сорали с соредиями, апотеции формируются редко. Обитает на коре деревьев. Под названием «дубовый мох» используют для изготовления спиртового экстракта – фиксатора запаха, необходимого в парфюмерной промышленности при создании духов. Получен препарат «Эвазин», обладающий антимикробными свойствами.

▲ *Hypogymnia physodes* – гипогимния вздутая. Обитает на деревьях.

▲ *Parmelia sulcata* – пармелия бороздчатая. Обитает на деревьях.

▲ *Vulpicida pinastri* – вальпицида сосновая. Растет на коре деревьев.

▲ *Cornicularia islandica* (*Cetraria islandica*) – корникулария исландская, «исландский мох». Встречается чаще всего на почве в сосновых лесах. Используется в народной медицине при легочных заболеваниях, обладает антибиотическими свойствами.

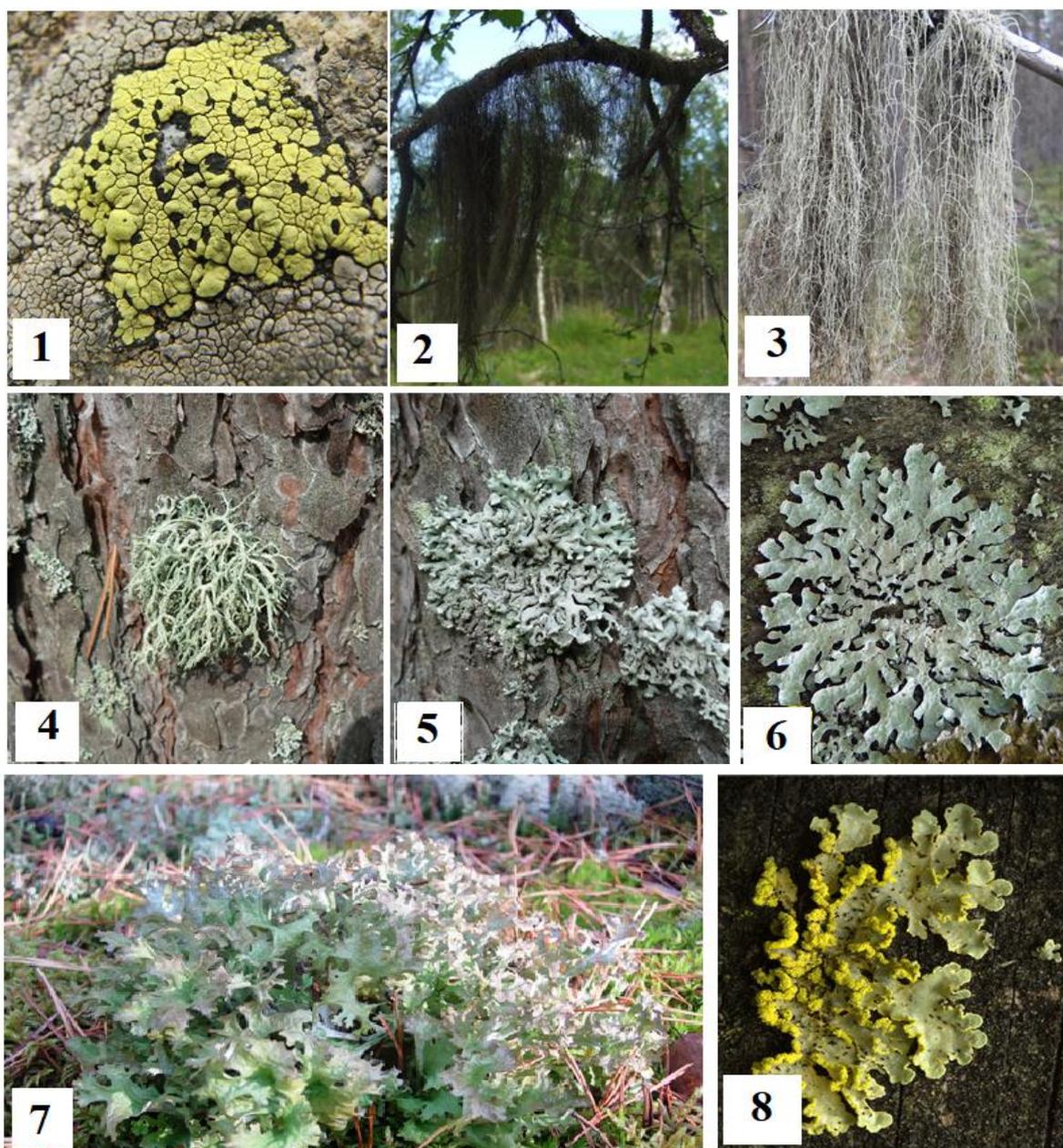


Рисунок 108 – Ризокарпальные и леканоральные лишайники: 1 – *Rhizocarpon geographicum* – ризокарпон географический; 2 – *Bryopogon sp.* (= *Bryoria sp.*) – бриопогон; 3 – *Usnea sp.* – уснея [67]; 4 – *Evernia sp.* – эверния; 5 – *Hypogymnia physodes* – гипогимния вздутая; 6 – *Parmelia sulcata* – пармелия бороздчатая; 7 – *Vulpicida pinastri* – вульпицида сосновая; 8 – *Cornicularia islandica* (*Cetraria islandica*) – корникулария исландская, «исландский мох»

## 2. Леканоральные лишайники рода *Cladonia* (рисунок 109)

▲ *Cladonia cornuta* – кладония острая. Обитает на почве, коре деревьев. Подеции заострённые, с чешуйками.

▲ *Cladonia deformis* – кладония бесформенная. Обитает на почве, коре деревьев. Подеции с апотециями красного цвета.

▲ *Cladonia gracilis* – кладония грациозная. Обитает на почве, коре деревьев. Апотеции коричневого цвета.

▲ *Cladonia pyxidata* – кладония крыночковвидная. Обитает на почве, апотеции коричневого цвета.

▲ *Cladonia rangiferina* – кладония оленья. Обитает на песчаной почве в сосновых лесах. Подеции в массе сероватого цвета, верхушки загнуты в одну сторону. апотеции коричневого цвета.

▲ *Cladonia stellaris* – кладония звездчатая (альпийская). Обитает на песчаной почве в сосновых лесах. Внешне хорошо отличаются от других видов этого рода, так как подеции производят впечатление «подстриженного куста».



Рисунок 109 – Леканоральные лишайники рода *Cladonia* – кладония: 1 – *C. cornuta* – к. острая, 2 – *C. deformis* – к. бесформенная [51], 3 – *C. gracilis* – к. грациозная, 4 – *C. pyxidata* – к. крыночковидная, 5 – *C. rangiferina* – к. оленья, 6 – *C. stellaris* – к. звездчатая

### 3. Пельтигеральные, телосхистальные, пателлариальные лишайники (рисунок 110)

▲ *Lobaria pulmonaria* – лобария лёгочная. Обитает на деревьях.

▲ *Peltigera canina* – пельтигера собачья. Растет на почве.

▲ *Lichen aphthosus* (= *Peltigera aphthosa*) – лишай пупырчатый (=пельтигера пупырчатая)

▲ *Xanthoria parietina* – ксантория (стенная золотянка), встречается на коре деревьев, обработанной древесине. Устойчива к загрязнению воздуха, поэтому встречается в городских условиях.

▲ *Patellaria foliacea* var. *arbuscula* (= *Cladonia arbuscula*) – пателлария (кладония) лесная.



Рисунок 110 – Пельтигеральные, телосхистальные, пателлариальные лишайники: 1 – *Lobaria pulmonaria* – лобария лёгочная; 2 – *Peltigera canina* – пельтигера собачья; 3 – *Lichen apthosus* (= *Peltigera apthosa*) – лихен пупырчатый (=пельтигера пупырчатая); 4 – *Xanthoria parietina* – ксантория (стенная золотянка); 5 – *Patellaria foliacea* var. *arbuscula* (= *Cladonia arbuscula*) – пателлария (кладония) лесная

## 7.7. ТЕМА: ЗНАКОМСТВО С ПРЕДСТАВИТЕЛЯМИ ЦАРСТВА *PROTOZOA*

### 1. Знакомство с представителями.

### 2. Контрольное мероприятие – тест по пройденному материалу.

## ЦАРСТВО *PROTOZOA* – ПРОТОЗОА

### ОТДЕЛ *МУХОМУСОТА* – МИКСОМИКОТА

#### ▲ *Lycogala epidendrum* – ликогала древесинная

1. Зарисовать внешний вид. Отметить эталии.

2. Сделать препарат, рассмотреть. Зарисовать, на рисунке отметить:

1) псевдокапиллиций, 2) споры.

#### ▲ *Stemonitis* sp. – стемонитис

1. Зарисовать внешний вид, отметить спорангии.

2. Рассмотреть готовый препарат. Зарисовать, на рисунке отметить: 1) колонка, 2) капиллиций, 3) споры.

▲ *Didymium* sp. – дидимий. Зарисовать, на рисунке отметить спорангии.

▲ *Leocarpus* sp. – леокарпус. Зарисовать, на рисунке отметить спорангии.

## ОТДЕЛ *PLASMODIOPHOROMYCOTA* – ПЛАЗМОДИОФРОМИКОТА

Класс *Plasmodiophoromycetes* – плазмодиофоромицеты

### ▲ *Plasmodiophora brassicae* – плазмодиофора капустная

1. Зарисовать внешний вид корневой системы капусты. Отметить корни, пораженные плазмодиофорой.

### ▲ *Spongospora solani* – спонгоспора паслёновая

**Рассмотреть муляж** клубня картофеля, пораженного спонгоспорой пасленовой. Зарисовать, отметить поражение.

### Вопросы для самоконтроля

1. Как устроено и как развивается вегетативное тело миксомицетов?
2. Какими внешними стимулами направляется движение плазмодия?
3. Как размножаются сапротрофные миксомицеты?
4. Каковы строение и функции капиллиция?
5. Как размножаются плазмодиофоромицеты (на примере плазмодиофоры капустной спонгоспоры пасленовой)? Назовите меры борьбы с капустной килой и порошистой паршой картофеля.

### Контрольное мероприятие – тест по пройденному материалу

## ИНФОРМАЦИОННЫЕ МАТЕРИАЛЫ ЦАРСТВО *PROTOZOA* – ПРОТОЗОА

### ОТДЕЛ *MUCHOMYCOTA* – МИКСОМИКОТА

▲ *Lycogala epidendrum* – ликогала древесинная (рисунок 111). Народное название гриба – «волчье вымя», «волчье молоко». Встречается повсюду на пнях, древесных остатках. Плазмодий ярко окрашен, кораллово-красного цвета. Спороношение в виде эталий с гладкой оболочкой красно-розового цвета. Содержимое такого же цвета, слизистое. По мере созревания эталии становятся буровато-серыми. Наверху образуется отверстие, через которое высыпаются споры, что напоминает маленькие дождевики примерно 1 см в диаметре.

▲ *Stemonitis sp.* – стемонитис (см. рисунок 111). Плазмодий тонкий, прозрачный. Спорангии вытянутые, на ножке, которая образует внутри них колонку. Перидий быстро исчезает, обнажается капиллиций без извести, похожий на ажурные перышки коричневого цвета. Встречается на гнилой древесине и других отмерших растительных остатках.

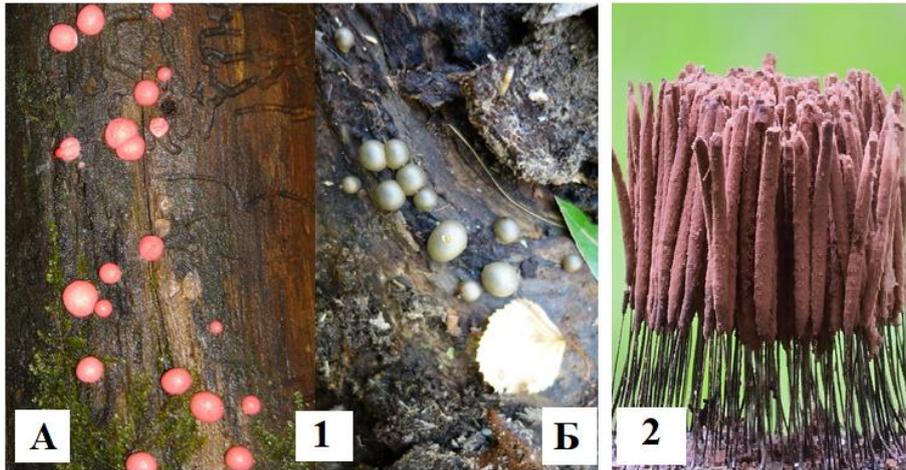


Рисунок 111 – Отдел *Мухомycota*: 1 – *Lycopala epidendrum* – ликогала древесинная (А – молодые эталии; Б – зрелые эталии); 2 – *Stemonitis sp.* – стемонитис, внешний вид спороношения

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Азбукина З. М., Каратыгин И. В. Определитель грибов России. Порядок Головнёвые (семейство Тиллециевые). Вып. 2. СПб: Наука, 1995. 262 с.
2. Багирова С. Ф. *Phytophthora*: диагностика, идентификация, таксономическое положение и классификация // Новое в систематике и номенклатуре грибов / под ред. Ю. Т. Дьякова, Ю. В. Сергеева. М.: «Национальная академия микологии»; «Медицина для всех», 2003. С. 71–105.
3. Беккер З. Э. Физиология грибов и их практическое использование. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1963. 269 с.
4. Белякова Г. А., Дьяков Ю. Т., Тарасов К. Л. Ботаника: в 4 т. Т.1. Водоросли и грибы: учебник для студ. высш. учеб. заведений. М.: Академия, 2006. 320 с.
5. Бондарцева М.А. Определитель грибов России. Порядок Афиллофоровые. Вып. 2. СПб: Наука, 1998. 391 с.
6. Ботаника: в 4 т. Т. 1. Водоросли и грибы: учебник для студ. высших учеб. заведений / Г.А. Белякова, Ю.Т. Дьяков, К.Л. Тарасов. М.: Академия, 2006. 320 с.
7. Ботаника: в 4 т. Т. 2. Водоросли и грибы: учебник для студ. высших учеб. заведений / Г.А. Белякова, Ю.Т. Дьяков, К.Л. Тарасов. М.: Академия, 2006. 320 с.
8. Ботаника: Курс альгологии и микологии: учебник / под ред. Ю. Т. Дьякова. М.: Изд-во МГУ, 2007. 559 с.
9. Булах Е. М. Грибы – источник жизненной силы. Владивосток: Русский остров, 2001. 64 с.
10. Бурова Л. Г. Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 221 с.
11. Всё о бегониях и не только... URL: <https://all-begonias-tamaravn.blogspot.com>.
12. Гарибова Л. В. В царстве грибов. М.: Лесная промышленность, 1982. 191 с.
13. Гарибова Л. В. Основы микологии: морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов: учеб. пособие. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 220 с.
14. Гриб решеточник красный. URL: <https://datchnik.ru>
15. Жизнь растений. В 6 т. Т. 2. Грибы. М.: Просвещение, 1976. 479 с.
16. Заварзин А. А., Гимельбрант Д. Е., Алексеева Н. М. Лишайники. СПб.: Геликон-Пресс, 2000. 146 с.
17. Каратыгин И. В. Проблемы макросистематики грибов // Микол. и фитопатол., 1999. Т. 33, вып. 3. С. 150–165.
18. Каратыгин И. В. Коэволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 118 с.
19. Кудряшева З. Н. Микология с основами фитопатологии. Минск: Высшая школа, 1968. 283 с.
20. Курс низших растений: учебник для студентов ун-тов / под ред. М. В. Горленко. М.: Высшая школа, 1981. 504 с.
21. Кусакин О. Г., Дроздов А. Л. Филема органического мира. Ч. 2. Procaryota, Eucaryota: Microsporobiontes, Archaeomonadobiontes, Euglenobiontes, Muxobiontes, Rhodobiontes, Alveolates, Heterokontes. СПб.: Наука. 1997. 381 с.
22. Кутафьева Н. П. Морфология грибов: учеб. пособие. 2-е изд., испр. и доп. Новосибирск: Сиб. унив. изд-во, 2003. 215 с.
23. Лизурус Гарднера (*Lysurus gardneri*): фото и описание. URL: <https://wikigrib.ru>.
24. Литвинов М. А. Определитель микроскопических почвенных грибов. Л.: Наука, 1967. 302 с.
25. Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир, 1983. 351 с.
26. Международный кодекс ботанической номенклатуры. Л.: Наука, 1980. 282 с.
27. Мюллер Э. Микология: пер. с нем. М.: Мир, 1995. 343 с.
28. Новожилов Ю. К. Определитель грибов СССР. Отдел Слизевики. Вып. 1. СПб.: Наука, 1993. 288 с.
29. ООО «Унипак-Юг». URL: <https://unipack-ug.ru>.

30. Переведенцева Л. Г. Микология: грибы и грибоподобные организмы: учебник. Пермь: Перм. гос. ун-т, 2009. 199 с.
31. Переведенцева Л. Г. Грибы лесов и зелёных насаждений города Перми: монография. Пермь: Астер, 2021. 264 с.
32. Порядок Сапролегниевые (Saprolegniales). URL: <https://dic.academic.ru>.
33. Рейвн П. Современная ботаника: в 2 т. Т. 1: пер. с англ. М.: Мир, 1990. 348 с.
34. Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 231 с.
35. Соколова Э. С., Семенкова И. Г. Лесная фитопатология. М.: Лесная промышленность, 1981. 312 с.
36. Сосин П. Е. Определитель гастеромицетов СССР. Л.: Наука, 1973. 164 с.
37. Справочник миколога и грибника / И. А. Дудка, С. П. Вассер. Киев: Наукова думка, 1987. 535 с.
38. Тахтаджян А. Л. Система органического мира // БСЭ. 1976. Т.23. С. 466–468.
39. Фитофтора на картофеле: признаки заболевания. URL: <https://2sotki.ru>.
40. Хоуксворт Д. Л. Общее количество грибов, их значение в функционировании экосистем, сохранение и значение для человека // Микология и фитопатология. 1991. Т. 26, вып. 2. С. 152–166.
41. Цезарский гриб (Мухомор цезаря) (*Amanita caesarea*). URL: <https://sdelai-lestnicu.ru>.
42. Частухин В. Я., Николаевская М. А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л.: Наука, 1969. 325 с.
43. Черепанова Н. П. Систематика грибов: учеб. пособие. 2-е изд. СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2005. 344 с.
44. Шкараба Е. М., Селиванов А. Е. Использование лишайников в качестве индикаторов загрязнения окружающей среды. Пермь: Изд-во ПГПУ, 2001. 117 с.
45. Adl S.M., Simpson A.G., Lane C.E., Lukes J., Bass D. [et al.] Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes // Journal of Eukaryotic Microbiology. 2019. Vol. 66. P. 4–119.
46. Biolib. URL: <https://www.biolib.cz>.
47. Botany 201 Laboratory, Chytridiomycota. URL: <https://www1.biologie.uni-hamburg.de>.
48. Bridal Veil (*Phallus indusiatus*) fungi by ConnieKerr Red. URL: <https://redbubble.com>.
49. Career-MGIMO/Public blog. URL: <https://career.mgimo.ru>
50. Cavalier-Smith T. A revised six-kingdom system of life // Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society. 1998. Vol. 73. P. 7–76.
51. Cladonia. URL: <https://esamba.bo.bg.ut.ee>
52. *Claviceps purpurea* = Ergot de seigle. URL: <https://pharmanatur.com/>
53. Dermek P., Lizoň P. Malý atlas húb. Bratislava: Slovenské pedagogické nakladateľstvo, 1980. 548 S.
54. *Didymium bahiense*. URL: <https://schleimpilze.com>.
55. Discover Life <https://www.discoverlife.org>.
56. Domsadok. URL: <https://domsadok.ru>.
57. Family Saprolegniaceae. URL: <https://fishbiosystem.ru>.
58. Images from the "Seaweed Web". URL: <https://Virtualherbarium.org>.
59. Kindredkitchen. URL: <https://www.kindredkitchen.ca>.
60. Koppert US Twitterissä: "Gray mold (*Botryotinia fuckeliana*). URL: <https://twitter.com>.
61. Levedura - Fungos - InfoEscola. URL: <https://infoescola.com>.
62. *Monilinia fructigena* Honey. URL: <https://botany.cz>.
63. MycoBank Database. URL: <http://www.mycobank.org>.
64. Mycology Online. URL: <https://mycology.adelaide.edu.au>.
65. Mykologie Pilzkunde / hrsg. Von Heinrich Dörfelt. 1. Aufl. – Leipzig: Bibliographisches institut, 1988. 432 S.

66. Physarum cinereum. URL: <https://hiddenforest.co.nz>.
67. Plantarium. URL: <https://www.plantarium.ru>.
68. Rust Fungi of Australia. URL: <https://collections.daff.qld.gov.au>.
69. Sēnes, kas izraisa augu slimības. URL: <https://eurensa.lu.lv>.
70. Silberohr, Tremella – 100%-iger Extrakt Superiorherbs. URL: <https://superionherbs.de>.
71. The Complete Guide to Fish Fungus Fishkeeping World URL: <https://Fishkeepingworld.com>.
72. Tobacco Blue Mold Confirmed in NC NC State Extension URL: <https://plantpathology.ces.ncsu.edu>.
73. Top 10 Types of Fungus with the Most Significant Impact on Human History. URL: <https://top-10-list.org>.
74. Urania Pflanzenreich. Niedere Pflanzen. Leipzig, Jena, Berlin: Urania-Verlag, 1974. 501 S.
75. Whittaker, Robert H. New conspectus of kingdoms or organisms // Science. 1969. Vol. 163. P. 150–160.
76. Wikimedia Commons. URL: <https://commons.wikimedia.org>.

**ПРИЛОЖЕНИЕ**

Система грибов и грибоподобных организмов (сокращённый вариант) по: [Mycobank.org](http://Mycobank.org)

<b>Царство <i>Protozoa</i> – простейшие животные</b>		
<b>Отделы</b>	<b>Основные классы</b>	<b>Порядки</b>
<i>Mухомycota</i> – миксомикота (слизевики)	?	<i>Liceales, Physarales, Trichiales</i> и др.
<i>Plasmodiophoromycota</i> – плазмодиофоромицота (паразитические слизевики)	<i>Plasmodiophoromycetes</i> – Плазмодиофоромицеты	<i>Plasmodiophorales</i> и др.
<b>Царство <i>Chromista</i> – хромисты</b>		
<i>Оомycota</i> – оомицота	<i>Oomycetes</i> – оомицеты	<i>Myzocytiopsidales</i> – мизоцитиопсидальные, <i>Peronosporales</i> – пероноспоральные, <i>Pythiales</i> – питиальные, <i>Pontismatales</i> – понтисматальные, <i>Saprolegniales</i> – сапролегниальные
<b>Царство <i>Fungi (Mycota)</i> – грибы</b>		
<b>Отдел <i>Chytridiomycota</i> – хитридиомицота</b>		
<b>Классы</b>	<b>Порядки</b>	<b>Семейства, роды</b>
<i>Chytridiomycetes</i> – хитридиомицеты	<i>Chytridiales</i> – хитридиальные	<i>Chytridiaceae</i> – хитридиевые: <i>Chytridium</i> – хитридий
<i>Rhizophyidiomycetes</i> – ризофидиомицеты	<i>Rhizophydiales</i> – ризофидиальные	<i>Globomycetaceae</i> – глобомицетовые: <i>Globomyces</i> – глобомицес
<i>Synchytriomycetes</i> – синхитриомицеты	<i>Sinchytriales</i> – синхитриальные	<i>Synchytriaceae</i> – синхитриевые: <i>Synchytrium</i> – синхитрий
<b>Отдел <i>Olpidiomycota</i> – ольпидиомицота</b>		
<i>Olpidiomycetes</i> – ольпидиомицеты	<i>Olpidiales</i> – ольпидиальные и др.	<i>Olpidiaceae</i> – ольпидиевые: <i>Olpidium</i> – ольпидий
<b>Отдел <i>Mucoromycota (=Zygomycota)</i> – мукоромикота (=зигомикота)</b>		
<i>Endogonomycetes</i> – эндогономицеты	<i>Endogonales</i> – эндогональные	<i>Endogonaceae</i> – эндогоновые: <i>Endogone</i> – эндогоне
<i>Mucoromycetes</i> (=Zygomycetes) – мукоромицеты (=зигомицеты)	<i>Mucorales</i> – мукоральные	<i>Mucoraceae</i> – мукоровые: <i>Mucor</i> – мукор, <i>Rhizopus</i> – ризопус, <i>Spinellus</i> – спинеллюс
		<i>Cunninghamellaceae</i> – куннингамеллиевые: <i>Absidia</i> – абсидия, <i>Cunninghamella</i> – куннингамеллия
		<i>Lichtheimiaceae</i> – лихтеймиевые: <i>Lichtheimia</i> – лихтеймия, <i>Rhizomucor</i> – ризомукор
		<i>Pilobolaceae</i> – пилоболусовые: <i>Pilobolus</i> – пилоболус
		<i>Thamnidaceae</i> – тамнидиевые: <i>Thamnidium</i> – тамнидий
<b>Отдел <i>Entomophthoromycota</i> – энтомофторомикота</b>		
<i>Entomophthoromycetes</i> – энтомофторомицеты	<i>Entomophthorales</i> – энтомофторальные	<i>Entomophthoraceae</i> – энтомофторовые: <i>Entomophthora</i> – энтомофтора
<b>Отдел <i>Glomeromycota</i> – гломеромикота</b>		
<i>Glomeromycetes</i> – гломеромицеты	<i>Glomerales</i> – гломеральные	<i>Glomeraceae</i> – гломеровые: <i>Glomus</i> – гломуc

<b>Отдел <i>Ascomycota</i> – аскомикота (сумчатые грибы), в том числе лишайники (лихенизированные грибы)</b>		
<i>Dothideomycetes</i> – доти-деомицеты	<i>Patellariales</i> – пателларiales	<i>Patellariaceae</i> – пателлариевые: <i>Patellaria</i> – пателлария
<i>Eurotiomycetes</i> – эуроциомицеты, плектомицеты	<i>Eurotiales</i> – эуроциальные	<i>Aspergillaceae</i> – аспергилловые: <i>Aspergillus</i> – аспергилл, <i>Penicillium</i> – пеницилл <i>Trichocomaceae</i> – трихокомовые: <i>Emericella</i> – эмерицелла, <i>Eurotium</i> – эуроциум, <i>Talaromyces</i> – таларомицес
	<i>Elaphomycetales</i> – элафомицетальные	<i>Elaphomycetaceae</i> – элафомицетовые: <i>Elaphomyces</i> – олений трюфель
<i>Lecanoromycetes</i> – леканоромицеты	<i>Lecanorales</i> – леканоральные	<i>Parmeliaceae</i> – пармелиевые: <i>Bryopogon</i> , <i>Cornicularia</i> – корникулария, <i>Evernia</i> – эверния, <i>Hypogymnia</i> – гипогимния, <i>Parmelia</i> – пармелия, <i>Usnea sp.</i> – уснея, <i>Vulpicida</i> – вульпицида <i>Cladoniaceae</i> – кладониевые: <i>Cladonia</i> – кладония
	<i>Peltigerales</i> – пельтигеральные	<i>Peltigeraceae</i> – пельтигеровые: <i>Lobaria</i> – лобария, <i>Peltigera</i> – пельтигера
	<i>Rhizocarpales</i> – ризокарпальные	<i>Rhizocarpaceae</i> – ризокарповые: <i>Rhizocarpon</i> – ризокарпон
	<i>Teloschistales</i> – телосхистальные	<i>Teloschistaceae</i> – телосхистовые: <i>Xanthoria</i> – ксантория
<i>Leotiomycetes</i> – леоциомицеты	<i>Erysiphales</i> – эризифальные	<i>Erysiphaceae</i> – эризифовые: <i>Blumeria</i> – блюмерия, <i>Podosphaera</i> – подосфера
	<i>Helotiales</i> – гелоциальные	<i>Helotiaceae</i> – гелоциевые: <i>Bisporella</i> – биспорелла <i>Cudoniaceae</i> – кудониевые: <i>Cudonia</i> – кудония, <i>Spathularia</i> – спатулярия,
	<i>Rhytismatales</i> – ритизматальные	<i>Rhytismataceae</i> – ритизмовые: <i>Lophodermium</i> – лофодермий, <i>Rhytisma</i> – ритизма,
<i>Pezizomycetes</i> – пезизомицеты	<i>Pezizales</i> – пезизальные	<i>Discinaceae</i> – дисциновые: <i>Gyromitra</i> – гирумитра, строчок
		<i>Helvellaceae</i> – гелльвелловые: <i>Helvella</i> – гелльвелла, лопастик
		<i>Morchellaceae</i> – морхелловые, сморчковые: <i>Ptychoverpa</i> – сморчковая шапочка, <i>Morchella</i> – сморчок
		<i>Pezizaceae</i> – пезизиевые: <i>Legalia</i> – легалиана
		<i>Rhizinaceae</i> – ризиновые: <i>Rhizina</i> – ризина
		<i>Pyronemataceae</i> – пиронемовые: <i>Aleuria</i> – алеврия, <i>Humaria</i> – гумария, <i>Scutellinia</i> – скутеллиния, <i>Pyronema</i> – пиронема
		<i>Sarcosomataceae</i> – саркосомовые: <i>Sarcosoma</i> – саркосома
		<i>Tuberaceae</i> – трюфельевые: <i>Tuber</i> – трюфель
<i>Saccharomycetes</i> – сахаромицеты	<i>Saccharomycetales</i> – сахаромицетальные	<i>Saccharomycetaceae</i> – сахаромицетовые: <i>Saccharomyces</i> – сахаромицес
		<i>Saccharomycodaceae</i> – сахаромикодовые: <i>Saccharomycodes</i> – сахаромикодес
<i>Sordariomycetes</i> – сордариомицеты	<i>Hypocreales</i> – гипокреальные	<i>Nectriaceae</i> – нектриевые: <i>Nectria</i> – нектрия
		<i>Clavicipitaceae</i> – спорыньевые: <i>Claviceps</i> – спорынья, <i>Epichloë</i> – эпихлое
		<i>Cordycipitaceae</i> – кордициевые: <i>Cordyceps</i> – кордицепс
		<i>Ophiocordycipitaceae</i> – офиокордицепсевые: <i>Tolyposcladium</i> – толипокладий, <i>Ophiocordyceps</i> – офиокордицепс

	<i>Sordariales</i> – сордариальные	<i>Chaetomiaceae</i> – хэтомиевые: <i>Chaetomium</i> – хэтомий
<i>Taphrinomycetes</i> тафриномицеты	<i>Taphrinales</i> тафринальные	<i>Taphrinaceae</i> – тафриновые: <i>Taphrina</i> – тафрина
<b>Отдел <i>Basidiomycota</i> – базидиомикота, базидиальные грибы, в том числе лишенизированные грибы</b>		
<b>Класс <i>Agaricomycetes</i> – агарикомицеты</b>		
<b>Порядок</b>	<b>Семейства, роды</b>	
<i>Agaricales</i> – агарикальные	<i>Agaricaceae</i> – агариковые: <i>Agaricus</i> – шампиньон, <i>Battarrea</i> – баттарреа, <i>Chlorophyllum</i> – хлорофиллум, <i>Coprinus</i> – навозник, <i>Crucibulum</i> – круцибулум, <i>Cyathus</i> – циатус, бокальчик, <i>Leucoagaricus</i> – белошампиньон, <i>Macrolepiota</i> – гриб-зонтик, <i>Tulostoma</i> – тулостома	
	<i>Amanitaceae</i> – аманитовые, мухоморовые: <i>Amanita</i> – мухомор	
	<i>Cortinariaceae</i> – паутинниковые: <i>Cortinarius</i> – паутинник	
	<i>Inocybaceae</i> – волоконнищиевые: <i>Inocybe</i> – волоконница	
	<i>Lycoperdaceae</i> – ликопердальные, дождевиковые: <i>Calvatia</i> – головач, <i>Lycoperdon</i> – дождевик,	
	<i>Marasmiaceae</i> – марасмиевые: <i>Marasmius</i> – марасмий, негниючник	
	<i>Omphalotaceae</i> – омфалотовые: <i>Gymnopus</i> – гимнопус, <i>Mycetinis</i> – мицетинис	
	<i>Physalacriaceae</i> – физалакриевые: <i>Armillaria</i> – армиллярия, опенок, <i>Flammulina</i> – фламмулина	
	<i>Pleurotaceae</i> – плевротовые, вешенковые: <i>Pleurotus</i> – вешенка	
	<i>Pluteaceae</i> – плютеевые: <i>Pluteus</i> – плютей, <i>Volvariella</i> – вольвариелла	
	<i>Strophariaceae</i> – строфариевые: <i>Galerina</i> – галерина, <i>Huipholoma</i> – гифолома, <i>Kuehneromyces</i> – кюнеромицес, <i>Pholiota</i> – чешуйчатка, <i>Psilocybe</i> – псилоцибе, <i>Stropharia</i> – строфария	
	<i>Tricholomataceae</i> – трихоломовые, рядовковые: <i>Clitocybe</i> – говорушка, <i>Collybia</i> – коллибия, <i>Infundibulicybe</i> – инфундиклитосубе, <i>Lepista</i> – леписта, <i>Tricholoma</i> – рядовка	
<i>Auriculariales</i> – аурикулярные	<i>Auriculariaceae</i> – аурикулярные: <i>Auricularia</i> – аурикулярия,	
	<i>Exidiaceae</i> – эксидиевые: <i>Exidia</i> – эксидия, <i>Pseudohydnum</i> – псевдогиднум	
<i>Boletales</i> – болетальные, трубчатые	<i>Boletaceae</i> – болетовые: <i>Boletus</i> – болет, боровик, <i>Leccinum</i> – лекцин, обабок, <i>Rubroboletus</i> – руброболет, <i>Tylopilus</i> – тилопил, <i>Xerocomus</i> – моховик	
	<i>Gomphidiaceae</i> – гомфидиевые, мокруховые: <i>Gomphidius</i> – мокруха	
	<i>Hygrophoropsidaceae</i> – гигрофоропсидовые: <i>Hygrophoropsis</i> – гигрофороп	
	<i>Paxillaceae</i> – свиныховые: <i>Paxillus</i> – свинушка	
	<i>Serpulaceae</i> – серпулиевые: <i>Serpula</i> – серпула	
	<i>Suillaceae</i> – масленковые: <i>Boletinus</i> – решетник, <i>Suillus</i> – масленок	
	<i>Tapinellaceae</i> – тапинелловые: <i>Tapinella</i> – тапинелла	
<i>Cantharellales</i> – кантарелловые, лисичковые	<i>Cantharellaceae</i> – кантареллуловые: <i>Craterellus</i> – крацереллус, серая лисичка	
	<i>Hydnaceae</i> – гидновые, ежевиковые: <i>Cantharellus</i> – лисичка, <i>Clavulina</i> – клавулина, <i>Hydnum</i> – гиднум, ежевик	
<i>Gaeastrales</i> – геастральные	<i>Gaeastraceae</i> – геастровые: <i>Gaeastrum</i> – геаструм, земляная звезда	
<i>Gomphales</i> – гомфальные	<i>Gomphaceae</i> – гомфовые: <i>Clavariadelphus</i> – клавариаделфус, <i>Ramaria</i> – рамария, <i>Phaeoclavulina</i> – фэоклавулина	
<i>Hymenochaetales</i> – гименохетальные	<i>Hymenochaetaceae</i> – гименохетовые: <i>Inonotus</i> – инонотус, <i>Coltricia</i> – колтриция, <i>Phellinus</i> – феллину	
<i>Phallales</i> – фаллальные	<i>Phallaceae</i> – веселковые: <i>Lysurus</i> – лизурус, <i>Phallus</i> – фаллус, веселка	

	<i>Clathraceae</i> – клатрусовые: <i>Pseudocolus</i> – цветохвостник, <i>Clathrus</i> – решеточник
<i>Polyporales</i> – полипоральные	<i>Polyporaceae</i> – полипоровые, трутовиковые: <i>Fomes</i> – фомес, трутовик, <i>Ganoderma</i> – ганодерма, <i>Lenzites</i> – лензитес, <i>Polyporus</i> – полипорус, <i>Trametes</i> – траметес
	<i>Fomitopsidaceae</i> – фомитопсидовые: <i>Daedalea</i> – дэдаля, <i>Fomitopsis</i> – фомитопсис
	<i>Sparassidaceae</i> – спарассиевые: <i>Sparassis</i> – спарассис
<i>Russulales</i> – руссулальные, сыроежковые	<i>Auriscalpiaceae</i> – аурискальпиевые: <i>Auriscalpium</i> – аурискальпий, шишколюб
	<i>Bondarzewiaceae</i> – бондарциевые: <i>Heterobasidion</i> – гетеробазидион
	<i>Hericiaceae</i> – геричиевые: <i>Hericium</i> – гериций
	<i>Peniophoraceae</i> – пениофоровые: <i>Peniophora</i> – пениофора
<i>Thelephorales</i> – телефоральные	<i>Russulaceae</i> – сыроежковые: <i>Lactarius</i> – млечник, груздь, <i>Russula</i> – сыроежка
	<i>Bankeraceae</i> – банкеровые: <i>Phellodon</i> – феллодон, <i>Hydnellum</i> – гиднеллум, <i>Sarcodon</i> – саркодон
	<i>Thelephoraceae</i> – телефоровые: <i>Thelephora</i> – телефора
<b>Класс <i>Pucciniomycetes</i> – пукциномицеты, ржавчинные грибы</b>	
<i>Pucciniales</i> – пукциниальные, ржавчинные грибы	<i>Pucciniaceae</i> – пукциниевые: <i>Puccinia</i> – пукциния
	<i>Gymnosporangiaceae</i> – гимноспорангиевые: <i>Gymnosporangium</i> – гимноспорангиум
	<i>Melampsoraceae</i> – мелампсоровые: <i>Melampsora</i> – мелампсора
	<i>Pucciniastraceae</i> – пукциниастровые: <i>Pucciniastrum</i> – пукциниаструм, <i>Melampsorella</i> – мелампсорелла
<b>Класс <i>Ustilaginomycetes</i> – устилагиномицеты, головневые грибы</b>	
<i>Ustilaginales</i> устилагинальные, головневые грибы	<i>Ustilaginaceae</i> – устилагиновые (головнёвые грибы): <i>Ustilago</i> – устилаго
<i>Urocystidiales</i> – уроцистидиальные	<i>Urocystidiaceae</i> – уроцистидиевые: <i>Urocystis</i> – уроцистис
<b>Класс <i>Microbotryomycetes</i> – микроботриомицеты</b>	
<i>Microbotryales</i> – микроботриальные	<i>Microbotryaceae</i> – микроботриеые: <i>Microbotryum</i> – микроботрий
<b>Класс <i>Exobasidiomycetes</i> – экзобазидиомицеты</b>	
<i>Tilletiales</i> – тиллециальные	<i>Tilletiaceae</i> – тиллециевые (головнёвоподобные): <i>Tilletia</i> – тиллеция
<i>Exobasidiales</i> – экзобазидиальные грибы	<i>Exobasidiaceae</i> – экзобазидиальные: <i>Exobasidium</i> – экзобазидий
<b>Класс <i>Dacrymycetes</i> – дакримицеты</b>	
<i>Dacrymycetales</i> – дакримицетальные	<i>Dacrymycetaceae</i> – дакримицетовые: <i>Calocera</i> – калоцера
<b>Класс <i>Tremellomycetes</i> – тремелломицеты</b>	
<i>Tremellales</i> – дрожалковые грибы	<i>Tremellaceae</i> – тремелловые, дрожалковые: <i>Tremella</i> – тремелла, дрожалка

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ .....	3
1. СИСТЕМАТИКА И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ГРИБОВ .....	4
2. МЕСТО ГРИБОВ В СИСТЕМЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА .....	6
3. ЦАРСТВО ХРОМИСТА – <i>CHROMISTA</i> .....	9
4. ЦАРСТВО <i>MYCOTA</i> , <i>FUNGI</i> – ГРИБЫ .....	15
4.1. Отдел <i>Chytridiomycota</i> – хитридиомикота .....	29
4.2. Отдел <i>Olpidiomycota</i> – ольпидиомикота .....	33
4.3. Отдел <i>Mucoromycota</i> (= <i>Zygomycota</i> ) – мукоромикота (=зигомикота) .....	34
4.4. Отдел <i>Entomophthoromycota</i> – энтомофторомикота .....	37
4.5. Отдел <i>Glomeromycota</i> – гломеромикота .....	37
4.6. Отдел <i>Ascomycota</i> – аскомикота, сумчатые грибы .....	38
4.7. Отдел <i>Basidiomycota</i> – базидиомикота, базидиальные грибы .....	53
4.8. Лишайники (лихенизированные грибы) .....	94
5. ЦАРСТВО <i>PROTOZOA</i> .....	107
6. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ГРИБОВ И ГРИБОПОДОБНЫХ ОРГАНИЗМОВ ...	113
7. МАТЕРИАЛЫ К ЛАБОРАТОРНЫМ ЗАНЯТИЯМ .....	118
7.1. Тема: Знакомство с представителями ЦАРСТВ: <i>Chromista</i> (отдел <i>Oomycota</i> ), <i>FUNGI</i> (отделы: <i>Chytridiomycota</i> , <i>Olpidiomycota</i> , <i>Mucoromycota</i> , <i>Glomeromycota</i> ) .....	118
7.2. Тема: Знакомство с представителями царства <i>FUNGI</i> (отдел <i>Ascomycota</i> ) .....	124
7.3. Тема: Знакомство с представителями царства <i>FUNGI</i> (отдел <i>Basidiomycota</i> , афиллофороидные базидиомицеты) .....	131
7.4. Тема: Знакомство с представителями царства <i>FUNGI</i> (агарикоидные и гастероидные базидиомицеты) .....	141
7.5. Тема: Знакомство с представителями царства <i>FUNGI</i> (отдел <i>Basidiomycota</i> , классы: <i>Pucciniomycetes</i> , <i>Ustilaginomycetes</i> , <i>Exobasidiomycetes</i> , <i>Microbotryomycetes</i> ) .....	148
7.6. Тема: Знакомство с представителями <i>FUNGI</i> (группа Лишайники(лихенизированные грибы)).....	152
7.7. Тема: Знакомство с представителями царства <i>PROTOZOA</i> .....	157
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	160
ПРИЛОЖЕНИЕ. Система грибов и грибоподобных организмов (сокращенный вариант) по: <a href="http://Mycobank.org">Mycobank.org</a> .....	163

*Учебное издание*

**Переведенцева** Лидия Григорьевна

## **Микология**

Учебное пособие

Редактор *Е. И. Герман*

Корректор *А. М. Антонова*

Компьютерная вёрстка: *Л. Г. Переведенцева*

---

Объем данных 10,01 Мб

Подписано к использованию 25.02.2022

---

Размещено в открытом доступе

на сайте [www.psu.ru](http://www.psu.ru)

в разделе НАУКА / Электронные публикации

и в электронной мультимедийной библиотеке ELiS

Издательский центр

Пермского государственного

национального исследовательского университета

614068, г. Пермь, ул. Букирева, 15