

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО ОБРАЗОВАНИЮ  
Государственное образовательное учреждение высшего  
профессионального образования «Пермский государственный  
университет»

*Л. Г. Переведенцева*

**МИКОЛОГИЯ:**  
**Грибы и грибоподобные организмы**

Учебное пособие

Пермь 2009

УДК 582.28 (075.8)

ББК 28.591я73

П 27

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор кафедры микологии и альгологии  
Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова

*Л.В. Гарибова;*

кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники Пермского  
государственного педагогического университета *Е.М. Шкараба*

**Переведенцева Л.Г.**

П 27 Микология: грибы и грибоподобные организмы: учеб. пособие /  
Перм. гос. ун-т. – Пермь, 2009. – 199 с.: ил.

ISBN 978-5-7944-1270-3

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

Учебное пособие предназначено студентам биологического факультета (специальности 020201.65 – Биология и 020801.65 – Экология; направление 020200.62 – Биология) при изучении ими курса «Экология грибов», спецкурса «Микология».

**УДК 582.28 (075.8)**

**ББК 28.591я73**

Печатается по решению редакционно-издательского совета  
Пермского государственного университета

**ISBN 978-5-7944-1270-3**

© Переведенцева Л.Г., 2009

## ПРЕДИСЛОВИЕ

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

В пособии представлено довольно много иллюстраций из отечественной и зарубежной литературы. После названия рисунка в квадратных скобках указан номер используемого источника по прилагаемому списку литературы. Авторские рисунки и фотографии приведены без ссылок.

Пособие рассчитано на студентов, изучающих спецкурс «Микология», курс «Экология грибов». Материалы, изложенные в пособии, будут интересны студентам, изучающим микологию в рамках общеобразовательного курса ботаники, а также преподавателям вузов и школ.

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

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

## СТАНОВЛЕНИЕ И РАЗВИТИЕ МИКОЛОГИИ КАК НАУКИ

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

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

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



Рис. 1. Каменные статуэтки грибов [77]

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

В истории становления микологии как науки выделяют несколько этапов. **Первый этап**, продолжающийся до середины XIX в., связан с накоплением материала, описанием новых видов, попытками их классификации. Первые научные данные о грибах относятся ко второй половине XVI в. В этот период натуралист **К. Клузиус** (1526–1609),

используя собственные сборы и материалы других исследователей, составил первую систематическую сводку о грибах. Бесценна его коллекция, состоящая из 221 акварельного рисунка грибов, известная под названием Кодекс Клузиуса (хранится в библиотеке Лейденского университета, в Голландии).

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

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

В первой половине XIX в. активно ведутся исследования с целью выявления микобиоты различных регионов, параллельно изучаются филогения грибов, их строение, цитология. Большое значение приобретают исследования паразитических грибов. Этот период знаменуется деятельностью таких ученых, как **А. И. Корда** (1809–1849), **Г. Л. Рабенсгорст** (1806–1881), **И. М. Барклей** (1803–1889), **М. К. Кук** (1825–1914).

Грибы России изучались сначала путешественниками. Даже у **Линнея** есть публикации (1737, 1792) о нахождении в России 155 видов грибов. Первые значительные микологические работы относятся к 1750 г.

и связаны с деятельностью **С. П. Крашенинникова** (1713–1755). Им был составлен список, включающий 430 видов грибов, собранных в окрестностях Петербурга. К 1836 г. **Н. А. Вейнман** (1782–1868) описал 1123 вида грибов России. Этому знаменитого ученого по заслугам считают первым русским микологом.

**Второй этап** характеризуется подъемом в развитии микологии (со второй половины до конца XIX в.). Изучаются онтогенез и филогенез у грибов, исследуются циклы развития, особенно паразитических видов. В это время закладываются научные основы фитопатологии – науки о болезнях растений. Взоры микологов устремляются на исследование не только макроскопических, но и микроскопических грибов. Этот период связан с работами выдающихся учёных – братьев **Тюлан** во Франции, **А. де Бари** (1831–1888) в Германии. Так, **Л. Тюлан** (1815–1885) установил, что явление **плеоморфизма** характерно для всех групп грибов. **Плеоморфизм – наличие различных последовательных спороношений в сложном жизненном цикле грибов.** Это открытие является одним из самых крупных в микологии. До этого многие стадии спороношения одного и того же вида принимали за разные виды. **А. де Бари** является основоположником экспериментальной микологии и по праву считается **отцом микологии.** Он был автором первой филогенетической классификации грибов, основанной на признании их происхождения от водорослей. Ботанический институт в Страсбурге становится центром микологических исследований. Огромной заслугой **А. де Бари** явилось создание большой школы микологов и фитопатологов, среди которых было много русских ученых. Изучение видового разнообразия грибов в этот период не потеряло актуальности, исследования проводятся в различных уголках земного шара. Накопленный материал был обобщен **П. Саккардо** (1845–1920), который описал все известные к этому времени виды грибов земного шара. В 25 томах были представлены сведения о 74 323 видах. Большая роль в развитии микологии принадлежит **О. Брефельду** (1839–1925), разработавшему методы получения чистых культур грибов.

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

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

праву считают отцом русской микологии и основателем русской фитопатологии.

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

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

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

**В. А. Траншель** (1868–1941) занимался в основном изучением биологии ржавчинных грибов, которые были собраны им лично или

входили в многочисленные коллекции. Он предложил метод исследования разнохозяйности ржавчинных грибов, ныне используемый во всём мире.

**Л. И. Курсанов** (1877–1954) исследовал морфологию и цитологию грибов, главным образом ржавчинных, взаимоотношения паразитных грибов и растений-хозяев. Им был внедрен цитологический метод в микологию. Его учебник «Микология» до настоящего времени популярен среди микологов.

**Н. А. Наумов** (1888–1959), ученик А. А. Ячевского, продолжил исследование микобиоты различных регионов, в особенности Европейской части СССР, Средней Азии, Алтая, Дальнего Востока. Основные его работы посвящены систематике мукоровых грибов, им описано около 200 новых видов. Известны исследования учёного по фитопатологии, посвящённые явлениям и проблемам паразитизма, иммунитета, фузариоза и ржавчины хлебных злаков, килы капусты. Много времени Н. А. Наумов уделял педагогической работе как профессор Ленинградских высших учебных заведений. Им были написаны многие учебники и учебные пособия, переведенные на разные языки.

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

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

**Во второй половине XX в.** благодаря работам **Р. Уиттейкера** (1969) и **А. Л. Тахтаджяна** (1970) грибы рассматриваются в ранге царства во всех современных системах. В этот период начинает складываться новый, **четвертый, этап** в развитии микологии, связанный с изучением генетики грибов. Именно потребности человеческого общества стимулировали развитие нового направления микологии: грибы, продуцирующие разнообразные биологически активные вещества – ферменты, антибиотики, фитогормоны, становятся популярны как объекты биотехнологии. Американские ученые, лауреаты Нобелевской премии **Д. Бидл** (1903–1989) и **Э. Тейтем** (1909–1975), открыв биохимические мутанты у сумчатого гриба *Neurospora crassa*, заложили основы биохимической генетики. Развитие этого направления шло от решения вопросов прикладного характера, связанных с селекцией грибов,

используемых в биотехнологии, до выяснения вопросов теоретической микологии. В частности, поднимаются проблемы систематики грибов, филогении, изучения вида в онтогенезе и на популяционном уровне, его экологических особенностей. В последнее время становится популярной молекулярная систематика, или **геносистематика**, в основе которой лежит сравнение ДНК исследуемых организмов, что позволяет сопоставлять генотипы, а не фенотипы. На основе генного анализа в настоящее время пересмотру подвергаются все системы живых организмов, в том числе грибов.

## **СИСТЕМАТИКА И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ГРИБОВ**

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

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

**Грибы чрезвычайно 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. Различие же их лишь в том, что у базидиальных грибов обычно (но не всегда) над перегородкой образуется вырост – **пряжка**.

2. Грибы часто обладают одинаковым строением в силу **конвергентного** сходства, обусловленного, например, паразитическим образом жизни. На схеме (рис. 2) показано, что виды А, В, С в онтогенезе имеют похожие стадии развития: D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub>, D<sub>3</sub>.

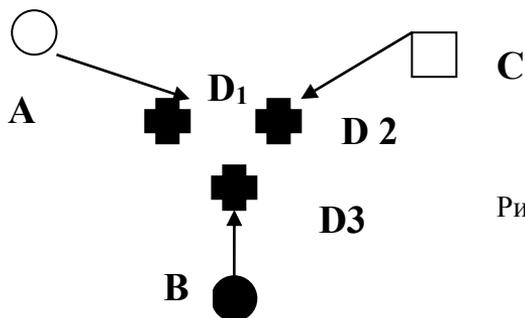


Рис. 2. Конвергентное сходство грибов

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

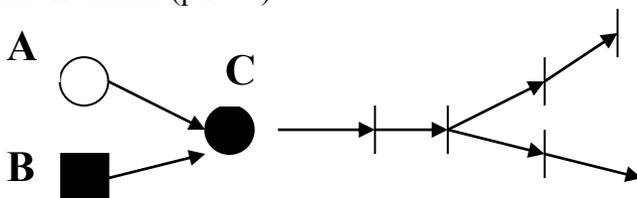


Рис. 3. Упрощенная схема симгенеза [9]

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

### Методы изучения грибов

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

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

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

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

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

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

### Номенклатура и таксономические категории грибов

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

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

Таблица 1

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

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

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

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

## МЕСТО ГРИБОВ В СИСТЕМЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

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

**Прокариоты** (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 организмы относятся к эукариотам.

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

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

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

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

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

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

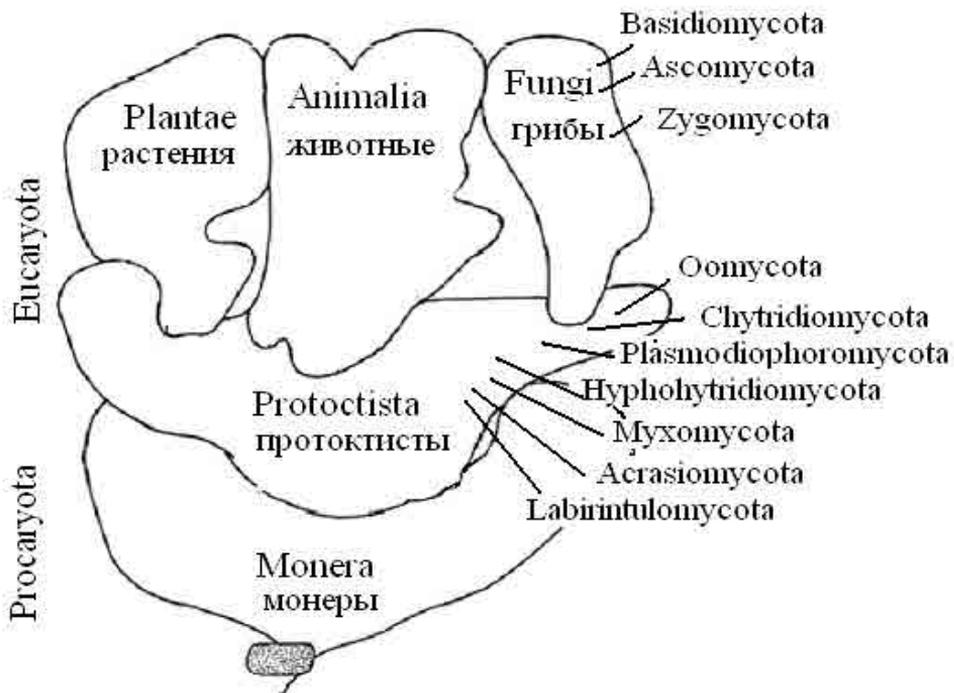


Рис. 4. Схема строения органического мира [42] (упрощенный вариант)

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

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

2. Царство **Protozoa** наряду с простейшими животными составляет группа «миксомицетов» (Acrasiomycota, Dictyosteliomycota, Мухомycota, Plasmodiophoromycota), имеющих вегетативную амебоидную стадию, зоотрофное питание, в циклах развития – подвижные стадии (с двумя апикальными гладкими жгутиками), митохондрии в основном с трубчатыми кристами.

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

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

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

Таблица 2

### Система грибов и грибоподобных организмов

Царство	Отделы	Основные классы
<b>Protozoa – Простейшие животные</b>	1. Acrasiomycota – акразиомицота	Acrasiomycetes – акразиомицеты
	2. Dictyosteliomycota – диктиостелиомицота	Dictyosteliomycetes – диктиостелиомицеты
	3. Мухомycota – миксомицота (слизевики)	1. Мухомycetes – миксомицеты 2. Protosteliomycetes – протостелиомицеты
	4. Plasmodiophoromycota – плазмодиофоромицота (паразитические слизевики)	Plasmodiophoromycetes – плазмодиофоромицеты
<b>Chromista – хромисты</b>	1. Nephochytridiomycota – гифохитридиомицота	Nephochytriomycetes – гифохитридиомицеты
	2. Labirinthulomycota – лабиринтуломицота	Labirinthulomycetes – лабиринтуломицеты

3. Oomycota – оомицота		Oomycetes – оомицеты
Окончание табл. 2		
Царство	Отделы	Основные классы
<b>Fungi, Mycota – Грибы</b>	1. Ascomycota – аскомикота (сумчатые грибы)	1. Dothideomycetes – дотидеомицеты
		2. Eurotiomycetes – эуроциомицеты
		3. Laboulbeniomycetes – лабульбениомицеты
		4. Leotiomycetes – леоциомицеты
		5. Orbiliomycetes – орбилиомицеты
		6. Pezizomycetes – пецицомицеты
		7. Saccharomycetes – сахаромицеты
		8. Schizosaccharomycetes – схизосахаромицеты
		9. Sordariomycetes – сордариомицеты
		10. Taphrinomycetes – тафриномицеты
2. Basidiomycota – базидиомицота (базидиальные грибы)	1. Agaricomycetes – агарикомицеты	2. Dacrymycetes – дакримицеты
		3. Exobasidiomycetes – экзобазидиомицеты
		4. Tremellomycetes – тремелломицеты
		5. Urediniomycetes – урединиомицеты, ржавчинные грибы
		6. Ustilaginomycetes – устилагиномицеты, головневые грибы
		1. Chytridiomycetes – хитридиомицеты
3. Chytridiomycota – хитридиомицота	2. Monoblepharidiomycetes – моноблефаридиомицеты	
4. Glomeromycota – гломеромицота		Glomeromycetes – гломеромицеты
5. Zygomycota – зигомицота	1. Trichomycetes – трихомицеты	
		2. Zygomycetes – зигомицеты
<b>6. Группа анаморфные грибы, дейтеромицеты, несовершенные грибы, митогрибы</b>	В «Словаре грибов» эти грибы не выделены в самостоятельную группу, но для удобства изучения материала мы сочли возможным их рассматривать отдельно	
	<b>7. Лишайники, или лихенизированные грибы</b>	В «Словаре грибов» лишайники находятся в отделах: сумчатые и базидиальные грибы. Мы рассматриваем их как сборную группу

## ВРЕМЯ ПОЯВЛЕНИЯ ГРИБОВ

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

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

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

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

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

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

Таким образом, грибы являются одними из древнейших организмов на нашей планете. Уже в палеозойскую эру (девон, около 400 млн. лет

назад) появились основные группы грибов, трофически и топически связанных с растениями и животными. Их эволюция шла в основном совместно с эволюцией растений (коэволюция). Грибы способствовали освоению растениями суши, их процветанию и развитию, что привело к многообразию растений и наземных экосистем.

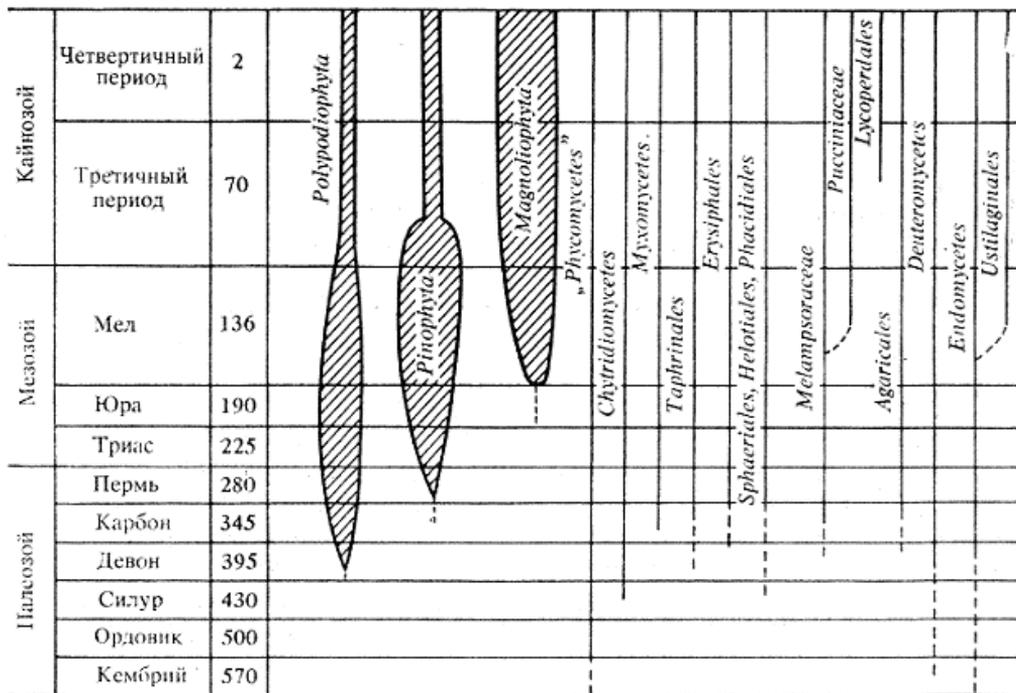


Рис. 5. Время (млн. лет) возникновения основных таксономических групп грибов [28]

### Гипотезы происхождения грибов

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

1. Происхождение от каких-то бесхлорофильных амёбообразных или жгутиконосных **эукариот** – зоофлагеллят. В результате приспособления к наземному образу жизни жгутики у многих видов были утрачены.

2. Предками некоторых отделов грибов являются водоросли (цианобактерии, бурые, красные и др.). Возможно, сумчатые грибы (а от них – базидиальные) произошли от безжгутиковых красных водорослей из класса *Florideophyceae*. У красных водорослей есть общие черты с сумчатыми грибами: строение пор – септ (перегородок между клетками), в оболочках некоторых водорослей обнаружен хитин, имеются сходные по химическому составу метаболиты. У багрянков во время митоза, как и у

грибов, сохраняется ядерная оболочка (закрытый митоз). Достаточно много общего у красных водорослей и цианобактерий (прокариоты), в частности, состав пигментов и некоторых других соединений. Поэтому согласно другой гипотезе (парафлоридейная гипотеза) сумчатые грибы и багрянки произошли от общего предка, но затем развивались независимо друг от друга.

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

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

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

## ЦАРСТВО PROTOZOA

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 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 включены в царство Protozoa. Из всего многообразия отделов охарактеризуем только два – Мухомycota и Plasmodiophoromycota.

### ОТДЕЛ МУХОМУСОТА (МУСЕТОЗОА) – МИКСОМИКОТА, ИЛИ НАСТОЯЩИЕ СЛИЗЕВИКИ

Название «слизевика» связано с обликом вегетативного тела, представленного слизистым голым многоядерным протопластом – **плазмодием**, размеры которого могут быть микроскопическими либо макроскопическими, достигающими несколько десятков сантиметров в диаметре. В состав плазмодия входит вода (до 75%), белки (около 30%), гликоген, пигменты, придающие яркую (желтую, красную, фиолетовую и др.) 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, воды, света.

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

- Гаплоидные споры могут прорасти в воде или на влажном субстрате. В первом случае из споры образуется 1–8 зооспор с одним или двумя гладкими неравными апикальными жгутиками. В отсутствие воды спора прорастает безжгутиковыми 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 (диплонт).
- Питание происходит путем внутреннего переваривания частиц пищи. Источником питания могут быть бактерии, клетки водорослей, гифы грибов.
- Большинство миксомицетов являются космополитами. В основном это сапротрофы, обитающие в почве, на лесной подстилке и растительных остатках в лесных экосистемах. Реже их можно обнаружить на остатках животного происхождения. Наиболее активно споры образуются в летне-осенний период. Для развития плазмодия необходима высокая влажность субстрата, а для образования спор – более низкая. Поэтому миксомицеты чаще всего встречаются в лесах умеренного климата, чем в тропических.
- Доказано, что по происхождению это – полифилетическая группа.
- Классификация. В отделе выделяют два класса – Mucoromycetes (миксомицеты) и Protosteliomycetes (протостелиомицеты).

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

В основе выделения порядков лежат особенности строения спорангия.

#### Типы спороношений

1. **Плазмодиокарп.** Наиболее простой тип спорофора. Весь плазмодий покрывается оболочкой и превращается в спорофор. Поэтому они всегда сидячие.
2. **Спорангий.** Плазмодий распадается на множество образований, формирующих дифференцированные спорангии, сидячие или состоящие из головки с ножкой.
3. **Эталии** образуются из ветвящихся плазмодиев. Спорангии сливаются, покрываются общей оболочкой.
4. **Псевдоэталии.** Спорангии плотно прилегают друг к другу, но боковые стенки сохраняются, поэтому спорангии не теряют индивидуальности. Они могут быть сидячими и на ножках.

Между всеми типами спороношений имеются переходы.

#### Порядок Liceales – лицеальные

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

**Род *Lycogala* (ликогала).** *Lycogala epidendrum* (ликогала древесинная). Народное название гриба – «волчье вымя». Встречается повсюду на пнях, древесных остатках. Плазмодий ярко окрашен, кораллово-красного цвета. Спороношение в виде эталий с гладкой оболочкой красно-розового цвета. Содержимое эталий такого же цвета, слизистое. По мере созревания эталии становятся буровато-серыми. Наверху образуется отверстие, через которое высыпаются споры, что напоминает маленькие дождевики (около 1 см в диаметре) (рис. 6).

#### Порядок Physarales – физаральные

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



Рис. 6. *Lycogala epidendrum* – ликогала древесинная: 1 – эталии; 2 – зрелый эталий в разрезе; 3 – нити псевдокапиллия со спорами [34]

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

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

Рис. 7. *Physarum cinereum* – физарум пепельный: 1 – плазмодий; 2 – внешний вид спороношения (спорангии) (hiddenforest.co.nz). 3. *Fuligo septica* – фулиго септированный (спороношение)

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

Род *Didymium* – дидимиум (рис. 8, Б). 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.

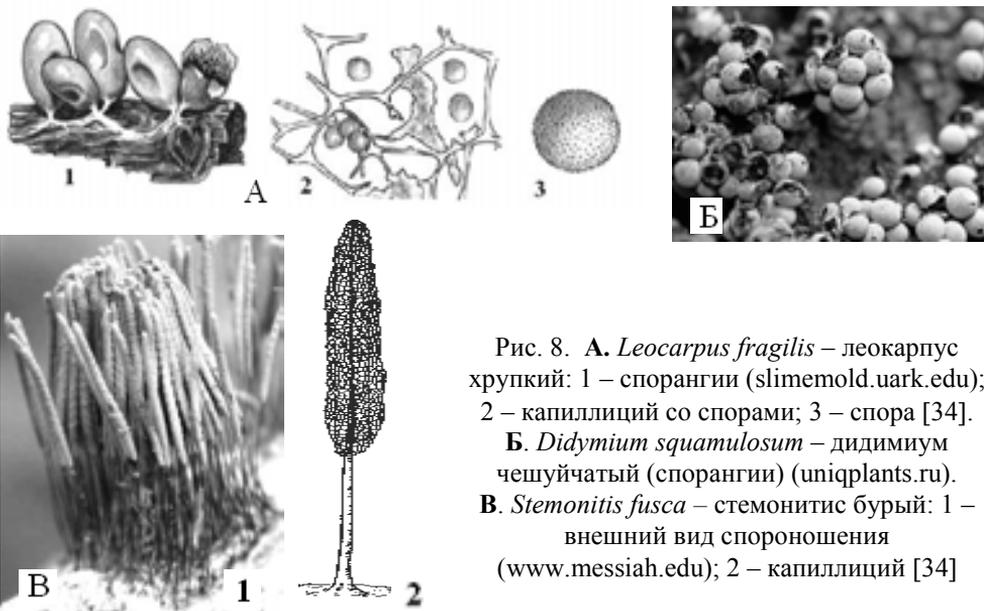
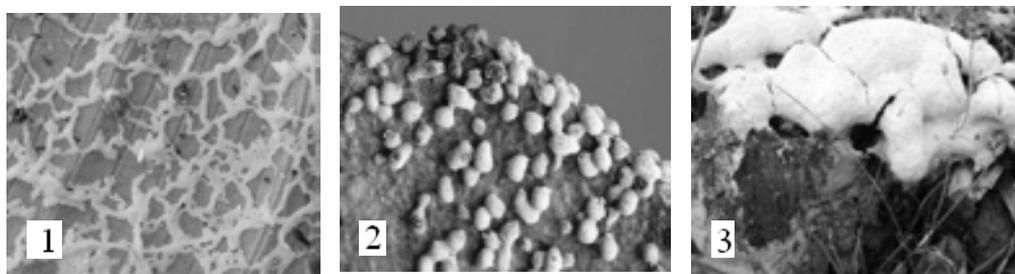


Рис. 8. А. *Leocarpus fragilis* – леокарпус хрупкий: 1 – спорангии (slimemold.uark.edu); 2 – капиллиций со спорами; 3 – спора [34].

Б. *Didymium squamulosum* – дидимиум чешуйчатый (спорангии) (uniqplants.ru).  
В. *Stemonitis fusca* – стемонитис бурый: 1 – внешний вид спороношения (www.messiah.edu); 2 – капиллиций [34]

### Порядок Stemonitales – стемонитальные



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

Род *Stemonitis* – стемонитис. Плазмодий тонкий, прозрачный. Спорангии вытянутые, на ножке, которая образует внутри них колонку. Перидий быстро исчезает,

обнажается капиллиций (без извести), похожий на ажурные перышки коричневого цвета. Встречается на гнилой древесине и других отмерших растительных остатках (рис. 8, В).

#### Порядок Trichiales – трихальные

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

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

Рис. 9. *Trichia varia* – трихия изменчивая: 1 – группа спорангиев; 2 – вскрывающиеся спорангии; 3 – нити капиллиция со спиральными утолщениями (slimemold.uark.edu)

## ОТДЕЛ PLASMODIOPHOROMYCOTA – ПЛАЗМОДИОФОРОМИКОТА ИЛИ ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ СЛИЗЕВИКИ

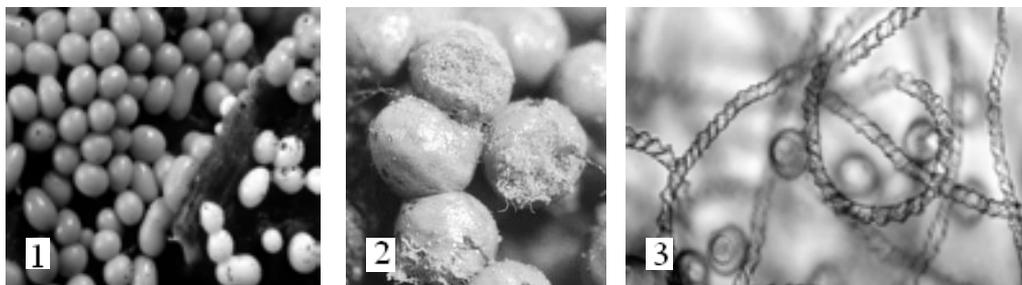
К отделу относятся облигатные внутриклеточные паразиты.

- 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 две стадии: гаплоидная и диплоидная.
- Пораженные ткани разрастаются и формируют наросты неправильной формы на подземных органах растений.
- Классификация. Отдел включает один класс **Plasmodiophoromycetes** – **плазмодиофоромицеты** (1 порядок, 1 семейство, 30 видов). Распространенные роды: **Plasmodiophora** (плазмодиофора), **Spongospora** (спонгоспора). Всего 30 видов.

### Класс Plasmodiophoromycetes – плазмодиофоромицеты

#### Порядок Plasmodiophorales – плазмодиофоральные

Семейство *Plasmodiophoraceae* – плазмодиофоровые (*Plasmodiophora*, *Spongospora*).



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

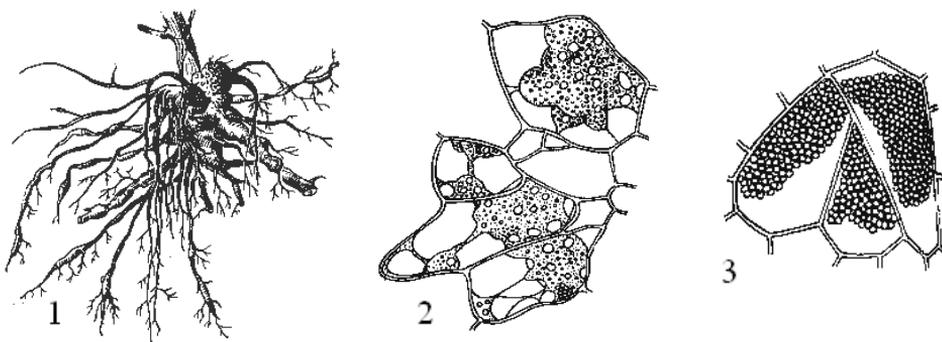


Рис. 10. *Plasmodiophora brassicae* – плазмодиофора капустная: 1 – внешний вид корней пораженного растения; 2 – клетки растения с плазмодием паразита; 3 – клетки растения с гаплоидными спорами паразита [34]

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

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

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

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

**В почве.** Зооспоры, функционирующие как гаметы, попарно сливаются (плазмогамия), образуется двуядерная клетка, которая способна заражать корни растения (рис. 11, 9 – 10).

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

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

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

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

Впервые капустную килу тщательно изучил М. С. Воронин (1878). Он установил причину заболевания, описал в главных чертах цикл развития паразита, предложил меры борьбы с ним, а также указал на его способность заражать другие растения из семейства 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 её известкование.

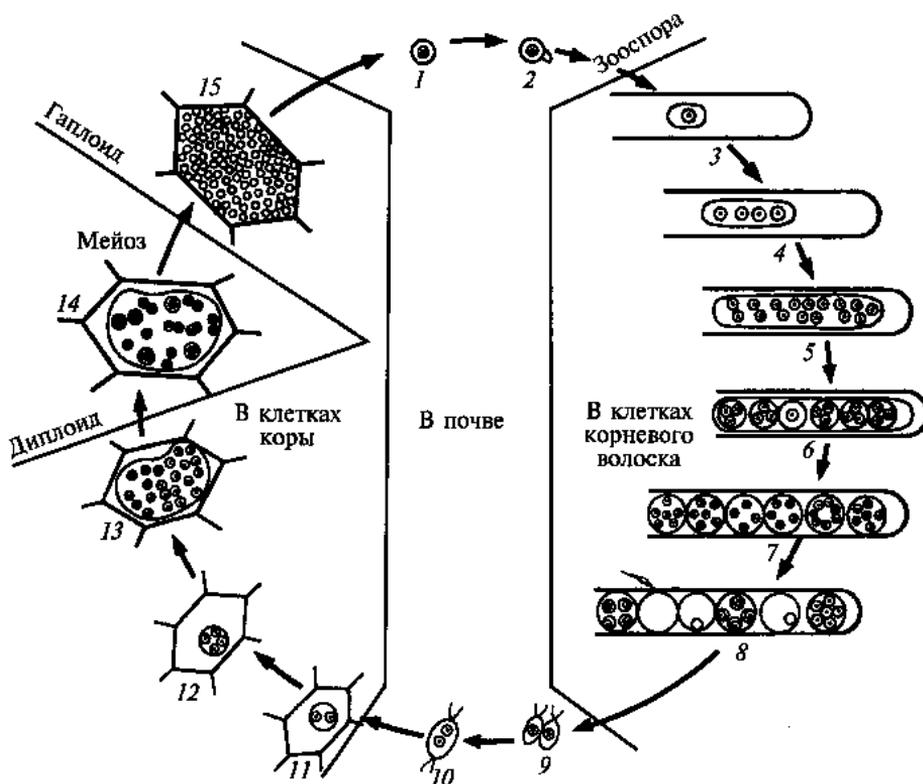


Рис. 11. Схема цикла развития *Plasmodiophora brassicae* [34] (пояснения в тексте)

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



Рис. 12. *Spongospora solani* – спонгоспора картофельная, возбудитель порошистой парши картофеля: 1 – внешний вид пораженного клубня; 2 – комочки из спор в клетке клубня [34]

## ЦАРСТВО CHROMISTA – ХРОМИСТА

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

### 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.

- Вегетативное тело в виде хорошо развитого несептированного мицелия с апикальным ростом.
- Состав клеточной оболочки специфичен, включает целлюлозу и глюканы, иногда хитин. Митохондрии с трубчатыми кристами. В клетке присутствуют диктиосомы. Особенность обмена веществ – синтез лизина по типу растений. Оомикоты не синтезируют сахароспирты и стероиды, а также имеют ряд специфических ферментов, что подчеркивает уникальность этого отдела. Запасные вещества – миколаминарин,  $\beta$ -глюкан.
- Бесполое размножение осуществляется с помощью гетероконтных и гетероморфных двужгутиковых диплоидных зооспор (один жгутик перистый, направлен вперед, другой – гладкий, направлен назад), у наземных видов имеются конидии. Зооспоры образуются в зооспорангиях, которые могут функционировать неоднократно, так как внутри материнского зооспорангия могут формироваться новые зооспорангии.
- Половое размножение хорошо выражено. Половой процесс – своеобразная оогамия. Антеридии представляют собой цилиндрические выросты мицелия, располагающиеся под оогониями. Оогонии обычно образуются терминально. Содержимое антеридия не дифференцируется на гаметы, переливается в оогоний, имеющий одну или несколько яйцеклеток. В жизненном цикле преобладает диплоидная стадия. Мейоз гаметический.

- По биологическим и экологическим особенностям 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.

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

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

### Класс Oomycetes – оомицеты

- **Порядок Myzocytiosidales – мизоцитиопсидальные**, сем. *Ectrogellaceae* – эктрогелловые (*Ectrogella* – эктрогелла).
- **Порядок Saprolegniales – сапролегниальные**, сем. *Saprolegniaceae* сапролегниевые, (*Saprolegnia* – сапролегния, *Achlya* – ахлия).
- **Порядок Pythiales – питиальные**, сем. *Pythiaceae* – питиевые, (*Pythium* – питиум, *Phytophthora* – фитофтора).
- **Порядок Peronosporales – пероноспоральные**, сем. *Peronosporaceae* – пероноспоровые (*Peronospora* – пероноспора, *Plasmopara* – плазмопара).

#### Порядок Myzocytiosidales - мизоцитиопсидальные

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

#### Семейство *Ectrogellaceae* – эктрогелловые

**Род *Ectrogella* – эктрогелла** (рис. 13). Типичный представитель – *E. perforans* – эктрогелла перфорирующая. Таллом неразветвленный, трубчатый или округлый, имеет целлюлозную оболочку, развивается внутри клеток хозяина. При истощении пищевого ресурса таллом превращается в зооспорангий. Зооспоры с двумя жгутиками; вскоре они теряют их, покрываются оболочкой. Вторичные зооспоры формируются не всегда. В результате полового процесса образуются зиготы в виде покоящихся спор. В основном паразитируют на морских диатомовых водорослях. Даже кремнеземный панцирь диатомовых водорослей не является препятствием для эктрогеллы. При массовом поражении диатомовых водорослей может погибнуть до 75% популяции.

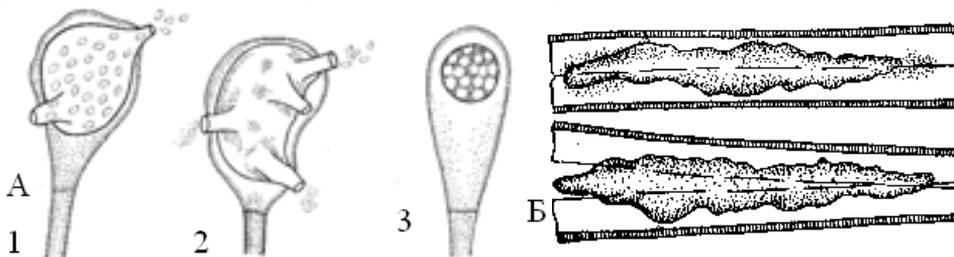


Рис. 13. А. *Ectrogella perforans* – эктрогелла перфорирующая в клетках диатомовой водоросли ликмофоры. Видны зооспорангии (1,2) и покоящиеся споры (3) [52]. Б. *Ectrogella monostoma* в клетках диатомовой водоросли синедры [62]

## Порядок Saprolegniales – сапролегниальные

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

## Семейство Saprolegniaceae – сапролегниевые

Сапролегниевые грибы с хорошо развитым мицелием давно стали объектами различных экспериментов, связанных с выяснением условий, способствующих вегетативному росту, бесполому размножению, половому процессу. Грибы можно «выманить» из прудовой воды на трупы мух, куриный белок, куколки муравьев. Через несколько 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 (рис. 14).

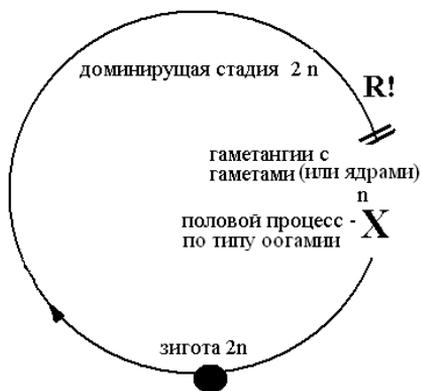


Рис. 14. Схема цикла развития грибов с доминирующей диплоидной стадией ( $n$ ,  $2n$ )

## Цикл развития *Saprolegnia* (сапролегния) (рис. 16).

**Бесполое размножение.** Пораженная рыба становится вялой, а на теле рыбы появляется ватообразный пушистый мицелий (рис. 15, А). На диплоидном мицелии образуются зооспорангии (рис. 15, Б) с грушевидными зооспорами, имеющими два гетероморфных (один – гладкий, другой – перистый) жгутика практически одинаковой длины, расположенных на переднем конце (I расселительная стадия). В оболочку

пустого старого зооспорангия может вращать новый зооспорангий. Зооспоры выходят в воду, через некоторое время теряют жгутики, покрываются оболочкой и впадают в состояние покоя. Впоследствии протопласт покидает оболочку споры. Вновь образующаяся зооспора приобретает почковидную форму с двумя боковыми гетероморфными жгутиками (II расселительная стадия). Наличие двух разных расселительных стадий, связанных со способностью зооспор впасть в состояние покоя, а затем вновь прорасти, называется **дипланетизм**. Поскольку споры могут самостоятельно передвигаться, способствуя расселению вида, их называют «**бродяжки**». Явление, при котором жгутики перемещаются с переднего конца на боковую сторону зооспор, именуется – **диморфизм**.

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

**Половое размножение.** При половом размножении на диплоидном мицелии формируются органы полового размножения – оогонии и антеридии. Оогонии имеют шаровидную форму, отчлениваются от гиф перегородкой (рис. 15, В).

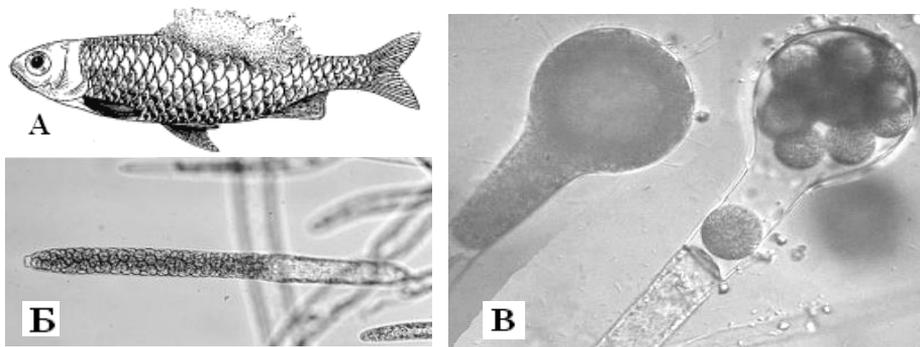
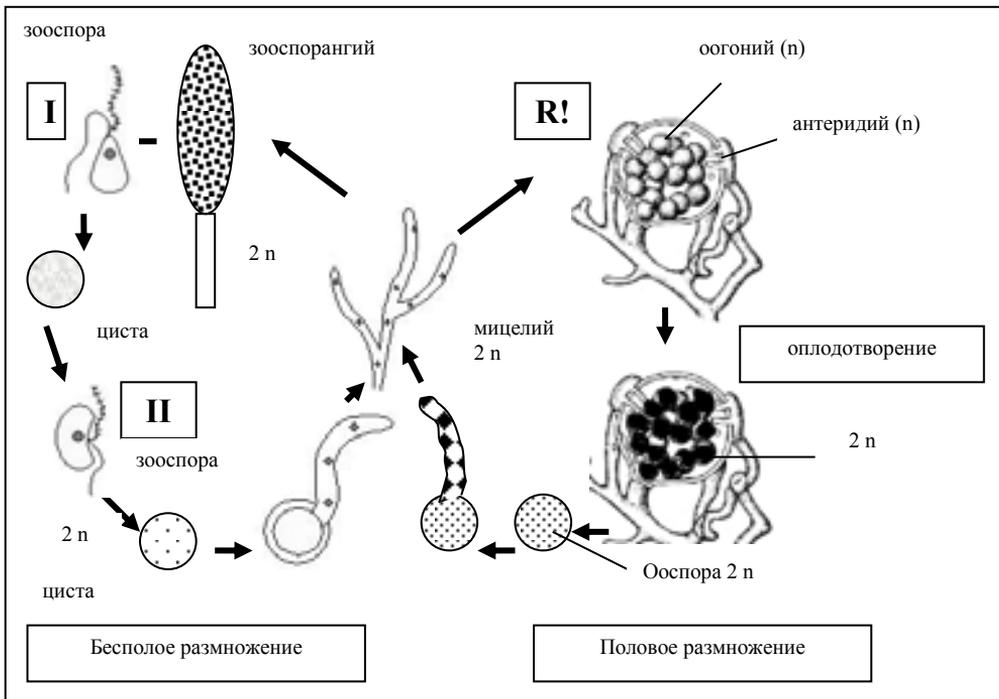


Рис. 15. *Saprolegnia*. А – внешний вид пораженной рыбы (aquaroom.info); Б – зооспорангий; В – оогонии (www.visualsunlimited.com)

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.



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

Рис. 16. Схема цикла развития *Saprolegnia* (сапролегния) (пояснения в тексте)

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

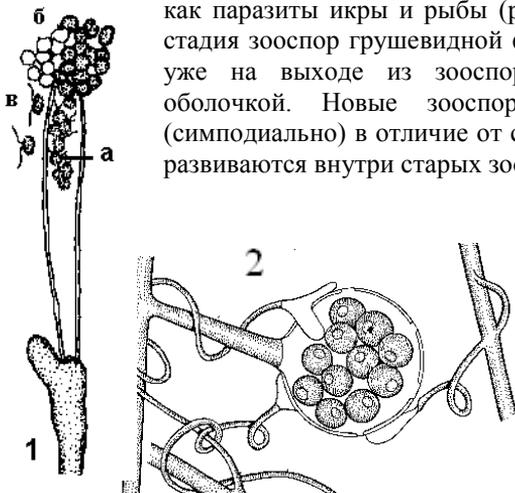


Рис. 17. *Achlya proliferans* – ахлия пролиферирующая (паразит рыб, нематод, икры земноводных и рыб):

1 – опорожненный зооспорангий (а – зооспоры I подвижной стадии; б – споры без жгутиков, с оболочкой; в – споры II подвижной стадии [46]); 2 – органы полового размножения: оогоний, антеридий

### Порядок Pythiales – питиальные

Питиальные грибы широко распространены в природе, обнаружены на разных континентах. Занимают промежуточное положение между

водными грибами пор. сапролегниальные и наземными паразитами высших растений из пор. пероноспоральные. К ним относятся сапротрофы и паразиты низших и высших растений.

### Семейство *Rythiaceae* – питиевые

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

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

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

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

Центр возникновения рода – тропики и субтропики.

**Вредоносность фитофторозов** заключается в следующем:

1 – вызывают гибель отдельных растений, снижают качество плодов, поражают семенной материал;

2 – обуславливают 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. Гниль сначала твердая, сухая, но потом присоединяется бактериальная инфекция, и гниль переходит в мокрую.

*Phytophthora infestans* – наиболее известный гриб. Название вида, данное А. де Бари, звучит в переводе как «пожиратель растений инфекционный». Поражаемые растения – из сем. пасленовые, в том числе картофель. 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. Значительная часть населения этой страны была вынуждена эмигрировать, а часть –

умерла от голода (около 1 млн. человек). В настоящее время ежегодные экономические потери от фитофтороза в мире превысили 3 млрд. долларов. Ни один фитопатоген сегодня не наносит столь значительного ущерба.

Заболевание обнаруживается сначала на листьях картофеля, которые покрываются бурыми некротическими пятнами. С нижней стороны листьев заметен белый пушок (рис. 18, 1). Несептированный мицелий развивается межклеточно, а внутрь клеток отходят гаустории. Через устьица на нижней стороне листа вырастают спораносцы, ветвящиеся симподиально (рис. 18, 2; 19, Б). В зависимости от влажности воздуха они могут быть спорангиеносцами или конидиеносцами. Во влажную погоду грушевидные спорангии образуют несколько подвижных спор с двумя боковыми жгутиками (перистым и гладким) (рис. 18, 3). При сухой погоде спорангий целиком прорастает гифой как конидия. Заражение клубней происходит в почве в основном при уборке картофеля (рис. 19, А).

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

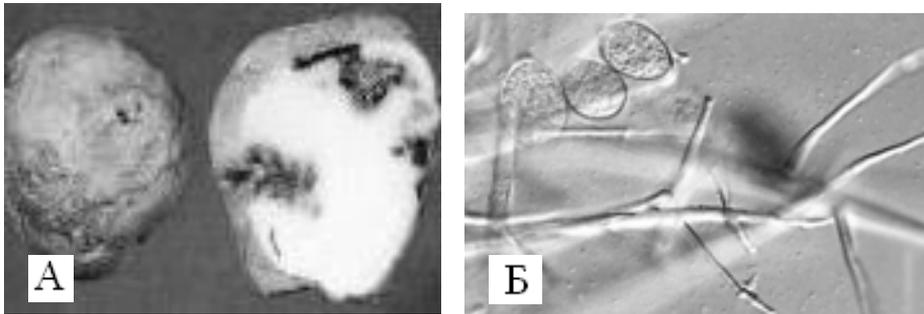
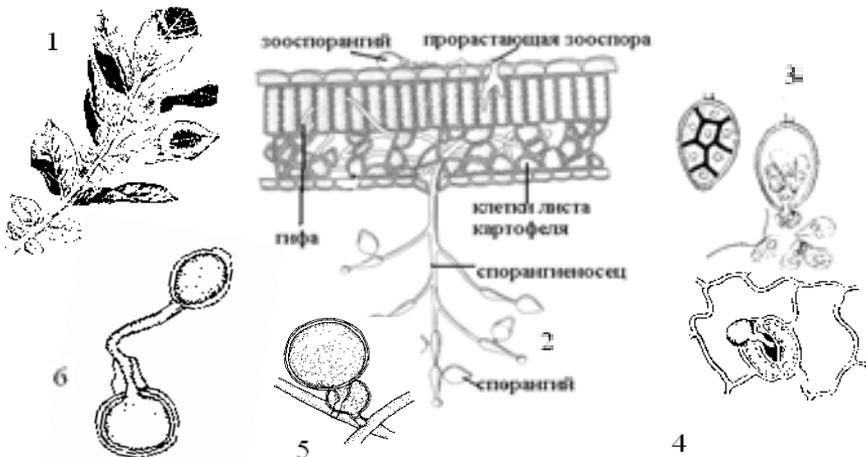


Рис. 18. Жизненный цикл фитофторы (*Phytophthora infestans*): 1 – внешний вид пораженного листа; 2 – спораносцы с зооспорангиями (или конидиями); 3 – образование зооспор; 4 – внедрение в ткань листа через устьице; 5 – оогоний (вверху), прорастающий через антеридий (внизу); 6 – прорастающая ооспора с развивающимся спорангием [23, 46, 53]

Рис. 19. *Phytophthora infestans*: А – пораженный клубень картофеля (www.agen.ufl.edu); Б – спораносцы (www-biol.paisley.ac.uk)

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



**Меры борьбы:** 1) опрыскивание бордосской жидкостью ( $\text{CuSO}_4 + \text{известь}$ ) и другими фунгицидами; 2) селекция – выведение фитофтороустойчивых сортов картофеля; 3) соблюдение правил агротехники; 4) увеличение мощности и повышение иммунитета растений

с помощью плодородной органики и структурной почвы; 5) использование естественных стимуляторов и микробных культур.

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

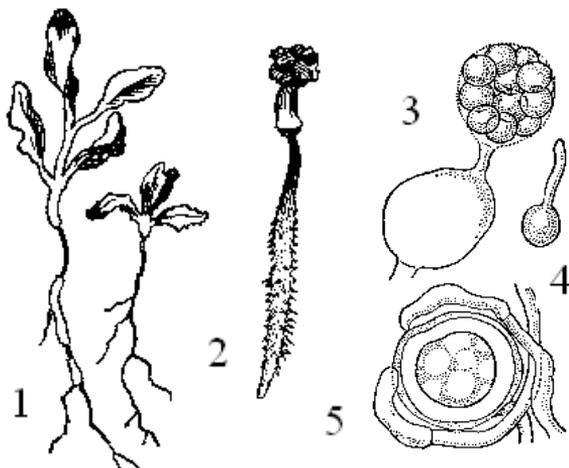


Рис. 20. Питиум (*Pythium debaryanum*): 1 – поражение проростков сахарной свеклы корневой гнилью; 2 – пораженный корень; 3 – выход зооспор из зооспорангия в пузыре; 4 – проросшая зооспора; 5 – оогоний с двумя антеридиями [23]

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

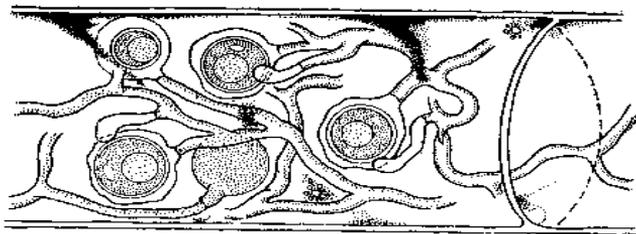


Рис. 21. Питиум (*Pythium gracile*) в клетках зеленой водоросли спирогиры (гифы, оогонии и антеридии) [23]

### Порядок Peronosporales – пероноспоральные

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

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

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

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

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

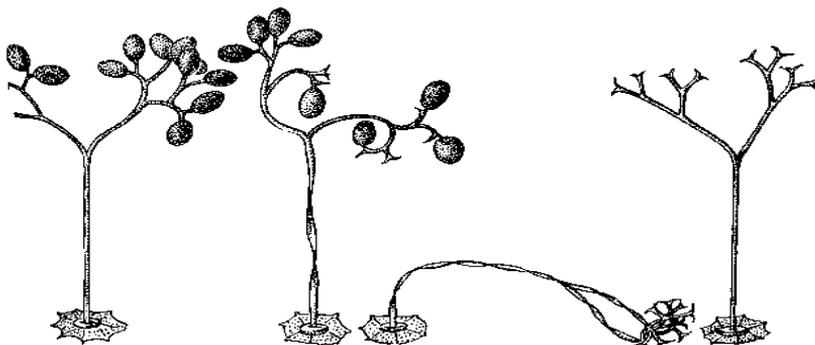


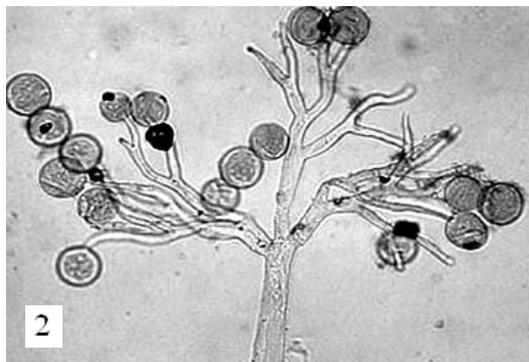
Рис. 22. Механизм разбрасывания конидий конидиеносцами пероноспоры (*Peronospora tabacina*) [23]

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

**Семейство *Peronosporaceae* – пероноспоровые**, наиболее крупное семейство. Для разграничения родов большое значение имеет строение органов бесполого размножения, конидиеносцев. Так, у рода плазмодара конидиеносцы ветвятся моноподиально, а у рода пероноспора – дихотомически. Все виды этого семейства – наземные формы, облигатные паразиты. Большинство из них заселяют листья, цветы, реже – корни. Внешне поражение выглядит в виде бурых пятен на листьях. С нижней стороны листа заметен пушок белого цвета. Так выглядит масса конидиеносцев с конидиями (бесполое спороношение), а мицелий развивается в межклетниках тканей растения, образуя гаустории, проникающие в клетки. Половое размножение происходит внутри тканей растения с образованием покоящейся зиготы (ооспоры), которая прорастает не всегда. Заболевания растений, поражённых пероноспоровыми грибами, называют «ложной мучнистой росой» в отличие от «настоящей мучнистой росы», вызываемой сумчатыми

грибами. Заражение растения происходит разными путями: через корневые волоски, устьица, эпидермальные клетки.

Род *Plasmopara* – плазмопара. Отличительная особенность представителей этого рода – моноподиальное ветвление конидиеносцев (рис. 23, 1). Спорангии находятся на заостренных в виде зубцов конечных веточках. Прорастают зооспорами либо функционируют как конидии (прорастают гифами). Зимует в виде покоящихся ооспор или мицелия с



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

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

Род *Peronospora* – пероноспора. Насчитывает наибольшее количество видов, широко распространенных в природе. Характерная особенность – дихотомически ветвящиеся конидиеносцы (рис. 23, 2), 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.

Рис. 23. Конидиеносцы: 1 – *Plasmopara sp.* ([www.bspp.org.uk](http://www.bspp.org.uk)); 2 – *Peronospora parasitica* ([www.apsnet.org](http://www.apsnet.org))

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

*P. schachtii* – пероноспора сахарной свёклы (ложная мучнистая роса сахарной свёклы). Поражаются листья, которые впоследствии деформируются (курчавость листьев).

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

## ЦАРСТВО МΥСΟΤΑ, FUNGI – ГРИБЫ

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

Отделы и группы грибов:

1. Отдел Chytridiomycota – Хитридиомикота.
2. Отдел Zygomycota – Зигомикота.
3. Отдел Glomeromycota – Гломеромикота.
4. Отдел Ascomycota – Аскомикота (сумчатые грибы).
5. Отдел Basidiomycota – Базидиомикота (базидиальные грибы).
6. Группа Анаморфные грибы, Дейтеромицеты, Несовершенные грибы, Митогрибы.
7. Лишайники, или лишенизированные грибы.

### Характерные признаки грибов

- Представляют собой гетеротрофные организмы с осмотрофным типом питания. Питательные вещества поглощаются всей поверхностью мицелия, погруженного в субстрат. У грибов нет специальных структур, приспособленных для питания. В качестве источников энергии грибы используют сложные органические полимерные соединения, имеющие большую молекулярную массу. Поэтому грибы обладают широким набором ферментов, выделяющихся в окружающую среду (**экзоферменты**) и разрушающих высокомолекулярные полимеры до мономеров, поступающих в клетку.
- Клетки грибов обладают высоким осмотическим давлением, что обеспечивает поступление воды с питательными веществами.
- Вегетативное тело в основном в виде разветвленного мицелия, обладающего неограниченным апикальным ростом. Так как основная масса мицелия погружена в субстрат (**субстратный мицелий**), для распространения спор органы размножения возвышаются над субстратом в воздушной среде (**воздушный мицелий**).
- Грибы обладают разнообразными способами полового и бесполого размножения, многие представители их обладают высокой энергией бесполого размножения. Содержат гетерогенный ядерный аппарат с набором хромосом « $2n$ », « $n$ », « $n + n$ » (дикарион).
- В циклах развития есть митоз и мейоз. Особенностью митоза (в отличие от растений и животных) является то, что в процессе деления

ядерные мембраны не разрушаются. Такой митоз называется «закрытым».

- Отсутствуют подвижные стадии в циклах развития (исключение – хитридиомикоты с одним гладким жгутиком).
- Среди эукариотов клетка грибов является наиболее просто устроенной. Геном многих грибов по размеру ненамного превышает геном бактерий, хотя и организован в хромосомах.
- У большинства выражена клеточная оболочка, содержащая хитин.
- Отсутствуют пластиды и диктиосомы.
- Митохондрии с пластинчатыми кристами.
- Запасной продукт – гликоген, а не крахмал.
- В обмене веществ присутствует мочевины, конечный продукт азотного обмена.
- Синтез аминокислоты лизина идет по типу синтеза у животных.
- Транспортные РНК, цитохромы имеют строение, сходное с их строением у животных.
- Меланин синтезируется в клетках на разных стадиях развития организма.

## СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ ГРИБОВ

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

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

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

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

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

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

Следует отметить некоторые особенности митоза. У большинства грибов митоз «закрытый» (без разрушения ядерной оболочки), отсутствуют центриоли. Образование перегородки между разделившимися клетками не всегда происходит сразу после деления ядра, в результате чего могут образоваться многоядерные клетки.

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

**Жгутики** имеются у представителей отдела хитридиомицота. Они способствуют передвижению зооспор и гамет. По строению отличаются

от жгутиков бактерий, но похожи на жгутики простейших, гамет растений и многих животных. В центре находятся две одиночные, а по периферии – девять двойных фибрилл.

### **Химический состав грибов**

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

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

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

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

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

**Сера.** Входит в состав серосодержащих аминокислот, таких как метионин, цистеин, ферментов, тиамин, биотин.

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

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

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

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

**Состав химических веществ**, содержащихся в грибах, разнообразен и во многом сходен с составом их в растениях и животных. В основном это вода (60–90%), нуклеиновые кислоты, белки, углеводы, жиры. Органические кислоты (уксусная, масляная, молочная, фумаровая,

яблочная, янтарная, лимонная и др.) могут быть в свободном состоянии и в виде солей. Имеются также пигменты, смолы, терпены (ароматические эфирные масла), токсины, витамины и неорганические соединения.

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

### **Первичные метаболиты**

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

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

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

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

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

### **Вторичные метаболиты**

**Пигменты.** Представлены каротиноидами, хинонами и меланинами. **Каротиноиды** участвуют в реакциях, связанных с фототропизмом у грибов, в процессах размножения некоторых видов, выполняют защитную функцию.

**Хиноны** имеют окраску от светло-желтой до почти черной. Окраска их изменчива, зависит от рН среды. Обладают антибиотическим действием.

**Меланины** (темноокрашенные пигменты) откладываются в клеточной оболочке, повышая её прочность, имеют определённое значение для почвообразовательных процессов.

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

**Витамины** необходимы для роста и развития грибов. Некоторые виды способны их синтезировать в значительных количествах. В грибах довольно много витаминов В1 (рибофлавин), РР. Содержание витамина С у большинства видов грибов ниже, чем у растений.

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

### Вегетативное тело грибов

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

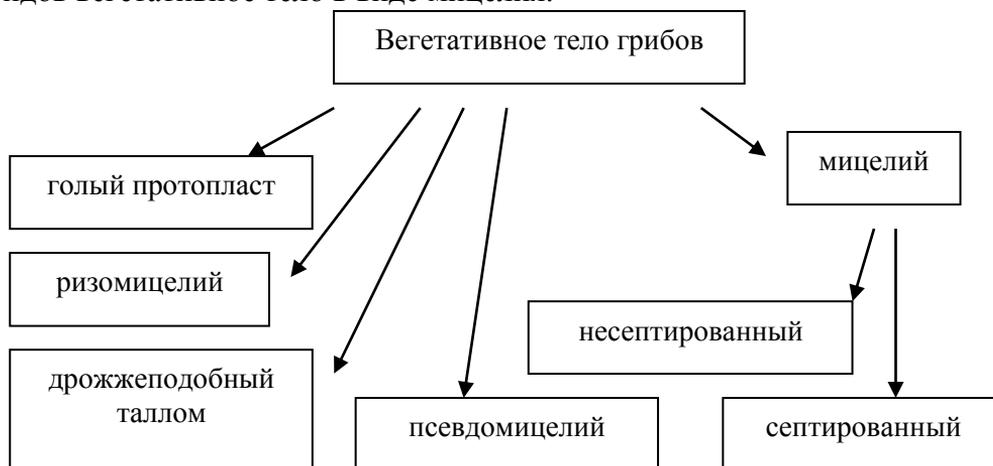


Рис. 24. Формы вегетативного тела грибов

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

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

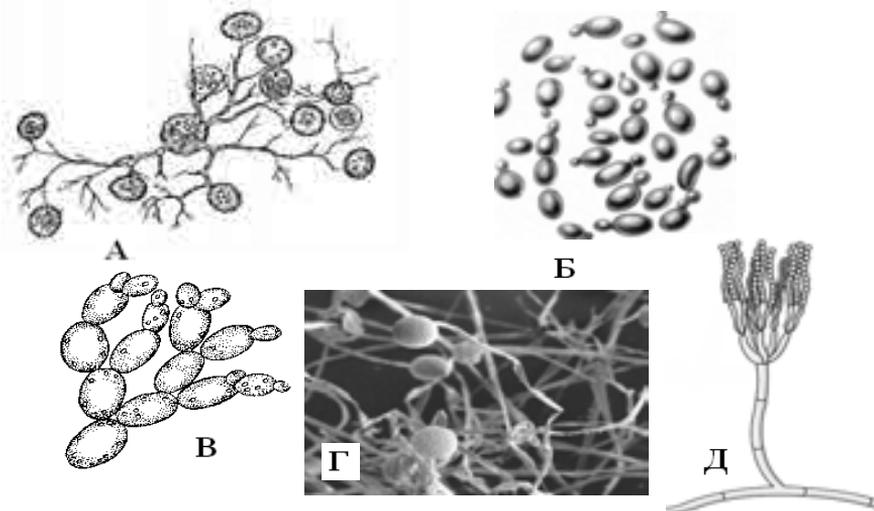
представляет собой комочек протопласта без оболочек или с клеточной оболочкой (рис. 25, А). Например, полифаг эвгленовый (*Polyphagus euglenae*, отдел Chytridiomycota).

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

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

**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 (рис. 25, Д.) Гифы без септ и образующийся из них мицелий называются **несептированными** (рис. 25, Г). Несептированные гифы и мицелий характерны, например, для



зигомицетов. Септированные гифы и мицелий свойственны сумчатым, базидиальным и анаморфным грибам.

Рис. 25. Разнообразие форм вегетативного тела грибов: А – ризиомицелий (полифаг эвгленовый – *Polyphagus euglenae*); Б – дрожжеподобный рост (*Saccharomyces* sp.);

**В** – псевдомицелий (*Saccharomyces*); **Г** – несептированный мицелий со спорангиями (*Mucor* – sites.univ-provence.fr); **Д** – септированный мицелий (*Penicillium*) [34]

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

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 этот вид называется **гетероталличным**.

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

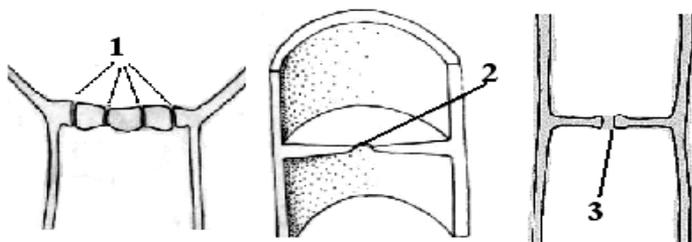


Рис. 26. Типы септ:  
1 – септа с микropорами; 2 – простая септа; 3 – долиповая септа [46]

### Видоизменения мицелия

В зависимости от условий обитания и выполняемых функций 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**, **аппрессорий**.

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**.

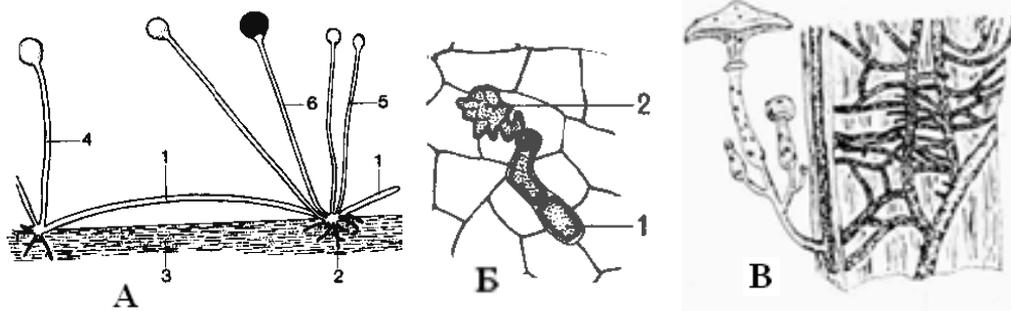
• **Столоны и ризоиды**. Столоны служат для захвата территории, способствуют распространению гриба, выглядят обычно в виде гиф, поднимающихся над субстратом. В месте соприкосновения столона и субстрата образуются **ризоиды**, внедряющиеся в субстрат и способствующие закреплению в нем. У грибов рода *Rhizopus* (ризопус) в

этих участках формируются вертикально стоящие органы бесполого размножения – спорангиеносцы со спорангиями (рис. 27, А).

• **Аппрессории.** Образуются при прорастании спор на концах проростковых гиф, способствуют удерживанию гриба-паразита на поверхности поражаемых органов растений, так как плотно прилегают к кутикуле растения-хозяина, имеют плоскую, неправильную, разветвленную форму (рис. 27, Б). Если аппрессории имеют постоянную форму, закладываются регулярно, то они называются **гифоподиями**, которые являются диагностическим признаком для разграничения видов, родов и семейств.

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

Ризоморфы – обычно более мощные образования 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 (рис. 27, В).

Рис. 27. А. Столоны и ризоиды у грибов рода *Rhizopus* (ризопус): 1 – столоны, 2 – ризоиды, 3 – субстрат, 4, 5 – молодые спорангии, 6 – зрелые спорангии [46]. Б. Прорастание споры (1) сумчатого гриба вентурии (*Venturia*) на листе яблони с образованием аппрессории (2) [46]. В. Плодовые тела *Armillaria sp.* (опенок) с отходящими от них ризоморфами [33]

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

• **Склероции.** Плотные сплетения гиф грибов в виде особых тел. Наружные слои склероциев могут быть темноокрашенными (меланизированы). Размеры варьируют от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров. Служат для перенесения неблагоприятных условий и распространения. На них могут образовываться плодовые тела грибов (рис. 28, Г) или мицелиальные стромы (см. ниже) с плодовыми телами (рис. 28, Д). 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 мумифицируются. У таких склероциев наружный слой гиф плотный, с меланином, часто темного цвета. Внутренний слой рыхлый, светлой окраски, с запасом питательных веществ, служит для питания прорастающего склероция. Например, склероции спорыньи. У ложных склероциев все клетки (снаружи и внутри) одинаковые, в оболочке накапливается меланин.

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

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

• **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 апрессориев или гифоподиев отходят инфекционные гифы, которые внедряются в клетку и разрастаются в ней, образуя гаустории (рис. 28, Б).

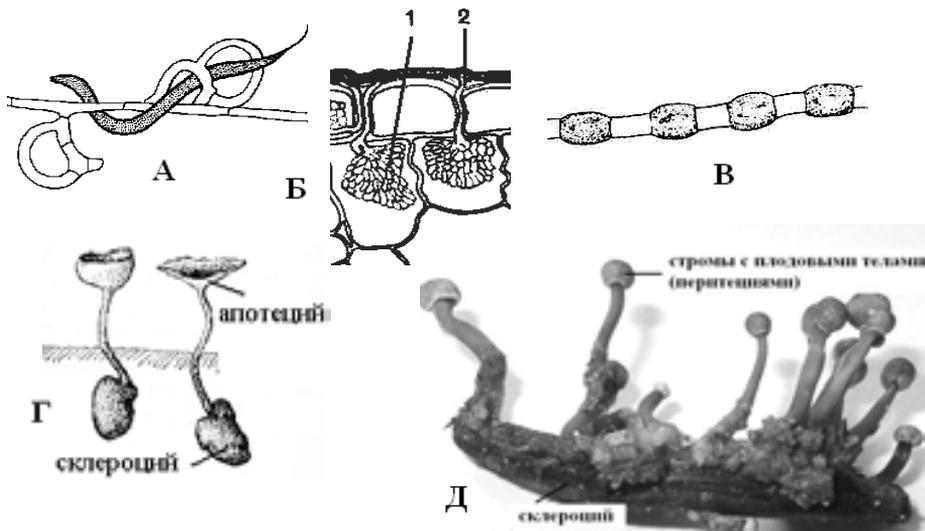


Рис. 28. А – ловчие кольца артроботриса (*Arthrobotrys*) [77]. Б – инфекционные гифы (2) с гаусториями (1) в клетках растения-хозяина [46]. В – хламидоспоры [33]. Г – склероций склеротинии клубненосной (*Sclerotinia tuberosa*), проросший плодовым телом – апотецием [75]. Д – Проросший склероций спорыньи пурпурной (*Claviceps purpurea*)

## 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, светло окрашенные образования, формирующиеся подобно хламидоспорам в результате расчленения гиф.

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

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

1. По скорости прорастания споры могут быть 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. Зооспоры развиваются в **зооспорангиях**, представляющих собой расширенный конец гифы, содержимое которой распадается на подвижные споры (рис. 29, 1).

Спорангиоспоры неподвижны, имеют плотную оболочку. Формируются они в спорангиях, которые часто образуются на концах вертикально стоящих гиф – **спорангиеносцах**. Имеются у грибов из отдела Зигомикота (например, мукоровые грибы) (рис. 29, 2). Количество

спор в спорангиях обычно исчисляется тысячами, но могут быть мелкие спорангии (**спорангиоли**) с небольшим количеством спор. Если спора в спорангиоли всего одна, то она функционирует как экзогенная спора (конидия). Это подтверждает более позднее образование экзогенных спор в ходе эволюции в сравнении с эндогенными.

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

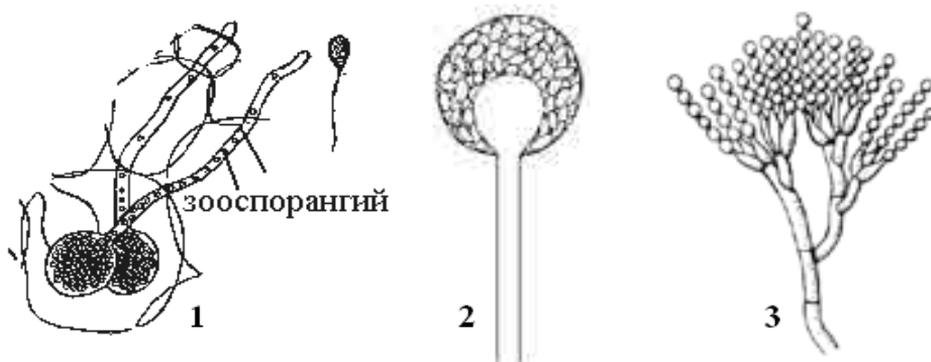


Рис. 29. Бесполое размножение грибов: 1 – зооспорангий; 2 – спорангиеносец со спорангием; 3 – конидиеносец с конидиями [34]

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

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

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

**1. Гаметогамия.** Некоторые грибы, подобно водорослям, имеют в цикле развития гаметангии с формирующимися гаметами. У них половое размножение происходит в виде изогамии (слияние подвижных одинаковых гамет), гетерогамии или анизогамии (слияние подвижных, но различных по размерам гамет). Типичная оогамия (слияние неподвижных женских гамет – яйцеклеток – с подвижными мужскими гаметами – сперматозоидами – или неподвижными спермациями) у грибов

отсутствует. Гаметогамия свойственна низкоорганизованным группам грибов, например, представителям из отдела *Chytridiomycota*. У высокоорганизованных грибов гаметогамия заменяется **гаметангиогамией**.

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

**Собственно гаметангиогамия** наблюдается у сумчатых грибов (рис. 30). На гаплоидном мицелии образуются женские половые органы – **аскогон** – и мужские половые органы – **антеридий**. Содержимое антеридия переливается в аскогон, цитоплазма сливается (**плазмогамия**), а ядра соединяются попарно, образуя дикарион. Из женского гаметангия вырастают **аскогенные гифы** ( $n + n$ ), в которых впоследствии два ядра сливаются (**кариогамия**).



Рис. 30. Гаметангиогамия у сумчатых грибов [53]

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

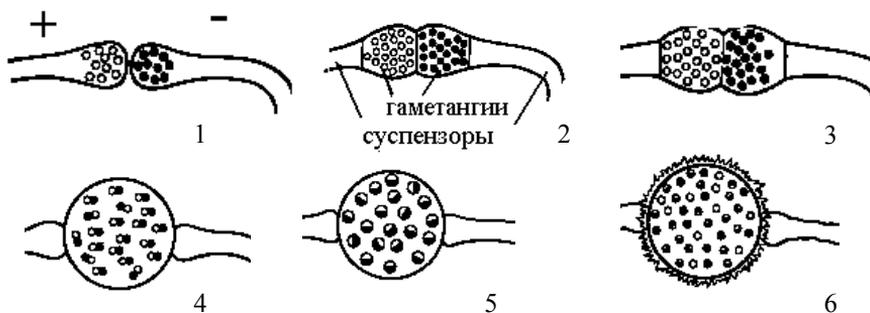
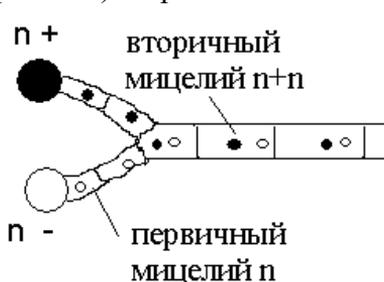


Рис. 31. Последовательные стадии зигогамии (схема) [77]

**3. Соматогамия.** У грибов этот тип полового процесса является наиболее распространенным. Характеризуется слиянием соматических клеток. Чаще всего соматогамия протекает как у базидиальных грибов (рис. 32). При этом половом процессе нет ни гамет, ни гаметангиев.



Споры прорастают гаплоидным **первичным** мицелием (гетероталлизм).

Рис. 32. Соматогамия у базидиальных грибов

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

### Размножение анаморфных грибов

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

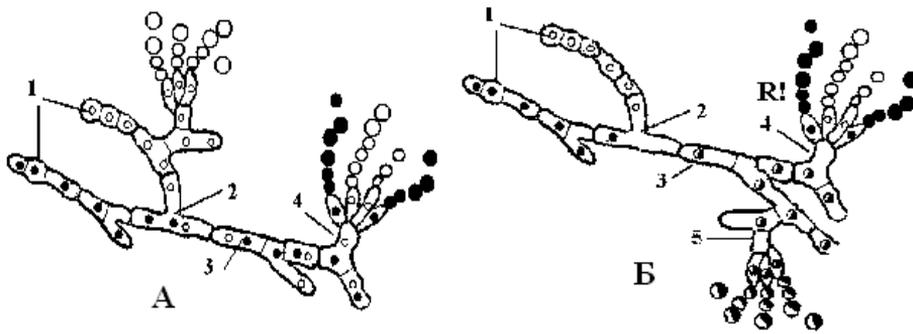
**Гетерокариоз.** Характеризуется тем, что гаплоидные клетки мицелиев несовершенных грибов образуют **анастомозы** (перемычки, соединяющие расположенные рядом клетки) и сливаются. При этом цитоплазма сливается, а ядра не сливаются (рис. 33, А). Обмена ядерным материалом не происходит, но дополняется генетическая информация, в результате чего у грибов повышаются адаптивные возможности к меняющимся условиям среды.

**Парасексуальный процесс.** В этом процессе происходит слияние цитоплазмы и ядер (рис. 33, 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, путём митоза. В этом случае они будут **диплоидными** – **гетерозиготный диплоид**. Известны гомоталлические и гетероталлические виды.

**Типы спороношения** у грибов разнообразны. В жизненном цикле грибов половое спороношение и бесполое спороношение могут чередоваться. Причем у некоторых видов, например, у ржавчинных грибов, может быть несколько типов бесполого спороношения. Явление существования нескольких типов спороношений в цикле развития гриба



называется **плеоморфизмом**. У некоторых видов, например, у большинства анаморфных грибов, присутствует только стадия бесполого размножения – анаморфа.

Рис. 33. 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 её 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.

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

I. В циклах развития – два ядерных состояния ( $n, 2n$ ): гаплонты, преобладает гаплоидная стадия (хитридиомикота, зигомикота).

II. В циклах развития – три ядерных состояния ( $n, 2n, n + n$ ): 1) преобладает гаплоидная стадия (сумчатые грибы); 2) преобладает дикариотичная стадия (базидиальные грибы).

### I. В цикле развития – два ядерных состояния ( $n, 2n$ ). Преобладает гаплоидная стадия

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

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

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

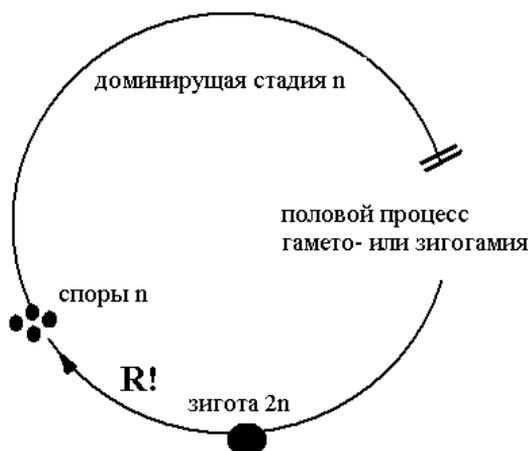


Рис. 34. Схема цикла развития грибов с доминирующей гаплоидной стадией (n, 2n)

**Половое** размножение (зигогамия) начинается тогда, когда гифы гетероталлических мицелиев сталкиваются. Концы гиф вздуваются, апикальные части отделяются перегородкой от нечленистого мицелия и функционируют как гаметангии. Содержимое их сливается. Зигота одевается плотной оболочкой (зигоспора) и в таком виде находится в состоянии покоя длительное время. Остатки гиф (суспензоры) удерживают зигоспору на поверхности

субстрата. После слияния цитоплазмы возможна кариогамия у одной или нескольких пар ядер. К моменту прорастания обычно остается лишь одно диплоидное ядро.

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

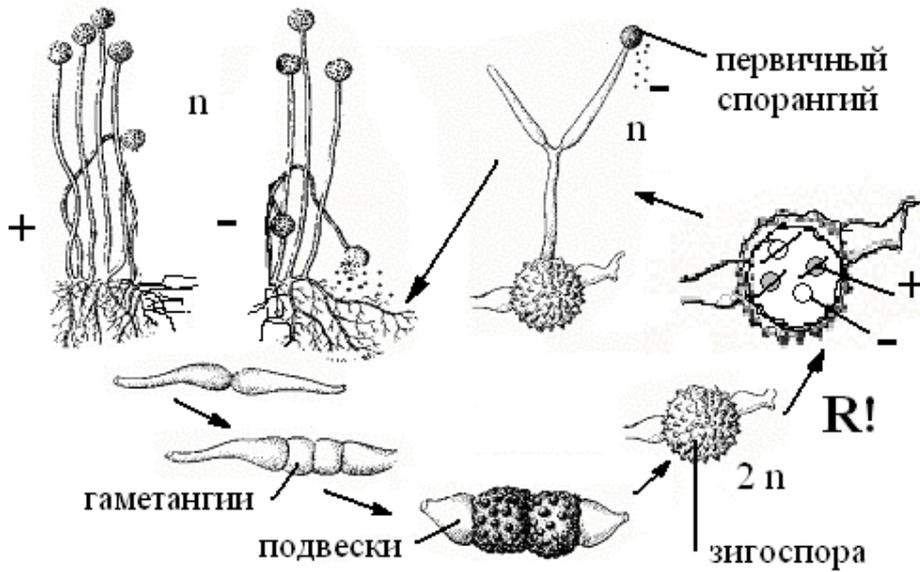


Рис. 35. Схема цикла развития *Mucor* (мукор)

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

**1. Циклы развития с преобладанием гаплоидной стадии**

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



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

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

Гриб паразитирует на вегетативных органах и плодах крыжовника, образуя белый налет, состоящий из поверхностного мицелия и неветвящихся конидиеносцев (рис. 37). Бесполое размножение осуществляется конидиями, имеющими, как и септированный мицелий, гаплоидный набор хромосом.

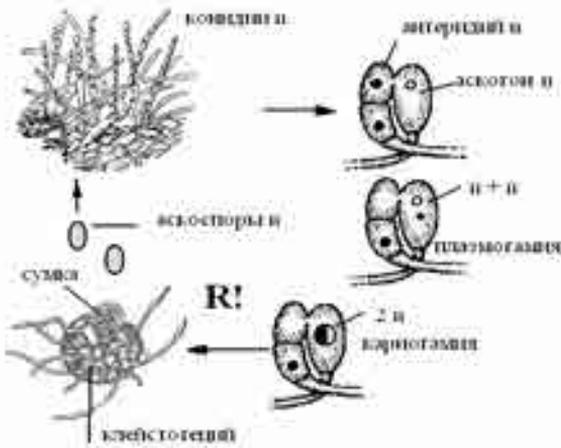


Рис. 37. Схема цикла развития *Sphaeroteca* (сферотека)

(перидия) плодового тела – клейстотеция. Сумка находится внутри него. Аскоспоры попадают на органы растений и прорастают гаплоидным мицелием.

## 2. Циклы развития с преобладанием дикариотичной стадии

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

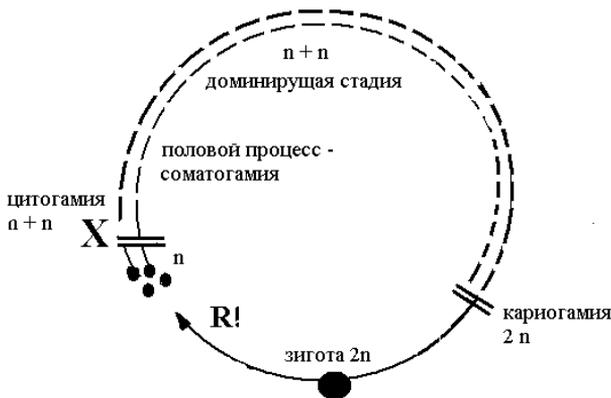


Рис. 38. Схема цикла развития грибов с доминирующей дикариотичной стадией ( $n$ ,  $2n$ ,  $n + n$ )

**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 (рис. 39).

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

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

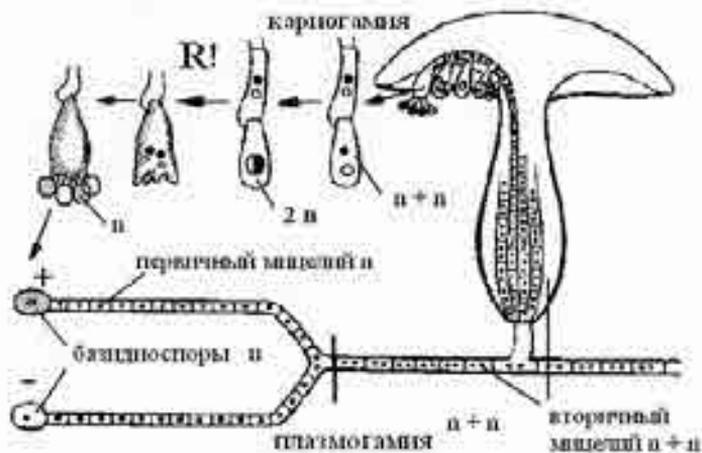


Рис. 39. Схема цикла развития шляпочного гриба

### План характеристики отделов грибов

1. Название отдела на русском и латинском языке.
2. Наличие мицелия и его строение, состав клеточной оболочки, запасные вещества.
3. Типы размножения и их особенности, наличие жгутиковых стадий в процессе размножения. Типы полового процесса.
4. Циклы развития.
5. Принципы классификации
6. Среда обитания. Важнейшие экологические группы, их роль в природе.
7. Использование в народном хозяйстве.

### ОТДЕЛ CHYTRIDIOMYCOTA – ХИТРИДИОМИКОТА

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

- Вегетативное тело у большинства видов развито слабо. Чаще таллом одноклеточный, может быть с **ризомицелием**. У более

высокоорганизованных (порядки моноблефаридальные – Monoblepharidales, бластокладиальные – Blastocladales) вегетативное тело в виде многоядерного разветвленного неклеточного мицелия. Клеточная оболочка хитиново-глюкановая.

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

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

  - у эндопаразитов содержимое зооспор переходит в клетку растения по специальному каналу;

  - у эктопаразитов зооспоры покрываются оболочкой и остаются сверху, а внутрь клетки проникает ризомицелий;

  - у сапротрофов тело образуется внутри и снаружи субстрата.

Зооспоры образуются в шаровидных или грушевидных зооспорангиях, из которых выходят через пору на конце выводковой трубки или через отверстие, открывающееся специальной крышечкой. У более примитивных организмов одноклеточное вегетативное тело превращается в спорангий, а у более высокоорганизованных видов спорангии образуются из части вегетативного тела.

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

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

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

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

### **Класс Chytridiomycetes – хитридиомицеты**

- **Порядок Spizellomycetales – спизелломицетальные**, сем. *Olpidiaceae* – ольпидиевые (*Olpidium*)

- **Порядок Chytridiales – хитридиальные**, сем. *Synchytriaceae* – синхитриевые (*Synchytrium* – синхитрий), сем. *Chytridiaceae* – хитридиевые (*Chytridium* – хитридий, *Polyphagus* – полифаг);
- **Порядок Blastocladales – бластокладиальные**
- **Порядок Monoblepharidales – моноблефаридальные**

#### **Порядок Spizellomycetales – спизелломицетальные**

К порядку относятся паразитические грибы, реже – сапротрофы с примитивным строением тела в виде голого протопласта или одной клетки. Бесполое размножение осуществляется с помощью одножгутиковых зооспор. Половой процесс не достоверен.

#### **Семейство Olpidiaceae – ольпидиевые**

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

*Olpidium brassicae* – ольпидий капустный, имеет наибольшее значение среди других представителей порядка как возбудитель заболевания – «**черная ножка**» капустной рассады. Заражение всходов происходит после появления семядолей в парниках при избыточной влажности. Стебель пораженного растения чернеет, загнивает, и оно погибает.

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

#### **Меры борьбы**

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 её дезинфекцию кипятком.

4. Вносят в почву триходермин, трихотецин, а при появлении всходов поливают почву фунгицидами (фундазол, ТМТД).

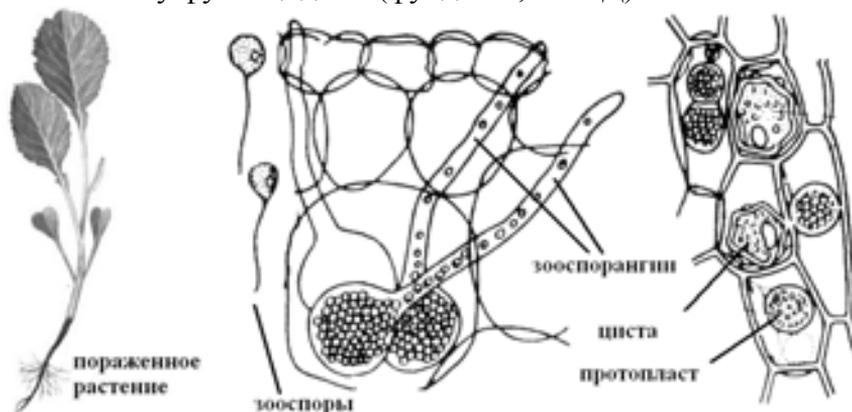


Рис. 40. Ольпидий капустный (*Olpidium brassicae*) [34]

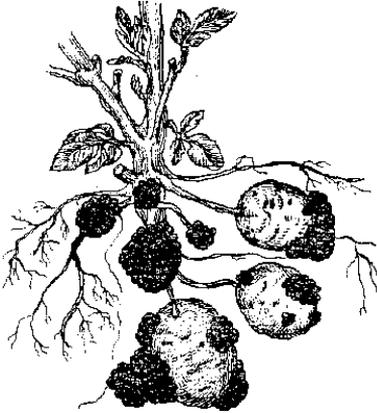
**Порядок Chytridiales – хитридиальные**  
**Семейство Synchytriaceae – синхитриевые**

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

*Synchytrium endobioticum* – синхитрий, вызывает заболевание **рак картофеля** (рис. 41). Впервые этот гриб описан в Венгрии в 1896 г. Образование бугристых раковых наростов, напоминающих губку, начинается с глазков клубня картофеля. Гаплоидная зооспора, имеющая 1 жгутик, попадает на молодой клубень, содержимое её переливается в клетку, которая начинает увеличиваться в размерах, стимулируя активное деление соседних клеток. Затем оболочки этих клеток одревесневают. Таким образом, клетка, содержащая гриб, находится в центре. Гриб внутри клетки растет, потом протопласт его одевается оболочкой и превращается в летнюю цисту, формирующую при прорастании сорусы из 5–9 зооспорангиев, содержащих примерно по 300 гаплоидных зооспор, которые могут снова поражать соседние клубни. Так происходит бесполое размножение.

Осенью протекает половой процесс. Подвижные **изогаметы**, которые невозможно отличить от зооспор, сливаются. Диплоидная подвижная зигота проникает в клубень и разрастается в покоящуюся цисту (2n) с толстостенной одревесневшей оболочкой. Цисты могут сохраняться в почве

до 20 лет. Перед её прорастанием происходит редукционное деление с образованием гаплоидных зооспор. Недобор урожая может достигать 40–60%. Различают следующие формы: листовидную (происходит разрастание листочков глазков клубня), паршеобразную (образуются на клубне язвочки, корочки), гофрированную (сморщивание клубня). Заболевание усугубляется тем, что зооспоры могут быть переносчиками вирусов растений.



### Меры борьбы

1. Соблюдение карантина.
2. Выведение устойчивых сортов (Берлихинген, Катюша, Темп, Фитофтороустойчивый) – наиболее действенная мера.
3. Обеззараживание почвы нитрофеном, хлорпикрином.
4. Соблюдение правил агротехники, ведение севооборотов.

Рис. 41. Синхитрий (*Synchytrium endobioticum*). Внешний вид пораженного растения [34]

### Семейство *Chytridiaceae* – хитридиевые

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

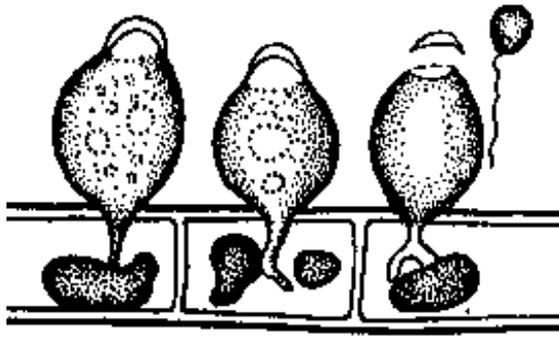


Рис. 42. *Chytridium* на нитчатой водоросли [34]

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

несколько отверстий.

Род *Polyphagus* – полифаг. На примере представителей этого рода прослеживается заметное развитие ризомицелия в ходе эволюции хитридиевых грибов. Полифаг эвгленовый (*P. euglenae*) паразитирует на эвглене зеленой (рис. 44 А).

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

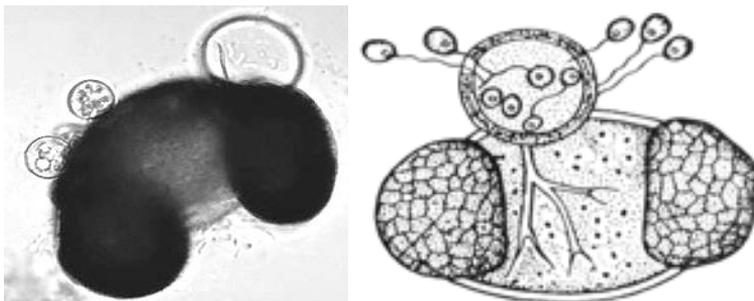


Рис. 43. *Rhizophydium pollinis-pini* на пыльце сосны – фото [visualsunlimited.com] и схематический рисунок [34]

При истощении субстрата наступает половой процесс (**соматогамия**).

- От меньшего экземпляра (мужского) по направлению к большему экземпляру (женскому) тянется длинный вырост, вздувающийся на конце в пузырь с шиповатой оболочкой (рис. 44, Б).
- В пузырь перетекает содержимое обеих особей (плазмोगамия), но **ядра не сливаются**. Зигота отделяется перегородками и превращается в покоящуюся спору с двумя неслившимися ядрами.
- После периода покоя зигота прорастает мешковидным зооспорангием с зооспорами. При этом в молодом спорангии происходит слияние ядер (кариогамия), затем наступает мейоз. Образовавшиеся гаплоидные ядра многократно делятся митотически, цитоплазма распадается на одноклеточные фрагменты, и образуются гаплоидные зооспоры.

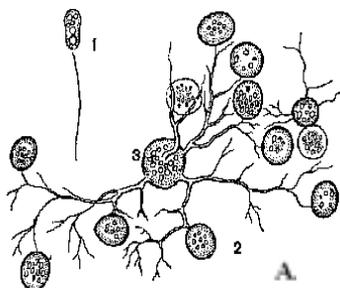
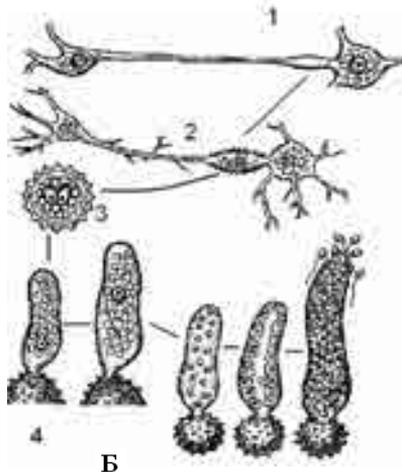


Рис. 44. Полифаг эвгленовый (*Polyphagus euglenae*): А. Заражение эвглен. 1 – зооспора; 2 – пораженные эвглены и ризомицелий; 3 – тело бывшей



Б. Половое размножение. 1, 2 – слияние мужской (слева) и женской (справа) особей; 3 – зигота; 4 – прорастание зиготы с образованием зооспорангия [23]

#### Порядок Blastocladales – бластокладальные

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

Таллом может быть в виде голый плазматической массы либо в виде хорошо развитого мицелия. Бесполое размножение осуществляется одножгутиковыми зооспорами. Половой процесс – изогамия или гетерогамия. Циклы развития

представляют большой интерес, так как у многих видов происходит смена поколений (изоморфная или гетероморфная), что напоминает жизненные циклы водорослей.

#### Семейство *Blastocladiaceae* – бластокладиевые

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

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

Зигота, образуемая в результате слияния гамет, прорастает в диплоидный мицелий (спорофит). На нём образуются зооспорангии и покоящиеся клетки коричневатого цвета, способные функционировать как зооспорангии, в которых происходит мейоз. В зооспорангиях формируются диплоидные зооспоры, прорастающие диплоидным мицелием (бесполое размножение). Из покоящихся клеток после мейоза выходят гаплоидные зооспоры, образующие гаметофит (бесполое размножение).

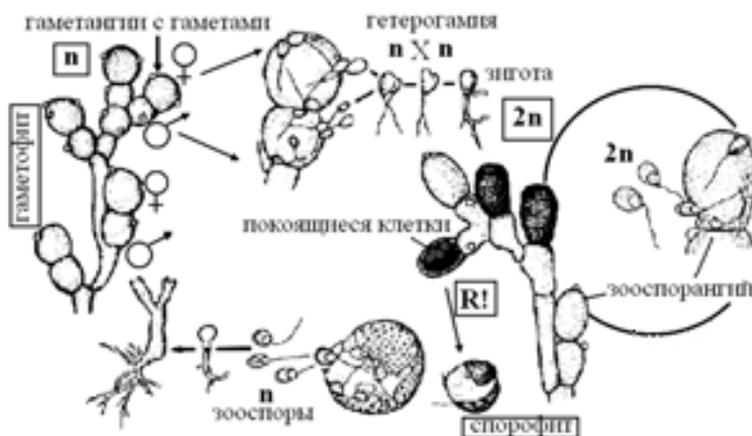


Рис. 45. Цикл развития алломицеса (*Allomyces*) с изоморфной сменой поколений [9]

#### Порядок *Monoblepharidales* – моноблефаридальные

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

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

### ОТДЕЛ ZYГОМУСОТА – ЗИГОМИКОТА

Представители этого отдела имеют следующие особенности:

- Мицелий обычно без перегородок, несептированный. Клеточная оболочка содержит хитин и хитозан, запасное вещество – гликоген.

- Вегетативное размножение осуществляется частями таллома или с помощью специфических видоизменений мицелия: столонов, ризоидов, аппрессорий, гаусторий, хламидоспор.
- Бесполое размножение происходит с помощью эндогенных спор (спорангиеспор) и конидий. Спорангии могут быть различной формы. Наблюдается постепенный переход к конидиальному спороношению. У некоторых представителей имеются образования промежуточного типа между спорангиями и конидиями – **спорангиолы** (мелкие спорангии без колонки). В спорангиолах количество спор невелико (до 10), а при неблагоприятных условиях их число сокращается до одной, и спорангиолы становятся похожими на конидии. У некоторых представителей вообще нет спорангиеспор, а есть только конидии.
- Половой процесс – **зигогамия**, известен не у всех. В результате полового процесса образуется зигота – **зигоспора**. В жизненном цикле (см. с. 51, 52) преобладает гаплоидная стадия. Может быть **гетероталлизм** и **гомоталлизм**. Подвижные стадии отсутствуют.
- Большинство видов являются сапротрофами. Грибы часто вызывают порчу продуктов, кормов, разных материалов. Широко распространены в почве, участвуют в почвообразовательном процессе, накоплении гумуса в результате разложения различных органических остатков. Среди зигомицетов имеются экто- и эндосимбионты, «хищные» грибы и паразиты растений, животных, грибов. У человека и животных они могут вызывать заболевания – **мукоромикозы**. Многие виды используются в микробиологической промышленности, так как продуцируют различные ферменты, органические кислоты, каротиноиды.
- При классификации важно учитывать типы структур, образующихся при вегетативном и бесполом размножении, ветвление воздушных гиф, строение зигоспор, состав клеточной стенки, степень септированности гиф и тонкое строение пор в перегородках.
- Классификация. В отделе выделяют два класса: класс *Trichomycetes* (трихомицеты) и класс *Zygomycetes* (зигомицеты, 3–8 порядков).

### **Класс *Trichomycetes* – трихомицеты**

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

### **Класс *Zygomycetes* – зигомицеты**

К классу относится наибольшее число представителей. Признаки видов этого класса перечислены при характеристике отдела. Система

зигомицетов претерпевает существенную перестройку в связи с новыми данными геносистематики и более детальным исследованием онтогенеза и филогенеза отдельных групп. Так, к порядку Endogonales причисляли ряд грибов, образующих эндомикоризы. Позднее их выделили в отдельный порядок – Glomerales. В настоящее время они вынесены в самостоятельный отдел Glomeromycota (гломеромикота), с одним классом – Glomeromycetes (гломеромицеты).

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

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

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

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

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

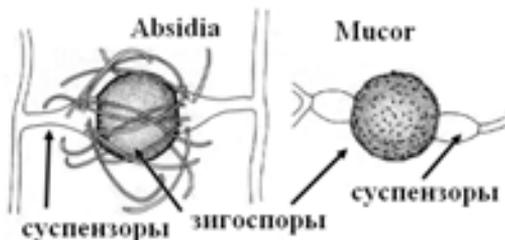


Рис. 46. Зигоспоры мукоральных грибов [34]

Иногда зигоспоры окружены гифами и формируют своеобразные плодовые тела. В

основном сапротрофы, но могут быть и паразиты грибов, растений, животных и человека.

В основу классификации положены особенности бесполого размножения.

#### **Сем. Mucoraceae – мукоровые**

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

**Род *Mucor* – мукор.** *M.ucedo* 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

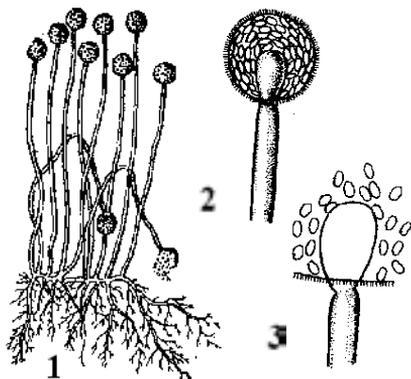


Рис. 47. *Mucor* sp. 1 – мицелий и спорангиеносцы со спорангиями; 2 – спорангий со спорами; 3 – колонка и споры [34]

Концы гиф расширяются, образуя спорангий шаровидной формы, в котором цитоплазма по периферии уплотняется и содержит много ядер. Центральная часть его остается менее плотной, не содержит ядер и превращается в колонку. Из содержимого периферической части формируются споры (митоспоры). После разрыва оболочки спорангия споры рассыпаются, а на спорангиеносце остается колонка с частью стенки спорангия – воротничком (рис. 47). Половое размножение возможно лишь при соприкосновении мицелиев с разным половым знаком (+ и –), так как вид является гетероталличным. Половой процесс – зигогамия. Цикл развития

мукура был описан раньше (см. с. 51, 52).

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

**Род *Rhizopus* – ризопус.** Для него характерно наличие темноокрашенных спорангиеносцев. У многих видов есть столоны, позволяющие быстро освоить субстрат (рис. 48). Грибы этого рода чаще всего поселяются на продуктах питания и называются «черная плесень» или «головчатая плесень», обладают ферментативной активностью, а также могут продуцировать органические кислоты.

*R. oryzae* вызывает микоз теплокровных животных, но используется в производстве спирта, органических кислот.

*R. nigricans* содержит пектинразрушающие ферменты, поэтому применяется для мацерации стеблей льна в текстильной промышленности.

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

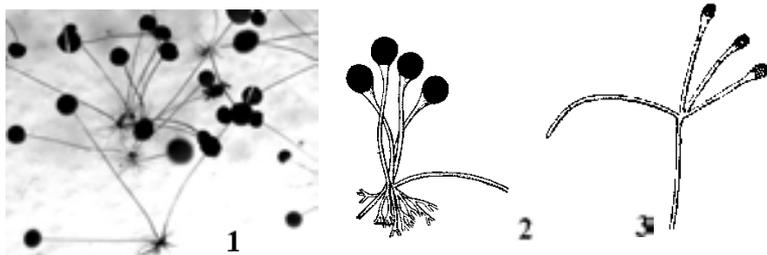


Рис. 48. *Rhizopus* sp.: 1 – внешний вид колонии; 2 – пучок спорангиеносцев со спорангиями, ризоидами и столонами. *Absidia glauca* (3) [34]

### Семейство *Pilobolaceae* – пилоболусовые

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

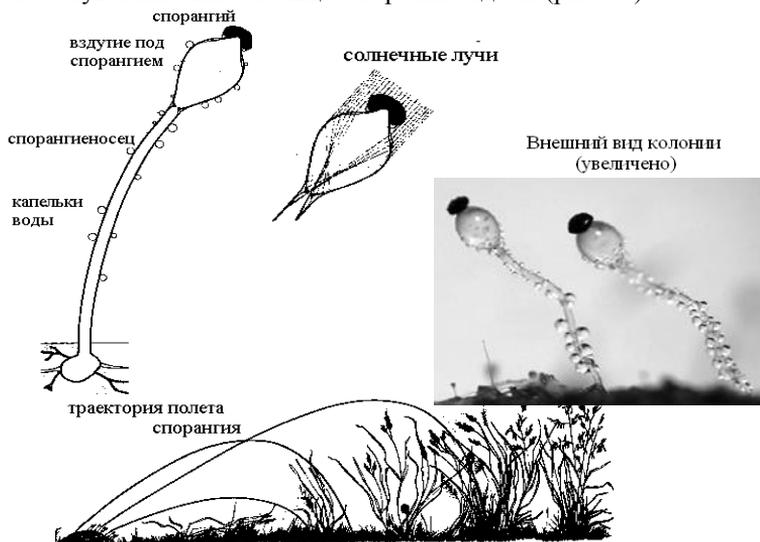


Рис. 49. Бесполое размножение *Pilobolus* (пилоболус) [53]. Фото [una.edu]

На вершине спорангиеносца находится приплюснутый спорангий черного цвета со слизистым кольцом. Гриб обладает положительным фототропизмом. Под влиянием солнечных лучей в пузыре возникает давление, он взрывается, и спорангий отлетает со скоростью примерно 50 км/час на расстояние до 2 м. Попадая на травянистые растения, спорангии приклеиваются к ним. Животные поедают эти растения, споры проходят через пищеварительный тракт и выделяются вместе с экскрементами. Затем споры прорастают.

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

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

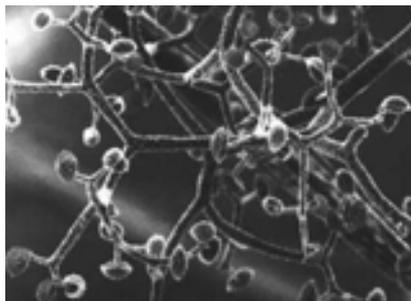
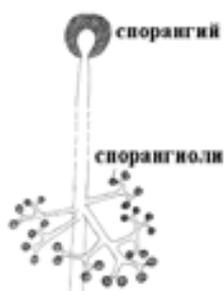


Рис. 50. *Thamnidium elegans* [mycolog.com и www.raumschiff-erde.de]

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

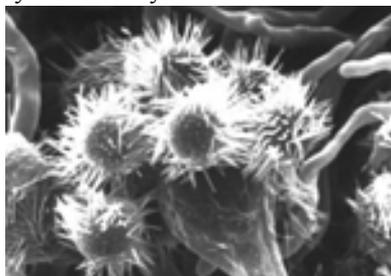


Рис. 51. *Cunninghamella echinulata* [micol.fcien.edu.uy и www.raumschiff-erde.de]

### Порядок *Endogonales* – эндогональные

Сюда относятся сапротрофные грибы (род *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 относили ещё грибы, образующие арбускулярно-везикулярную эндомикоризу.

### Порядок *Entomophthorales* – энтомофторальные

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

**Род *Entomophthora*.** *E. muscae* – энтомофтора мушиная. Вызывает заболевание «осенняя болезнь» мух. Развитие болезни идет очень быстро. На оконных стеклах можно видеть мух, окруженных белым пушком (рис. 52).

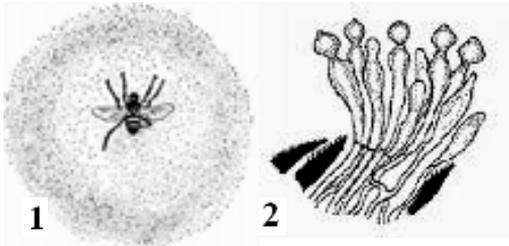


Рис. 52. *Entomophthora muscae*: 1 – пораженная муха, 2 – конидиеносцы [33]

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

## ОТДЕЛ GLOMEROMYCOTA – ГЛОМЕРОМИКОТА

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

### Класс Glomeromycetes – гломеромицеты

#### Порядок Glomerales – гломеральные

В порядке одно семейство *Glomeraceae* – гломеровые (род *Glomus* – гломус), в которое объединяют облигатные микоризные грибы, имеющие большое значение как эндосимбионты. Эндомикориза развита у 80% травянистых растений, а также возможна у некоторых деревьев и кустарников во взрослом состоянии и на ранних этапах развития из семени. Гифы грибов находятся в коре корня, идут по межклетникам и образуют терминальные или интеркалярные вздутия – **везикулы** (рис. 53). Гифы могут дихотомически ветвиться с образованием **арбускул** (рис. 53). Такая микориза называется **арбускулярно-везикулярной**. В результате лизиса гриба в клетках растений остается **зернистая масса**.

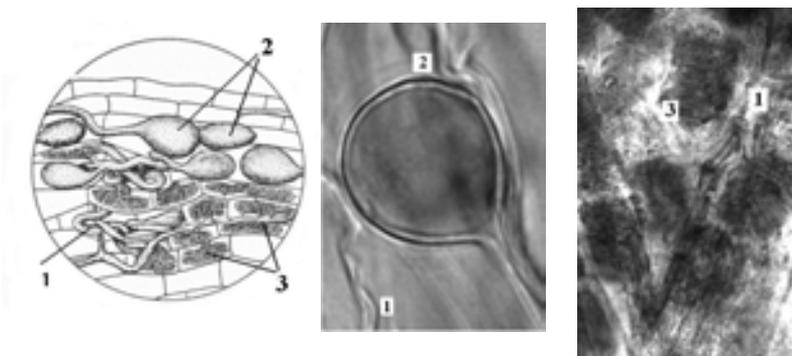


Рис. 53. Гифы (1), везикулы (2) и арбускулы (3) в корнях травянистых растений

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

## ОТДЕЛ ASCOMYCOTA – АСКОМИКОТА, СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ

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

### Общая характеристика сумчатых грибов

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

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

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

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

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

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

### Бесполое размножение (анаморфа)

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

жизненном цикле спорыньи (см. с. 80). Не случайно многие анаморфы аскомицетов имеют вторую «прописку» в группе анаморфных (несовершенных) грибов.

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

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

В типичном случае на гаплоидном мицелии образуются гаметангии. Женский гаметангий – **аскогон** – имеет расширенную нижнюю часть и вытянутую верхнюю – **трихогину**. После образования гаметангиев происходит половой процесс – гаметангиогамия (см. с. 49), протекающая в несколько этапов.

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

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

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

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

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

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



<b>6.</b>	<b>4.</b>



*Учебное издание*

*Переведенцева Лидия Григорьевна*

**МИКОЛОГИЯ: ГРИБЫ И ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ**

Учебное пособие

Редактор *Е. А. Огиенко*  
Компьютерная вёрстка *С. А. Овеснова*

Подписано в печать 18.05.2009. Формат 70×100<sup>1</sup>/<sub>16</sub>.

Усл. печ. л. 16,12. Уч.-изд. л. 10. Тираж 300 экз. Заказ .

Редакционно-издательский отдел Пермского государственного университета  
614990, г. Пермь, ул. Букирева, 15

Типография Пермского государственного университета  
614990, г. Пермь, ул. Букирева, 15