

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФГБОУ ВПО «Кубанский государственный аграрный университет»

В. П. Сокирко, В. С. Горьковенко, М. И. Зазимко

ФИТОПАТОГЕННЫЕ ГРИБЫ

(МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА)

Учебное пособие

Допущено Учебно-методическим объединением вузов Российской Федерации по агрономическому образованию в качестве учебного пособия для студентов, обучающихся по направлению «Агрономия», специальности «Защита растений»

Краснодар
2014

УДК 632.4:[581.4+582] (075.8)

ББК 44.7

С59

Рецензенты:

В.А. Шкаликов, д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой фитопатологии, РГАУ – МСХА им. К. А.Тимирязева;

В.Т. Пивень, д-р с.-х. наук, профессор, зав. отделом защиты растений ВНИИ масличных культур им. В. С. Пустовойта;

В.В. Котляров, д-р с.-х. наук, профессор кафедры физиологии и биохимии растений Кубанского ГАУ

Сокирко В. П.

С59 Фитопатогенные грибы (морфология и систематика): учеб. пособие / В. П. Сокирко, В. С. Горьковенко, М. И. Зазимко. – Краснодар: КубГАУ, 2014. – 178 с.

Учебное пособие включает современные данные по генномолекулярной систематике, морфологии грибоподобных протистов, псевдогрибов и настоящих грибов. Описаны их основные морфологические структуры, на которых образуются и развиваются анаморфы и телеоморфы. В пособии представлены способы приготовления микологических препаратов из гербарного материала растений, порядок изучения грибов и грибоподобных организмов на каждом занятии и необходимые пояснения к ним для углубления и закрепления теоретических и практических знаний по классификации, морфологии, диагностике и циклам развития.

Для лабораторно-практических занятий и самостоятельной работы студентов по микологии и общей фитопатологии, обучающихся по направлению «Агрономия».

УДК 632.4:[581.4+582] (075.8)

ББК 44.7

© Сокирко В. П., Горьковенко В. С,
Зазимко М. И., 2014

© ФГБОУ ВПО «Кубанский государственный
аграрный университет», 2014

ВВЕДЕНИЕ

Возбудители болезней растений наносят огромный вред сельскохозяйственным культурам. Среди них подавляющее количество видов относится к фитопатогенным грибам (более 80%). Потери урожая возделываемых культур от грибных болезней, в зависимости от агроэкоресурсов, в различные годы варьируют от 5 до 30 %, а в эпифитотийные – до 50 % и более.

Научно обоснованная защита растений и мероприятия по максимальному снижению потерь урожая основываются на точной диагностике вредящего вида, его систематической принадлежности, знании жизненного цикла развития гриба, путей и способов его сохранения, распространения, возобновления и динамики инфекционного процесса. Точная идентификация возбудителя стала возможна с использованием молекулярных методов изучения грибов. Это привело к коренным изменениям в познании их структуры, систематического положения, филогенетической связи, биологии и экологии. Новейшая молекулярная систематика (геносистематика) позволяет на генетическом уровне судить о филогенетических связях таксонов любого уровня. Однако, до настоящего времени не выработан единый научный взгляд на систематическое положение фитопатогенных грибов. В то же время, проблема уточнения систематического положения видов фитопатогенов крайне актуальна как с теоритической, так и с практической точек зрения.

В большинстве современных научных изданий предпринимаются попытки изложить систематику с учетом международного уровня решения данного вопроса, однако в них отмечаются значительные разночтения по структуре систематики, латинскому названию таксонов высокого ранга и другим особенностям.

В учебном пособии предпринята попытка изложить уточненную, в соответствии с новейшими исследованиями, классификацию грибов. Принципиальные изменения коснулись классов *Chytridiomycetes*, *Oomycetes* и в меньшей степени – высших настоящих грибов. Базовые положения систематики основываются на данных девятого издания «Справочника грибов», 2001 год, (Kirk P.M., Cannon P.F. David J.C., Stalpers J.A., Ainsworth and Bisby's Dictionary of the fungi. CAB International, 9th Edition, 2001). По мнению авторов пособия, такая систематика может помочь студентам ориентироваться в различиях по таксономическим вопросам микологической, ботанической и фитопатологической литературе.

Основной целью учебного пособия является углубление и закрепление теоретических и практических знаний по новейшей систематике грибов, их морфологии, циклам развития, получение практических навыков в определении болезней растений и биологическому обоснованию мероприятий по защите сельскохозяйственных культур.

В пособие включены разделы по морфологии (строение вегетативного тела и репродуктивных органов, видоизменения мицелия), размножению (половое, бесполое, вегетативное), систематике грибов, указаны также виды микологического материала, используемые для лабораторно-практических занятий, их подготовка и микроскопирование. В книге приведены оригинальные зарисовки наиболее типичных отличительных признаков возбудителей болезней сельскохозяйственных культур из различных царств, отделов, классов грибоподобных, псевдогрибов и настоящих грибов.

В основу настоящего учебного пособия положены курсы лекций и лабораторно-практических занятий, апробированных авторами в Кубанском государственном аграрном университете, рисунки и фотографии, сделанные авторами в процессе выполнения научно-исследовательских работ, а также обобщенная отечественная и зарубежная литература. В пособии указан гербарный микологический материал, порядок его изучения на каждом занятии и необходимые пояснения к ним для углубления и закрепления теоретических, практических знаний по классификации, морфологии, диагностике, циклам развития грибов и грибоподобных организмов. В учебном пособии приводятся вопросы для самоподготовки, словарь основных терминов и алфавитный указатель грибов.

Авторы выражают искреннюю благодарность рецензентам: доктору биологических наук, профессору, заведующему кафедрой фитопатологии Шкаликову В.А., ФГБОУ ВПО «Российский государственный аграрный университет» – Московская сельскохозяйственная академия имени К.А.Тимирязева (ФГБОУ ВПО РГАУ – МСХА имени К.А. Тимирязева), доктору сельскохозяйственных наук, профессору Пивню В.Т., заведующему отделом защиты растений, Государственное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В.С. Пустовойта» Российской академии сельскохозяйственных культур (ГНУ ВНИИМК Россельхозакадемии), доктору сельскохозяйственных наук, профессору Котлярову В. В., кафедра физиологии и биохимии растений ФГБОУ ВПО «Кубанский государственный аграрный университет» за положительную оценку нашей работы, доброжелательную помощь и ценные замечания, сделанные ими в процессе рецензирования нашей работы.

ТЕМА 1. МОРФОЛОГИЯ ГРИБОВ

(мицелий и его видоизменения)

Цель работы: изучить вегетативное тело и видоизменения мицелия, что значительно облегчит изучение биологии грибов и работу при микологических исследованиях.

План:

1) строение вегетативного тела (мицелия) грибов: плазмодий, несептированный и септированный мицелий; 2) видоизменения мицелия грибов: оидии, хламидоспоры, склероции, ризоморфы и др.; 3) микроскопирование и зарисовка вегетативного тела и видоизменений мицелия грибов.

Необходимый материал.

Живые образцы, готовые препараты и чистые культуры грибов, демонстрационные таблицы, электронная презентация.

Теоретический материал к занятию.

Грибы – обширная группа бесхлорофильных гетеротрофных организмов, насчитывающая более 75 тысяч описанных видов. В системе органического мира они занимают промежуточное положение между растениями и животными. По наличию мочевины в обмене веществ, хитина в оболочке клеток, запасного продукта – гликогена (а не крахмала) они приближаются к животным. С другой стороны, по способу питания путем всасывания, а не заглатывания пищи, по неограниченному росту, отсутствию подвижности в вегетативном состоянии они напоминают растения. Однако грибы – не растения и не животные. Развитие этой группы организмов шло в природе обособленно. Грибы выделяют в самостоятельное царство живых организмов – *Mycota* (грибы).

подавляющее большинство грибоподобных, псевдогрибов и настоящих грибов имеет микроскопические размеры. Такие организмы называют *микромикетами*. У ряда грибов образуются плодовые тела достаточно крупных размеров и их называют *макротриетами*. Однако деление грибов на микро- и макротриеты условно, так как основную часть плодового тела и тех и других составляет микроскопический мицелий.

Грибы являются *гетеротрофами*: в качестве источника питания они используют готовое органическое вещество растительного или животного происхождения. Активно участвуя в трансформации сложных органических соединений в природе, грибы являются продуцентами полезных для человека веществ (антибиотики и др.). Ферментативную активность грибов используют в хлебопечении, пивоварении, виноделии, молочной промышленности и т. д. Некоторые грибы обладают ценными пищевыми, вкусовыми и лечебными качествами.

Наряду с грибами, обладающими полезными свойствами, существует огромное количество грибов – возбудителей болезней растений. Они составляют многочисленную группу, включающую более 10 тысяч видов. В зависимости от источника питания все грибы делят на *паразитов растений (фитотрофов)* и *сапротрофов*. Фитопатогенные грибы разделяются по паразитической специализации на группы *факультативных паразитов (фитотрофы)*, *факультативных сапротрофов* и *облигатных (обязательных) паразитов* (возбудители головневых и ржавчинных заболеваний, ложной и настоящей мучнистых рос).

Классификационные системы грибов основываются на комплексе признаков, в том числе на строении вегетативного тела (таллома), способах размножения, химическом составе оболочек.

Задание 1. Строение вегетативного тела грибов

Вегетативное тело у наиболее примитивных грибоподобных протистов, псевдогрибов и настоящих грибов отдела Хитридиомицеты представлено плазмодием. *Плазмодий*, или *амебоид* – многоядерная, лишенная оболочки, изменчивой формы клетка миксомицетов, плазмодиофоровых и низших хитридиевых грибов. У большинства настоящих грибов вегетативное тело состоит из тонких ветвящихся нитей – гиф, имеющих вид цилиндрических трубок до 10 мкм в диаметре. Они характеризуются апикальным (верхушечным) ростом и обильным ветвлением. Совокупность гиф называется *грибницей*, или *мицелием*. Он может быть неклеточным, или *несептированным* (у низших) и многоклеточным, или *септированным* – у высших грибов.

Клетка грибов, за исключением зооспор и вегетативного тела у некоторых низших, окружена твердой оболочкой. Состав веществ клеточной оболочки разнообразный. Так, в клеточных оболочках оомицетов преобладают *целлюлозно-глюкановые полисахариды*, у зигомицетов – *целлюлозно-хитиновые*, у хитридиевых, сумчатых, базидиальных и дейтеромицетов – *хитино-глюкановые* соединения. Обычно оболочки молодых клеток тонкие, бесцветные, однородные по структуре (рисунок 1).

С возрастом оболочка может утолщаться, ослизняться, менять окраску в результате отложения пигмента. Через поверхность грибницы осмотическим путем происходит всасывание питательных веществ.

Мицелий по отношению к растению – хозяину может быть поверхностным или внутренним. Если мицелий развивается на поверхности пораженного растения или другого питательного субстрата, его называют поверхностным, или *экзогенным*. Такой мицелий имеется, например, у возбудителей настоящей мучнистой росы.

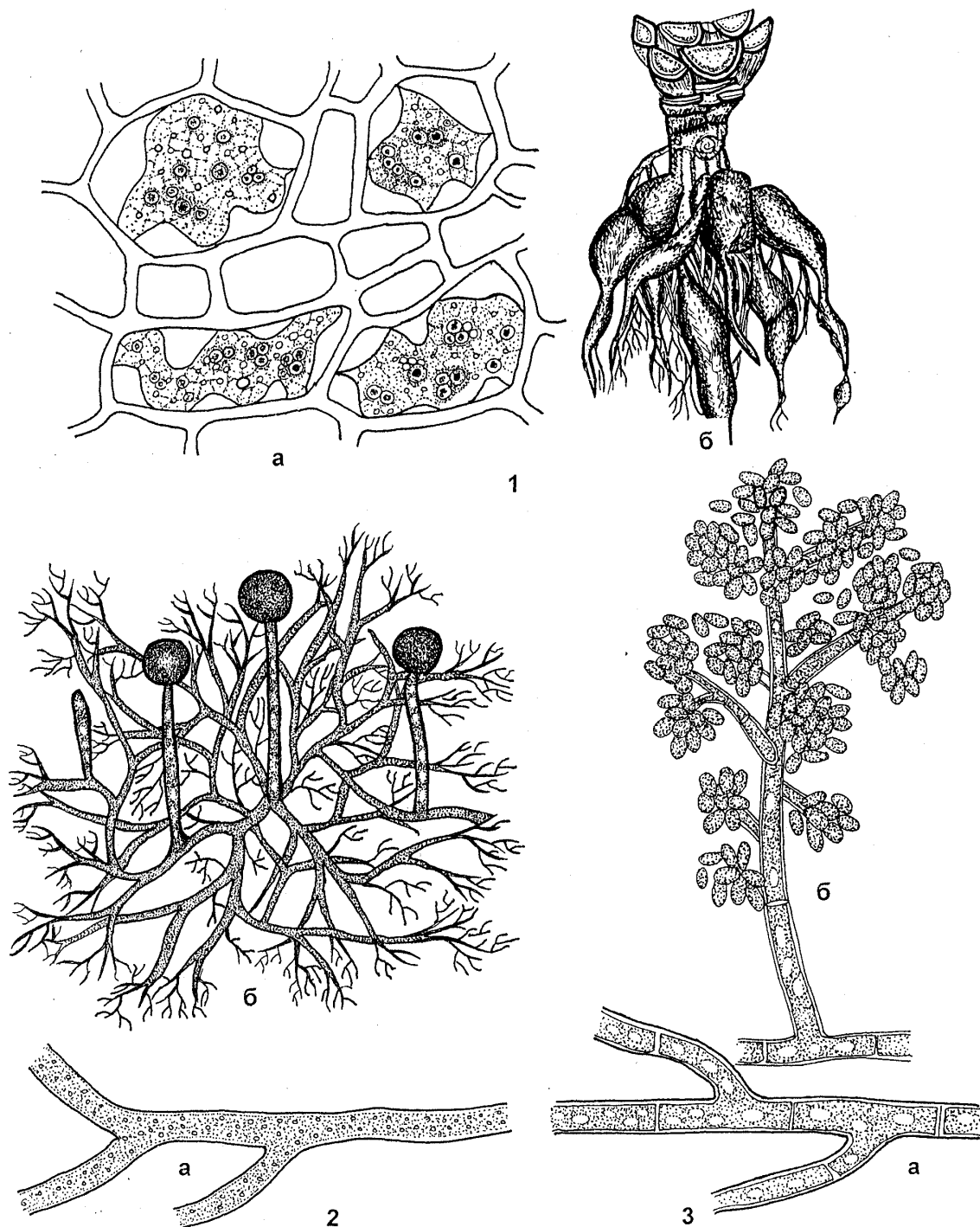


Рисунок 1 – Вегетативное тело грибов:

1 – плазмодий, амебоид (а) возбудителя килы капусты *Plasmodiophora brassicae* (б); 2 – неклеточный, несептированный мицелий (а) грибов рода *Mucor* (б); 3 – многоклеточный, септированный мицелий (а) грибов рода *Botrytis* (б) [31; ориг.]

Мицелий, распространяющийся внутри субстрата, называют внутренним, или *эндогенным* (греч. *endon* – *внутри*). В свою очередь эндогенный мицелий у некоторых представителей проникает в клетку растения-хозяина (*Olpidium brassicae* Dang., *Synchytrium endobioticum* Pers.), но у подавляющего большинства грибов он распространяется по межклетникам (возбудители ложной мучнистой росы, ржавчинных заболеваний и др.).

Видоизменения мицелия грибов

В зависимости от условий развития и выполняемых функций мицелий или отдельные гифы грибов могут видоизменяться (рисунки 2 и 3).

Пряжки – полукруглые клетки, расположенные сбоку гиф в местах перегородок и связывающие полости соседних клеток. Пряжки характерны для многих базидиальных грибов. По ним при половом процессе перемещаются содержимое и ядро из одной клетки в другую. Наличие или отсутствие пряжек, их форма и количество являются систематическим признаком для гименомицетов.

Анастомозы (греч. *anastomosis* – соединение) боковые короткие выросты клеток, соединяющие гифы мицелия между собой. По ним протоплазма и ядро из одной клетки могут переходить в другую. В отдельных случаях с помощью анастомозов осуществляется переход мицелия от гаплоидного состояния к диплоидному. При сильном развитии анастомозов мицелий становится сетчатым.

Аппрессории (греч. *apprimere* – прижимать) – расширенные или лопастные выросты гиф, с помощью которых возбудители фитофторы, настоящей мучнистой росы прикрепляются к поверхности субстрата.

Гаустории (лат. *haustor* – черпающий, пьющий) – боковые, лопастно-видной или гифоподобной формы, выросты мицелия грибов, характерные для облигатных фитотрофов. Гаустории имеют булововидную форму. Они проникают в клетки растения-хозяина и транспортируют питательные вещества из клетки к мицелию.

Ризоиды (греч. *rhiza* – корень + *eidōs* – вид) – простые или разветвленные корневидные отростки гиф, с помощью которых грибок проникает в субстрат и прикрепляется к нему.

Столоны (лат. *stolo, stolonis* – корневого побег) – дугообразные толстые гифы, с помощью которых грибок быстро распространяется на субстрате. Ризоиды и столоны есть у вида *Rhizopus nigricans Ehr.* – возбудителя черной головчатой плесени.

Придатки (лат. *appendix* – придаток) – специальные, различной формы и размера, бесцветные или окрашенные гифы, одно- или многоклеточные. Они отрастают от оболочки клейстотециев и удерживают плодовые тела на поверхности субстрата, способствуя их распространению. Придатки всех видов мучнисторосяных грибов являются важным систематическим признаком при классификации этих грибов.

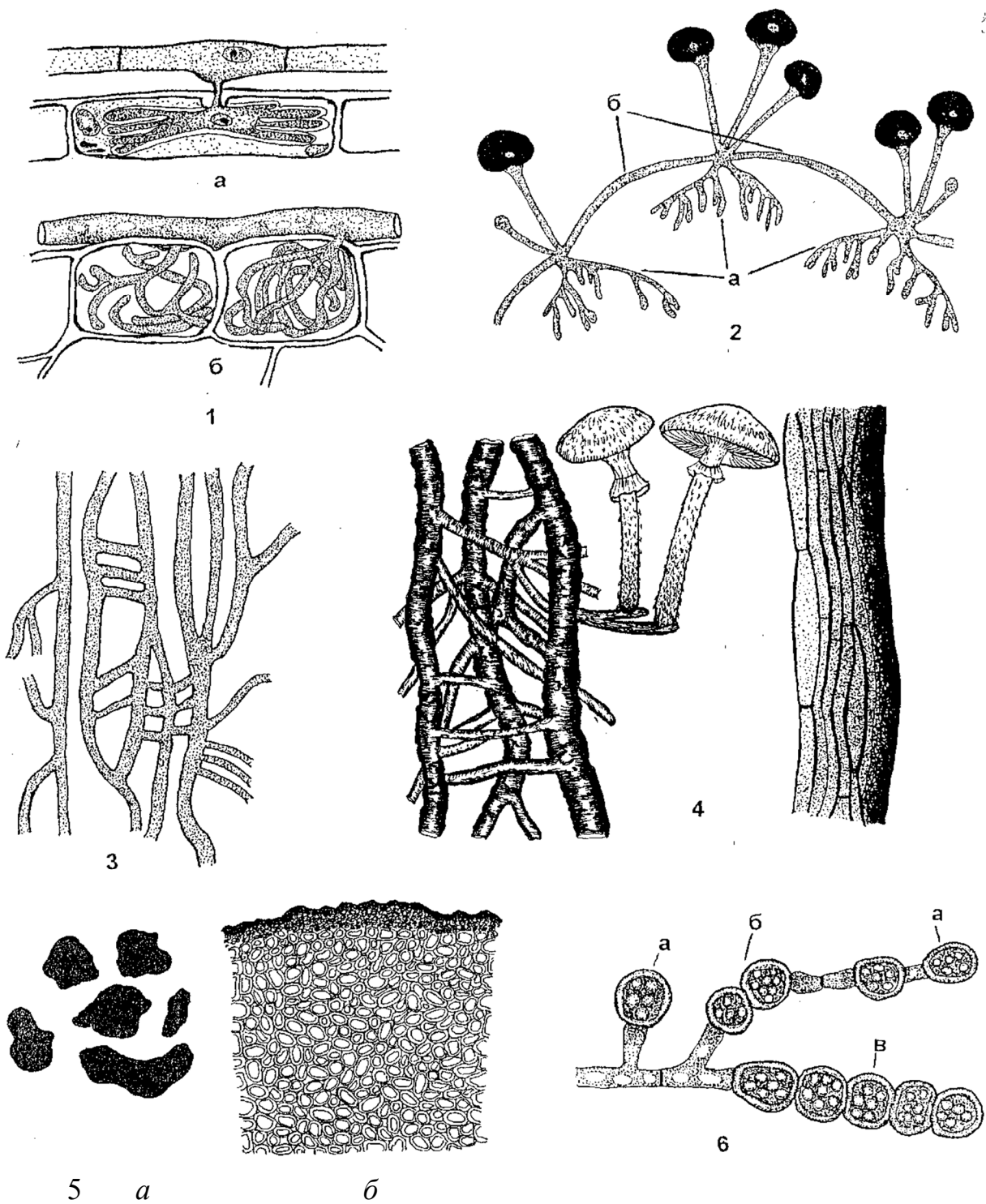


Рисунок 2 – Видоизменения мицелия грибов:

1 – гаустории у грибов рода *Erysiphe* (а) рода *Peronospora* (б); 2 – ризоиды (а) и столоны (б) у грибов рода *Rhizopus*; 3 – анастомозы; 4 – ризоморфы у грибов рода *Armillariella*; 5 – склероции у грибов рода *Sclerotinia*; 6 – хламидоспоры (а – терминальные, верхушечные; б – интеркалярные, промежуточные; в – в цепочках у грибов рода *Verticillium*) [ориг.]

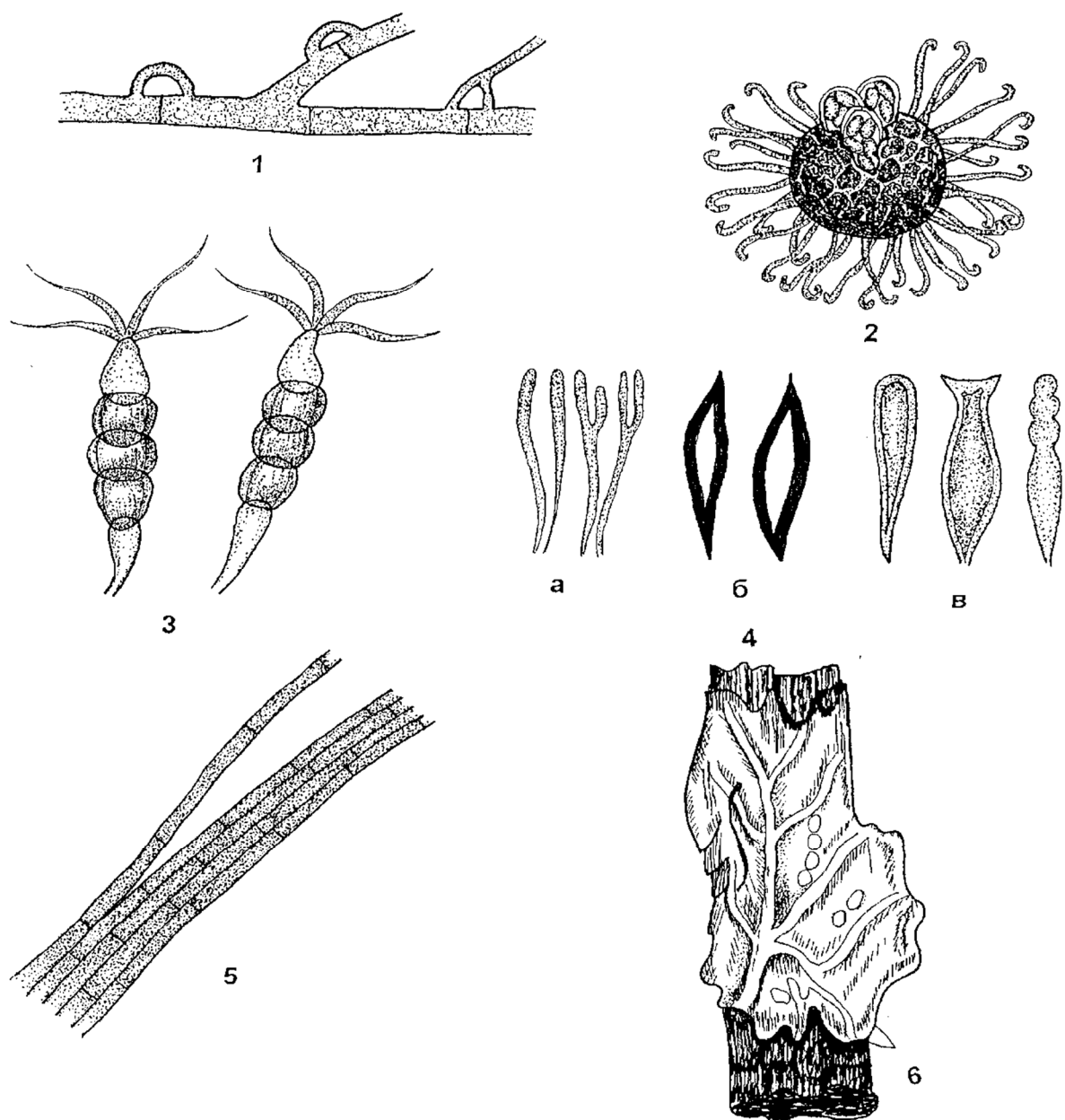


Рисунок 3 – Видоизменения мицелия грибов:

1 – пряжки на гифах грибов; 2– мицелиальные придатки на клейстотециях; 3 – «реснички» на конидиях; 4 – специальные стерильные клетки: парафизы (а), щетинки (б), цистиды (в); 5 – мицелиальные тяжи; 6 – мицелиальные пленки (домовый гриб)

Реснички – нитевидные бесцветные клетки, расположенные на конце конидии в количестве от 2 до 5 шт. Они характерны для грибов рода *Pestalotia* и выполняют функцию удерживания конидий на поверхности растения-хозяина.

Специальные стерильные гифы – *парафизы* – образуются у сумчатых и базидиальных грибов и выполняют разделительную или защитную функцию. *Парафизы* – одно – или многоклеточные бесплодные гифы, расположенные между сумками или базидиями. Они предохраняют их от высыхания и механических повреждений. *Цистида* – это стерильный, обычно светлоокрашенный, различных форм конец несосудистой гифы в гимениальном слое бази-

диальных грибов; *щетинки* – крупные толстостенные темноокрашенные клетки с шипиками на концах, возвышающиеся над базидиями.

Хламидоспоры (лат. *chlamyda* – верхнее шерстяное платье) – одна из форм видоизменения мицелия, образующаяся путем распада мицелия или отдельных его участков на самостоятельные клетки, которые округляются и под прежней клеточной стенкой покрываются плотной, толстой пигментированной оболочкой. Зачастую оболочка темноокрашенная, покрытая шипиками, щетинками, бугорками или сеточкой. Хламидоспоры содержат значительные запасы питательных веществ, поэтому способны сохраняться до 10, а по некоторым данным – до 15 лет. Формируются у всех факультативных сапро – и фитотрофов при неблагоприятных условиях среды.

Геммы (лат. *gemma* – резной камень) образуются так же, как и хламидоспоры, но отличаются разнообразием форм. Они встречаются у сумчатых, базидиальных и несовершенных грибов.

Мицелиальные тяжи (шнуры) очень часто образуются у различных групп высших грибов. Они бывают простые и сложные, разной длины, толщины, цвета и консистенции. В простейшем случае тяжи состоят из небольшого количества параллельно растущих гиф. Последние или склеиваются друг с другом, или образуют более прочные соединения при помощи многочисленных коротких анастомозов у домового гриба. Выполняют функции сохранения, распространения грибов при вегетативном размножении и служат своеобразной проводящей системой для передвижения питательных веществ и воды к развивающимся плодовым телам.

Мицелиальные пленки – плотные мицелиальные сплетения, развивающиеся на поверхности или внутри питательного субстрата. У древоразрушающих трутовиков они формируются в трещинах древесины пораженного дерева. Пленки обладают высокой прочностью, иногда достигая в толщину 10–15 мм. Из мицелиальных пленок развиваются плодовые тела, мицелий или от них отходят тяжи.

Ризоморфы (греч. *rhiza* – корень + *morphe* – форма) – сложные шнуровидные темные или черные сплетения гиф, напоминающие по форме корни высших растений. Их длина может достигать нескольких метров при толщине в несколько миллиметров. Гифы, образующие ризоморфы, различаются по строению и выполняемым функциям. Наружная часть ризоморф сложена из темных толстостенных гиф, внутренняя – из бесцветных тонкостенных и гиф типа сосудов, т. е. неветвящихся, без перегородок, с широкими просветами. Ризоморфы выполняют функции сохранения гриба при неблагоприятных условиях и передвижения питательных веществ. Типичные ризоморфы образует опенок (*Armillariella mellea* Karst.).

Склероции (греч. *skleros* – твердый) – это мицелиальные образования твердой, плотной консистенции, округлой, удлинено-овальной, плоской или неправильной формы, размером от десятых долей миллиметра (*микросклеро-*

ции) до 30 см. Склероции состоят из темноокрашенного поверхностного слоя, который включает 1–4 слоя толстостенных округлых, плотно соединенных между собой клеток (*параплектенхимы*) и белой внутренней части, сформированной из рыхлого сплетения удлинённых тонкостенных бесцветных гиф (*прозоплектенхимы*). Они содержат до 10% воды и около 30% жира. Склероции грибов легко переносят неблагоприятные условия среды и длительное время сохраняются. Из них может развиваться мицелий или различные органы спороношения. Склероции известны у многих грибов, главным образом из родов *Sclerotinia*, *Verticillium*, *Claviceps* и другие.

Задание 2. Размножение грибов (вегетативное и репродуктивное)

Цель работы: изучить разнообразие форм вегетативного и репродуктивного размножения на примере представителей протистов, хромистов и настоящих грибов.

План:

1) вегетативное размножение грибов; 2) репродуктивное размножение грибов – бесполое и половое.

Необходимый материал.

Живые образцы, готовые препараты и чистые культуры грибов, демонстрационные таблицы, презентации. Микроскопирование и зарисовка органов вегетативного и репродуктивного размножения грибоподобных и настоящих грибов.

Теоретический материал к заданию.

У грибоподобных и настоящих грибов различают два типа размножения: *вегетативное* и *репродуктивное*. Репродуктивное размножение происходит *бесполом* и *половым* путем.

Вегетативное размножение грибов осуществляется частями гиф мицелия, или его видоизменениями – *оидиями*, *бластоспорами*, *хламидоспорами*, *геммами* и другими (рисунок 4). Все они, попав в благоприятные условия, могут дать начало новому мицелию.

Оидии (греч. *oos* – яйцо, овальная клетка), или *артроспоры*, образуются в результате фрагментации конидиеносца, гифы или всего мицелия на отдельные эллипсоидальные или шаровидные клетки с тонкой оболочкой. Они недолговечны и способствуют распространению инфекции в период вегетации. Оидии образуют грибы из родов *Endomyces*, *Oidium*, *Oidi dendron* и другие.

Бластоспоры (греч. *blastos* – росток + *spora* – семя) образуются в результате почкования гиф (почкующийся мицелий у дрожжевых грибов рода *Saccharomyces*) или спор (почкующиеся споры у голосумчатых грибов рода *Taphrina*). При этом на клетке мицелия или споре образуется маленький вы-

рост, который постепенно увеличивается в размере, а после окончания роста отделяется от материнской клетки и снова начинает почковаться.

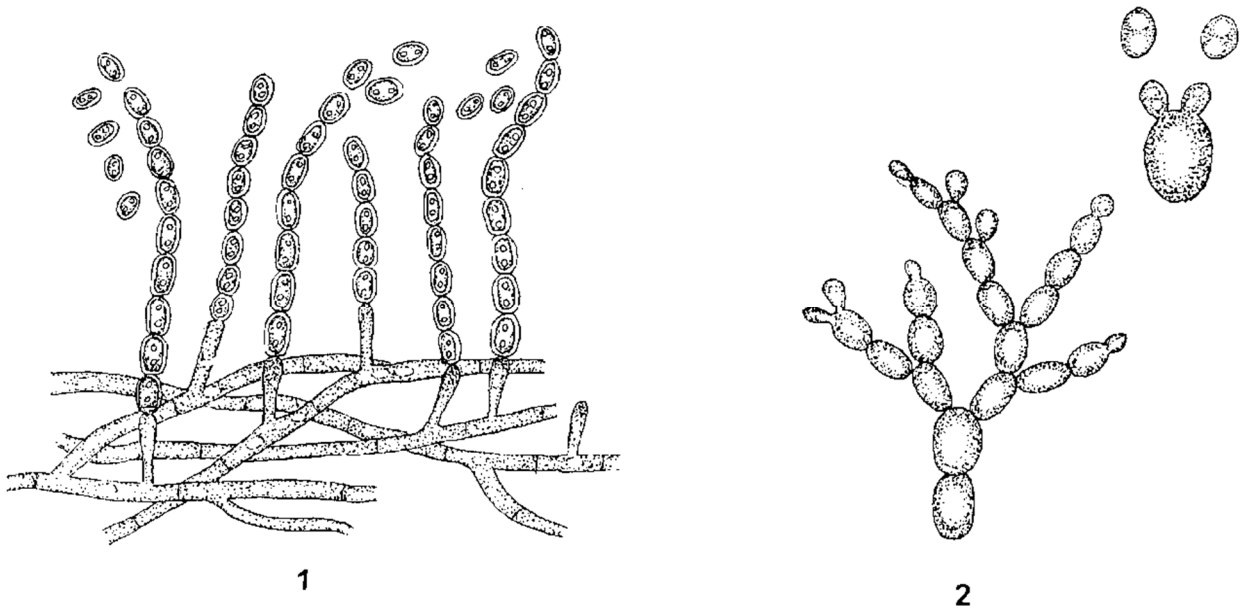


Рисунок 4 – Бесполое, вегетативное размножение грибов:

1 – оидии, или артроспоры (*Blumeria graminis*), 2 – почкование гиф, или бластоспоры (род *Saccharomyces*).

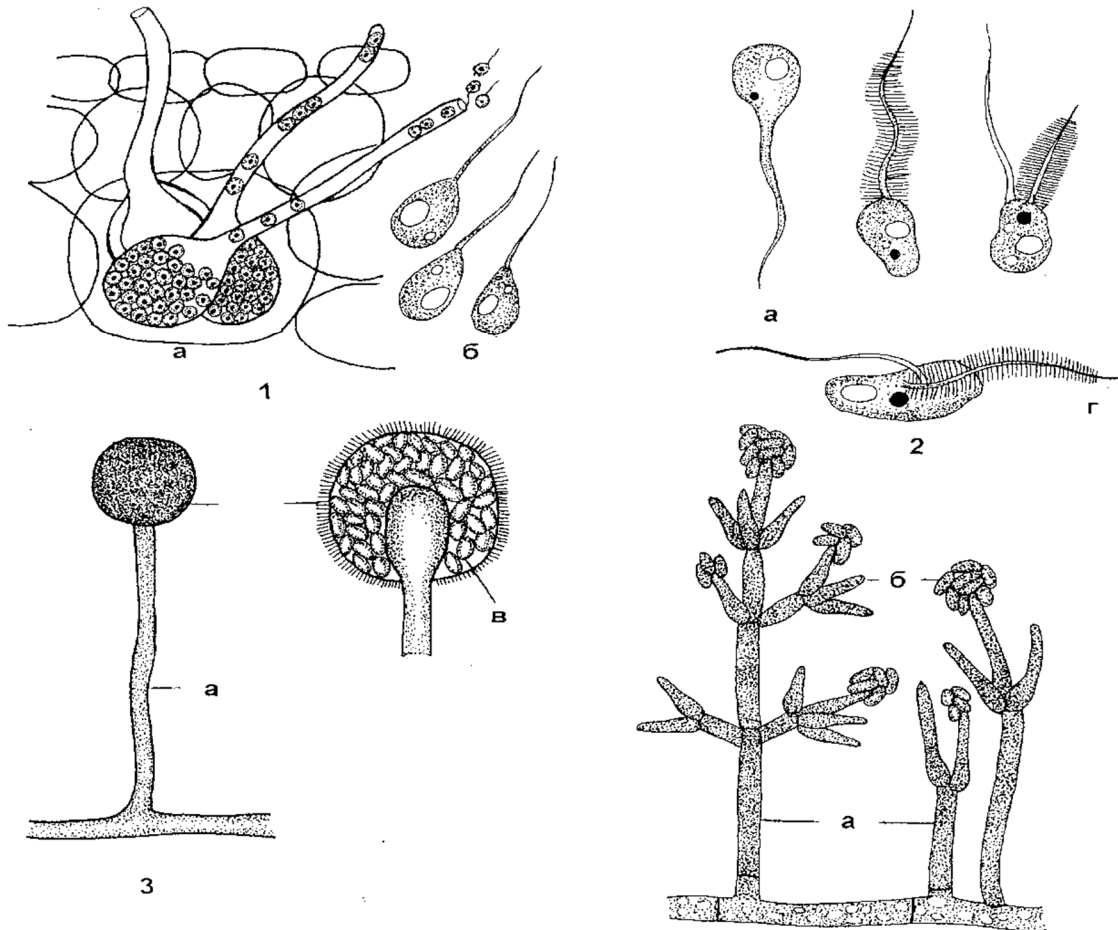
В результате почкования формируется цепочка бластоспор, которые называются *псевдомицелием*. Разнообразные формы вегетативного размножения способствуют увеличению численности и длительному сохранению грибов при неблагоприятных условиях внешней среды.

Репродуктивное размножение грибов. Бесполое размножение

Оно происходит посредством особых спор, имеющих специфические названия зооспор, спорангиоспор и конидий. По отношению к образующим их органам бывают *эндогенными* – зооспоры, спорангиоспоры (грибоподобные), *пикноспоры* (настоящие грибы) и *экзогенными* – конидии (у грибоподобных и настоящих грибов).

Зооспоры (греч. *spora* – семя + *zoon* – животное) – одноклеточные, одноядерные подвижные споры с одним или двумя жгутиками, сохраняющими жизнеспособность только в воде (рисунок 5). Образуются в специальных шаровидных или грушевидных вместилищах – *зооспорангиях* (греч. *zoon* – животное + *spora* – семя + *angeion* – сосуд), которые формируются на концах особых гиф – *зооспорангиеносцах*. При созревании оболочка зооспорангия разрывается, зооспоры освобождаются и при помощи жгутиков активно передвигаются в воде. Это простейшая форма бесполого размножения грибоподобных (рода *Plasmodiophora* – класс *Plasmodiophoromycetes*; рода *Synchytrium*, *Olpidium* – класс *Chytridiomycetes*; родов *Saprolegnia*, *Plasmodiophora*, *Phytophthora* – класс *Oomycetes*).

Спорангиоспоры – одноклеточные неподвижные споры, образующиеся в шаровидных вместилищах – *спорангиях* (греч. *spora* – семя + *angeion* – сосуд) на особых гифах мицелия – *спорангиеносцах*. Спорангиоспоры имеют твердую оболочку. Освобождаясь через разрывы спорангия, они распространяются с потоками воздуха на большие расстояния. Данный тип бесполого размножения характерен для грибов порядка *Mucorales* (класс *Zygomycetes*).



4

Рисунок 5 – Органы бесполого репродуктивного размножения грибов:

1 – зооспорангии (а) с зооспорами (б) у грибов рода *Olpidium*; 2–типы строения жгутиков: (а) – задний бичевидный, (г) – передний перистый, и зооспора с двумя типами жгутиков – перистым и бичевидным; 3 – спорангиеносец (а), спорангии со спорангиоспорами (в) у грибов рода *Mucor*; 4 – конидиеносец (а) и конидии (б) у грибов рода *Verticillium* [22]

Эндогенные споры, характерны для грибоподобных хромистов и протистов, четко демонстрируют их связь с водным образом жизни. Переход к жизни на суше привел к эволюции зооспорангия в спорангий, подвижных зооспор – в неподвижные спорангиоспоры. Дальнейшее совершенствование грибов при жизни на суше привело к возникновению экзогенного спорообразования – конидиеносцев с конидиями. *Конидии* (греч. *konia* – пыль + *eidosis* – вид) – споры, образующиеся на конидиеносцах. *Конидиеносцы* – это простые или более или менее дифференцированные ответвления гиф, на ко-

торых возникают клетки, образующие конидии. Конидии и конидиеносцы очень разнообразны по размерам, форме, окраске и строению, а также по характеру развития и размещения. Конидии бывают одно- и многоклеточные, шаровидные, округлые, булавовидные, нитевидные и другие, а так же бесцветные и окрашенные.

Конидиеносцы бывают простыми, напоминающими гифы, или сложными, с различным по сложности ветвлением. Конидиеносцы могут располагаться на мицелии *одиночно* или формировать агрегации в виде *коремий*, *пионнот*, *спородохий*, а также образовывать тесный слой на *ложе* и в *пикниде* (рисунок 6).

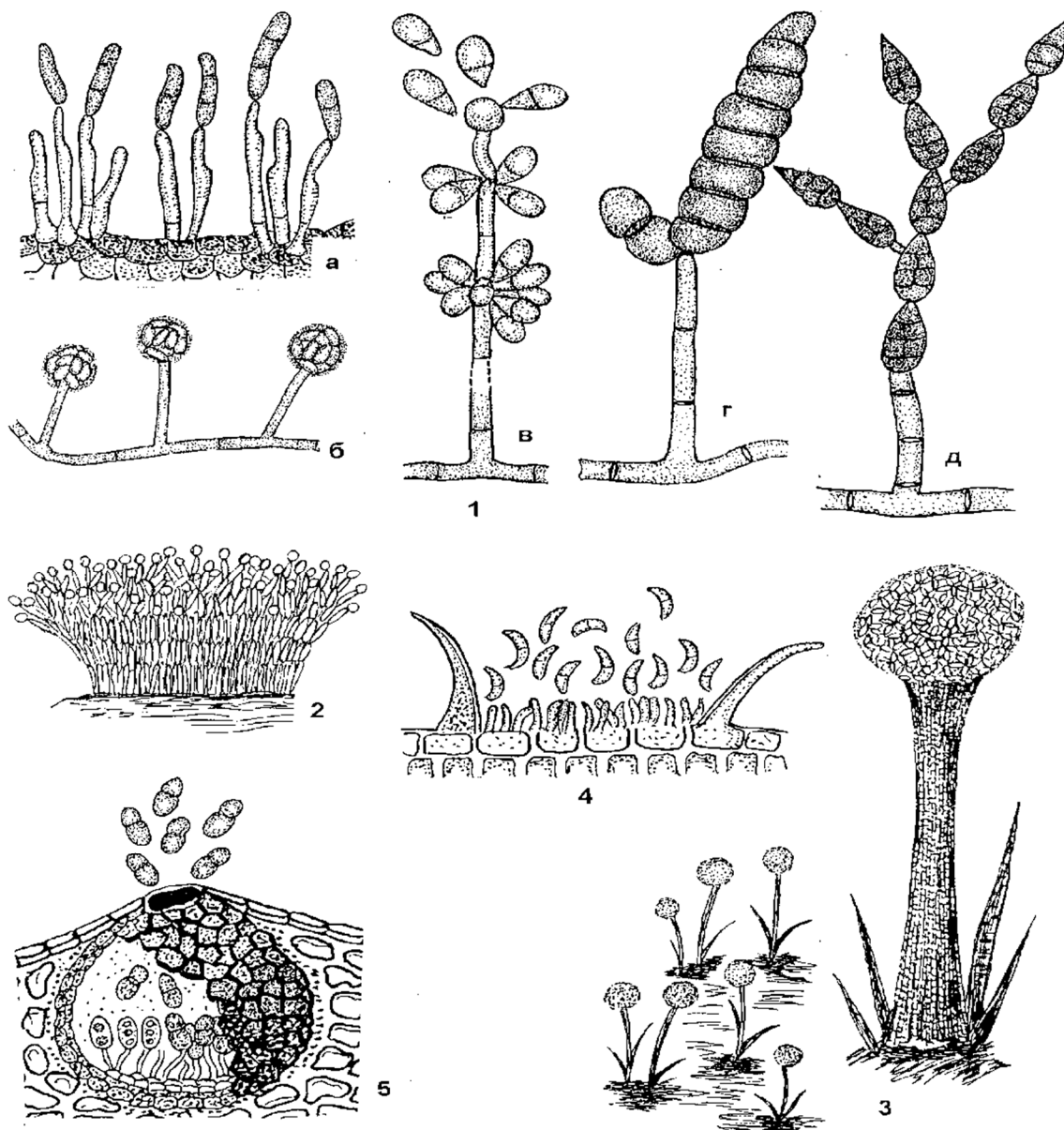


Рисунок 6 – Способы формирования конидиального спороношения:

1 – одиночные конидиеносцы (а – род *Ramularia*, б – род *Cephalosporium*, в – род *Arthrobotrys*, г – род *Embelisia*, д – род *Alternaria*); 2 – спородохии (род *Tubercularia*) 3 – коремия; 4 – ложе (род *Marssonina*); 5 – пикнида (род *Diplodia*) [22]

Коремии – это пучки плотно сближенных, обычно склеенных, а иногда и сросшихся друг с другом конидиеносцев. В результате этого образуется компактная колонка, на вершине которой на веточках конидиеносцев синхронно развиваются конидии. Коремии характерны для представителей порядка *Hyphomycetales* (семейство *Tuberculariaceae*, класс *Hyphomycetes*).

Спородохии – это конидиеносцы с конидиями, собранные в подушечки на поверхности выпуклого сплетения гиф. Если конидиальное спороношение такого типа имеет слизистую или желеобразную консистенцию, а в основании более рыхлое сплетение гиф мицелия, их называют *пионнотами*. Такой тип спороношения характерен для представителей порядка *Hyphomycetales*.

Ложе – тесный слой конидиеносцев с конидиями на более или менее плоском сплетении гиф. Ложе может располагаться на поверхности или внутри питающего растения. Оно часто покрыто покровными тканями (кутикулой или эпидермисом) и раскрывается к моменту созревания конидий. Ложе характерно для представителей порядка *Melanconiales* (класс *Coelomycetes*).

Пикниды – шарообразные или кувшиновидные вместилища, с плотной, светлой или темной оболочкой, состоящей из сплетения мицелия, с узким отверстием наверху – устьищем. Внутри пикниды (эндогенно) образуются плотным слоем конидиеносцы, на которых формируются конидии, выходящие затем из пикниды через устьице или трещины в оболочке, часто в массе слизи. Пикниды характерны для представителей порядка *Sphaeropsidales* (класс *Coelomycetes*).

У грибов можно проследить постепенный переход от эндогенного бесполого размножения с помощью спорангиоспор к экзогенному бесполому размножению с помощью конидий. Форма бесполого размножения характерна преимущественно для настоящих грибов, но встречается и у низших с более высокой организацией.

У многих фитопатогенных грибов в период вегетации возникает несколько генераций бесполого репродуктивного спороношения. Эти споры способствуют массовому распространению природного инокулюма и повторному заражению растений.

Половое размножение

Половое размножение грибов заключается в слиянии мужских и женских половых клеток – *гамет* (греч. *gametes* – супруг, *gamete* – супруга), в результате чего образуется *зигота* (греч. *zygote* – соединение в пару).

При образовании зиготы ядра *гаплоидных* гамет сливаются, число хромосом удваивается, т. е. наступает *диплоидная* фаза. В дальнейшем, после репродуктивного деления диплоидного ядра, наступает гаплоидное состояние.

В половом процессе различают три основные фазы:

- *плазмोगамия* – слияние отцовской и материнской клетки;
- *кариогамия* – слияние ядер;
- *редукция* – деление ядер.

Эти фазы протекают иногда очень быстро одна за другой, а иногда – растягивающиеся на период, охватывающий почти всю жизнь данного организма.

У низших псевдогрибов и низших грибов – зигомицетов после оплодотворения клетка переходит в покоящееся состояние (*ооспору*, *зигоспору*). У настоящих грибов после оплодотворения клетка не переходит в состояние покоящейся споры, а развивается в дикариотичный, или диплоидный мицелий. Впоследствии на этом мицелии формируются *аски* (сумки) с *аскоспорами* (сумкоспорами) – у аскомицетов, и *базидии* с *базидиоспорами* – у базидиомицетов.

Известны следующие типы полового размножения грибов:

- *планогамия*, *оогамия* и *зигогамия* – у низших организмов (протистов, хромистов) и настоящих грибов (хитридиомицетов, зигомицетов);
- *гаметангиогамия* и *соматогамия* – у настоящих грибов.

Планогамия – слияние подвижных и разнополых гамет, ослабленных условиями окружающей среды или голоданием. В результате копуляции образуется дикарион – подвижная *планозигота*, снабженная жгутиком. Она внедряется в ткани растения, теряет жгутик, становится неподвижной, покрывается плотной оболочкой и превращается в покоящуюся спору – *цисту*. Циста легко переносит неблагоприятные условия внешней среды и после периода покоя прорастает как зооспорангий. Половой процесс типа планогамии наблюдается у представителей классов *Plasmodiophoromycetes* и *Chytridiomycetes*. Планогамия бывает:

изогамная (греч. *isos* – одинаковый + *gamos* – брак) – копуляция двух подвижных, одинаковых по форме и размеру гамет, но разных в половом отношении;

гетерогамная (греч. *heteros* – другой + *gamos* – брак) – слияние подвижных разнополых гамет неодинаковой величины;

оогамная (греч. *oou* – яйцо + *gamos* – брак) – слияние мужской одножгутиковой подвижной гаметы с женской одноядерной шаровидной гаметой-яйцеклеткой, свободно лежащей в оогонии (рисунок 7).

Оогамия – слияние неподвижных, различных по форме и строению половых клеток: женской – *оогония* (греч. *oou* – яйцо + *gonos* – рождение) с мужской – *антеридием* (греч. *antheros* – цветущий). В оогонии может быть одна яйцеклетка (порядок *Peronosporales*) или несколько (порядок *Saprolegniales*).

После слияния содержимого половых клеток образуется покоящаяся спора – *ооспора*, окруженная плотной многослойной оболочкой. После периода покоя ооспора прорастает в зародышевый зооспорангий (*Albugo*), или в короткую гифу с зародышевым зооспорангием на конце (*Plasmopara*), или в мицелий (*Peronospora*). Оогамия характерна для представителей класса *Oomycetes*.

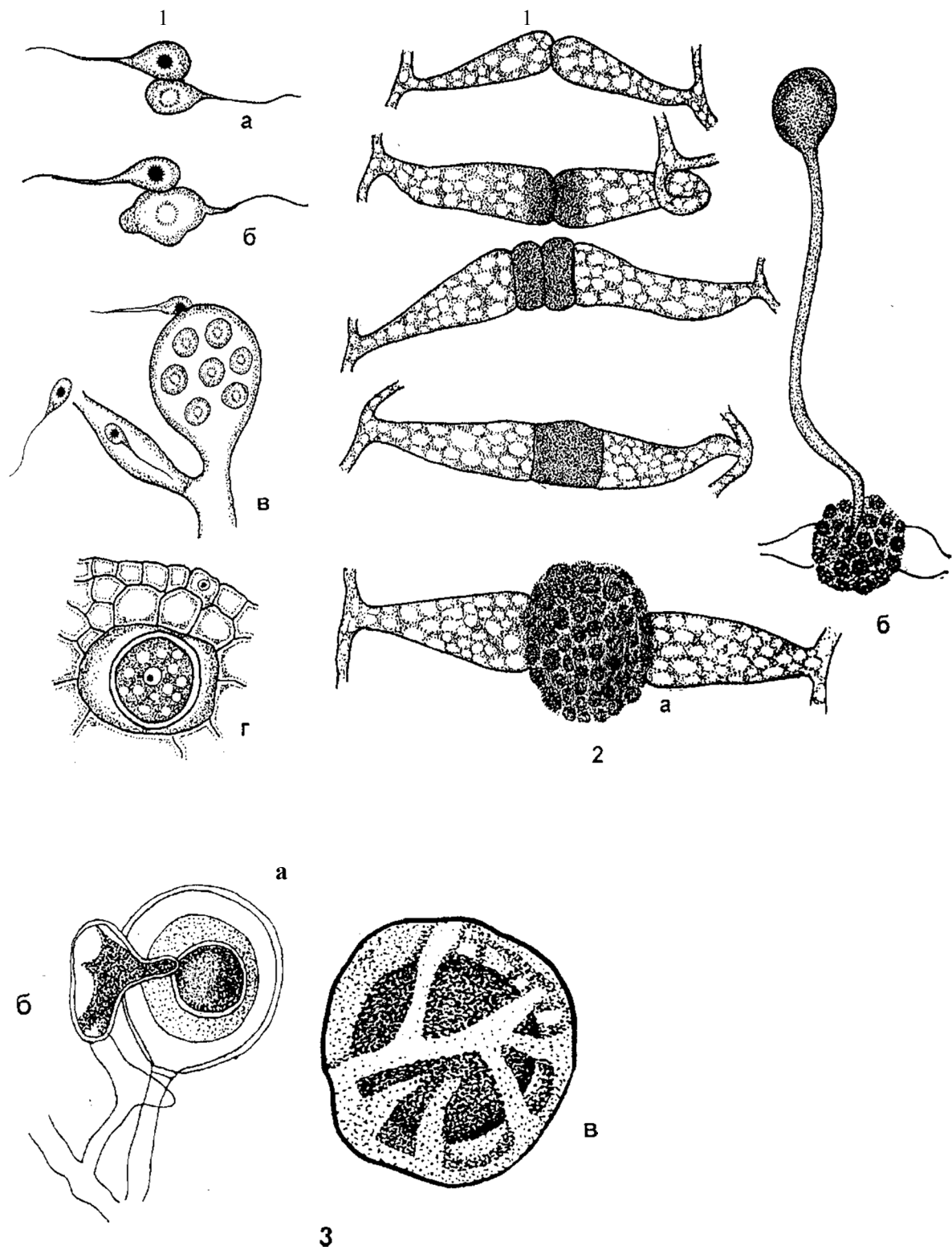


Рисунок 7 – Половое репродуктивное размножение у некоторых настоящих грибов и псевдогрибов:

1 – *планогамия* (*изогамная* (а), *гетерогамная* (б), *оогамная* (в) у хитридиомицетов;
 2 – *зигогамия*: последовательные стадии формирования *зигоспоры* (а) и ее прорастание (б);
 3 – *оогамия*, оплодотворение *оогония* (а) с помощью *антеридия* (б) у оомицетов; *ооспора* (в) [22]

Зигогамия – слияние двух внешне одинаковых многоядерных клеток разнополюх мицелиев. При этом два гаметангия растут навстречу друг другу, в месте соприкосновения они отделяют по одной многоядерной клетке, оболочка между ними в результате этого растворяется и содержимое их сливается, а ядра образуют множество дикарионов. Образовавшаяся клетка – *зигоспора*, покрывается снаружи многослойной, пигментированной, бугорчатой оболочкой. Прорастает зигоспора в мицелий с первичным (зародышевым) *спорангием*. Зигогамия характерна для мукоровых грибов (класс *Zygomycetes*).

Гаметангиогамия (греч. *gametes* – супруг + *angeion* – сосуд + *gamos* – брак) – оплодотворение женской половой клетки – *аскогона* мужской клеткой – *антеридием* с помощью *трихогины* (рисунок 8). Многоядерный *антеридий* формируется на мужской гифе, на женской – многоядерный *аскогон* с узкой вытянутой клеткой на вершине – *трихогиной*. При оплодотворении в оболочке трихогины образуется отверстие, через которое содержимое антеридия переливается в аскогон. В результате гаметангиогамии образуются сумки, или аски (лат. *asc* – сумка) с четным количеством, чаще с восемью, аскоспорами. Гаметангиогамия протекает у большинства представителей отдела *Ascomycota*. Формирование аскоспор происходит следующим образом. После плазмогамии из *аскогона* отрастают *аскогенные* гифы, которые разделяются на клетки с двумя ядрами в каждой. В каждой клетке вначале проходит простое деление ядер. Затем они сливаются, образуя диплоидное ядро, в котором происходит редукционное и два простых деления. Из верхней части крючковидного выроста формируется *аск* (сумка) с восемью *аскоспорами*.

Грибы класса *Hemiascomycetes* (*голосумчатые*) не образуют плодовых тел. Сумки формируются на мицелии из зиготы, без образования аскогенных гиф. У представителей класса *Euscomycetes* (*плодосумчатые*) сумки заключены в плодовые тела: *клеистоцинии*, *перитециии* и *апотециии*. Группа порядков *Loculo-ascomycetes* характеризуется отсутствием настоящих плодовых тел. Аски формируются в особых полостях (*локулах*) *мицелиальных стром* – *аскостромах* или *псевдоцициях* (рисунок 9).

Соматогамия (греч. *soma* – тело + *gamos* – брак) слияние двух клеток вегетативного гаплоидного мицелия, выросшего из базидиоспор (отдел *Vasidio – mycota*) (см. рисунок 8). У базидиальных грибов в цикле развития преобладает дикариотическое и диплоидное состояние. Переход от гаплоидного состояния к дикариотическому может происходить в пределах одного мицелия. Такое явление называется *гомоталлизмом* (греч. *homos* – одинаковый + *thallus* – тело).

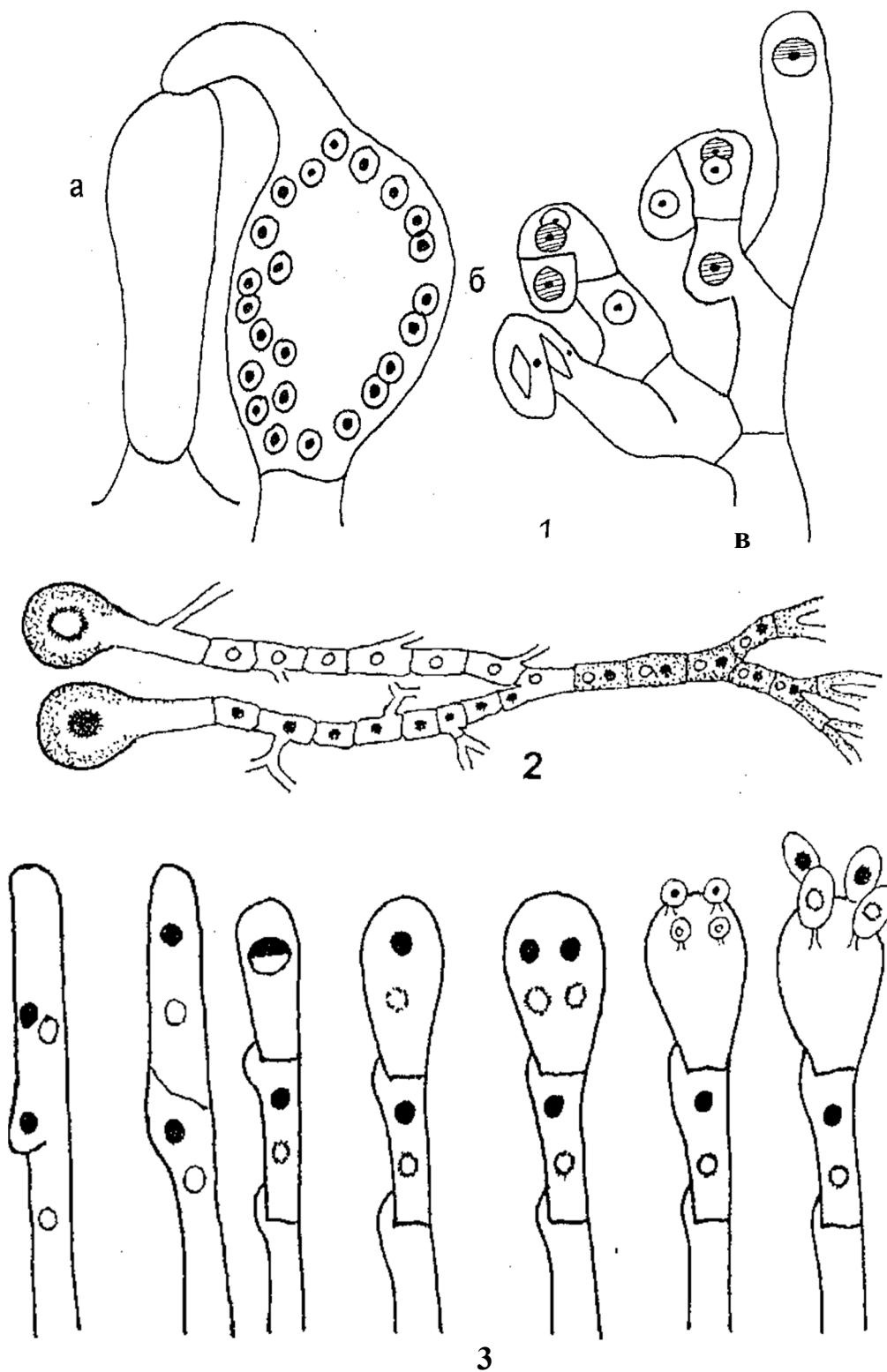


Рисунок 8 – Половое репродуктивное размножение настоящих грибов:

1 – половой процесс и развитие сумок у аскомицетов (антеридий (а) и аскогон (б) с *трихогиной*; развитие сумок (в); 2 – 3 – половой процесс у базидиомицетов (2 – образование дикариотической гифы; 3 – схема деления дикариотической гифы и образование базидиоспор) [32; Т. Г. Мирчинк, 1988 г.]

У гомоталличных (обоеполюх) видов мужские и женские ядра находятся в разных клетках одного и того же мицелия. Образование двуядерных клеток происходит путем перехода мужского ядра в клетку, содержащую женское ядро. Такой диплоидный мицелий служит для формирования *телиоспор* головневых (класс *Ustomycetes*) и ржавчинных грибов (класс *Teliomycetes*).

Переход от гаплоидного состояния к дикариотическому при объединении ядер клеток мицелиев, которые одинаковы морфологически, но различны в половом отношении, называют *гетероталлизмом* (греч. *heteros* – различный + *thallos* – тело). У гетероталличных видов в большинстве случаев происходит слияние и срастание двух одноядерных мицелиев, несущих мужские и женские ядра. На двуядерном мицелии чаще образуются плодовые тела или непосредственно на мицелии формируются *базидии* (отдел *Basidiomycota*).

В дальнейшем в гимениальном слое плодовых тел из телиоспор головневых и ржавчинных грибов и непосредственно на двуядерном мицелии формируются *базидии*. *Базидия* представляет собой клетку булабовидной или цилиндрической формы, на поверхности которой формируются стерильные выросты – *стеригмы*. На стеригмах экзогенно образуется четное количество (чаще четыре) *базидиоспор*. Развитие базидии начинается с диплоидной клетки, которая находится на конце гифы. Образовавшееся в результате копуляции ядро проходит редукционное и митотическое деление, во время которого образуется четыре гаплоидных ядра, переходящих в базидиоспоры.

Различают два основных типа базидий:

– *холобазидии* – одноклеточные. Они образуются на конечных разветвлениях эндофитного мицелия, на гименофоре плодовых тел (различных по форме, величине и строению);

– *гетеробазидии* (*фрагмобазидии*) – многоклеточные, имеющие продольные и поперечные перегородки. Они формируются из телиоспор ржавчинных и головневых грибов после их прорастания.

Базидиоспоры после прорастания дают недолговечный гаплоидный мицелий. Между гаплоидными гифами гомоталличного или гетероталличного мицелия с помощью анастомозов вновь образуется дикариотический мицелий, и цикл гриба повторяется.

Способность одного и того же гриба давать несколько типов различных по форме, происхождению и функциям спороношений называется *плеоморфизмом*. Последовательное прохождение этих спороношений одного за другим в строго определенном порядке, завершающееся образованием исходных спор, называется *циклом развития* гриба.

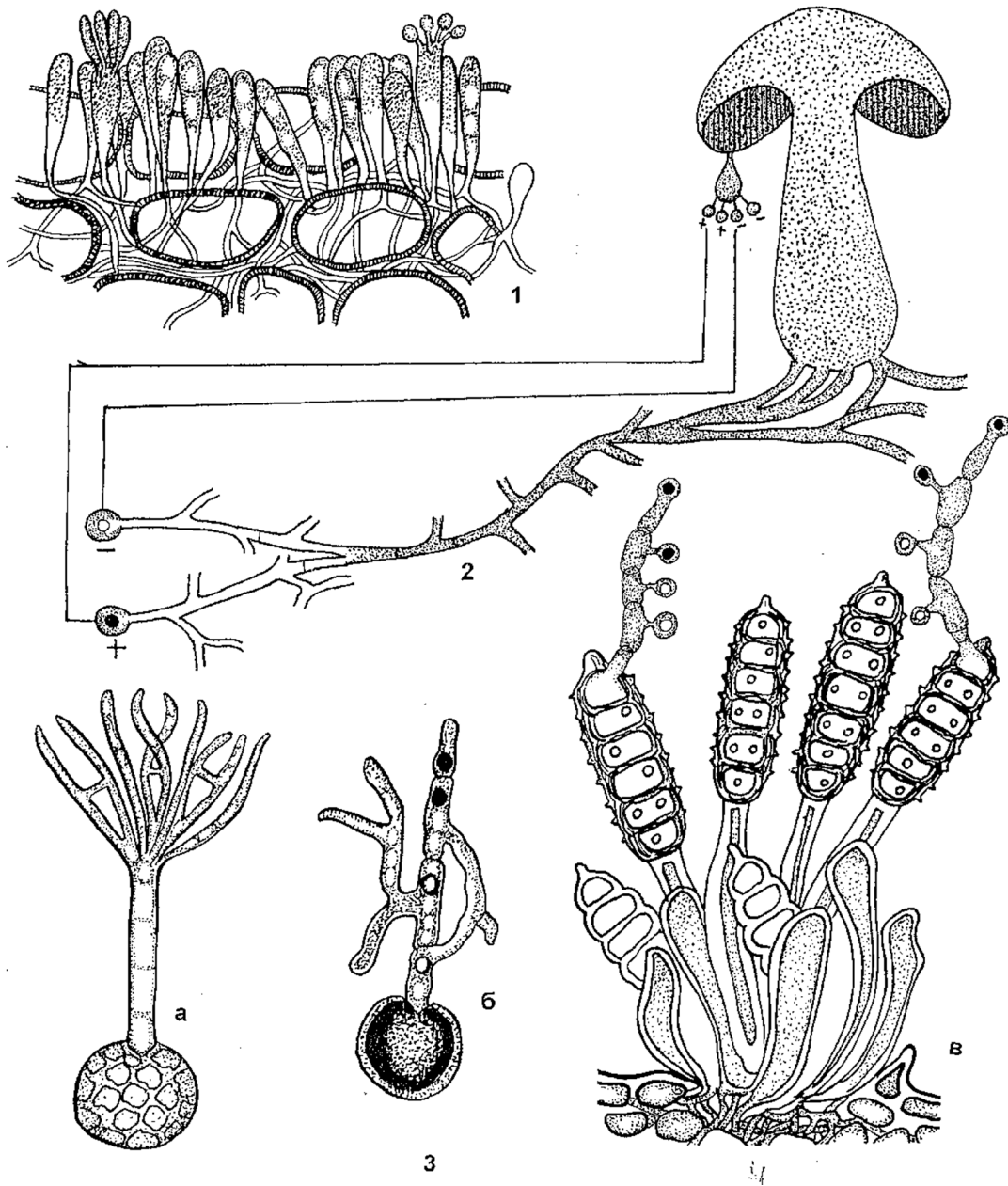


Рисунок 9 – Способы формирования базидий с базидиоспорами:

1 – на конечных разветвлениях эндофитного мицелия (род *Exobasidium*); 2 – на гименофоре плодовых тел; 3 – из телиоспор головневых (а – холобазидия, род *Tilletia*; б – гетеробазидия, род *Urocystis*), 4 – на ржавчинных грибах (гетеробазидия, род *Phragmidium* [22])

Контрольные вопросы к теме

1. Расскажите о строении вегетативного тела грибоподобных, псевдогрибов и настоящих грибов.
2. Охарактеризуйте видоизменения мицелия.
3. Дайте характеристику вегетативного размножения грибов.
4. Расскажите о бесполом размножении грибов.
5. Как осуществляется половое размножение грибоподобных и истинных грибов?

ТЕМА 2. СИСТЕМАТИКА ГРИБОВ (систематика, номенклатура царства *Mycota*)

В настоящее время общепризнана филогенетическая самостоятельность грибных организмов, отнесенных к *Mycota*. В природе существует около 1,5 млн видов грибов, из которых описано 75 тыс. (Хауксворт, 1992). Из них 5% являются патогенными для растений. Изучение грибов привело к необходимости разработки классификации их по группам со сходными эволюционными, морфологическими признаками.

По современным представлениям фитопатогенные грибы относятся к трем царствам живых организмов, из которых два царства представляют низшие грибы – грибоподобные протисты и грибы – водоросли, или псевдогрибы, и одно – настоящие грибы. Систематика (номенклатура) грибов – распределение представителей царств на отделы, классы, подклассы, группы порядков, порядки, семейства, роды и виды. В основе построения систематики положен вид микроорганизма (*species*).

Современная систематика грибов основана на особенностях питания, морфологического сходства, эволюционных (филогенетических) связях между организмами. С появлением электронных микроскопов растровых (сканирующих) резко улучшилось рассмотрение поверхностных компонентов на талломе и спороношениях грибов, а применение просвечивающей микроскопии позволило уточнить внутреннее строение объектов. В результате выявились детали клеток, недоступные при использовании световых микроскопов, что привело к расширению познания филогенетических построений биоты. Например, изучение ультраструктуры септы сложного строения у базидомицетов (долипоровой септы) позволило внести существенный вклад в выделение отдельным таксоном грибов класса устомицеты (*Ustomycetes*). В зооспорах оомицетов обнаружены вакуолярные структуры – К – тельца, которые отсутствуют у других грибов и грибоподобных организмов.

Химический состав и метаболизм имеют большое значение при выделении высоких таксонов. Так, клеточная оболочка оомицетов цементируется целлюлозой, а истинных грибов – хитином. Синтез аминокислот консервативен, однако у разных организмов имеются небольшие вариации, свойственные таксономическим связям. У псевдогрибов – оомицетов были обнаружены особенности синтеза лизина и скорости осаждения ферментов при биосинтезе аминокислот, что позволило отделить оомицеты от других классов и расположить в царстве грибов – водорослей, или псевдогрибов.

С 90-х годов прошлого века в систематике стали активно применяться молекулярные методы исследований грибов. Они основаны на анализе белков, РНК и ДНК. Разработанная на этой основе систематика получила название «Геносистематика» или «Молекулярная систематика». Современная систематика наиболее объективна потому, что позволяет определить нуклеотидные последовательности отдельных генов или участков ДНК, и судить о филогенетических связях таксонов любого уровня, их *монофилии* (таксоны, филогенетически происходящие от одной исходной предковой формы) и *полифилии* (таксоны, филогенетически происходящие от нескольких исходных предковых форм).

Применение молекулярных методов исследований грибов привело к коренным изменениям структуры их систематики. Со времен К. Линнея (в «домолекулярный» период) изучение грибов и их классификация базировались на познании морфологических, онтогенетических, физиолого-биохимических особенностей микроорганизмов. Однако такие научные подходы не позволяли выявить ключевые признаки для выделения основных эволюционных линий грибов: строение *крист митохондрий*, определение *нуклеотидных последовательностей*¹ отдельных генов, или участков ДНК, накопление в эволюции нуклеотидов (принцип «*молекулярных часов*»), позволяющих подтвердить или опровергнуть монофилию тех или иных групп, на этой основе определить их эволюционные связи между собой и внести изменения в классификацию.

Методы геносистематики позволяют оценить возраст таксонов. Так, наиболее древней группой были хитридиомицеты. Через 100 млн лет возникли зигомицеты. Возникновение сумчатых и базидиальных грибов произошло позже – в девонский период (Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л., 2006). Однако современные методы генной систематики имеют и недостатки. Так, молекулярные последовательности могут подвергаться эволюции, поэтому их закономерности, возможно, к настоящему времени не совпадают со структурой предковых форм.

Определение систематического положения возбудителя – обязательный этап в диагностике болезни, что позволяет биологически обосновать и разработать мероприятия по защите растений от болезней.

¹*Последовательность нуклеотидов ДНК* определяет запись генетической информации и синтез специфических белков клетки.

Происхождение, особенности биологии грибов

По принятой в начале XXI века геносистематике классификация грибоподобных и настоящих грибов делится на 3 царства:

Protozoa – слизевики или грибоподобные протисты;

Chromista – хромисты, или грибы – водоросли, псевдогрибы;

Fungi (Eumycota) – истинные (настоящие) грибы.

Грибы, предположительно, появились 900 млн лет назад независимо от растений и животных (Кутафьева Н. П., 2003). Грибы и грибоподобные организмы по различным гипотезам произошли от бурых, красных водорослей, амёб, жгутиконосов, цианобактерий. По строению, характеру обмена веществ и способу питания грибы занимают промежуточное положение между животными и растениями. Например, настоящие грибы – *аскомицеты* и *базидиомицеты* – с возможными предками (*хитридиевыми* грибами) происходили от *жгутиконосных эукариот*. Эукариоты потеряли жгутики в ходе приспособления к наземному образу жизни. Это позже произошло и с высшими растениями. Видимо, эволюция хитридиевых пошла по пути усовершенствования клетки, а настоящих грибов – по пути совершенствования морфологической структуры *таллома*.

Объединяет хитридиевые и настоящие грибы *сходный синтез лизина* – одной из аминокислот, которую они используют для синтеза белков цитоплазмы (Беккер З. Э., 1988). Этим данные грибы родственны между собой так же, как *Protozoa* (простейшие) и животные (*Animale*), зеленые водоросли (*Chlorophyta*) и растения (*Plantae*) [Э. Мюллер, В. Лёффлер, 1995; П. Рёйвн, Р. Эверт, С. Айкхорн, 1990].

Достаточно хорошо определились три линии эволюции у грибоподобных протистов и различных групп грибов. У них осуществлен переход к наземному образу жизни и изменена морфологическая структура таллома. Они имеют развитый *осмогидротрофный* способ питания и три его типа – *сапротрофный*, *паразитарный* и *симбиотрофный*. Третья линия – их репродукция с появлением огромного разнообразия видов и структур, позволяющих им осуществлять половое и бесполое размножение. Эти исследования привели в настоящее время к общему признанию положения о *филогенетической* самостоятельности грибных организмов. Уже описано достаточно много видов грибов из существующих на Земле (П. Рёйвн, Р. Эверт, С. Айкхорн, 1990).

Огромное биологическое разнообразие говорит о том, что эволюционно грибы – процветающие живые существа на планете. Изучение их невозможно без научно обоснованной классификации. На наш взгляд, наиболее обоснованной из ныне существующих классификаций (Э. Мюллер, В. Лёффлер, 1995; П. Рёйвн, Р. Эверт, С. Айкхорн, 1990; М. В. Горленко, 1991 и др.) следует считать систематику фитопатогенных грибов по Ainsworth and Bisby's

Dictionary of the fungi, 9th, 2001 (таблица 1) согласно 8–9-му изданию микологических справочников.

В существующих учебниках по общей фитопатологии систематика приведена по старому принципу, в соответствии со «Справочником по грибам», 7-е издание, 1985 г. За последнюю четверть века принципиальные изменения коснулись классов низших грибов – *Chytridiomycetes*, *Oomycetes*.

Специалистам в России 8-е и 9-е издания справочника малодоступны. Они есть только в личных библиотеках, в Интернете на сайте [www.cabi-publishing.org/bookshop/BookDisplay.asp. SubjectArea=& Subject=&PID=1529](http://www.cabi-publishing.org/bookshop/BookDisplay.asp?SubjectArea=&Subject=&PID=1529).

Предлагаемое учебное пособие, за некоторыми изменениями, соответствует «Методическим указаниям по систематике грибов и общей фитопатологии (для студентов факультета защиты и карантина растений)», изданным в 2004 г. Санкт-Петербургским государственным аграрным университетом. В них приведена систематика грибов в виде структуры крупных и мелких таксонов.

Современная систематика основана на особенностях :

- морфологических;
- онтогенетических;
- ультраструктурных (строение крист митохондрий; наличие сформированных диктиосом, порового аппарата септ, зон контакта с растением – хозяином);
- хемотаксономии (состава полисахаридов клеточных стенок, путей синтеза лизина и другие);
- молекулярных (белков, РНК, ДНК);
- определения нуклеотидных последовательностей отдельных генов или участков ДНК; определения накопленных в процессе эволюции замен нуклеотидов по принципу «молекулярных часов»;
- изучения филогенетических связей таксонов с выявлением монофилии или полифилии.

Итак, в основу современной систематики положены: строение и состав клеточной стенки, особенности размножения грибов, физиолого-биохимические свойства, ультраструктурные особенности клетки, филогенетическая и эволюционная связи между таксонами.

По-прежнему основным систематическим признаком и в современной классификации грибов является строение генеративных органов, образующих споры в результате полового процесса. В этой связи появились и некоторые названия таксонов высоких рангов. Например, грибы, продуцирующие зигоспоры, названы *зигомицетами*; образующие ооспоры – *оомицетами*, базидии с базидиоспорами – *базидиомицетами*, а сумки с сумкоспорами – *сумчатými*.

Для грибоподобных протистов в основу систематики положены особенности строения и организации вегетативного тела, а также типов полового спороношения.

Согласно «Международному кодексу ботанической номенклатуры» основным таксоном является вид – *species*. В латинском названии отдела дописывается окончание – *mycota*, в классе – *mycetes*, подклассе – *mycetidae*, группе порядков – *mycetes*, порядке – *ales*, семействе – *aceae*.

После названия таксона, как правило, приводится фамилия автора, в скобках указывается автор, который ввёл для данного гриба видовой эпитет, а после скобок – автор, предложивший комбинацию родового и видового названия.

К фитопатогенным грибам относятся три группы организмов: **грибоподобные протисты** (царство *Protozoa, Protista*), **псевдогрибы или грибы – водоросли** (царство *Chromysta*) – **хромисты** и царство **настоящих (истинных грибов)** – *Fungi (Eumycota)*, (таблица 2).

ТЕМА 3. ЦАРСТВА PROTOZOA (ПРОТИСТЫ) И CHROMISTA (Хромисты, грибы-водоросли, или псевдогрибы)

Царство *Protozoa* (Протисты)

Царство *Protozoa* объединяет 4 отдела, среди которых лишь грибоподобные протисты (*Plasmodiophoromycota*) являются фитопатогенными. Они не имеют мицелия. Вегетативное тело их – плазмодий или псевдоплазмодий. Спороносные структуры – спорокарпы или сорокарпы, сходны со спороносными структурами грибов, что стало основанием для сближения протистов с грибами. Из псевдоплазмодия образуется сорокарп, клетки и выросты которого превращаются в споры. Споры бывают двужгутиковые и безжгутиковые. В клеточных стенках спор грибоподобных и в сорокарпах присутствует целлюлоза. В цикле развития грибоподобных имеются подвижные, с двумя гладкими жгутиками, и неподвижные формы. Это бесполое размножение у грибоподобных, а половой процесс – изогамия (с образованием диплоидного плазмодия). Кресты митохондрий в основном трубчатые, реже – дисковидные. Представители царства полифилетичны, но это требует дальнейших научных подтверждений (И. И. Сидорова, 2003). Наряду с фитопатогенными грибоподобными отдела *Plasmodiophoromycota* (плазмодиофоровые) в царство входят и наиболее распространенные представители отдела *Muchomycota* – настоящие слизевики.

Отдел *Muchomycota* (Слизевики)

Сюда отнесены типичные слизевики. Таллом слизевиков – диплоидный, многоядерный плазмодий (протопласт). В гаплоидно-диплоидном цикле развития мейоз* осуществляется перед формированием спорокарпа. Распространение происходит в основном гаплоидными спорами, образующимися в спорокарпе, клеточная стенка которых содержит целлюлозу. Половой процесс – изогамия – происходит при копуляции разнополых планогамет с образованием диплоидного амебоида. Пищеварение их эндогенное. В настоящее время отдел слизевиков как пограничный таксон также относится к животным. Отдел включает несколько классов, в том числе и самый многочисленный – *Muchomycetes* (Миксомицеты) с *сапротрофным* образом жизни представителей.

*мейоз – ядро делится с редукцией числа хромосом.

Таблица 2 – Классификация фитопатогенных грибоподобных организмов царств Protozoa, Chromista и низших грибов царства Eumycota, (Dictionary of the fungi, 9th Edition, 2001)

Царство <i>Protozoa</i> (грибоподобные протисты)		Царство <i>Chromista</i> (грибы-водоросли, псевдогрибы)		Царство <i>Fungi (Eumycota)</i> – настоящие грибы	
Отдел <i>Mucormycota</i>	Отдел <i>Plasmodiophoromycota</i>	Отдел <i>Oomycota</i>	Отдел <i>Chytridiomycota</i> (Хитридиомицеты)	Отдел <i>Zygomycota</i> (Зигомицеты)	
Класс <i>Mucomycetes</i>	Класс <i>Plasmodiophoromycetes</i>	Класс <i>Oomycetes</i>	Класс <i>Chytridiomycetes</i>	Класс <i>Zygomycetes</i>	
	Порядок 1. <i>Plasmodiophorales</i>	Порядки: 1. <i>Saprolegniales</i> , 2. <i>Peronosporales</i>	Порядок: 1. <i>Chytridiales</i>	Порядки: 1. <i>Mucorales</i> 2. <i>Entomophthorales</i>	
	Семейство 1. <i>Plasmodiophoraceae</i>	Семейства: 1. <i>Saprolegniaceae</i> 2. <i>Pythiaceae</i> 3. <i>Phytophthoraceae</i> 4. <i>Peronosporaceae</i> 5. <i>Albuginaceae</i>	Семейства: 1. <i>Synchytriaceae</i> 2. <i>Olpidiaceae</i>	Семейства: 1. <i>Mucoraceae</i> 2. <i>Entomophthoraceae</i>	
<i>Phyisarum nicaraguense</i>	1. <i>Plasmodiophora brassicae</i> 2. <i>Spongospora subterranea</i>	1. <i>Aphanomyces cochlioides</i> 2. <i>Pythium debaryanum</i> 3. <i>Phytophthora infestans</i> 4. <i>Plasmopara helianthi</i> <i>P.viticola</i> <i>Peronospora schachtii</i> <i>P.brassicae</i> <i>Pseudoperonospora cubensis</i> . <i>Bremia lactuca</i> . 5. <i>Albugo candida</i>	1. <i>Synchytrium endobioticum</i> 2. <i>Olpidium brassicae</i>	1. <i>Mucor mucedo</i> 2. <i>Rhizopus nigricans</i> 3. <i>Empusa muscae</i>	

Класс *Mухомycetes* (Миксомицеты или Настоящие Слизевики)

В классе насчитывается более 1000 видов (Белякова Г. А., Дьяков Ю. Т., Тарасов К. Л., 2006). Вегетативное тело их – многоядерный плазмодий (амебоид). Двигается плазмодий благодаря цитоплазматическим токам внутри и выростам в сторону движения.

При бесполом размножении образуются зооспоры с двумя неравновеликими гладкими жгутиками. Споры могут быть и без жгутиков. Половой процесс – копуляция планогамет. Представители класса обитают в почве, в гниющей древесине и плодовых телах шляпочных грибов и т. д.

Наиболее известен вид *Physarum polycephalum* с ярко-желтым или зеленовато – желтым плазмодием, развивающимся на гнилых плодовых телах (гименофорах) шляпочных грибов. На плазмодиях образуются спорангии с длинными извилистыми ножками. На спорангиях имеется перидий с известковыми узелками.

Отдел *Plasmodiophoromycota* (Плазмодиофоровые)

Отдел представлен грибоподобными организмами, вызывающими вредоносные заболевания растений и паразитирующие на гифах грибов-хозяев. Тело их – многоядерный диплоидный и гаплоидный плазмодий. Половой процесс – изогамия – слияние разнополых гаплоидных гамет с образованием диплоидного амебоида, который распадается на массу мелких, круглых покоящихся спор. Распространяются плазмодиофоровые покоящимися половыми спорами и бесполоыми двужгутиковыми зооспорами с неравными гладкими жгутиками на переднем конце. Бесполое размножение некоторых представителей сопровождается образованием одножгутиковых зооспор.

***Задание 1. Класс Plasmodiophoromycetes* (плазмодиофоровые)**

План:

1) знакомство с типами поражения растений, вызываемыми представителями класса Плазмодиофоровые; 2) подготовка и микроскопирование препаратов; 3) определение родов; 4) зарисовка микроструктур.

Необходимый материал.

Фиксированные в формалине растения капусты, редиса, пораженные возбудителем килы, клубни картофеля – возбудителем рака; гербарий – листья картофеля или томатов с проявлениями фитофтороза, подсолнечника с симптомами милдью, лебеды – с пероноспорозом, огурца, свёклы, щиряцы – с ооспорами.

Теоретический материал к заданию.

Представители класса – облигатные внутриклеточные паразиты. Заболевания проявляются в виде опухолей на корнях растений. В цикле развития образуются покоящиеся, с толстой оболочкой споры, которые в оптимальных условиях образуют зооспоры с двумя разновеликими жгутиками. Класс состоит из одного порядка и одного семейства.

Порядок *Plasmodiophorales* (Плазмодиофоровые)

Плазмодиофоровые включают в состав более 30 видов. Все они эндогенные паразиты, часто вызывающие гиперплазию и гипертрофию пораженных тканей растений. Плазмодии внутри гипертрофированных клеток хозяина сливаются и образуется многоядерный плазмодий. Затем плазмодий распадается на споры с тонкой оболочкой. После сгнивания пораженных растений споры освобождаются из клеток и прорастают в зооспорангий с одной зооспорой, имеющей два неравновеликих жгутика.

Семейство *Plasmodiophoraceae* (плазмодиофоровые)

В основу деления семейства на роды положены особенности строения покоящихся спор. Наиболее вредоносны два вида: *Plasmodiophora brassicae* Wor. – возбудитель килы капусты и *Spongospora subterranea* Wallr. – возбудитель порошистой парши картофеля.

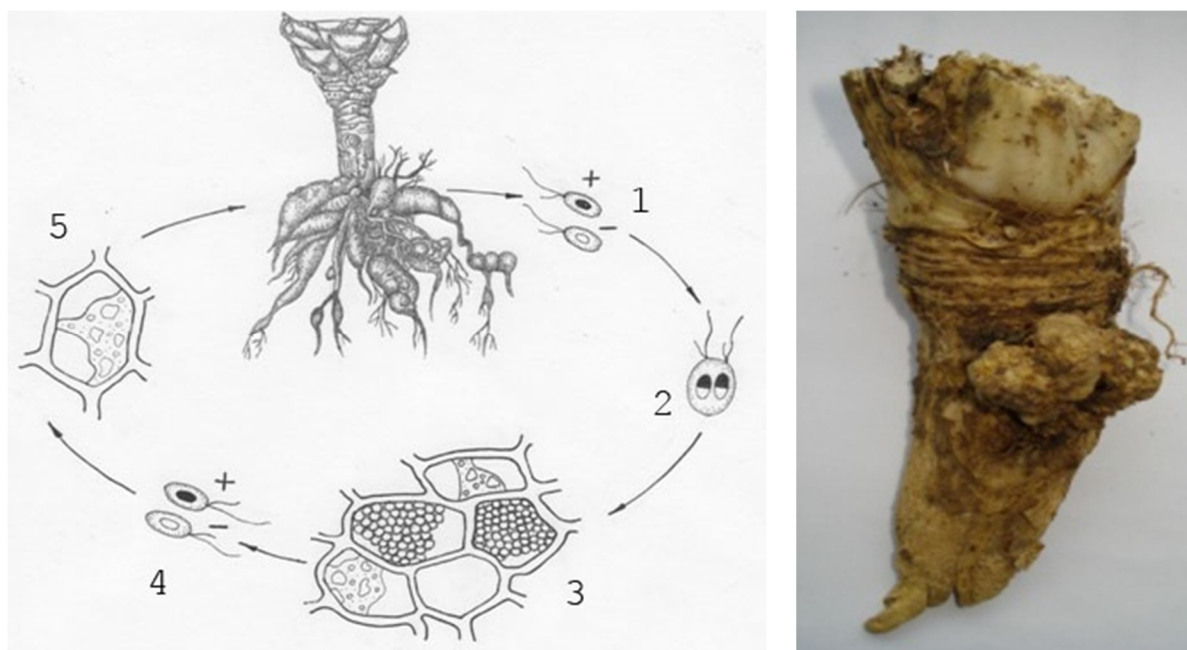


Рисунок 10 – Цикл развития возбудителя килы капусты *P. brassicae*:

1 – гаплоидные зооспоры; 2 – диплоидная зооспора; 3 – покоящиеся споры; 4 – гаметы; 5 – плазмодий [31]

При поражении *P. brassicae* на главном и боковых корнях растений капусты появляются наросты различной величины. Цвет нароста и корней во многом совпадает. Внутри клеток опухоли плазмодии способны сливаться и образуют многоядерный плазмодий. Последний распадается на покоящиеся споры, которые после сгнивания опухолей прорастают в зооспорангий с одной двужгутиковой зооспорой. Характерной особенностью грибоподобной плазмодиофоры капустной является образование в клетках растения-хозяина не склеенных в кучки покоящихся спор.

На срезах опухолей больных корней видны плазмодии, распадающиеся на массу покоящихся спор, которые остаются в почве и могут сохранять жизнеспособность 5–6 лет. Весной они прорастают с образованием зооспор, которые в воде, по капиллярам почвы передвигаются к корням капусты и проникают в клетки, образуя в них первичный плазмодий. Из плазмодиев вырастают зооспорангии с одножгутиковыми зооспорами. Зооспоры (+ и –) копируют без слияния ядер и образовавшаяся двуядерная клетка проникает в корни растений, где образуется вторичный плазмодий с многочисленными ядрами. Плазмодий распадается на покоящиеся споры. При прорастании зооспор происходит увеличение клеток растения в размере (*гипертрофия*) или массовое образование клеток в местах заражения (*гиперплазия*). В результате образуются объемистые опухоли (*кила*, рисунок 10) или бородавкообразные наросты – *парша* (рисунок 11).

Spongospora subterranea вызывает порошистую паршу картофеля только на клубнях, столонах, корнях. На них образуются бородавочки из ткани растения, которые сохнут и кожа разрывается в виде звездочки.

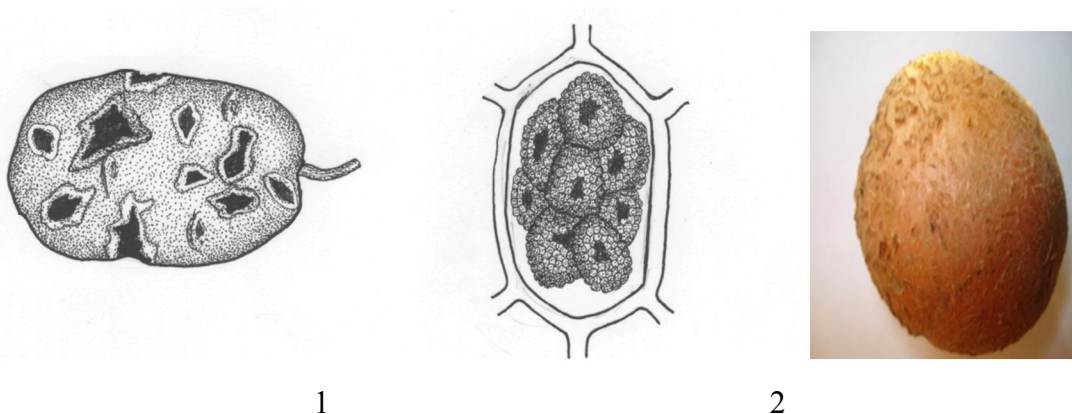


Рисунок 11 – Порошистая парша картофеля:

1 – Пораженный клубень; 2 – Клетки, заполненные губчатыми комочками покоящихся спор

В отличие от возбудителя килы капусты покоящиеся споры у возбудителя парши картофеля склеены друг с другом.

Приготовление микологического препарата

При приготовлении препарата выполняется тонкий срез через нарост пораженного килой корня капусты. При малом увеличении микроскопа в пораженных клетках видны покоящиеся споры паразита. Они бесцветные, шаровидные, с тонкой оболочкой и свободно расположены в пораженной ткани, так как у грибоподобной протисты *Plasmodiophora brassicae* споры не склеены в кучки. У гриба *S. subterranea* покоящиеся споры склеены одна с другой в губчатые шары. Из бородавочек парши на поверхности клубня картофеля препаративной иглой небольшое количество порошущей массы спор переносится в каплю воды на предметном стекле. В поле зрения микроскопа видны споры, склеенные в шаровидные сорусы. Покоящиеся споры желтоватые, округлые, до 50 мкм в диаметре.

Контрольные вопросы к теме

1. Назовите основные принципы современной систематики грибов и грибоподобных организмов.
2. Расскажите о происхождении и особенностях биологии грибов и псевдогрибов.
3. Дайте характеристику царства Протисты.
4. Каковы основные представители семейства плазмодиофоровых, типы заболеваний, вызываемые ими?
5. Расскажите о циклах развития возбудителей килы капусты и парши картофеля.

ТЕМА 4. ЦАРСТВО CHROMISTA (Грибы-водоросли, или Псевдогрибы, Хромисты)

План:

1) типы поражения растений, вызываемые представителями отдела *Oomycota*; 2) изучение морфологических особенностей псевдогрибов; 3) определение родов основных возбудителей болезней.

Необходимый материал.

Фиксированный гербарный материал – листья картофеля или томатов с симптомами фитофтороза, подсолнечника – с милдью, лебеды – с пероноспорозом, огурца, свёклы, щиряцы – с ооспорами.

Теоретический материал к заданию.

В царстве *Chromista* объединены грибы-водоросли и сходные с грибами нефотосинтезирующие гетеротрофы отдела *Oomycota*. Молекулярные исследования генов р-РНК малой и большой субъединиц рибосом показали, что грибы– водоросли (псевдогрибы) отдела *Oomycota* составляют единую линию эволюции с гетероконтными водорослями. Царство Хромиста включает бурые, золотистые, диатомовые гетероконтные водоросли. Еще в 1969 году Kreisel исключил эти грибы-водоросли из царства настоящих грибов. Для псевдогрибов характерны следующие особенности:

– синтез лизина у всех идет одинаково, через аминокислоту (ДПА);

– клеточные стенки содержат основные полисахариды: целлюлозу, глюканы, В 1-3, В 1-6, иногда – хитин;

– у примитивных представителей в клетках нет настоящей стенки, но они покрыты слоями чешуек, продуцируемых аппаратом Гольджи. На поверхности клеток есть органеллы – ботросомы, связанные с эндомембранной системой и участвующей в транспорте веществ в сеть и обратно;

– половой процесс – оогамный и (редко) изогамный;

– бесполое размножение осуществляется зооспорами или апланоспорами. Зооспоры двужгутиковые, один из которых гладкий, а второй – перистый. Реже у псевдогрибов образуется один передний жгутик;

– у некоторых наземных представителей роль зооспорангиев утрачена и они функционируют как конидии;

– трофические связи: сапротрофы на органических остатках и паразиты водорослей, пресноводных и наземных растений;

– псевдогрибы составляют единую линию эволюции с гетероконтными водорослями;

– хромисты имеют монофилию.

Отдел *Oomycota* (Оомицеты)

Включает 700 видов с талломом в виде диплоидного одноклеточного мицелия, у немногих – ризомицелия. Отдел *Oomycota* выделен из царства *Fungi* (*Eumycota*) на основании отличия от настоящих грибов по морфологическим, биохимическим и ультраструктурным признакам. У всех представителей отдела половой процесс – своеобразная оогамия, при которой содержимое антеридия не дифференцируется на гаметы. Бесполое размножение осуществляется дву-жгутиковыми зооспорами с гетероморфными жгутиками – гладким и перистым, реже – одним передним жгутиком. Некоторые представители отдела образуют зооспорангии, функционирующие как конидии. Половой процесс завершается образованием телеоморфы – ооспоры.

Задание 1. Класс *Oomycetes* (Оомицеты)

Вегетативное тело этих псевдогрибов – хорошо развитый, многоядерный, неклеточный мицелий. Оболочка клеток содержит целлюлозу и глюконы (жиры). Половой процесс у грибов класса – оогамия: слияние женской половой клетки – оогония и мужской – антеридия (рисунок 12). В результате образуются покоящиеся ооспоры, имеющие толстостенную оболочку (рисунок 13). Образовавшиеся ооспоры сохраняются и при благоприятных условиях являются источником первичного размножения. Ооспоры прорастают в зооспорангии с зооспорами. Зооспоры имеют перистый и гладкий жгутики.

Бесполое размножение осуществляется зооспорами и конидиями. В капельножидкой влаге зооспорангий образует двужгутиковые зооспоры, которые прорастают в мицелиальный росток, способный заражать растения. В отсутствии капельной влаги бесполое споры сразу прорастают в мицелий по типу конидий.

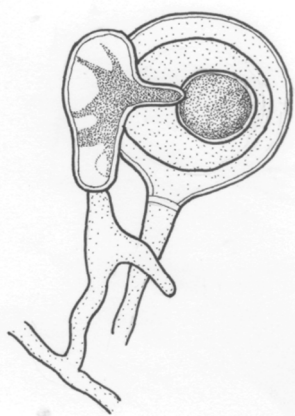


Рисунок 12 – Оогамный половой процесс:
1 – оогоний; 2 – антеридий [4]

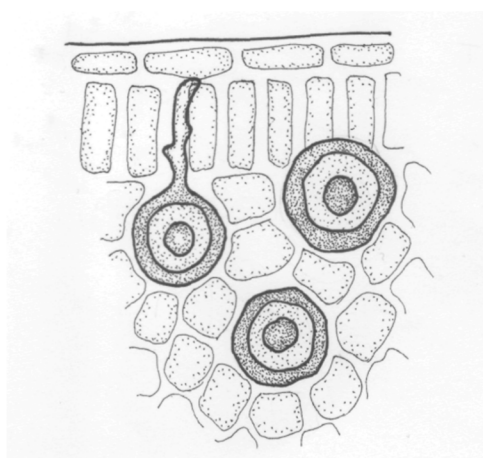


Рисунок 13 – Ооспоры в клетках пораженной ткани [4]

Возбудители заболеваний растений представлены в двух порядках: *Peronosporales* (Пероноспоровые) и *Saprolegniales* (Сапролегниевые).

В основу классификации псевдогрибов положены особенности строения мицелия, зооспорангиев, зооспор и ооспор, строения клеточной стенки, наличия трубчатых крист у митохондрий и филогенетической общности между собой.

Порядок *Saprolegniales* (Сапролегниевые)

Порядок состоит из простейших оомицетов, включающий около 100 видов. Вегетативное тело грибов-водорослей (псевдогрибов) – неклеточный, толстостенный, многоядерный мицелий, на котором образуются тонкие ризоиды, внедряющиеся в субстрат. В оболочке мицелия имеется целлюлоза. На гифах развиваются зооспорангии, а также половые гаметангии – оогонии и антеридии. При неблагоприятных условиях гифы образуют *геммы*, которые в благоприятных условиях применяются при вегетативном размножении.

Половой процесс – оогамия: слияние женской половой клетки – оогония – и мужской – антеридия. Покоящиеся ооспоры имеют толстостенную оболочку. При прорастании ооспоры образуются чаще всего зооспорангии с *двужгутиковыми зооспорами* (рисунок 14). Бесполое размножение осуществляется двужгутиковыми зооспорами. Паразитируют в пресных и морских водах на бурых и красных водорослях, планктоне и рыбах.

Семейство *Saprolegniaceae* (сапролегниевые)

Многие виды семейства – водные сапротрофы. Живут в воде или во влажной почве, на трупах насекомых, иногда – на икре рыб, мальках, ослабленных рыбах. Некоторые виды рода *Saprolegnia Drechs.* (сапролегния) паразитируют на корнях высших растений. Мицелий их хорошо развит, без перегородок, способен распадаться на геммы.

Тонкие ризоидальные гифы внедряются в субстрат, а основные толстые гифы растут свободно на поверхности субстрата или около него. Ооспоры прорастают в зооспорангии с зооспорами. Зооспоры имеют 2 жгутика – один перистый, один гладкий (рисунок 14).

Aphanomyces cochlioides Drechs. – возбудитель «корнееда» сахарной свеклы. Псевдогриб образует мицелий на поверхности пораженной ткани основания стебля в виде белого пушка из толстых гиф. Вызывает гибель всходов свеклы. Ооспоры прорастают в зооспорангии с зооспорами (рисунок 15).



Рисунок 14 – Род *Saprolegnia*:

1 – зооспорангии с зооспорами; 2 – оогоний и антеридии [4]; 3 – «корнеед» всходов сахарной свеклы [ориг.]



Рисунок 15 – Род *A. cochlioides*:

1 – пораженное растение сахарной свеклы [ориг.]; 2 – молодой зооспорангий; 3 – зооспорангий с разделившейся протоплазмой; 4 – колония зооспор; 5 – скопление зооспор в шары; 6 – проросшие зооспоры; 7 – оогоний и антеридий [4]

Приготовление микологического препарата

Для приготовления препарата и микроскопирования микроструктур *Aphanomyces* – возбудителя «корнееда» – используются пораженные всходы сахарной свеклы. Препаровальной иглой снимается белая паутиновая грибница. Она не имеет перегородок. На зооспорангиях и возле них – мелкие ша-

ровидные споры. При половом процессе образуются крупные шаровидные, желтоватые ооспоры с двойной оболочкой. Обнаруживаются они в пораженных тканях молодых растений. Извлекают ооспоры после мацерации ткани больных корней и основания стеблей.

Порядок *Peronosporales* (Пероноспоровые)

Представители порядка отличаются от близкого, но более примитивного порядка *Saprolegniales* по ряду признаков, отражающих эволюционные направления развития в классе *Oomycetes*:

- переход от сапротрофного типа питания к факультативному и облигатному паразитизму;
- потеря способности синтезировать стерины;
- формирование специализированного спорангия;
- потеря первичной зооспоры (дипланетизма или вообще зооспор);
- сокращение числа антеридиев;
- уменьшение числа оосфер в оогонии;
- подавление гомоталлизма в пользу гетероталлизма;
- уменьшение диаметра гиф и появление внутриклеточного гаустория (Багирова С.Ф., 2003).

У представителей порядка пероноспоровые мицелий хорошо развитый, неклеточный с обособленными зооспорангиеносцами.

Покоящиеся споры – ооспоры – сохраняются в почве, растительных остатках. Прорастают они или в зооспорангиеносец или в короткую гифу с зооспорангиями. Зооспоры двужгутиковые. Бесполое размножение может осуществляться и конидиями.

Эволюция идет в направлении постепенной замены зооспор конидиями и перехода к облигатному паразитизму. Представители семейств имеют хорошо развитый неклеточный мицелий, развивающийся по межклетникам растений. В клетки растений проникают гаустории псевдогрибов. На поверхность, чаще на нижней стороне листьев, зооспорангиеносцы выступают из устьиц.

Деление порядка на семейства произошло по морфологическим особенностям, степени паразитизма и характеру вызываемых ими болезней. Однако, главный признак – особенности строения зооспорангиеносцев и характер прорастания спор (рисунок 16). Порядок делится на семейства – *Pythiaceae* (питиевые), *Phytophthoraceae* (фитофторовые), *Peronosporaceae* (пероноспоровые), *Albuginaceae* (альбуговые).



Рисунок 16 – Строение спорангиеносцев и характер прорастания спор пероноспоровых грибов родов:

1 – питиум (*Pythium*); 2 – плазмопара (*Plasmopara*); 3 – псевдопероноспора (*Pseudoperonospora*); 4 – фитофтора (*Phytophthora*); 5 – пероноспора (*Peronospora*); 6 – бремия (*Bremia*); 7 – альбуго (*Albugo*) [32]

Семейство *Pythiaceae* (питиевые)

Представители этого семейства – паразиты. Тело питиевых – хорошо развитый многоядерный мицелий. Они заражают растения через раны, выделяют токсины и разрушают ткани растений. Мицелий толстый, распространяется по межклетникам. В клетки растения-хозяина проникают гаустории паразита.

Большинство представителей вызывает заболевания всходов растений. Основное место их обитания – почва. Расселяются они по воздуху, воде, а также с помощью животных и насекомых. В цикле развития имеется стадия подвижных зооспор с двумя жгутиками. *Pythium debaryanum* Hesse., *Pythium ultimum* Trow. – весьма агрессивные паразиты, поражающий более, чем 150 видов высших растений. Поражают всходы гороха, свеклы, салата, капусты, редиса, табака, кукурузы, пшеницы и т. д., вызывая «корнеед», корневую гниль, черную ножку. Пораженные корешки отмирают, что приводит к гибели всходов. На пораженной ткани во влажную погоду появляется одноклеточная бесцветная, в массе белая рыхлая грибница с зооспорангиями. В конце вегетации в тканях образуются покоящиеся ооспоры.

Приготовление микологического препарата

Для приготовления препарата берется белый паутинистый налет с пораженных корней или основания стебелька рассады. Зооспорангиеносец простой, на концах разветвления которого находятся одиночные зооспорангии с зооспорами почковидной формы и двумя жгутиками (рисунок 16). На мицелии, толщиной около 3 мкм, образуются и ооспоры с толстой темной оболочкой.

Семейство *Phytophthoraceae* (фитофторовые)

Представители этого семейства – паразиты. Тело их – хорошо развитый многоядерный мицелий. Они заражают растения через раны, выделяют токсины и разрушают ткани растений. Мицелий толстый, распространяющийся по межклетникам. В клетки растения – хозяина проникают гаустории, на концах которых находятся одиночные зооспорангии с двухжгутиковыми зооспорами (рисунок 16). На мицелии образуются и ооспоры с толстой темной оболочкой.

Гриб *Phytophthora infestans de Bary* вызывает фитофтороз картофеля и томатов, наносящий большой ущерб урожаю этих культур. Гриб поражает листья, клубни картофеля, плоды томатов. Мицелий эндогенный, толщиной около 8 мкм. Пораженные ткани начинают отмирать, а паразит распространяется на соседние живые участки. На поверхности листа, на границе живой и мертвой ткани, появляется беловатый налет, состоящий из зооспорангиеносцев и конидиеносцев (рисунок 17).



Рисунок 17 – Род *Phytophthora*:

1 – зооспорангиеносец (конидиеносец); 2 – зооспорангий; 3 – конидии; 4 – ооспора; 5 – листья томатов, пораженные фитофторой [ориг.]

Они симподиально ветвятся, образуют лимоновидные зооспорангии, которые, в зависимости от температуры и влажности воздуха, прорастают в зооспоры или гифы. Сохраняется мицелий в клубнях картофеля. Пораженный картофель – источник заражения томатов фитофторозом. В кожице пораженных плодов томатов образуются покоящиеся ооспоры.

Приготовление микологического препарата

Препаровальной иглой снимается белый налет спороношения с нижней стороны листа по краю пятен. В поле зрения микроскопа при малом увеличении видны зооспорангиеносцы простые с веточками первого порядка. Зооспорангии (конидии) – округлой формы, с двойной оболочкой, проростковым клювиком. Прорастают зооспорангии с образованием двужгутиковых зооспор.

Семейство *Peronosporaceae* (пероноспоровые)

Представители этого семейства – облигатные паразиты, вызывающие ложную мучнистую росу многих сельскохозяйственных и дикорастущих растений.

Для своего развития грибам требуется высокая влажность воздуха. Мицелий развивается всегда внутри тканей по межклетникам, а в клетки проникают *гаустории* (рисунок 18).

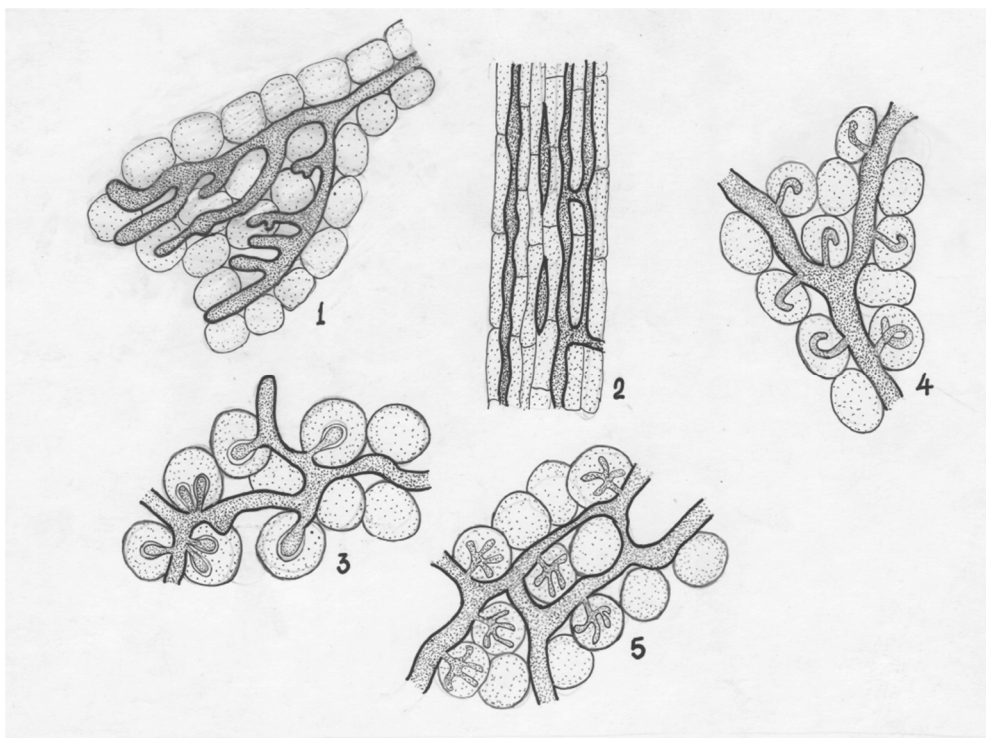


Рисунок 18 – Особенности мицелия и гаусториев пероноспоровых грибов:

1 – толстые разветвленные межклеточные гифы; 2 – тонкие межклеточные гифы; 3 – пузыревидные гаустории; 4 – нитевидные гаустории; 5 – нитевидные разветвленные гаустории [37]

Бесполое размножение происходит с образованием зооспорангиев, которые чаще прорастают также двужгутиковыми зооспорами (обычно их восемь), но некоторые, например, роды *Peronospora* (пероноспора) и *Bremia* (бремия) – в ростковую трубку по типу конидий (рисунок 19).

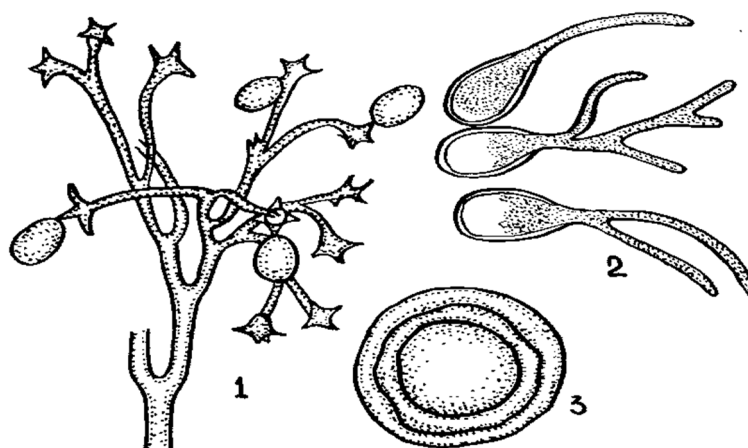


Рисунок 19 – Род *Bremia*:

1 – конидиеносец; 2 – проросшие конидии; 3 – ооспора [4]

У рода *Peronospora* (**пероноспора**) формируются дихотомически ветвящиеся конидиеносцы. Конидии всегда прорастают гифой (рисунок 20). Сюда относятся грибы: *Peronospora tabacina* Adam., возбудитель пероноспороза табака; *P. schachtii* Fckl, вызывающий ложную мучнистую росу свеклы; *P. destructor* Casp, паразитирующий на луке и вызывающий ложную мучнистую росу.

Приготовление микологического препарата

P. brassicae Gaum. – возбудитель ложной мучнистой росы капусты. На нижней стороне листьев пораженных растений препаровальной иглой снимается сероватый налет спороношения и помещается в каплю воды на предметном стекле. В поле зрения микроскопа – бесцветные конидиеносцы с дихотомическим ветвлением боковых ветвей, выросших под острым углом. Концы ветвей заостренные и клювовидно изогнутые. Конидии эллипсоидальные с ростковой порой.

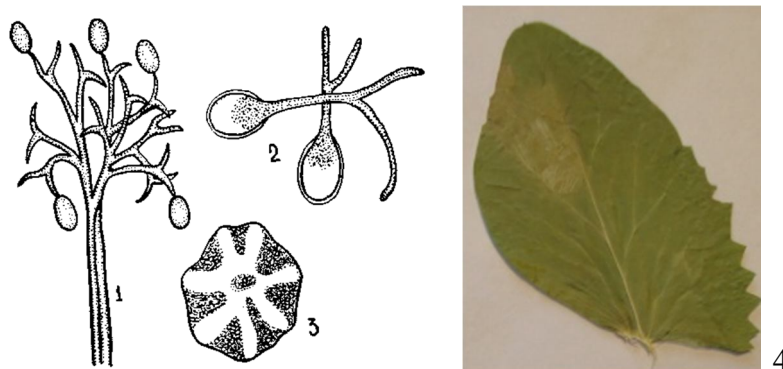


Рисунок 20 – Род *Peronospora*:

1 – конидиеносец; 2 – проросшие конидии; 3 – ооспора; 4 – пероноспороз листьев гороха [*P. pisi*, *opus*]

Грибы рода *Plasmopara* (плазмопара) – облигатные паразиты. Их конидиеносцы ветвятся моноподиально, ветви отходят почти под прямым углом.

P. viticola Berl. вызывает ложную мучнистую росу (милдью) винограда. Болезнь поражает листья, побеги, усики, ягоды. Заражение происходит только через устьица. Внутри тканей развивается мицелий с шаровидными гаусториями. На верхней стороне пораженных листьев образуются маслянистые бледно-зеленые пятна, а на нижней – налет белого цвета, состоящий из множества зооспорангиеносцев с зооспорангиями. В конце вегетации образуются ооспоры, зимующие в отмершей ткани (рисунок 21).

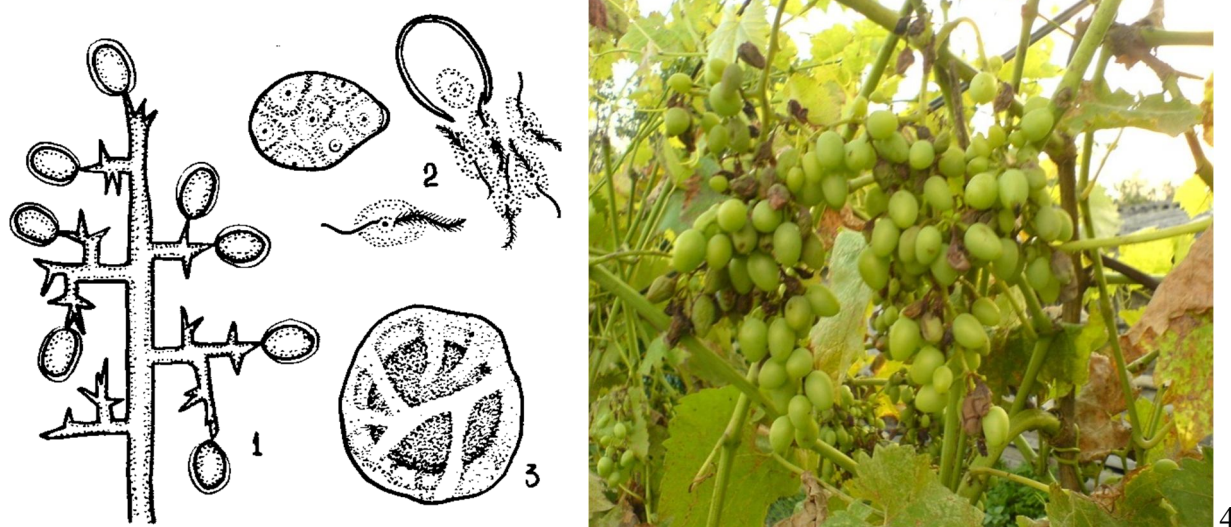


Рисунок 21 – Вид *Plasmopara viticola*:

1 – зооспорангиеносец; 2 – зооспоры; 3 – ооспора; 4 – милдью винограда [ориг.]

Plasmopara helianthi Novot. паразитирует на подсолнечнике, вызывая ложную мучнистую росу в виде белого налета на нижней стороне листьев. Болезнь вызывает карликовость растений, усыхание листьев, образование пустых семян.

Приготовление микологического препарата

Ложная мучнистая роса подсолнечника – удобный объект для микроскопирования и изучения зооспорангиеносцев и зооспорангиев. С нижней стороны пятен на листьях образуется плотный белый налет спороношения. При малом увеличении микроскопа видны бесцветные моноподиальные зооспорангиеносцы с отходящими от ствола веточками под прямым углом. Концы веточек имеют короткие зубцы с зооспорангиями возбудителя. Зооспорангии яйцевидные, бесцветные или шаровидные.

Pseudoperonospora cubensis Berk. et Curt. – возбудитель ложной мучнистой росы или пероноспороза огурца. Бесполое спороношение у него представлено зооспорангиеносцами с зооспорангиями, а половое – ооспорами. Зооспорангиеносцы дихотомически разветвлены (рисунок 22). В верхней части они ветвятся под острым углом, как у рода *Peronospora*. Конечные ветви заостренные и клювовидно изогнутые. Таким образом, по морфологическим особенностям род *Pseudoperonospora* занимает промежуточное положение между родами *Plasmopara* и *Peronospora*.

Приготовление микологического препарата

Для препарирования спороношения возбудителя снимают слабозаметный голубоватый налет с нижней стороны листа огурца. В поле зрения микроскопа спорангиеносцы бесцветные, ветвящиеся под острым углом. Концы ветвей клювовидно изогнутые и заостренные. Образующиеся на них зооспорангии эллипсоидные.

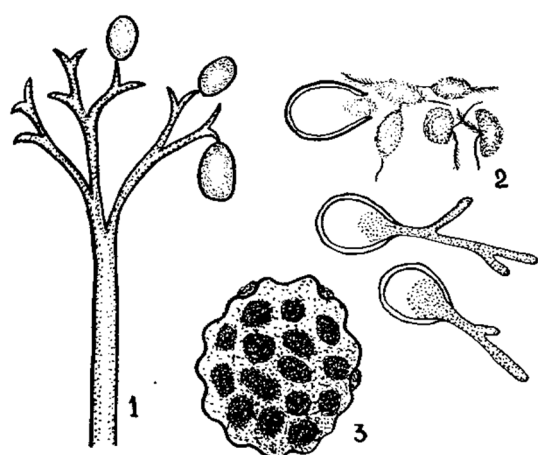


Рисунок 22 – Вид *Pseudoperonospora cubensis*:

1 – зооспорангиеносец; 2 – зооспоры; 3 – ооспора; 4 – ложная мучнистая роса огурца [ориг.]

Семейство *Albuginaceae* (альбуговые)

Семейство представлено облигатными паразитами высших растений. Мицелий межклеточный, эндогенный. Зооспорангиеносцы – булавовидные, ветвящиеся. Зооспорангии образуются под эпидермисом в виде цепочек. Паразитируют на растениях семейства крестоцветных, вызывая утолщения, искривления, деформацию пораженных стеблей, цветоносов, черешков. На листьях и других органах образуются белые пустулы. Наиболее распространенный вид – *Albugo candida* (Pers. et Lev) Kuntze образует белые пустулы зооспорангиев, которые прорастают в капельно-жидкой влаге с образованием двужгутиковых зооспор (рисунок 23).

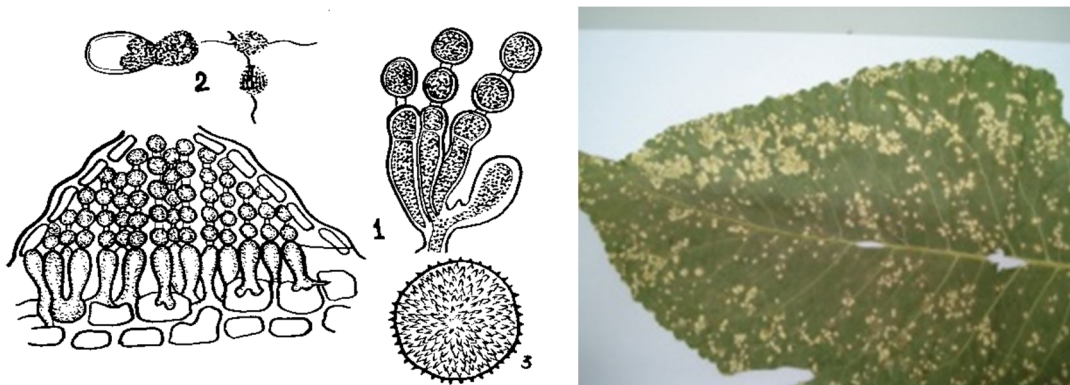


Рисунок 23 – Род *Albugo*:

1 – спороношение гриба; 2 – зооспоры; 3 – ооспора [ориг.]

Приготовление микологического препарата

Объект можно использовать в первую очередь для показа ооспор и их морфологических особенностей при характеристике половой стадии оомицетов. Препаровальной иглой снимаются белые пустулы и в капле воды мацерируются для разделения зооспорангиев. Последние имеют оригинальное булавовидное строение и цепочку шаровидных зооспорангиев. Между спорангиями вырастают короткие соединительные клетки, позволяющие располагаться спорам в цепочку.

Контрольные вопросы к теме

1. Опишите особенности классификации царства *Chromista*.
2. Дайте характеристику класса *Oomycetes*.
3. Назовите важнейших представителей порядка Сапролегниевые.
4. Дайте характеристику грибов-водорослей порядка Пероноспоровые.
5. Назовите представителей семейства питиевые.
6. Расскажите о классификации представителей семейства пероноспоровые.
7. Назовите морфологические и биологические особенности грибов родов *Peronospora* и *Phytophthora*.

Тема 5. ЦАРСТВО *FUNGI* (*EUMYCOTA*), НАСТОЯЩИЕ (ИСТИННЫЕ) ГРИБЫ

Царство настоящих грибов *Fungi* – самое крупное по количеству видов, в том числе фитопатогенных возбудителей опасных болезней сельскохозяйственных культур.

В состав царства входят 5 отделов:

- *Chytridiomycota* (Хитридиомикота);
- *Zygomycota* (Зигомикота);
- *Ascomycota* (Аскомикота);
- *Basidiomycota* (Базидиомикота);
- *Deuteromycota* (Дейтеромикота).

Эволюционное единство отделов настоящих грибов базируется на следующих основных признаках:

- клеточные стенки таллома по составу полисахаридов принадлежат к хитинглюкановому типу – хитину и хитозану;
- синтез лизина идет через d-аминоадипиновую кислоту;
- митохондрии имеют пластинчатые кристы;
- ациклические полиолы образуются активно.

Грибы имеют септированные гифы с порами в центре септ. Только представители хитридиомицетовых, отдел *Chytridiomycota*, имеют амёбовидный таллом.

Нитевидные гифы имеют толщину около 5 мкм. Благодаря наличию пор в септах цитоплазмы клетки грибницы связаны между собой. Сохранение вида, популяции, размножение и распространение грибов происходит с помощью видоизменений таллома и специальных плодовых тел – ризоморф, склероциев, мицелиальных стром, клейстотецев, перитециев и т. д. Грибы проникают в клетки пораженных растений, поглощают питательные вещества с помощью гаусториев- пенетрационных (проникающих) гиф. Грибы размножаются репродуктивным и вегетативным способами (см. раздел «Морфология грибов»).

Согласно старой «домолекулярной» систематике грибы нынешнего отдела *Chytridiomycota* относили к низшим настоящим грибам. Располагались они сразу после слизевиков и плазмодиофоровых – примитивных грибов.

Однако, новейшими исследованиями на генетическом уровне удалось установить филогенетическую связь таксонов отдела *Chytridiomycota* с представителями более высокоразвитого отдела *Zygomycota*. Оказалось, что у

представителей отдела хитридиомикота половое размножение протекает по зигогамному типу, как у зигомицетов, а бесполое – зооспорами (см. цикл развития *Synchytrium endobioticum* Perc. – рак картофеля, рисунок 25).

Истинными грибами считаются эукариотические, спорообразующие, бесхлорофильные организмы с адсорбтивным питанием, размножающиеся половым и бесполом путём. Талломы грибов нитчатые, разветвленные, состоящие из клеток с жесткими оболочками, а у примитивных форм тело – одноклеточный амебоид или зачаточный ризомицелий (Дьяков Ю. Т., 1997; Белякова Г. А., Дьяков Ю. Т., Тарасов К. Л., 2006).

Осммотрофный способ питания позволяет этим грибам:

- создавать оптимальные типы таллома;
- максимально осваивать питательный субстрат;
- упрощенно, быстро и эффективно формировать репродуктивные органы, споры которых распространяются практически во всех экологических зонах Земли.

Царства отличаются друг от друга по происхождению, типу вегетативного тела, особенностям состава полисахаридов клеточных стенок, размножению и строению белков, ДНК, РНК и т. д. Объединяются они общим названием – царство *Fungi*, или настоящие грибы (см. таблицу 1), как имеющие гетеротрофный способ питания. Они имеют настоящие клеточные ядра (*Eucarionti*) с хромосомами и клетку с мембраной, или без неё и т. д. Митохондрии имеют пластинчатые кристы. У примитивных представителей имеется обычно один гладкий жгутик для движения зооспоры и гаметы. Имеются и аэробные представители с 10 и более жгутиками. По трофическим связям настоящие грибы относятся к сапротрофам, паразитам и симбионтам.

ТЕМА 6. НИЗШИЕ (НАСТОЯЩИЕ) ГРИБЫ

План:

1) знакомство с типами поражения растений, вызываемыми представителями класса *Chytridiomycetes*; 2) приготовление и микроскопирование препаратов, определение родов; 3) типы поражения растений, вызываемые представителями класса *Chytridiomycetes*.

Необходимый материал.

Фиксированные в формалине клубни картофеля, пораженные возбудителем рака; гербарный материал растений капусты, пораженных черной ножкой; листья растений кукурузы, пораженные физодермозом.

Теоретический материал к заданию.

Согласно генно-молекулярной систематике среди истинных грибов имеется два отдела – *Chytridiomycota*, *Zygomycota*, в состав которых входят наиболее простые, примитивные по своей организации грибы. Это мельчайшие организмы с зачаточным мицелием (или без него) в виде плазмодия (*Chytridiomycota*). Представители другого отдела (*Zygomycota*) имеют хорошо развитый мицелий без перегородок или с перегородками. Филогенетически они близкородственны, а половой процесс у них осуществляется по зигогамному типу.

Отдел *Chytridiomycota* (Хитридиомицеты)

Это единственная группа в царстве истинных грибов, в цикле развития которых имеются жгутиковые стадии – зооспоры и планогаметы. Они имеют один гладкий жгутик, направленный при движении назад. Тело представлено голой цитоплазматической массой или одноклеточным ризомицелием. У некоторых грибов образуется зачаточный мицелий без перегородок (порядок *Blastocladales*). Клеточная стенка мицелия содержит хитин. Половой процесс (*телеоморфа*) осуществляется несколькими типами: гаметогамией, изогамией, гетерогамией, оогамией и соматогамией. Их бесполое размножение (*анаморфа*) осуществляется зооспорангиями с зооспорами. Только у хитридиомицетов имеются жгутиковые стадии.

В отделе собраны паразиты водорослей, цветковых паразитов, грибов. По способу питания среди них так же имеются сапротрофы, разрушающие целлюлозу и хитин. Отдел содержит один класс *Chytridiomycetes*.

Задание 1. Класс *Chytridiomycetes* (Хитридиомицеты)

Хитридиомицеты насчитывают около 1000 видов грибов. Классификация *Chytridiomycetes* основывается на особенностях ультраструктурного строения зооспор (Белякова Г. А и др., 2006).

Характерной особенностью грибов класса является примитивное строение таллома. Оно представлено у большинства грибов одиночной клеткой, иногда без жесткой клеточной стенки. Некоторые представители развивают ризомицелий или несептированный мицелий. Хитиново-глюкановая клеточная стенка у них напоминает стенки высших грибов. Бесполое размножение осуществляется зооспорами. Класс *Chytridiomycetes* содержит 6 порядков. Деление класса на порядки основано на особенностях строения жгутиков зооспор, взаимного поглощения ядра и кинетосомы, расположения рибосом, липидных глобул и т. д. В зооспорах имеется органелла – «гамма частица», связанная с запасанием белка. Наиболее вредоносными являются представители порядка *Chytridiales* и *Spizellomycetales*.

Порядок *Spizellomycetales* (Спизеломицетовые)

Для представителей порядка характерно наличие одноклеточного вегетативного тела, часто без оболочки. В зооспорах неправильной формы ядро тесно приближено к основанию жгутика. Рибосомы относительно равномерно рассеяны по всему объему зооспор. Половой процесс неизвестен (Белякова и др., 2006). Среди примитивных грибов порядка имеются паразиты высших растений и водорослей, а также сапротрофы.

Семейство *Olpidiaceae* (ольпидиевые)

Представители семейства чаще имеют амебоидное тело в виде цилиндрической клетки и зачаточного мицелия. Амебоид в пораженных клетках растений превращается в один зооспорангий с одножгутиковыми зооспорами. В цикле развития зооспоры могут копулировать с образованием двуядерной *планозиготы*. Из планозиготы формируется покоящаяся *циста*, которая всегда прорастает в один зооспорангий. К этому семейству относится возбудитель черной ножки рассады капусты (*Olpidium brassicae* Wor.). Поражается корневая шейка всходов. Ткань размягчается, чернеет, загнивает, растения желтеют, погибают. Покоящиеся споры имеют толстую оболочку звездчатой структуры. Такие споры прорастают в шаровидные зооспорангии с удлиненной цилиндрической шейкой. В них формируются зооспоры с одним жгутиком. Одножгутиковыми зооспорами на поверхности корневой шейки всхода покрываются оболочкой, содержимое переливается в клетку, превращаясь затем в спорангий.

Порядок *Chytridiales* (Хитридиевые)

Жизнедеятельность этих грибов связана с водной средой. В почве для них необходима кислая реакция. Вегетативное тело – многоядерный плазмодий или зачаточный мицелий (*ризомицелий*). Бесполое размножение осуществляется одножгутиковыми зооспорами. Характерной особенностью зооспор является наличие митохондрий, включенных в комплекс микротелец – липидных глобул, а ядро расположено в стороне от этого комплекса и рибосом. В отличие от представителей порядка *Spizellomycetales* рибосомы не рассеяны по клетке, а сгруппированы в ее центре и окружены двойной оболочкой мембраны (Белякова и др., 2006). В результате полового процесса (изогамии) образуются покоящиеся споры – *цисты*, покрытые толстой трехслойной оболочкой. Цисты сохраняют жизнеспособность в растительных остатках и почве до 10 лет и более.

Семейство *Synchytriaceae* (синхитриевые)

Представители семейства – внутриклеточные паразиты растений, которые имеют простое по развитию вегетативное тело в виде кусочка протоплазмы. Зооспоры и гаметы образуют один гладкий бичеобразный жгутик, прикрепленный на заднем конце. Представитель – *Synchytrium endobioticum* Perc., вызывающий рак картофеля (рисунки 24 и 25).

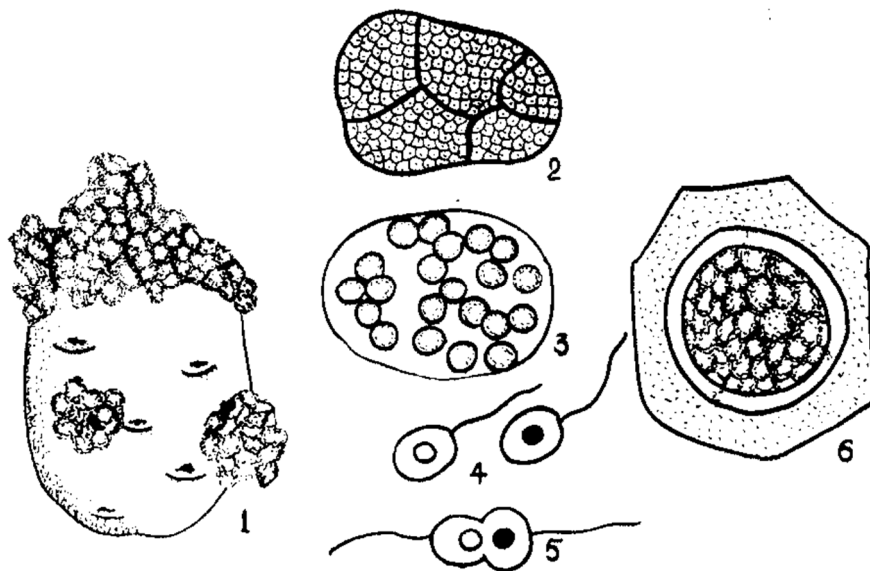


Рисунок 24 – Род *Synchytrium*:

1 – симптомы рака на клубнях картофеля; 2 – сорус зооспорангиев; 3 – зооспорангий; 4 – зооспоры; 5 – зигота; 6 – покоящаяся циста

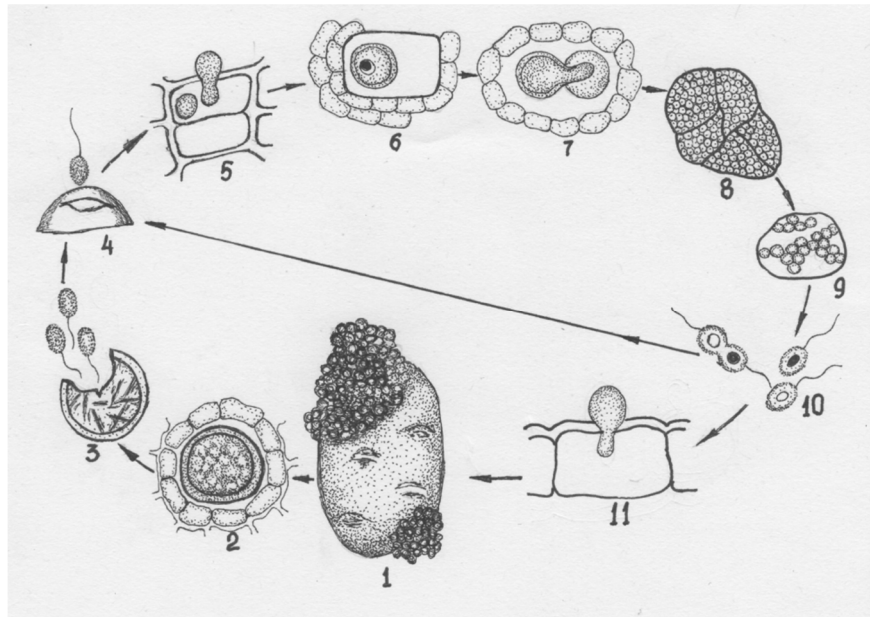


Рисунок 25 – Биологический цикл развития *S. endobioticum* (по Agrios):

1 – симптомы рака на клубне картофеля; 2 и 3 – прорастание цисты в зооспоры; 4, 5 – инфицирование клеток клубня картофеля; 6 – развитие просоруса; 7 – прорастающий зооспорангий; 8 – сорус зооспорангиев; 9, 10, 11 – выход зооспор, их копуляция, внедрение в клетки клубня картофеля

На глазках клубней, столонах образуются бугристые опухоли вначале белого, затем бурого цвета, содержащие массу цист. При прорастании цисты образуют сорус зооспорангиев с зооспорами. Последние переливаются в клетки молодого клубня, образуя плазмодии. Клетки разрастаются, а соседние – усиленно делятся. Плазмодии покрываются двуслойной оболочкой и превращаются в летнюю цисту. На ней формируется сорус из 5–9 зооспорангиев, в каждом из которых содержится до 300 зооспор. Зооспоры заражают другие клубни.

Приготовление микологического препарата

Для микроскопирования используют пораженные раком клубни картофеля. Делается тонкий срез через ткань нароста. Видны цисты с коричневой оболочкой.

ТЕМА 7. ОТДЕЛ *ZYGOMYCOTA* (ЗИГОМИЦЕТЫ)

План:

1) основные типы проявления болезней, вызываемые безжгутиковыми грибами; 2) изучение морфологических особенностей грибов класса *Zygomycetes*.

Необходимый материал.

Бело-желтый или сероватого цвета мицелий головчатой плесени на загнивших плодах, овощах, кусочке белого хлеба.

Чистая культура энтомофторовых грибов из рода *Entomophthora*

Теоретический материал к заданию.

Вегетативное тело грибов отдела *Zygomycota* чаще представлено одноклеточным многоядерным мицелием. У некоторых специализированных групп, например, энтомофторовых, мицелий содержит септы с микропорами. Септы образуются и в зрелых гифах мукоровых. У многих представителей отдела наблюдается мицелиально-дрожжевой диморфизм: в одних условиях они существуют в виде мицелия, а в других – в виде покоящихся клеток. Стенки клеток мицелия содержат хитин и хитозан. Запасное вещество – гликоген.

Бесполое размножение (анаморфа) осуществляется *спорангиоспорами*. Они образуются в односпоровых или многоспоровых *спорангиях*. Реже в размножении участвуют геммы и хламидоспоры. Половой процесс – *зигогамия* – известен не у всех групп. В результате зигогамии образуется телеоморфа (*зигоспора*).

Задание 1. Класс Zygomycetes (Зигомицеты)

Половой процесс у грибов этого класса – зигогамия. На двух мицелиях с различным половым знаком или на одном мицелии формируются *зигофоры* – выросты (*отроги*) мицелия, которые растут навстречу друг другу до соприкосновения. В месте контакта они утолщаются. В каждой зигофоре обособляется многоядерный *гаметангий*. Стенки их в точках контакта лизируются и цитоплазмы сливаются. Ядра «+» и «-» перемешиваются. Появляется единая клетка, окружённая многослойной стенкой, т. е. формируется *зигоспорангий*, в котором созревает *покоящаяся зигоспора*. Ядра располагаются попарно и совершается процесс *кариогамии*. Постепенно все ядра, кроме одного, погибают. Оставшееся диплоидное ядро после мейоза даёт 4 гаплоидных. Дочерние ядра переходят в проростковую гифу. Из последней образуется спорангий, в который переходят ядра. Важным систематическим признаком грибов класса

является строение поверхности отростков и их форма. У примитивных видов поверхность гладкая. У грибов порядка *Mucorales* она снабжена длинными нитевидными или шиповидными выростами – придатками. Придатки защищают, прикрывают зигоспорангий. У зигомицетовых порядка *Endogonales* (Эндогоновые) плодовые тела напоминают *клеистотеции*. Внутри них находятся *многоспоровые спорангии*, *зигоспоры*, *хламидоспоры*, поэтому их называют *спорокарпами*, *клеистотециями*.

Большинство представителей ведут наземный и сапротрофный образ жизни. Их вегетативное тело – хорошо развитый несептированный мицелий. Бесполое спороношение осуществляется с помощью неподвижных, не связанных с водой спорангиоспор, развивающихся эндогенно, внутри спорангиев, как, например, у представителей порядка *Mucorales* (Мукоровые), или экзогенно на конидиеносцах, как у представителей порядка *Entomophthorales* (Энтомофторовые).

Порядок *Mucorales* (Мукоровые)

Представители вызывают плесень пищевых продуктов (хлеба, варенья, плодов, овощей). Некоторые виды вызывают гниль овощей и плодов, плесневение семян. Многие представители порядка мукоровых минерализуют растительные остатки в почве, создавая гумус. Имеются также паразиты на грибах, насекомых, некоторых видах животных, водорослях и, по некоторым сообщениям, паразитируют на человеке. Среди грибов этого порядка чаще встречаются сапротрофы. У грибов мицелий обильный, развивается внутри и на поверхности питательного субстрата. Споры бесполого размножения (*спорангиоспоры*) без жгутиков, образуются внутри шаровидных *спорангиев* с колонкой и без нее. Спорангии образуются на длинных простых *спорангиеносцах*. При разрыве оболочки спорангия созревшие споры разносятся воздушным путем.

Половое размножение происходит при слиянии морфологически одинаковых, но различных по половым знакам *гаметангиев*. При слиянии последних образуется покоящаяся спора – *зигота* или *зигоспора*. В благоприятных условиях она прорастает в шаровидный *спорангий* с гаплоидными *спорангиоспорами* (см. рисунок 7). Наиболее распространенными являются представители семейства *Mucoraceae*.

Семейство *Mucoraceae* (мукоровые)

В состав семейства входят наиболее распространенные грибы, вызывающие плесень овощей, пищевых продуктов, семян многих культур. Наиболее многочисленным является род *Mucor* Fr., насчитывающий 150 видов. Спорангиеносцы у них простые, спорангии – шаровидные.

Гриб рода *Mucor* образует шаровидные спорангии с гаплоидными, безжгутиковыми спорангиоспорами. Спорангии на длинных спорангиеносцах

вырастают на мицелии свободно друг от друга. Под ними вырастают корне-
видные *ризоиды* (рисунок 26).



1

2

Рисунок 26 – Гриб рода *Mucor*:

1 – шаровидные спорангии на спорангиеносцах; 2 – половой процесс гриба – зигогамия [13]

Половой процесс (*зигогамия*) сопровождается слиянием двух неподвижных клеток мицелия с образованием покоящейся *зигоспоры*. Зиготы не опущенные.

Mucor racemosus Fr. вызывает головчатую плесень овощей и пищевых продуктов. Спорангии – круглые, многоспоровые с тонкой оболочкой, цилиндрической колонкой внутри и с воротничком. Спорангиоспоры гриба овальные, почти шаровидные.

Гриб рода *Rhizopus*. В отличие от *Mucor* гриб образует пучок спорангиеносцев по 3–5 штук, ризоиды которых отходят от пучка спорангиеносцев в виде корневидных придатков. Между пучками спорангиеносцев образуются дугообразные столоны. Основным представителем является *Rh. nigricans* Ehr. – возбудитель черной головчатой плесени. Спорангии шаровидные, крупные имеют шаровидную колонку. Спорангиоспоры овальные темно-серые.

Приготовление микологического препарата

Для микроскопирования грибов *M. racemosus* и *Rh. nigricans* препаровальной иглой, слегка смоченной водой, снимается с субстрата немного мицелия и помещается в каплю воды на предметном стекле. В поле зрения микроскопа видны спорангиеносцы с шаровидными, многоспоровыми спорангиями с тонкой оболочкой. Внутри имеются почти шаровидные спорангиоспоры и цилиндрическая колонка. У мукора спорангиеносцы на мицелии располагаются отдельно друг от друга, а у ризопуса – пучками, по 3–5 штук, соединенные столонами.

Порядок *Entomophthorales* (Энтомофторовые)

К нему относятся паразиты насекомых, в том числе и вызывающие заболевания комнатных мух, тлей, комаров и других насекомых. Мицелий неклеточный многоядерный, часто распадается на отдельные клетки. На простых конидиеносцах одиночно образуются конидии – споры бесполого размножения. Половой процесс – *зигогамия*. Образовавшиеся зигоспоры имеют толстую многослойную оболочку. У некоторых представителей образуется мицелий с септами.

Семейство *Entomophthoraceae* (энтомофторовые)

Представители семейства паразитируют на многих вредителях сельскохозяйственных культур.

Род *Entomophthora grylli* Fres. поражает саранчовых и кузнечиков. Конидиеносцы простые или слаборазветвленные. Конидии образуются двух типов: первичные – крупные, грушевидные, одноклеточные на утолщенных, разветвленных конидиеносцах, и вторичные – на капиллярных, тонких конидиеносцах.

Род *Empusa muscae* Fres. Гриб вызывает заболевание комнатных мух («осенняя болезнь мух»). Пораженные мицелием насекомые плотно приклеиваются к стеклу белым мучнистым налетом. На грибнице паразита образуются конидиеносцы с конидиями, выходящие через дыхательные отверстия и хитиновый покров. Конидии попадают на тело здоровых мух, прорастают и гифами пронизывают тело насекомого, особенно жировое тело. Созревший мицелий распадается на клетки, которые разпространяются по телу мухи, вызывая ее гибель. На белом налете мицелия образуются конидиеносцы с шаровидными конидиями. Они отбрасываются конидиеносцами и на субстрате прорастают в грибницу, на которой появляются новые конидиеносцы с конидиями (рисунок 27). Возможно применение этих грибов как средство биологической борьбы с вредными насекомыми в сельском и лесном хозяйстве.

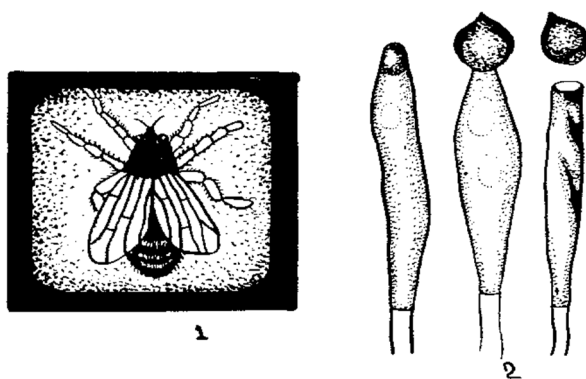


Рисунок 27 – Род *Entomophthora*:

1 – муха с конидиями гриба; 2 – конидиеносцы и конидии, отбрасывание конидий [32]

Таблица 3 – Классификация высших грибов отдела *Ascomycota*, Сумчатые (Ainsworth and Bisby, 2001)

Отдел Ascomycota (Сумчатые)			
Класс Archiascomycetes		Класс Euascomycetes	
Класс	Класс Nemiascomycetes	Группа порядков	
		Cleistomycetes	Pyrenomycetes
Порядок Taphrinales	Порядок Endomycetales	Порядки: Eurotiales Erysiphales	Порядки: Euphaciales Helotiales Pezizales
Семейство Taphrinaceae	Семейство Saccharomycetaceae	Семейства: Eurotiaceae Erysiphaceae Blumeriaceae Leveillulaceae	Семейства: Elsinoaceae Mucosphaerellaceae Venturiaceae Pleosporaceae Pseudosphaeriaceae Cucurbitariaceae
1. Taphrina deformans T. pruni T. cerasi T. aurea	1. Saccharomyces cerevisiae 2. Endomyces mali	1. Carpentales sp. Eurotium sp. 2. Erysiphe pisi, E. betae, E. trifolii Sphaerotheca mors-uvae Sp. pannosa Uncinula necator Podosphaera leucotricha Microsphaera alphitoides 3. Blumeria graminis 4. Leveillula taurica Phyllactinia suffulta	1. Coccomyces hiemalis Rhytisma acerinum 2. Sclerotinia sclerotiorum Monilinia fructigena 3. Pseudopeziza ribis Ps. medicaginis 4. Peziza violaceae
		1. Nectria galligena Colonectria graminicola Gibberella saubinettii G. fujicuroi 2. Claviceps purpurea Epichloe typhina 3. Polystigma rubrum Phyllachora hordei Drechslera graminis	1. Elsinoe veneta, E. ampelina 2. Mucosphaerella fragariae, M. sentina, M. rubi 3. Venturia inaequalis 4. Ophiobolus graminis 5. Pyrenophora graminea, P. teres Didimella bryoniae 6. Cucurbitaria caraganae
			Loculoascomycetes

Приготовление микологического препарата

Для микроскопирования грибов рода *Entomophthora* используется чистая культура, цвет мицелия которой от белого до коричневатого-серого. При малом увеличении видны крупные грушевидные, одноклеточные конидии. Конидиеносцы разветвленные. На мицелии у некоторых видов грибов образуются ризоиды и цистиды.

Настоящие (истинные) грибы.

Особенности классификации и биологии настоящих грибов

Теоретический материал к заданию.

Отделы *Ascomycota* вместе с Базидиальными (*Basidiomycota*) и Митоспоровыми (*Deuteromycota*) составляют группу высших настоящих грибов. Филогенетически сумчатые являются продолжением эволюции низших настоящих грибов и во многом они похожи на зигомицеты. Однако они обладают и другими свойствами.

ТЕМА 8. ОТДЕЛ ASCOMYCOTA – СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ ИЛИ АСКОМИЦЕТЫ

Отдел Аскомицеты – очень крупная группа грибов, объединяющая около 45 тысяч видов. Представители отдела Сумчатые имеют разветвленный многоклеточный гаплоидный мицелий. В результате полового процесса образуются сумки (*аски*) с сумкоспорами (*аскоспорами*), которых чаще всего бывает восемь. Бесполое размножение осуществляется при помощи конидий, которые экзогенно образуются на конидиеносцах разного строения и служат для массового расселения аскомицетов.

Сумки формируются непосредственно на мицелии или в специальныхместилищах (плодовых телах) различного строения, что служит отличительным признаком для деления отдела на три класса: Голосумчатые – *Archiascomycetes*, Эндомицеты – *Hemiascomycetes*, Плодосумчатые – *Eusascomycetes*. Плодосумчатые делятся на группы порядков: *Cleistomycetes*, *Pyrenomycetes*, *Discomycetes*, *Loculoascomycetes*. В отделе объединены грибы с общей монофилией, что и позволило выделить их в общий таксон высокого ранга.

Основные таксономические признаки, объединяющие грибы отдела *Ascomycota* (Сидорова И.И., 2003):

- в цикле развития имеется дикариотическая фаза разной продолжительности;
- мицелий содержит септы разного строения с центральной порой;
- таллом представляет собой многоядерный мицелий, в отдельных группах – дрожжеподобный;
- в двуслойной клеточной стенке присутствуют хитин-глюкан, а в дрожжеподобной фазе – маннаны;
- бесполое размножение осуществляется экзогенными спорами-конидиями в специальных конидиомах;
- имеется тенденция к образованию плодовых тел.

В половом процессе аскомицетов характер образования сумкоспор эндогенный (в сумке). Дикариофаза у грибов непродолжительная, ограничена периодом образования аскогенных гиф. На них образуются многоядерные гаметангии с переходом ядер из одного в другой.

Характерной особенностью представителей эволюционно более высоко-развитых сумчатых грибов является не только дикариотический мицелий, но и образование сумок с сумкоспорами (аскоспорами) на мицелии или в *аскомах* (специальных плодовых телах). Половой процесс разнообразен – *гаметангиогамия*, *партеногамия* и другие, которые приводят к дикариотизации мицелия. Половой процесс состоит из нескольких фаз. На одной из гиф обра-

зуются женский *аскогон* с *трихогиной*, на другой – *антеридий*. При контакте антеридия с трихогиной ядро мужского гаметангия переливается в аскогон. После оплодотворения вырастают дикариотические аскогенные гифы в виде крючков. В них попарно располагаются ядра женской и мужской клеток (аскогона и антеридия). Затем ядра сливаются и *мейозом* или *митозом* образуется, как правило, 8 – 10 сумкоспор (см. рисунок 8). Образование сумок с сумкоспорами происходит или непосредственно на мицелии или в специальных плодовых телах (*аскомах*) – *клеистотециях*, *перитециях*, *апотециях*, *псевдотециях* (рисунок 28).

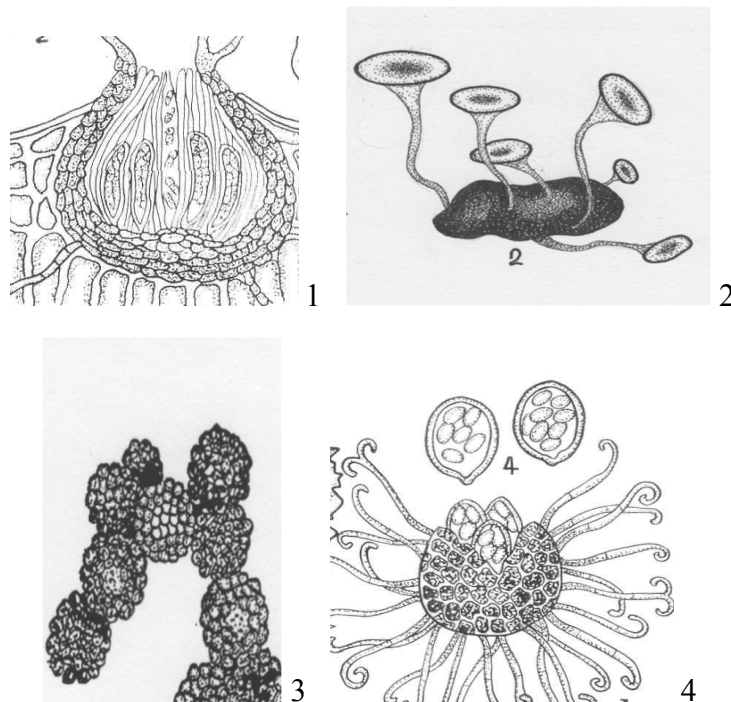


Рисунок 28 – Типы плодовых тел (аском) сумчатых грибов:

1 – псевдотеций; 2 – апотеции на строме; 3 – перитеции; 4 – клеистотеций с сумками и придатками

По строению оболочки сумки (аски) делятся на: прототуникатные – тонкая оболочка лопается и споры выходят пассивно; эутуникатные – оболочки плотные, при разрыве выбрасывают споры. Эутуникатные сумки делятся на *унитуникатные* – оболочка однослойная и *битуникатные* – двуслойные (верхняя разрушается, а нижняя растягивается и выбрасывает споры). Бесполое размножение (анаморфа) большинства сумчатых происходит в виде конидиеносцев с конидиями. Аскомицеты на Земле распространяются практически повсеместно. Они имеют большое экономическое значение как продуценты антибиотиков, витаминов, ферментов и т. д. Среди них имеется большое количество представителей, паразитирующих на культурных и дикорастущих растениях. Обычно конидиальное спороношение образуется на живом растении, а сумчатое – после отмирания растения, его отдельных органов в конце периода вегетации или после зимовки. Конидии могут быть окрашен-

ными и бесцветными, одноклеточными и с перегородками. Распространяются с потоками воздуха, каплями дождя, насекомыми, мелкими животными. Образуются они на специальных мицелиальных выростах – конидиеносцах. Часто на грибнице конидиеносцы располагаются одиночно. Однако некоторые грибы формируют конидии в специальных *ложках*, когда конидиеносцы с конидиями вырастают на сплетении гиф. Если конидиеносцы с конидиями расположены слоем на сплетении гиф и погружены в общую слизь, то спороношение называют *пианнотой*. Конидиеносцы могут располагаться в виде венчика, образуя *коремши*, или в виде подушечек – *спородохии*. *Пикниды* – сложные конидиальные структуры кувшиновидной, шаровидной формы с отверстием на вершине. В пикнидах образуются короткие конидиеносцы с конидиями, погруженными в массу слизи.

В настоящее время в результате новейших филогенетических исследований принято разделять аскомицеты на 3 основных класса и 4 группы порядков. Половая (сумчатая) стадия – *телеоморфа*, и бесполовая или конидиальная – *анаморфа*, имеют разные названия. Необходимо использовать только название телеоморфы. Например, возбудитель фомопсиса подсолнечника в анаморфной стадии называется *Phomopsis helianthi* Munt et Cvetk, а в стадии телеоморфы – *Diaportha helianthi* Munt. et Cvetk; возбудитель септориоза пшеницы – соответственно *Septoria nodorum* Berk et Br. и *Phaeosphaeria nodorum* Sacc. За рубежом виды грибов принято называть по телеоморфе, в России – чаще по анаморфе, хотя следует использовать единое название – по телеоморфе. По особенностям формирования сумок непосредственно на мицелии или в особых плодовых телах грибы делятся на 3 класса: *Archiascomycetes*, *Hemiascomycetes* и *Eusascomycetes*.

Задание 1. Класс *Archiascomycetes* (Архиаскомицеты)

План:

1) изучение представителей голосумчатых, строение их вегетативного тела, органов размножения; 2) изучение типов болезней, вызываемых голосумчатыми – деформаций, пятнистостей и других; 3) изучение строения и расположения сумок.

Необходимый материал:

Гербарный материал растений с поражениями, вызванными голосумчатыми грибами – курчавость листьев персика, «ведьмины метлы», «кармашки» плодов сливы.

Теоретический материал к заданию.

Класс *Archiascomycetes* – голосумчатые грибы (Архиаскомицеты). Это наиболее древняя группа грибов, являющаяся исходной для остальных аскомицетов (Berbee, Taylor, 1995). Она разнородна по морфологии ее представителей и состоит из 4 порядков. Из них наиболее известен микологам и фито-

патологам порядок *Taphrinales*. Правильность выделения архиаскомицетов как самостоятельной таксономической единицы в отделе *Ascomycota* обоснована результатами анализа нуклеотидных последовательностей генов 18S и 28S р-РНК, РНК-полимеразы, тубулина, подтвердившего общность свойств таксонов на молекулярном уровне.

Новый класс выделен в самостоятельную структуру так же на основании результатов биохимических и морфологических исследований тканей растения-хозяина, пронизанного мицелия. Аскогенные гифы у них отсутствуют. Выбрасывание аскоспор бывает пассивным и активным, что зависит у одного и того же вида от условий внешней среды. Половой процесс известен не у всех представителей класса. Грибы этого класса – облигатные паразиты растений. Они вызывают гипертрофию листьев («курчавость листьев персика»), плодов сливы («кармашки сливы»), чрезмерное ветвление из отдельной почки древесного растения («ведьмина метла»).

Порядок *Taphrinales* (Тафриновые)

Мицелий грибов – септированный. Перед образованием сумок мицелий под эпидермисом пораженной ткани растений распадается на короткие двуядерные аскогенные клетки. Они делятся пополам – нижняя отмирает, а верхняя превращается в сумку. В результате мейоза и митотического деления ядер вокруг восьми гаплоидных ядер формируются аскоспоры. Сумки образуются на мицелии, разрывают кутикулу листа и активно выбрасывают аскоспоры.

Сумкоспоры способны почковаться. Тафриновые могут синтезировать фитогормоны – стимуляторы роста растений. Под действием фитогормонов в клетках растений наблюдается гиперплазия и нарушаются процессы дифференциации клеток растения. Их число значительно увеличивается на пораженных тканях, что приводит к деформации органов. В порядок входит одно семейство (*Taphrinaceae*) и один род (*Taphrina*), включающий 100 видов. Аски паразита образуются плотным слоем на мицелии под кутикулой, эпидермисом. Дикариотический мицелий бывает однолетним и многолетним. Многолетний мицелий годами сохраняется в побегах и почках. Однолетний мицелий развивается в листьях и плодах.

Бесполое размножение отсутствует. Аскоспоры почкуются (рисунок 29). Все тафриновые являются облигатными паразитами, вызывающими курчавость листьев – *T. deformans* Fckl., «кармашки» плодов – *T. pruni* Fckl., «ведьмины метлы» – *T. cerasi* Sadeb. и тафрину тополя – *T. aurea* Sadeb.

Деформация ткани связана со стимулирующим воздействием ферментов грибов на клетки растения-хозяина. Нарушается нормальный рост органов и возникают разросшиеся участки тканей наряду с обычными. Так, на листьях персика от *T. deformans* появляется курчавость листьев. Завязи неравномерно разрастаются и образуются «дутые плоды» – «кармашки» слив (*T. pruni*).

На ветвях от выделяемых грибом фитогормонов пробуждаются спящие почки и образуется масса веточек (в виде пучков) – «ведьмина метла» вишни (*T. cerasi*).

Биологический цикл развития гриба

Taphrina deformans Fск. – возбудителя курчавости листьев персика

Taphrina deformans – узкоспециализированный паразит, поражающий главным образом косточковые плодовые культуры. Аскоспоры зимуют в трещинах коры или между чешуйками почек. Они почкуются весной. Гаплоидные аскоспоры попарно копулируют и дают начало дикариотическому мицелию, который проникает в распускающиеся почки. Листья увеличиваются в размерах, пластинка гофрируется.

Дикариотический мицелий распространяется в листьях по межклеточникам. Под кутикулой образуются аскогенные двуядерные клетки гиф гриба и на них развиваются аски. В каждой сумке формируется по 8 штук сумкоспор. Кутикула разрывается, слой сумок обнажается и споры активно освобождаются из сумок. Разлетевшиеся аскоспоры попадают на крону деревьев. Зимуют они в трещинах коры, под чешуйками почек, в камеди. Часть их сохраняется в опавших листьях.

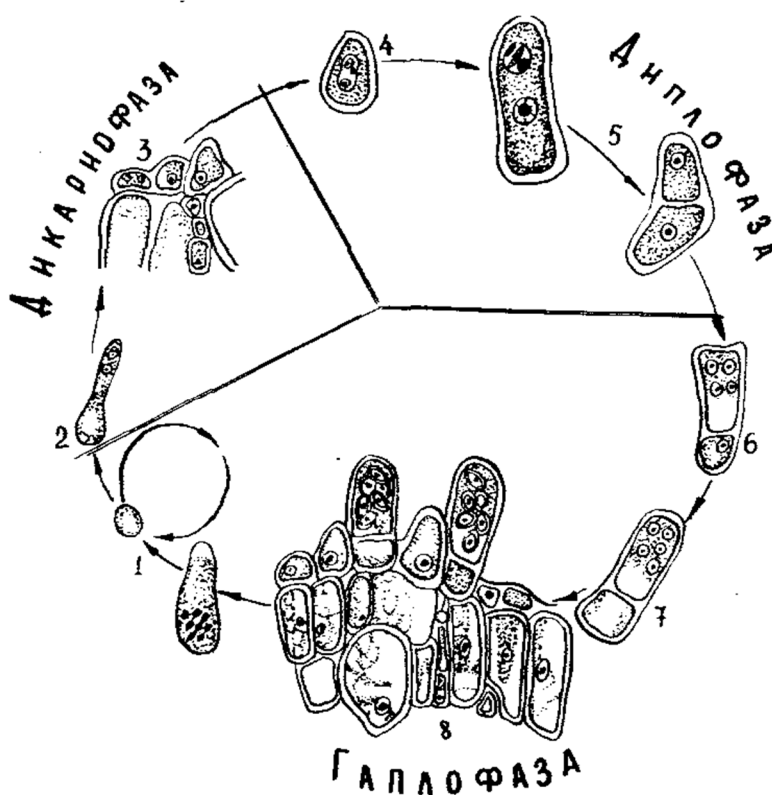


Рисунок 29 – Цикл развития гриба *Taphrina*:

1 – почкование аскоспор; 2 – дикарионитизация; 3 – дикариотический мицелий в растении; 4 – слияние ядер дикариона; 5 – деление диплоидного ядра и образование материнской клетки сумки; 6–7 – развитие сумки; 8 – слой сумок на поверхности пораженного растения [3]

Мицелий гриба диплоидный. Сумки располагаются тесным гимениальным слоем прямо на грибнице. Сумки закладываются на мицелии под кутикулой листьев и плодов (рисунок 30). Сумки булавовидные или цилиндрические, закругленные, размером 25–40 × 8–11 мкм. Сумкоспоры шаровидные, одноклеточные, бесцветные.

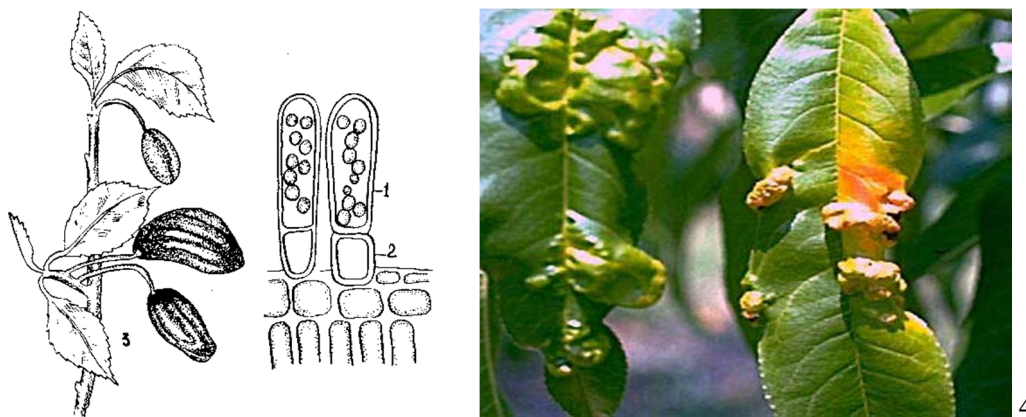


Рисунок 30 – Род *Taphrina* (*T. pruni*):

1 – сумка; 2 – клетка, лишенная протопласта, образующаяся в результате деления аскогенной клетки и сохраняющая связь между сумкой и гифами; 3 – пораженные плоды сливы; 4 – пораженные листья персика (*T. deformans*)

Приготовление микологического препарата

T. deformans образует белый восковидный налет спороношения на нижней стороне листа персика. Это следует учитывать при препарировании пораженных листьев и микроскопировании объекта. Листья сначала замачивают в воде на 1–2 часа, затем делается очень тонкий поперечный срез лезвием. При малом увеличении микроскопа виден слой сумок, находящиеся под эпидермисом листа. При большом увеличении кроме цилиндрических сумок с шаровидными бесцветными, одноклеточными сумкоспорами видна пустая подспоровая клетка-ножка.

Задание 2. Класс *Hemiascomycetes* (Дрожжевые грибы)

План:

1) изучение представителей класса; 2) дрожжевые грибы – строение вегетативного тела, органов размножения; 3) изучение строения и расположения сумок.

Необходимый материал: чистые культуры дрожжевых грибов.

Теоретический материал к заданию.

В этом классе объединены грибы, у которых нет плодовых тел. Таллом грибов состоит из почкующихся клеток септированного мицелия или из

псевдомицелия – колоний отдельных клеток. Имеются и диморфные виды, у которых, в зависимости условий среды, образуется настоящий мицелий или отдельные клетки. Половой процесс представлен *гаметангиогамией*, когда после копуляции гаметангиев сразу начинается *кариогамия*. Диплоидная зигота превращается в сумку или образует вырост – *аскофор*. Тонкостенные сумки разрываются и аскоспоры освобождаются. Сумки, как правило, протуникатные. Бесполое размножение осуществляется почкованием клеток.

Порядок *Endomycetales* (Эндомицеты или Сахаромицеты)

Мицелий нитчатый, с перегородками, распадающийся на клетки и почкующийся. У многих представителей мицелий отсутствует, но имеются почкующиеся клетки. В половом процессе (*гаметангиогамии*) *зигота* образуется при слиянии двух отростков мицелия или свободноживущих клеток. Аски образуются как одиночные клетки. В основном дрожжевые грибы – сапротрофы.

Семейство *Saccharomycetaceae* (сахаромицеты)

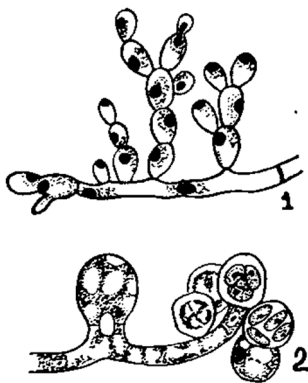


Рисунок 31 – Род *Endomyces* (*E. fibuliger*):

1 – почкование мицелия; 2 – сумки

У многих представителей мицелий отсутствует. Могут образовываться почкующиеся или делящиеся клетки. Аскоспоры образуются по 2–4 в сумке. Они овальные, иногда лимонovidные (рисунок 32).

В семействе также представлены дрожжевые грибы *Saccharomyces cerevisiae* J.M. Lew. (пекарные дрожжи) – возбудители спиртового брожения и продуценты кормового белка.

Мицелий состоит из почкующихся клеток. Сумки формируются при копуляции двух клеток, или сумка развивается из одиночной клетки партеногенетически (рисунок 31). В семействе имеется гриб *Endomyces mali* J.M. Lew., который паразитирует на яблоне и вызывает гниль плодов.

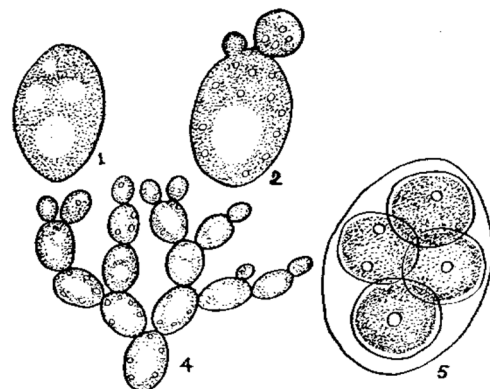


Рисунок 32 – *Saccharomyces cerevisiae*:

1 – отдельная клетка; 2 – начало почкования; 4 – почкование; 5 – сумка со спорами

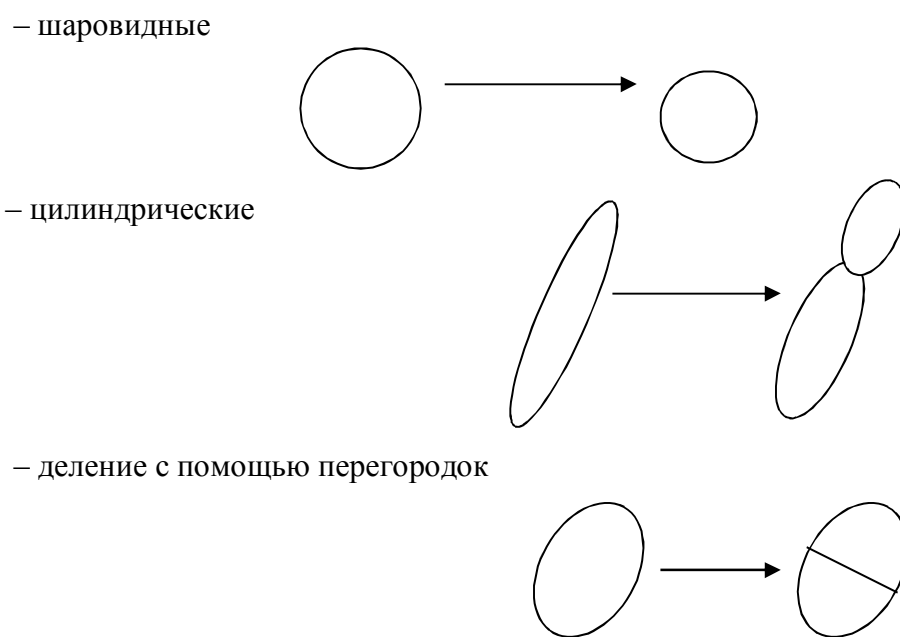


Рисунок 33 – Типы деления дрожжевых клеток

Приготовление микологического препарата

Saccharomyces cerevisiae – препарат из хлебопекарных дрожжей готовится для изучения сумок и пучкующихся клеток этого возбудителя. Приготавливается неплотная водная суспензия дрожжей и рассматривается при малом увеличении микроскопа. Сумки овальные с тонкой оболочкой, содержащие внутри по 2–4 сумкоспоры.

Контрольные вопросы к теме

1. Назовите особенности классификации высших истинных грибов.
2. Назовите биологические особенности высших грибов отдела Аскомицота.
3. Дайте биологические особенности высших грибов класса *Archiascomycetes* (Голосумчатые).
4. Расскажите биологический цикл развития возбудителя курчавости листьев персика.
5. Приведите типы болезней растений, вызываемых голосумчатыми грибами, и биологические особенности патогенов.
6. Охарактеризуйте систематику и биологические особенности грибов класса Дрожжевые грибы.

Задание 3. Класс *Euascomyces* (Плодосумчатые)

План:

1) знакомство с болезнями, вызываемыми грибами группы порядков *Cleistomyces* – Клейстомицеты (Плектومیцеты); 2) изучение особенности строения клейстотециев; 3) определение родов мучнисторосяных грибов.

Необходимый материал.

Мучнистая роса на хлебных и диких злаках, дубе, орешнике, винограде, тыквенных, лещине.

Теоретический материал.

К классу относится большинство из известных сумчатых грибов. Единство их подтверждается данными молекулярно-филогенетических исследований. Тело грибов – развитый септированный мицелий. При половом процессе у них формируются настоящие плодовые тела – аскомы с сумками и сумкоспорами:

– *клеистотеции* – сумки в них расположены беспорядочно, или они располагаются пучком;

– *перитеции* – сумки в в этих плодовых телах чаще располагаются пучком, реже – беспорядочно. Перитеции погружены в строму или образуются на грибнице;

– *апотеции* – сумки внутри или на поверхности плодовых тел. Апотеции образуются на мицелии, стромах или склероциях;

– *псевдотеции* – шаровидные плодовые тела с одной или многочисленными локулами внутри.

В жизненном цикле развития плодосумчатых, кроме полового спороношения, образуется и бесполое – конидиальная стадия.

В зависимости от типа и места формирования плодовых тел, расположения сумок в них, строения сумок, освобождения сумкоспор, класс делится на 17 порядков. Порядки с общими признаками плодовых тел, сумок и т. д. объединяются в 4 группы порядков. У них установлена монофилия, хотя дискомицеты оказались парафилетичны.

Задание 4. Группа порядков *Cleistomyces* (Клейстомицеты или Плектومیцеты)

Характерной особенностью грибов этой группы является образование сумок с сумкоспорами в двух типах клейстотециев: примитивных – *плектотециях* без придатков на поверхности и хорошо развитых плодовых телах – *клеистотециях* с придатками на поверхности. В обоих типах клейстотециев никогда не образуются парафизы между сумками.

Грибы группы порядков *Cleistomyces* имеют прототуникатные сумки, освобождение спор пассивное. Трофические связи – паразиты растений, животных, сапротрофы.

При анализе генов РНК установлено, что группа порядков клейстомицетов ближе к дискомицетам, чем к пиреномицетам, к которым они относились ранее. Поэтому предложено временно вывести их из группы порядков *Pyrenomycetes* и оставить как самостоятельную группу порядков (Сидорова, 2003).

По особенностям строения строения клейстотециев грибы группы делятся на 2 порядка: *Eurotiales* (Эвроциевые) и *Erysiphales* (Эризифовые).

Порядок *Eurotiales* (Эвроциевые)

Порядок Эвроциевые состоит из 30 родов, 150 видов биологически и морфологически примитивных грибов. Они в большинстве – сапротрофы на древесине, бумаге, растительных остатках. Есть и плесневые грибы, вызывающие гнили сочных тканей многих сельскохозяйственных культур. Характерной особенностью грибов порядка является образование в половом процессе мелких, зачаточных клейстотециев на мицелии. Сумки прототуникатные (примитивные), располагаются в плодовых телах беспорядочно. Сумкоспоры освобождаются из сумок пассивно. Такие клейстотеции называются «плектотециями», роль которых в цикле развития незначительна. Это мелкие, замкнутые плодовые тела, расположенные на мицелии, не имеющие выводных отверстий для выхода аскоспор. Основное значение в распространении этих грибов, в частности, родов *Penicillium*, *Aspergillus*, играет конидиальная стадия – *анаморфа*, поэтому их относят к отделу *Deuteromycota*. Представители рода *Aspergillus* (аспергиллус) могут заражать человека и животных, вызывая микозы пораженных органов.

Некоторые грибы рода *Penicillium* (пенициллиум) поражают плоды яблоны и цитрусовых в период хранения, вызывая горькую гниль. Многие виды используются в микробиологической промышленности для производства органических кислот, ферментов и антибиотиков, например, пенициллина, используемого в медицине. Итак, в цикле развития этих грибов основную роль играет бесполое (конидиальное) спороношение. Основное направление эволюции спороношений этих грибов – усовершенствование бесполой стадии при редукции или полной утрате половой стадии (Белякова Г.А., 2006).

Семейство *Eurotiaceae* (эвроциевые)

Клейстотеции у грибов этого семейства образуются без придатков (рисунк 34). Аскоспоры одноклеточные, светлоокрашенные, освобождаются после разрушения тканей плодового тела. Клейстотеции образуются спорадически и утрачивают свое значение. По трофическим связям они сапротрофы и факультативные паразиты растений.

Вызывают плесневение семян, микозы, аспергиллезы у человека и животных, разрушают пластмассы, горючее космических ракет, краски на старинных картинах. Они образуют антибиотики, органические кислоты, ферменты, потому их используют в промышленности и медицине.

Вид *Eurotium repens* V.Tiegh. – эвросий ползучий (анаморфа – *Aspergillus glaucus* Link.). Большая часть видов образует только конидиальное спороношение.

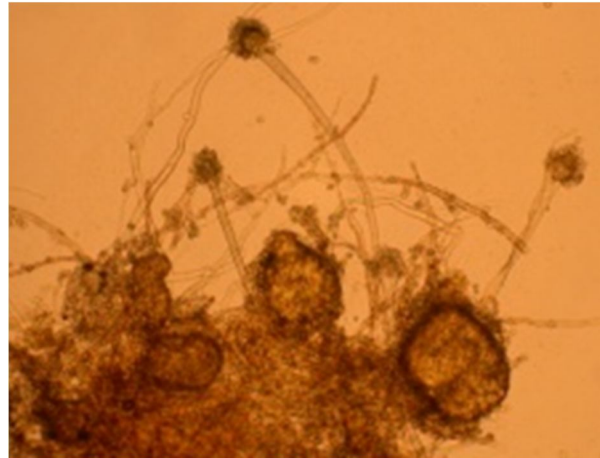
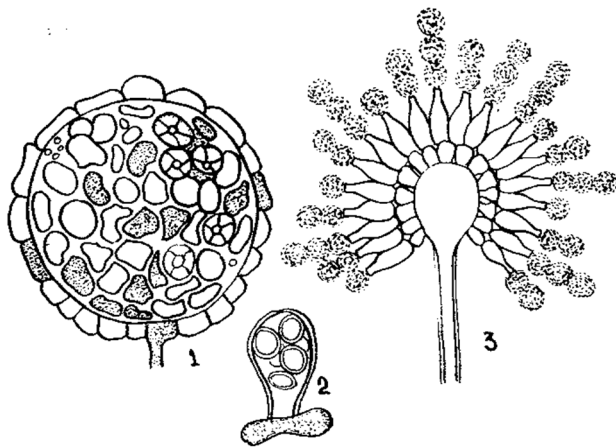
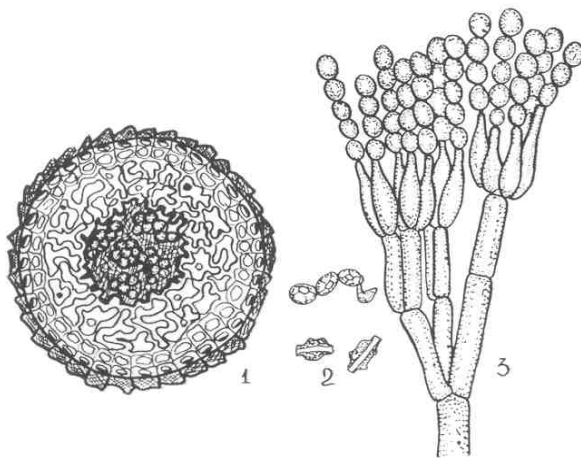


Рисунок 34 – Род *Eurotium*:

1 – клейстотеций; 2 – сумка с аскоспорами; 3 – конидиеносец (род *Aspergillus*) [22.]

Род *Carpenteles* (анаморфа – *Penicillium glaucum* Link.). Многие виды рода *Penicillium* утратили способность образовывать клейстотеции с сумками.



4

Рисунок 35 – Род *Carpenteles*:

1 – клейстотеций; 2 – сумки с аскоспорами; 3 – конидиеносец (род *Penicillium*); 4 – плесневение семян пшеницы [ориг.]

Порядок *Erysiphales* (Эризифовые)

Мицелий грибов хорошо развитый, многоклеточный, многоядерный. У большинства представителей порядка грибница поверхностная, белая, с возрастом сереющая или буреющая. Представители некоторых родов имеют вначале мицелий эндофитный, а затем поверхностный.

Сумки образуются в клейстотециях. Аски унитарные, располагаются пучком, споры освобождаются активно. Клейстотеции располагаются на грибнице. Конидии образуются на растениях во время вегетации и служат для массового размножения и распространения. В конце вегетации клейстотеции с сумками образуются на опавших листьях, стерне. Сумки способны переносить неблагоприятные условия окружающей среды, в том числе и в зимний период. Порядок Эризифовых называется мучнисторосяным из-за белого по цвету налета, напоминающего муку, на верхней и нижней сторонах листьев, Экзогенный мицелий прикрепляется к растительному субстрату апрессориями (присосками), из инфекционных трубок которых вырастают гаустории, проникающие в клетки растения-хозяина и утилизирующие питательные вещества. У различных родов мучнисторосяных грибов на клейстотециях формируются разной формы придатки, а внутри плодовых тел – один или несколько асков.

Конидиальное спороношение развивается на экзогенном мицелии. Конидиеносцы эризифомицетов имеют интересную особенность: они нарастают по высоте и на вершине появляются перегородки. Так образуются одиночные или в виде цепочки одноклеточные бочонкообразные конидии (у родов *Sphaerotheca*, *Podosphaera*).

В других случаях конидиеносцы многоклеточные, с одиночными цилиндрическими конидиями, на верхушке удлинённые (телеоморфы – *Erysiphe*, *Uncinula*, *Microsphaera*).

Семейство *Erysiphaceae* (эризифовые)

Сюда входят возбудители болезней, образующие налет разнообразного цвета (серый, белый, желтоватый и т. д.). Он состоит из мицелия и конидиеносцев с конидиями. Конидии многократно заражают растения. В половом процессе грибы образуют сумки с сумкоспорами в специальных плодовых телах – шарообразных, замкнутых клейстотециях, в полости которых они располагаются пучком. Клейстотеции с сумками – зимующая стадия гриба. Весной или в начале лета созревшие клейстотеции растрескиваются, аскоспоры, освобождаясь из сумок, заражают молодые листья и плоды растений. Сумкоспоры прорастают в мицелий, на котором образуются конидиеносцы с конидиями. Конидии являются источником вторичного и последующих заражений растений (рисунок 36).

В семейство входит 5 родов, вызывающих настоящую мучнистую росу. Типичные признаки: белый мучнистый налёт на нижней и верхней сторонах листьев, на плодах, побегах. Вид налёта – порошащий, мучнистый. На грибнице образуются короткие конидиеносцы с конидиями, которые распространяются воздушными течениями и вызывают массовое заражение растений. В конце вегетации на мицелии образуются клейстотеции – чёрные точки плодовых тел, видимые невооружённым глазом.

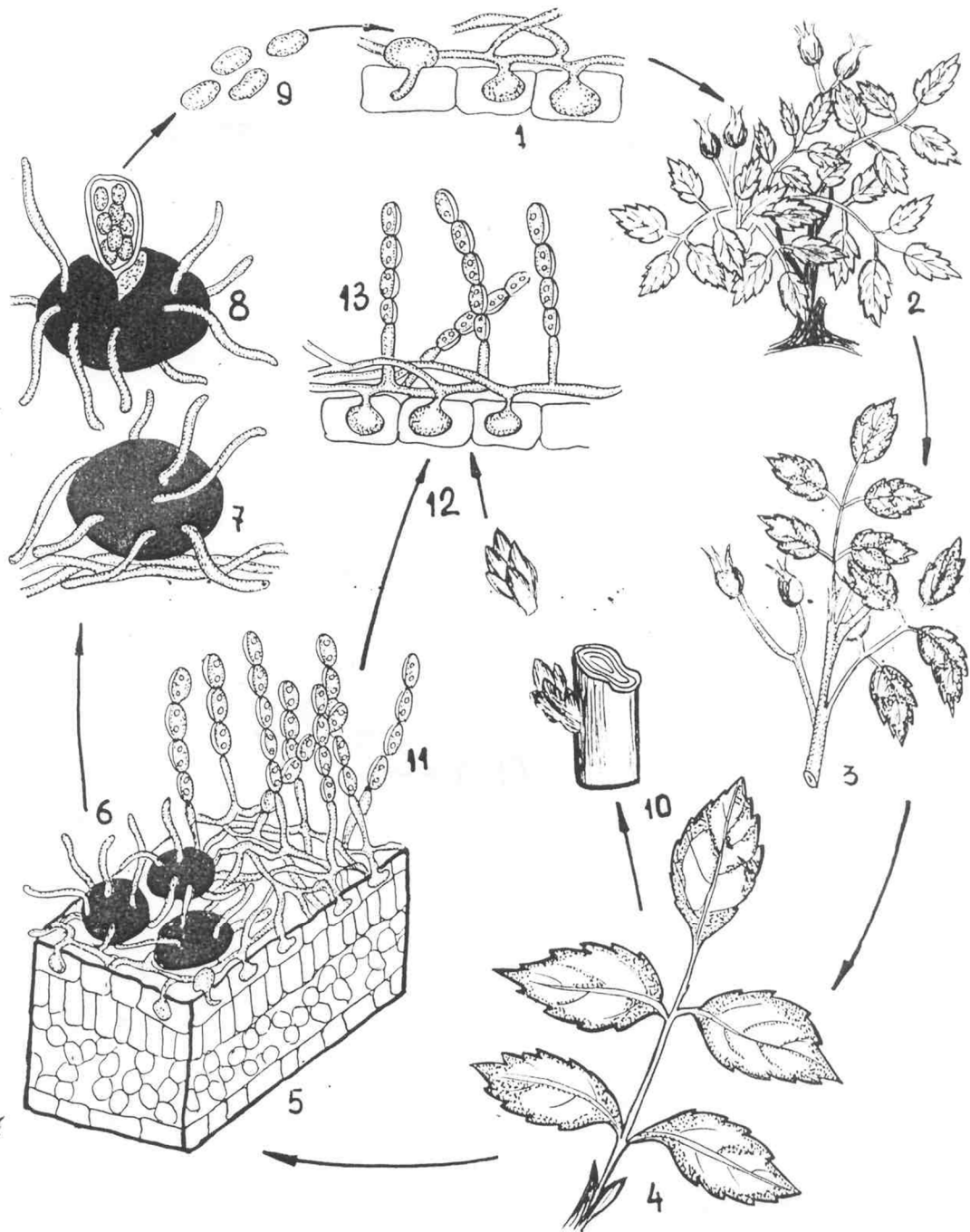


Рисунок 36 – Цикл развития настоящей мучнистой росы на розе, *Sphaerotheca pannosa*:

1–9 – полный цикл развития; 1, 2, 3, 4, 10–13 – сокращенный летний цикл развития [33]

Клейстотеции на своей поверхности имеют специальные выросты – придатки разнообразного строения. По строению придатков и числу асков внутри клейстотециев различают роды мучнисторосных грибов (рисунок 37).

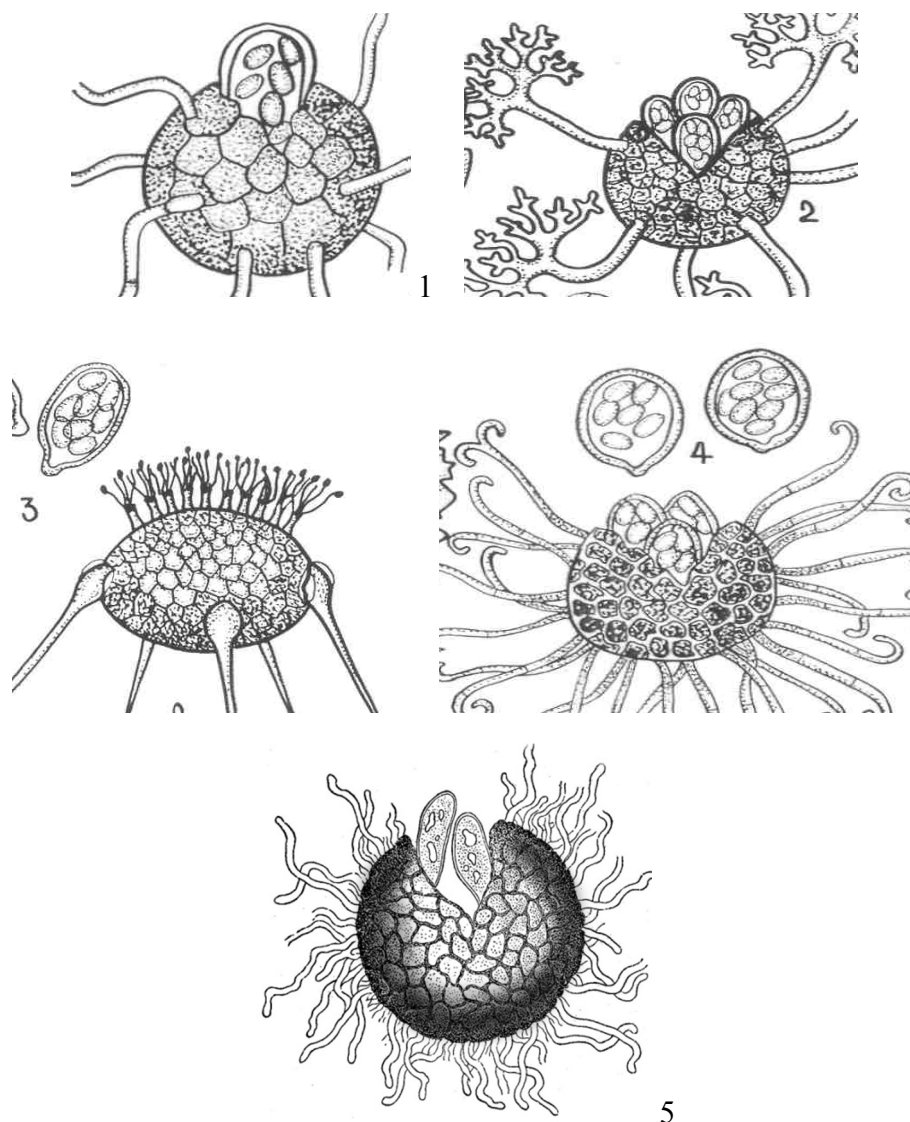


Рисунок 37 – Телеоморфы (клеистотеции) возбудителей мучнистой росы растений:

1 – сферотека (*Sphaerotheca*); 2 – микросфера (*Microsphaera*); 3– филлактиния (*Phyllactinia*), 4 – унцинула (*Uncinula*), 5 – эризифе (*Erysiphe*) [5]

Основные роды семейства

Sphaerotheca (конидиальная стадия *Oidium*) – сферотека. *S. mors-uvae* Berk. et Curl. – возбудитель американской мучнистой росы крыжовника и смородины. На клеистотециях придатки простые не отличающиеся по строению от грибницы. В клеистотециях одна сумка. Сферотека крыжовниковая распространилась из Северной Америки по всем странам. Она поражает ягоды, побеги, листья, проявляясь в виде войлочного светлого, а затем темно-бурого налета (рисунок 38). Ягоды не созревают, куст часто гибнет.

S. cucurbitae Jacz. вызывает мучнистую росу огурца, приводя к быстрому усыханию листьев.

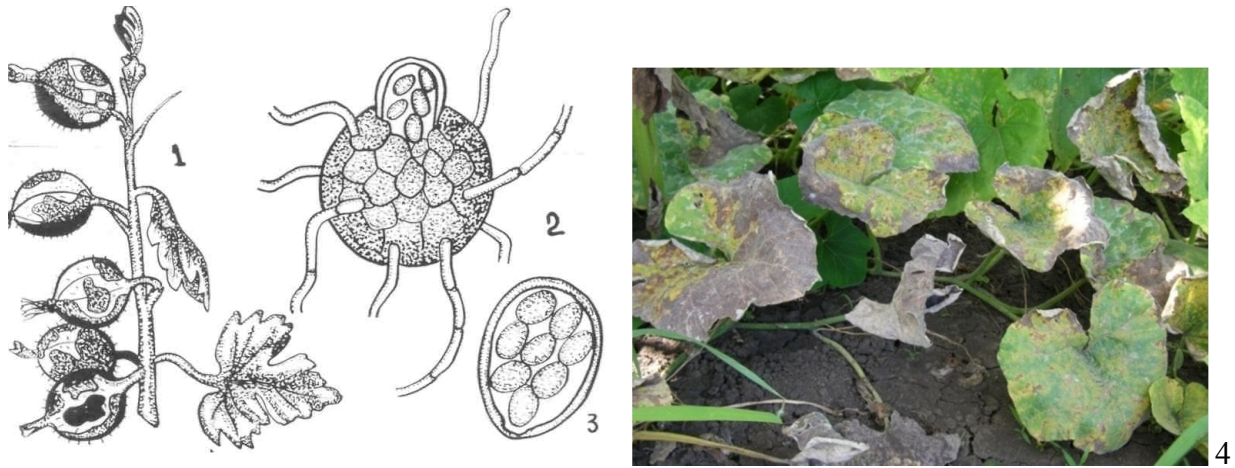


Рисунок 38 – Настоящая мучнистая роса крыжовника, *Sphaerotheca mors-uvae*:

1 – пораженная ветвь; 2 – плодовое тело (клеистотеций); 3 – сумка с сумкоспорами; 4 – *S. cucurbitae*, возбудитель настоящей мучнистой росы огурца [ориг.]

Erysiphe (конидиальная стадия *Pseudoidium*) – эризифе. *E. pisi* DC. – возбудитель мучнистой росы гороха; *E. trifolii* Grev. – мучнистая роса клевера; *E. betae* Wetzl. – мучнистая роса свеклы. Мицелий у грибов рода только экзотический. В полости шаровидного клеистотеция несколько сумок. Придатки простые и не отличаются по строению от грибницы.

Uncinula (конидиальная стадия *Pseudoidium*) – унцинула. *U. necator* Burg. – мучнистая роса винограда (*оидиум*). Придатки клеистотециев у гриба на концах закручены спирально, сумок много (рисунок 39.)

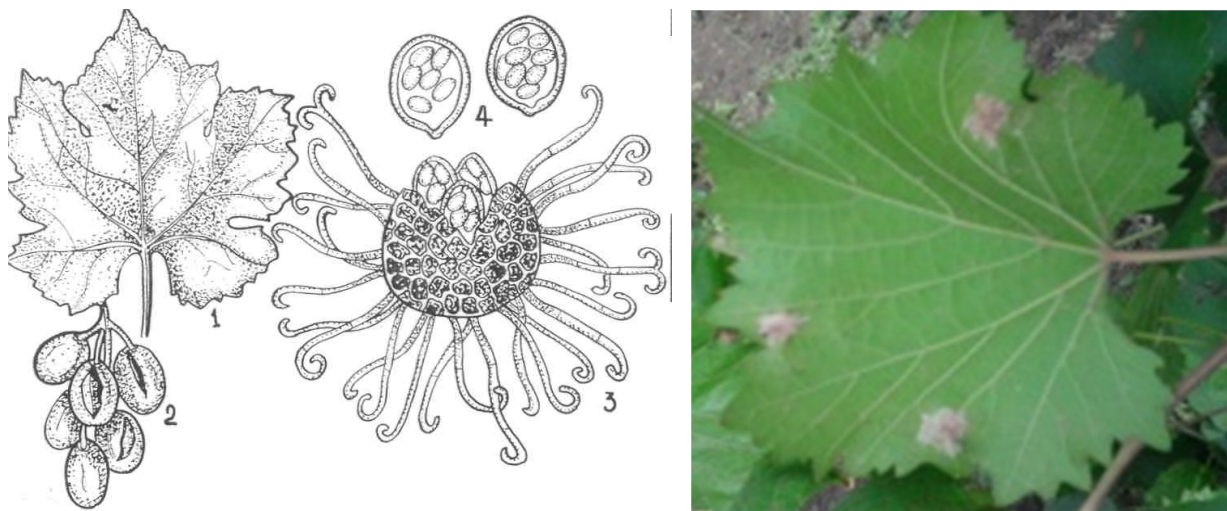


Рисунок 39 – Мучнистая роса винограда, *U. necator*:

1 – пораженный лист; 2 – пораженные ягоды; 3 – плодовое тело; 4 – сумки с сумкоспорами [ориг.]

Podosphaera (конидиальная стадия *Oidium*) – подосфера. *P. leucotricha* Ell. et Ev. – настоящая мучнистая роса яблони (рисунок 40).



Рисунок 40 – мучнистая роса яблони, *Podosphaera leucotricha* [ориг.]

Придатки относительно короткие, прямые или дугообразно изогнутые, дихотомически разветвленные, располагаются на вершине плодового тела. В полости клейстотеция только одна сумка. Есть виды, поражающие боярышник, грушу, абрикос.

Mycrosphaera (конидиальная стадия *Pseudoidium*) – микросфера. *M. alphitoides* Griff. et Maubl. – возбудитель мучнистой росы дуба, бука; *M. syringae* (Schw.) Magn. – возбудитель мучнистой росы сирени. В полости клейстотеция сумок много. Придатки короткие, на концах дихотомически изогнутые, располагаются по экватору плодового тела (рисунок 41).

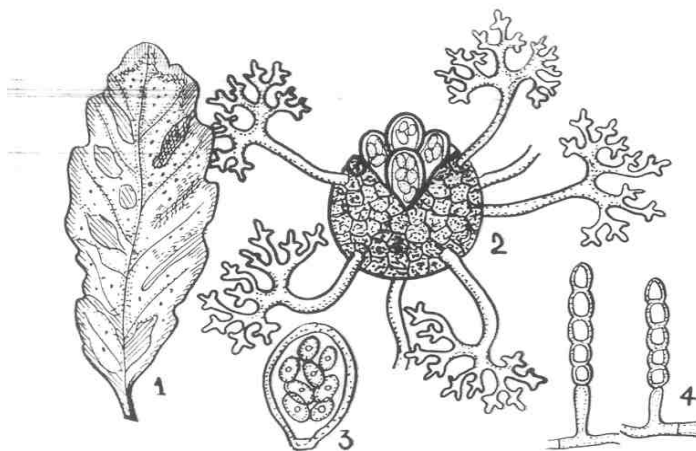


Рисунок 41 – Мучнистая роса дуба, *Mycosphaera syringae*:

1 – пораженный лист; 2 – клейстотеций с придатками и сумками; 3 – сумка; 4 – конидиеносцы и конидии [ориг.]

Семейство *Blumeriaceae* (блюмериевые)

В состав семейства входит опасный возбудитель мучнистой росы злаковых – блюмерия – *Blumeria graminis* (DC.) Speer (конидиальная стадия *Oidium monilioides*). Мицелий паутинистый с гаусториями, затем войлочный. В отличие от других родов семейства гриб образует гаустории в виде двух кистей рук с раздвинутыми «пальцами». Конидиальная стадия – булавовидный конидиеносец с конидиями, чаще расположенными в цепочках, одноклеточные, бесцветные, овальной или бочонковидной формы, 16–30×8–14 мкм. Клейстотений в верхней части чашевидно вдавленный, шаровидный, темный. В нем содержится несколько сумок. Размер сумок 70–110×25–40 мкм. В каждой сумке образуется по 4–8 бесцветных, одноклеточных сумкоспор. Морфологически придатки почти не отличаются от мицелия. Они короткие, нитевидные, простые или слабо разветвленные на концах, коричневые или светлые.

Семейство *Leveillulaceae* (левейллуловые)

У представителей семейства мицелий вначале эндофитный, располагающийся по межклетникам, затем выходящий на поверхность и образующий плотный налет. Среди представителей мучнисторосяных лишь этот гриб в засушливых условиях может проникать в ткани растения и полностью развиваться в них. Гриб образует телеоморфы – клейстотеции, которые формируются в конце вегетационного сезона. Они вначале округлые, затем сдавлены с вершины, почти чашевидные, с простыми укороченными придатками, расположенными на нижней стороне клейстотеция. По цвету клейстотеции темнокоричневые. В сумках развиваются чаще всего две споры. Род *Leveillula* (конидиальная стадия – *Oidiopsis*) вызывает мучнистую росу хлопчатника, некоторых бобовых растений, а также моркови и саксаула. Основные представители семейства – левейллула (*Leveillula taurica* Arnaud.) – возбудитель мучнистой росы тыквенных и *Филлактиния* (*Phyllactinia suffulta* Sacc.) – возбудитель мучнистой росы орешника.

У видов рода *Leveillula* конидиальная стадия на эндофитном мицелии имеет многоклеточные, простые или разветвленные конидиеносцы, выходящие через устья небольшими пучками.

У грибов рода *Phyllactinia* – *Филлактиния* (конидиальная стадия *Ovulariopsis*) грибница в основном экзофитная, заходящая частично внутрь субстрата, в подустьичные полости в виде небольших ветвей. Паразитирует гриб на березе, шелковице, лещине.

P. suffulta Sacc вызывает мучнистую росу фундука. На клейстотециях образуются придатки двух типов: по периметру центра – в виде шипов, округлых у основания, и на вершине плодового тела – в виде коротких, ветвистых гиф (рисунок 42).

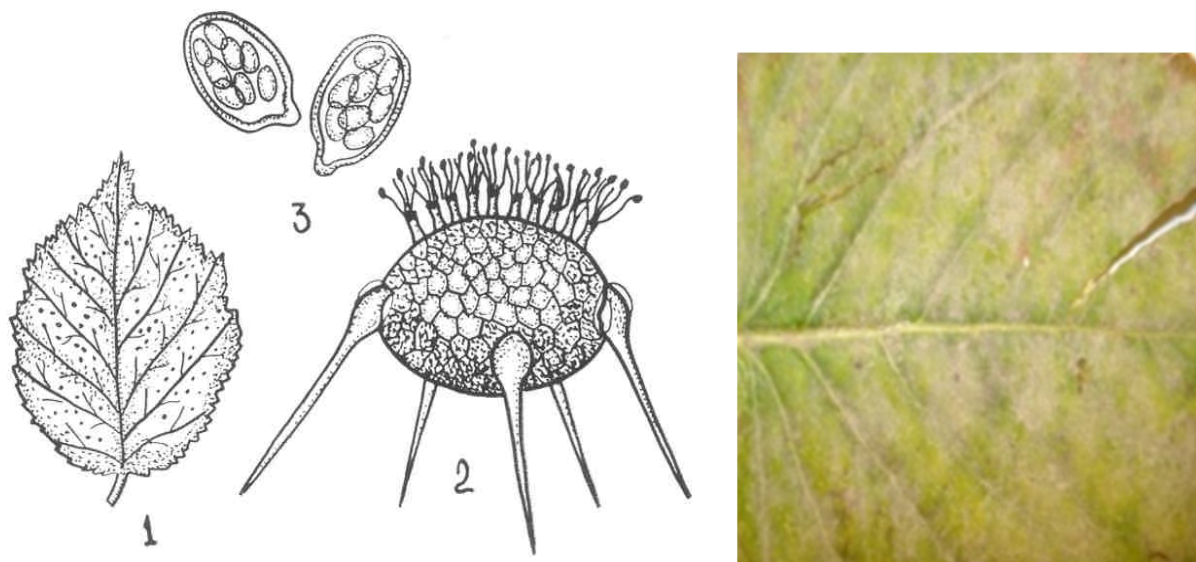


Рисунок 42 – Мучнистая роса фундука, *Phyllactinia suffulta*:

1 – пораженный лист; 2 – клейстотеций; 3 – сумки с сумкоспорами [ориг.]

Шиповидные придатки позволяют клейстотециям приподниматься над мицелием, что хорошо видно при просмотре белого налета с помощью биноклярной лупы.

Приготовление микологического препарата

Приготовление препаратов необходимо для изучения морфологических особенностей грибницы, репродуктивных микроструктур анаморф и телеоморф. Препаровальной иглой снимается мицелий с пораженного органа растения. В клейстотециях рассматривается форма придатков и количество сумок с сумкоспорами. Конидиальное спороношение представлено короткими конидиеносцами с цепочкой шаровидных конидий.

Задание 5. Группа порядков *Pyrenomycetes* (Пиреномицеты)

План:

1) знакомство с типами болезней, вызываемых грибами группы порядков; 2) особенности строения, окраска перитециев и стром; 3) определение родов пиреномицетов.

Необходимый материал.

Гербарный материал растений, пораженных снежной плесенью, спорыньей, чехловидной болезнью злаков, фузариозом колоса, красной пятнистостью листьев сливы.

Теоретический материал к заданию.

В результате анализа последовательности генов 18S и 28S р – РНК в пределах этой группы установлена монофилия. Сумки унитарные с активным распространением спор. Основной тип плодовых тел – перитеции. Это полузамкнутые плодовые тела, округлые или кувшиновидные, с узким отверстием на вершине, с перидием или без него (тогда перитеций обязательно располагается в стромах). На доньшке – слой сумок и парафиз между ними. Бесполое размножение конидиями присутствует в цикле развития пиреномицетов. Часто плодовые тела кувшиновидной формы сначала используются для конидиального спороношения, затем – для полового с образованием сумок с сумкоспорами. У большинства пиреномицетов перитеции или строма темноокрашенные, у некоторых – светлые, иногда ярко окрашенные.

Сумчатая стадия развивается чаще всего в плодовых телах одного типа (в перитециях), в то время как конидиальное спороношение обычно развивается в нескольких типах и генерациях. Поэтому более патогенными оказываются конидиальные стадии. Они у пиреномицетов не только разнообразны, но и довольно обильны.

Деление группы порядков на порядки происходит по особенностям строения, окраски, консистенции плодовых тел, расположению их на растительных субстратах, строению сумок и сумкоспор.

Группа порядков включает порядки: *Hypocreales*, *Phyllachorales*, *Diaporthales*, *Clavicipitales*.

Порядок *Hypocreales* (Гипокрейные)

Перитеции мягкие, мясистые, восковидные с яркой или светлой окраской. У большинства представителей строма ярко окрашена, иногда бурая. Перитеции образуются на мицелии, субстрате, или на стромах, которые имеют одинаковую с плодовым телом окраску. Сумки тонкостенные унитарные, цилиндрические, веретеновидные с апикальной порой на вершине. Споры одноклеточные или многоклеточные, обычно бесцветные. Большую роль в жизненном цикле играет конидиальная стадия, часто более важную, чем сумчатая. У некоторых из них образуется два вида конидий: микро- и макроконидии, как например, у грибов рода *Fusarium*, несовершенной стадии рода *Gibberella*.

Семейство *Nectriaceae* (нектриевые)

В цикле развития этих грибов имеет большое значение конидиальная стадия. Например, гриб *Calonectria graminicola* (Berk. et Br) Wr. с конидиальной стадией *Fusarium nivale* (Fr.) Ces. вызывает заболевание злаков – снежную плесень. Она развивается ранней весной после таяния снега. На ли-

стях озимых появляется рыхлый белорозовый мицелий гриба. Растения загнивают и быстро погибают. У основания стеблей в течение всего вегетационного периода образуется конидиальное спороношение гриба. Темно-красные перитеции закладываются под эпидермисом в нижней части стебля и на влагалищах листьев (выпревание злаков вызывает и *Typhula graminum*). Род *Gibberella fujikuroi* (Saw.) Wr. с конидиальной стадией *Fusarium verticillioides* Sheld. вызывает поражение корней, стеблей и семян колосовых, кукурузы, сорго, сахарного тростника, хлопчатника и других культур.

Вид *G. saubinetii* Sacc. с конидиальной стадией *Fusarium graminearum* Schw. вызывает фузариоз колоса пшеницы, початков кукурузы, но может поражать всходы, корни, стебли и соцветия риса, ячменя, ржи, овса. Заболевание ведет к снижению урожая и ухудшению качества зерна. Пораженное зерно содержит токсины (вомитоксины) гриба. Из такого зерна получается так называемый «пьяный хлеб», употребление в пищу которого может вызвать отравление. На колосе и соломе появляется розовый мицелий. Здесь же формируется конидиальное спороношение. В конце вегетации и после уборки на пораженных органах видны черно-синие перитеции (рисунок 43).

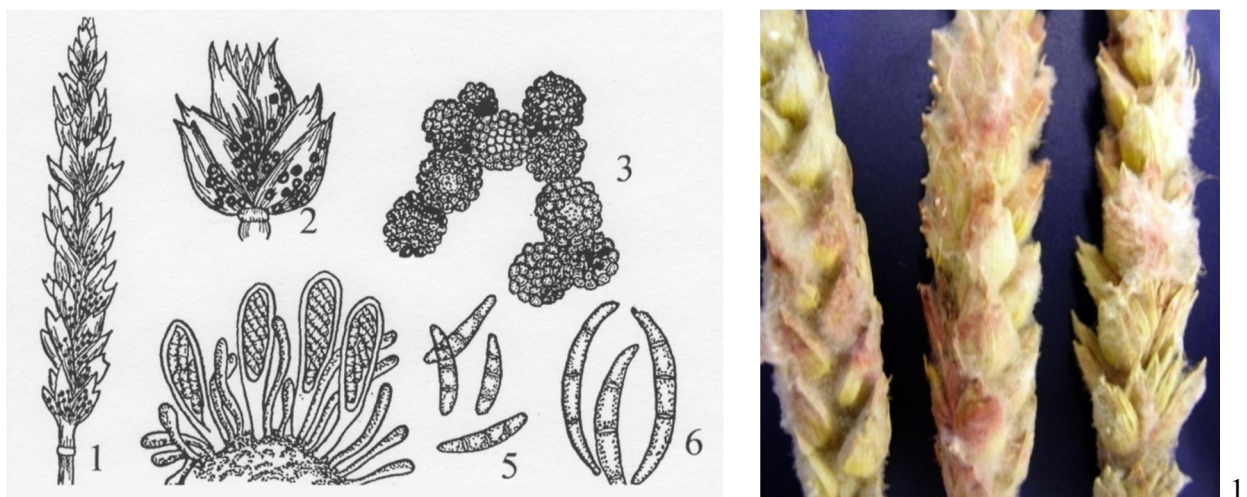


Рисунок 43 – Фузариоз колоса, *Gibberella saubinetii*:

1–2 колос и колоски, пораженные фузариозом [ориг.]; 3 – перитеции; 4 – сумки с сумкоспорами; 5 – сумкоспоры; 6 – споры конидиальной стадии (*Fusarium graminearum*)

Род *Nectria*. Гриб *N. galligena* (конидиальная стадия – *Cylindrocarpon mali* Wr.) – возбудитель обыкновенного или европейского рака яблони, вызывающего некроз коры с образованием ран. На коре ветвей образуются ярко красные подушечки стром гриба. На них формируется сначала конидиальная стадия, а по мере засыхания ветвей на строме закладываются темно-красные перитеции. Гриб вызывает гниль древесины, в которой находится многолетний мицелий.



Рисунок 44 – Обыкновенный или европейский рак яблони (*N. galligena*) [ориг.]

N. cinnabarina Fris. (анаморфа – *Tubercularia vulgaris* Fr.) вызывает усыхание древесных пород.

Приготовление микологического препарата

Готовится микроскопический препарат возбудителя обыкновенного рака плодовых из пораженной коры, на которой сформировались подушковидные темнокрасные стромы гриба. Тонкий срез лезвием делается через восковидную строму. При малом увеличении микроскопа видны перитеции в строме. Плодовые тела шарообразные с устьицем на вершине. Внутри цилиндрические, булавовидные сумки с бесцветными или желтоватыми двуклеточными сумкоспорами.

Порядок *Clavicipitales* (Спорыньёвые)

Грибы порядка образуют бутылковидные, грушевидные перитеции, полностью погруженные в строму. Сумки образуются пучком, не имеют парафиз. Перитеции образуются на листьях в светло- или яркоокрашенных стромах булавовидной формы с ножкой или распростертые по субстрату (растению). Аскоспоры нитевидные, сначала одноклеточные, затем с перегородками, расположены в асках параллельными пучками и выбрасываются поочередно. Большую роль играет и конидиальная стадия. Представители порядка объединены в одно семейство *Clavicipitaceae*.

Семейство *Clavicipitaceae* (спорыньёвые)

Представители семейства поражают цветковые растения, грибы и членистоногих насекомых. По степени паразитизма фитопатогенные виды близки к облигатным паразитам. Перитеции бутылковидные расположены в головчатой части стромы. Устьица перитециев выступают на поверхность головки стромы. Ножка головчатой стромы бледнофиолетовая, а головка – краснофиолетовая. Сумки нитевидные на короткой ножке, сумкоспоры бесцветные, одноклеточные, нитевидные.

Род *Claviceps*. Вид этого рода *C. purpurea* (Fr.) Tul. вызывает спорынью хлебных и дикорастущих злаков. Заражение аскоспорами происходит в период цветения злаков. Мицелий пронизывает нижнюю часть завязи, обильно разрастается и образует большое количество мелких конидий, погруженных в липкую сладкую жидкость, называемую «медвяная роса». Конидиальная стадия (*Sphacelia segetum* Lev.) продолжает заражать цветки злаковых. После цветения в пораженной завязи вместо зерна образуются крупные рожки (склероции) фиолетового, затем черного цвета. Весной на них вырастает до 30 мясистых пурпуровых стром на длинной (до 5 см) ножке с головкой диаметром 3–4 мм. В красноватых стромах образуются бутылковидные перитеции. Аски вытянутые, с нитевидными аскоспорами. Кроме пшеницы патоген поражает ячмень, райграсс, пырей, тимофеевку, костер и другие злаки. В конце вегетации и при уборке рожки осыпаются на почву или сохраняются в зерне. В рожках есть токсин – опасный для человека и животных.

Приготовление микологического препарата

Используется зафиксированный проросший склероций спорыньи. Головку стромы закладывают в губчатую паренхиму сердцевины стебля подсолнечника или бузины. Лезвием бритвы делают тонкий срез параллельно ножке стромы. Несколько таких срезов помещают в каплю воды на предметном стекле и рассматривают при малом увеличении микроскопа. Видны продолговато-яйцевидные перитеции. Сумки булавовидные, споры в них нитевидные, бесцветные (Шкаликов В. А., 2002).

Род *Epichloë*. Вид этого рода – *E. typhina* (Pers.) Wint. (конидиальная стадия *Sphacelia typhina*) вызывает «чехловидную болезнь» злаков. Образуется строма в виде чехлика на стебле злаковых. Сначала строма светлая, затем – желто-оранжевая. На чехле образуются конидии, а перитеции формируются в июле – августе. Поражаются растения: ежа сборная, овсяница, полевица, тимофеевка. При массовом развитии «чехловидной болезни» на злаковых травах и скармливании таким сеном травоядных возможно отравление скота.

Приготовление микологического препарата

Возбудитель «чехловидной болезни» злаков образует сумки с сумкоспорами, при созревании которых строма имеет желтую или красновато-бурую окраску. Выступающие устья перитециев делают поверхность стромы мелкобородавчатой. Это следует учитывать при приготовлении микологического препарата. Срез делается через желтую или красновато-бурую строму, в которой при малом увеличении микроскопа видны яйцевидные перитеции. При большом увеличении в разрезанных перитециях видны цилиндрические сумки. Сумкоспоры – нитевидные, бесцветные, с перегородками.

Порядок *Phyllachorales* (Филлахоровые)

Характерной особенностью грибов этого порядка является образование перитециев или углистых стром жесткой консистенции и всегда темноокрашенных. Грибы порядка отличаются друг от друга по форме перитециев, строению устьиц на них, сумок и сумкоспор. У грибов обычно кувшиновидные перитеции темного цвета, которые образуются на мицелии или в стромах. По типу питания они относятся к сапротрофам, но среди них есть и грибы, вызывающие заболевания растений.

Порядок состоит из одного семейства – *Phyllachoraceae*.

Семейство *Phyllachoraceae* (филлахоровые)

Фитопатогенные паразиты данного семейства поражают листья и стебли растений, на которых образуются темноокрашенные или черные перитеции и стромы на мелких пятнах.

Сумки в перитециях булавовидные, аскоспоры одно- и многоклеточные. В цикле развития этих грибов отсутствует конидиальное спороношение.

Род *Phyllachora* вызывает черную пятнистость злаковых. На листьях мелкие, слегка блестящие черные пятна.

P. hordei Fckl. – филлахорозная пятнистость листьев ячменя. Стромы на пятнах удлиненные, черные, выпуклые, блестящие. Перитеции грушевидные или яйцевидные содержат цилиндрические сумки на коротких ножках с парафизами. Споры бесцветные, одноклеточные, эллипсоидные.

Род *Polystigma*. Перитеции погружены в строму. Сумки булавовидные, без парафиз. Вид этого рода *P. rubrum* (Pers.) Wint. (анаморфа – *Polystigmia rubra* Sacc.) – возбудитель полистигмоза или красной пятнистости. На листьях сливы, вишни, черешни, образуются ярко-красные мясистые пятна на обеих сторонах листа. Конидиального спороношения нет. Есть изогнутые *спермации* в пикнидах, которые летом обеспечивают половой процесс. Осенью и весной на опавших листьях созревают перитеции. Созревшие в них сумки с сумкоспорами весной заражают молодые ткани растений. Аскоспоры эллипсоидные. На листьях они прорастают в грибницу и заражают молодую ткань.

Приготовление микологического препарата

Перитеции развиваются в стромах, погружённых в ткань, поэтому листья необходимо замачивать в горячей воде. Тонкий срез через красную строму помещается в каплю воды на предметном стекле так, чтобы срез лежал боком. При малом увеличении микроскопа на срезе пятна видны перитеции. В них удлиненно–булавовидные на длинной ножке, бесцветные, эллипсоидные, одноклеточные сумкоспоры размером $11-13 \times 4,5$ мкм. Перитеции – яйцевидные.

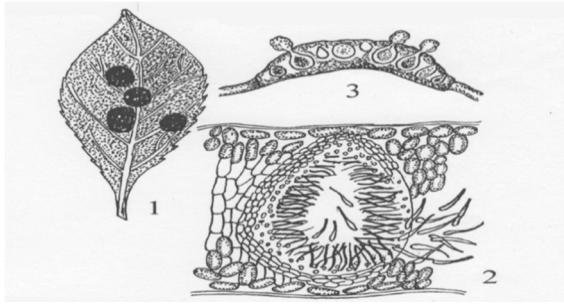
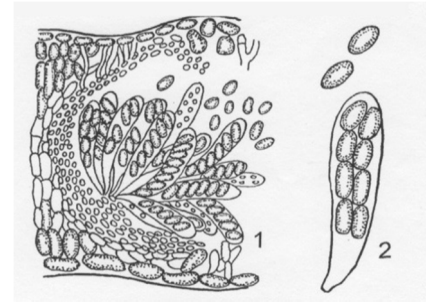


Рисунок 45 – Спермогональная стадия – *Polystigma rubra* – возбудитель красной пятнистости сливы:

1 – пораженный лист; 2 – пикнида со сперматозоидами: [ориг.]; 3 – слой пикнид под эпидермисом



Polystigma rubrum – возбудитель красной пятнистости листьев сливы:

1 – перитеций; 2 – сумка с аскоспорами

Порядок *Diaporthales* (Диапортовые)

Перитеции кувшиновидные темного цвета, образуются на мицелии. Сумки цилиндрические или булавовидные. Наиболее вредоносными являются грибы родов *Gnomonia* (*G. fragariae* Kleb., *G. leptostylla* Kleb.), вызывающие коричневую пятнистость земляники и антракноз грецкого ореха соответственно. Относятся грибы к семейству *Diaporthaceae*. Перитеции погружены в ткань субстрата или строму. Конидиальная стадия развивается в период вегетации, вызывая антракноз на листьях или плодах.

Задание 6. Группа порядков *Discomycetes* (Дискомицеты)

План:

1) общая характеристика дискомицетов; 2) типы поражения растений грибами группы порядков; 3) определение родов основных возбудителей болезней; 4) микроскопирование возбудителей болезней; 5) зарисовка морфологических особенностей возбудителей болезней.

Необходимый материал.

Черная пятнистость листьев клена; белая гниль подсолнечника и моркови; бурая пятнистость люцерны; антракноз смородины; пецица.

Теоретический материал к заданию.

По филогенетическим особенностям, строению таллома и спороношений дискомицеты сходны с пиреномицетами, но отличаются от них характером развития плодовых тел.

Характерной особенностью грибов группы порядков Дискомицеты является образование сумок с сумкоспорами на поверхности *аском* – плодовых

тел типа *апотециев*. Обычно они блюдцевидной, чашевидной, бокальчатой, дисковидной формы. Апотеции бывают сидячими на субстрате или располагаются на ножке. Реже апотеции возникают на строме. У грибов порядка сумки *унитуникатные*. В апотециях они вместе со стерильными клетками – *парафизами* – образуют гимениальный слой. Многие виды апотециев закладываются сначала закрытыми и лишь при созревании постепенно открываются, обнажая гимениальный слой сумок. Обычно апотеции мягкие, сочные, плотные или деревянистые, кожистые. По окраске они бывают светлые, яркие, темные или тусклоокрашенные. В целом апотеции рассматриваются как дальнейший этап развития перитециев. Сумки удлиненной формы, при этом они раскрываются простым отверстием или кольцевым разрывом. Поэтому верхняя часть оболочки сумки открывается в виде колпачка.

В основу деления группы порядков дискомицетов на порядки положены следующие признаки:

- расположение апотециев на субстрате, на склероциях или свободно на грибнице;
- характер раскрытия апотециев;
- консистенция ткани плодового тела;
- наличие или отсутствие перидия.

В цикле развития грибов кроме сумчатой стадии имеется конидиальная. Грибы часто образуют склероции. По способу питания представители группы порядков относятся к сапротрофам и паразитам. Практический интерес представляют три порядка: Фацидиевые (*Euphacidiales*), Гелоциевые (*Helotiales*) и Пецициевые (*Pezizales*).

Порядок *Euphacidiales* (Фацидиевые)

Плодовое тело – апотеций. Но у грибов этого порядка апотеций имеет особенность: совершенно замкнутое вместилище плоской формы, очень напоминающее пиреномицетный тип строения (*перитеций*), остается замкнутым до полного созревания. Апотеции образуются на субстрате или в стромах. Раскрывается апотеций щелью или несколькими лопастями. Сумки располагаются слоем – перидием. Они имеют цилиндрическую или булаво-видную форму, без крышечки. Споры бесцветные, одноклеточные или с немногочисленными перегородками. Фитопатогенные грибы порядка вызывают пятнистости на пораженных органах растений

Семейство *Euphacidiaceae* (фацидиевые)

Апотеции образуются на строме или погружены в ткань растения. Раскрываются они щелью, через которую выбрасываются сумкоспоры. В семейство входят паразиты на листьях и ветвях древесных и кустарниковых пород.

Конидиальная стадия часто представлена короткими конидиеносцами с конидиями, выросшими в специальных ложах. В состав семейства входят такие роды, как *Coccomyces*, *Rhytisma*, *Phacidium* и другие.

Род *Coccomyces*: апотеции одиночные, мелкие, черные, погруженные в ткань. *C. hiemalis* Higg. – сумчатая стадия коккомикоза косточковых (конидиальная стадия – *Cylindrosporium hiemale* Higg.) представлена микро- и макроконидиями, которые вызывают коккомикоз вишни и черешни.

Род *Rhytisma*. Вид этого гриба *R. acerinum* Fr. – возбудитель черной пятнистости листьев клёна (конидиальная стадия *Melasmia acerina* Lev.) На листьях образуются черные блестящие пятна – склероциальные стромы гриба. Апотеции формируются на пятнах опавших листьев. Весной они созревают, перидий раскрывается щелью и нитевидные аскоспоры разлетаются, заражая молодую ткань листьев клена.

Приготовление микологического препарата

Возбудитель черной пятнистости листьев клена образует сумчатую стадию в черных стромах. Созревают сумки со спорами на старых, перезимовавших листьях. Поэтому для приготовления препарата такие листья необходимо на несколько минут замочить в горячей воде. Лезвием делается поперечный срез через черную строму. При малом увеличении микроскопа видны апотеции с сумками и парафизами внутри. При большом увеличении рассматриваются булавовидные сумки и нитевидные сумкоспоры без перегородок с заостренными концами.

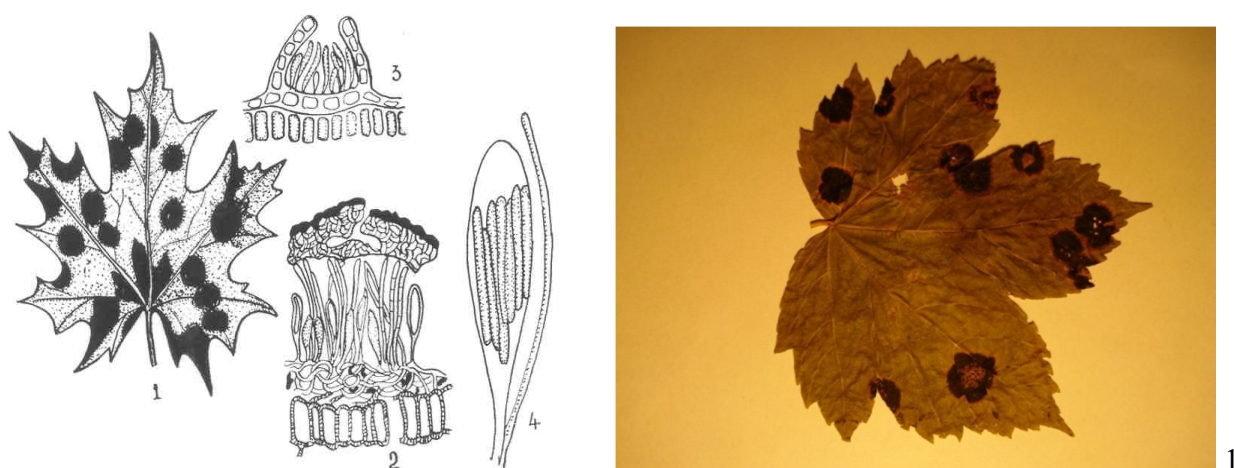


Рисунок 46 – Черная пятнистость листьев клена *R. acerinum*:

1 – внешний вид пораженного листа [ориг.]; 2–3 – разрез через апотеции: незрелый (2) и зрелый (3); 4 – сумка со спорами; конидиальная стадия – *Melasmia acerina* [13]

Порядок *Helotiales* (Гелоциевые)

Апотеции грибов порядка по размеру бывают очень мелкие (доли миллиметра) и очень крупные (несколько сантиметров в диаметре.)

Апотеции диско-, чашечко- и воронковидные, чаще на ножке. Окраска их различная, но в основном тусклая. Консистенция апотециев мясистая, воскообразная, иногда углистая. Апотеции всегда образуются на субстрате, формируют ножку или без нее (сидячие апотеции). Обычно они формируются при прорастании склероциев, склероциальных стром после периода покоя. Аски образуются открыто на вогнутой поверхности апотеция. Аскоспоры – округлые, удлинённые или игловидные. Конидиальная стадия образуется в виде конидиеносцев с конидиями на грибнице, в мицелиальных ложах и пикнидах. Большинство видов участвуют в разложении растительных остатков, но много видов вызывают гнили растений. К этому порядку относятся и хищные грибы.

Семейство *Sclerotiniaceae* (склеротиниевые)

У склеротиниевых грибов мелкие, бурые апотеции образуются на длинной тонкой ножке. В семейство входят 2 рода: *Sclerotinia* и *Monilinia*.

Род *Sclerotinia* имеет простые, обособленные, черные склероции. На них вырастают одиночно или группами сероватые, коричневые на ножках апотеции. У грибов этого рода цилиндрические аски со спорами отделяются друг от друга парафизами. *S. sclerotiorum* (Lib.) dBy (sin *Whetzelinia sclerotiorum*) – возбудитель белой гнили подсолнечника и моркови. Склероции сохраняются в зимний период. Весной из них образуются воронковидные апотеции диаметром 5–9 мм. Гимениальный слой плодового тела состоит из цилиндрических сумок, размером 130–135 × 8–10 мкм. Сумкоспоры эллиптические, размером 9–13 × 4–6 мкм. Затем аскоспоры попадают на растения и прорастают, поражая ткань на основании стебля, реже на корнях. В месте заражения образуются мокнущие пятна и мощный белый налёт. Мицелий формирует склероции, а при хранении сочных плодов (морковь) грибница разрушает ткань, вызывая гниль. Зимует мицелием, склероциями на живых, отмерших растениях или в почве (рисунок 47).

Приготовление микологического препарата

Перед лабораторным занятием необходимо прорастить замороженные склероции возбудителя белой гнили подсолнечника. На них вырастают одиночно или группами на длинной ножке сероватые или коричневые апотеции. Для изучения сумок часть апотеция помещается в каплю воды на предметном стекле, закрывается покровным стеклом и препаративной иглой надавливается на покровное. Мягкая масса кусочка апотеция раздавливается и появляются цилиндрические сумки на длинной ножке с эллипсоидными одноклеточными сумкоспорами.

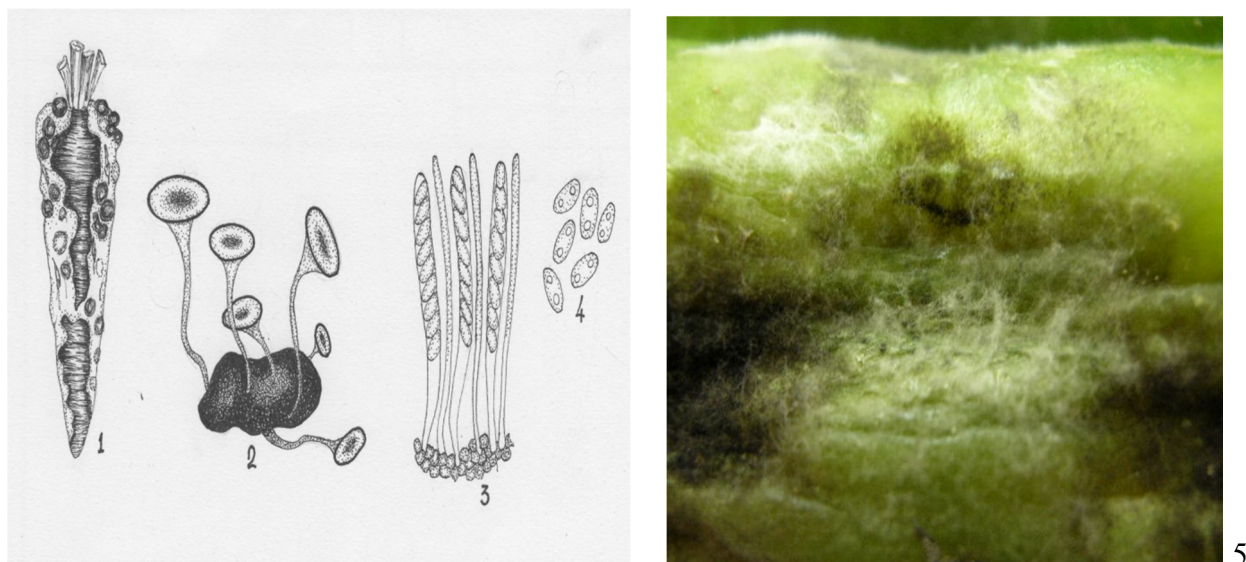


Рисунок 47 – Белая гниль моркови, *Whetzelinia sclerotiorum*:

1 – симптомы болезни на корнеплодах; 2 – склероций с апотециями; 3 – аски с парафизами [13]; 4 – аскоспоры; 5 – Белая гниль огурца (*W. sclerotiorum*) [ориг.]

Род *Monilinia* включает один из наиболее распространенных паразитических видов – *Monilinia fructigena* (Schroet.) Honey. Для этого гриба характерно образование полых склероциев в плодах растений из семейства розоцветные. В цикле развития гриба превалирует конидиальная стадия *Monilia fructigena* (Tak.) Whet., которая вызывает плодовую гниль яблок и груш. На коротких конидиеносцах образуется цепочка конидий. Через повреждения тканей мицелий гриба проникает в плоды. Появляются белые с желтым оттенком подушечки конидиального спороношения. На мокнущих пятнах желтоватые подушечки конидиеносцев с конидиями располагаются концентрическими кольцами. Конидии распространяются ветром, жуком – казаркой. Шаровидные склероции черного цвета образуются под эпидермисом, поэтому плоды имеют такую окраску. Склероции зимуют, а весной на них образуются конидии. Апотеции образуются редко.

Семейство *Dermateaceae* (дерматеацевые)

К семейству относятся грибы, у которых апотеции мясистые, сидячие на субстрате, мелкие. Среди представителей дерматеацевых грибов имеются сапротрофные и паразитические виды.

Основной род семейства – *Pseudopeziza*. Вызывает пятнистости листьев различных цветковых растений. *P. medicaginis* Sacc. – возбудитель бурой пятнистости листьев люцерны. Апотеции образуются в центре пятен листьев, иногда на стеблях, на черешках и створках бобов. Конидиальная стадия – *Phoma medicaginis* Sacc. Зимуют апотеции и пикниды.

P. ribis Sacc – *псевдопецица* – сумчатая стадия антракноза смородины (конидиальная стадия *Gloeosporium ribis* Mont. et Desm.). На листьях мелкие темно-бурые, угловатой формы пятна 0,8–1,2 мм в диаметре. На пятнах черные, как бы лакированные бугорки со спороношением возбудителя болезни. Покровная ткань растений разрывается и на черешках листьев, плодоножках, зеленых побегах появляются черные, слегка вдавленные пятна в виде язвочек. В них образуется конидиальное спороношение с бесцветными, одноклеточными, продолговатыми, серповидными конидиями на мицелиальном ложе. Спорношение образуется и на верхней стороне листьев. Конидии распространяются с каплями дождя и насекомыми. Весной на перезимовавших листьях образуются мелкие желтовато – коричневые апотеции на коротких ножках.

Приготовление микологического препарата

Гербарный материал помещается во влажную камеру на 24 часа. На пораженном листе смородины делается срез через подушечку конидиального спороношения. При малом и большом увеличении микроскопа видно строение конидиального ложа и конидий. Конидиеносцы короткие палочковидные или конические. Конидии бесцветные одноклеточные или серповидные, с тупыми концами размером 15–30×5–8 мкм. Для изучения апотециев используются собранные весной прошлогодние, опавшие листья смородины. В поле зрения микроскопа видны булавовидные сумки размером 90–110×18–20 мкм и нитевидные парафизы. Сумкоспоры одноклеточные, эллипсоидные, бесцветные размером 12–17×7–8 мкм.

Порядок *Pezizales* (Пецицевые)

Апотеции крупные, до 10 см в диаметре, мягкие, мясистые, ярко- или темно-окрашенные, чашевидные или кубковидные. Они вырастают на длинной ножке или почти сидячие (рисунок 48). У большинства известна только сумчатая стадия, но у некоторых есть и конидиальная. В апотециях всегда присутствуют парафизы. Сумки – цилиндрические или булавовидные с крышечкой на вершине. Споры одноклеточные или с перегородками, бесцветные или окрашенные. Представители порядка по типу питания относятся к сапротрофам, но некоторые паразитируют на растениях.

Семейство *Pezizaceae* (пецицевые)

Представители семейства имеют дисковидные или чашевидные апотеции. Сумки у большинства *оперкулятные*, то есть открываются с помощью «крышечки». Основной род – *Peziza*, (*пецица*) имеет 100 видов. Весной и ле-

том в лесах на влажной почве, особенно на старых кострищах, часто образуются крупные фиолетово-коричневые апотеции пецицы фиолетовой – *Peziza violaceae*.

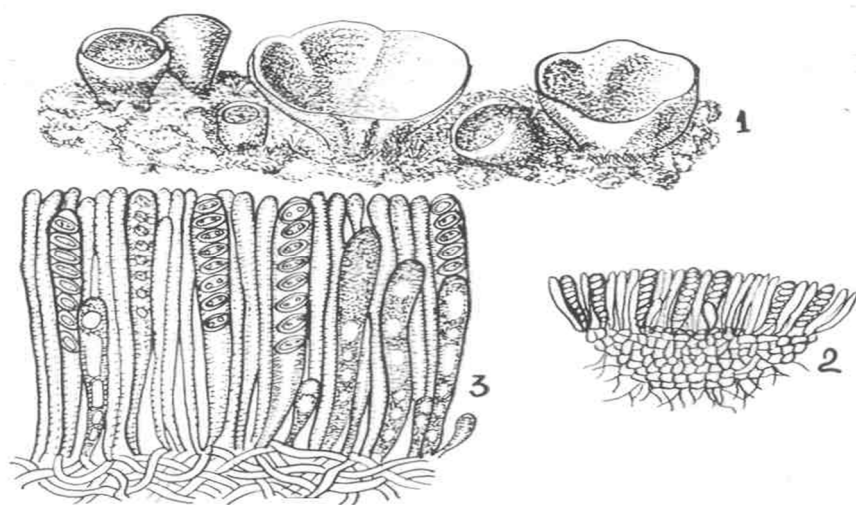


Рисунок 48 – Род *Peziza*:

1 – апотеций; 2 – апотеций в разрезе; 3 – часть гимения [22]

Аскоспоры активно выбрасываются из сумок благодаря большому тургорному давлению внутри, при этом у сумок вершина отделяется по бороздке крышечкой (*operculum*).

Приготовление микологического препарата

Пецица фиолетовая является удобным объектом для изучения апотециев, сумок и сумкоспор аскомицетов. Для этого в каплю воды на предметном стекле помещают кусочек апотеция, слегка мацерируют его, закрывают покровным стеклом, раздавливают. В поле зрения обнаруживаются цилиндрические или булавовидные с крышечкой на вершине сумки. Между сумками образуются парафизы. Споры бесцветные, гладкие, одноклеточные или с одной перегородкой.

Задание 7. Группа порядков *Loculoascomycetes* (Локулоаскомицеты)

План:

1) общая характеристика асколокулярных; 2) типы поражения растений грибами группы порядков; 3) определение родов основных возбудителей болезней. Микроскопирование возбудителей болезней; 4) зарисовка морфологических особенностей возбудителей болезней.

Необходимый материал.

Парша яблони и груши, аскохитоз тыквенных, плеоспора лука.

Теоретический материал к заданию

У грибов этой группы порядков настоящие плодовые тела отсутствуют, аски образуются в особых полостях (локулах) мицелиальных аскостром, называемых *псевдотециями*. Возникают локулы за счёт разрушения и вытеснения её псевдопаренхимы аскогенными гифами и образовавшимися на них сумками. Поэтому в псевдотециях сумки располагаются в отдельных локулах, которые изолированы от других остатками ткани стромы. Аски *битуникатные*. Сумкоспоры активно выбрасываются из сумок. Внешняя, не эластичная оболочка сумки лопаается на вершине, что позволяет внутренней, эластичной выдвигаться через отверстие и выбрасывать аскоспоры. Среди грибов имеются трофические группы: паразиты, сапротрофы и симбиотрофы (микоризообразующие грибы).

В зависимости от строения псевдотеция, числа и расположения локул, асков в локуле группа порядков делится на порядки *Myriangiales*, *Dothideales*, *Pleosporales*.

Порядок *Myriangiales* (Мириангиевые)

Псевдотеции крупные, локулы беспорядочно расположены в строме. В локуле один аск. Псевдотеции погружены в субстрат и при созревании обнажаются. Имеются поверхностные псевдотеции. Среди грибов много сапротрофов. У паразитирующих грибов большое значение в распространении и вредности играет конидиальное спороношение: конидиеносцы с конидиями формируются внутри ложа. Ложа образуется на пятнах листьев, в язвах на стеблях, ягодах, плодах.

Семейство *Elsinoaceae* (эльсиновые)

Грибы семейства являются возбудителями антракноза различных сельскохозяйственных культур.

Pod *Elsinoë*. *Elsinoë veneta* (Speg.) Jenk – сумчатая стадия экономически вредоносного возбудителя антракноза малины с конидиальной стадией – *Sphaceloma venetum* (Speg.) Jenk. (*sin* ***Gloeosporium venetum*** Speg.). Вызывает образование на листьях, стеблях беловато-серых с пурпурной каймой пятен, центр которых часто выпадает. Летом на них формируются конидиеносцы с конидиями внутри мицелиальных лож (анаморфа). На ложах вырастают короткие конидиеносцы с бесцветными эллипсоидными конидиями без перегородок, размером 5–8×2–3 мкм. Анаморфа гриба является наиболее вредоносной для малины. В конце вегетации внутри мицелиальных стром начинают формироваться псевдотеции с локулами.

В состав рода входит вид *E. ampelina* Shear. – возбудитель антракноза винограда с агрессивной конидиальной стадией *Gloeosporium ampelophagum* San. На листьях патоген образует светло-коричневые пятна с темно-фиолетовой каймой. Ткань пятна разрушается и выпадает. На ягодах пятна вдавленные тёмно-фиолетовые, позже серые с темно-фиолетовым углублени-

ем. На лозе пятна такого же цвета, но вытянутые, напоминающие язвы. На эпидермисе праженой ткани растения гриб образует мелкие сероватые ложа конидиеносцев с конидиями. Споры бесцветные, эллиптические, одноклеточные размером 3–6 × 2–4 мкм. Сумкоспоры палевые, с тремя поперечными перегородками, размером 11–16×4–6 мкм. Однако, сумкоспоры не всегда освобождаются весной из локул, поэтому их роль в распространении антракноза невелика. Гриб обычно зимует мицелием в пораженных тканях лозы.

Приготовление микологического препарата

Сумкоспоры образуются в псевдотециях, погруженных в углистую строму на перезимовавшей лозе, поэтому скальпелем или лезвием бритвы подрезается тонкий слой стромы с псевдотециями. Делается вертикальный разрез через псевдотеций и при большом увеличении микроскопа рассматриваются битуникатные сумки.

Порядок *Dothideales* (Дотидеевые)

У представителей порядка дотидеевых псевдотеции шаровидной или грушевидной формы погружены в ткань. В аскостроме образуется одна или несколько локул с расположенными в них компактной группой сумками. Аскоспоры буроватого цвета, одноклеточные или с поперечной перегородкой. Имеется конидиальное спороношение.

Семейство *Mycosphaerellaceae* (микосферелловые).

Псевдотеции одиночные черные, сумки – булавовидные. В состав семейства входят 14 видов наиболее распространенного рода *Mycosphaerella*. Основные из них – *M. fragariae* (Tul.) Sacc. (возбудитель белой пятнистости листьев земляники.), *M. sentina* (возбудитель белой пятнистости или септориоза груши) и *M. grassulariae* (возбудитель белой пятнистости или септориоза малины).

Род *Mycosphaerella* – представители вызывают пятнистости листьев, стеблей.

M. fragariae (Tul.) Sacc. (конидиальная стадия – *Ramularia tulasnei* Sacc.) вызывает белую пятнистость листьев земляники. Сначала на молодых листьях пятна округлые, коричневые, без ободка. Затем центр их белеет и появляется пурпурный ободок. На черешках, цветоносах и усиках пятна удлиняются, становятся коричневыми с белеющим центром. На верхней и нижней сторонах пораженных участков листьев образуется конидиальное спороношение. Конидии цилиндрические, бесцветные, одноклеточные или с 1–3 перегородками. Псевдотеции образуются на отмерших листьях. Сумки цилиндрические, размером 50–90 × 7–9 мкм. Сумкоспоры двуклеточные, бесцветные, вызывающие заражение растений весной.

Приготовление микологического препарата

Перед микроскопированием отмершие листья земляники просматривают под бинокулярной лупой, отбирают образцы с признаками псевдотециев и замачивают в горячей воде. Делаются разрезы пятна через псевдотеции. При малом увеличении микроскопа видна структура плодового тела и битуникатные сумки. Сумкоспоры – двуклеточные бесцветные (рисунок 49).

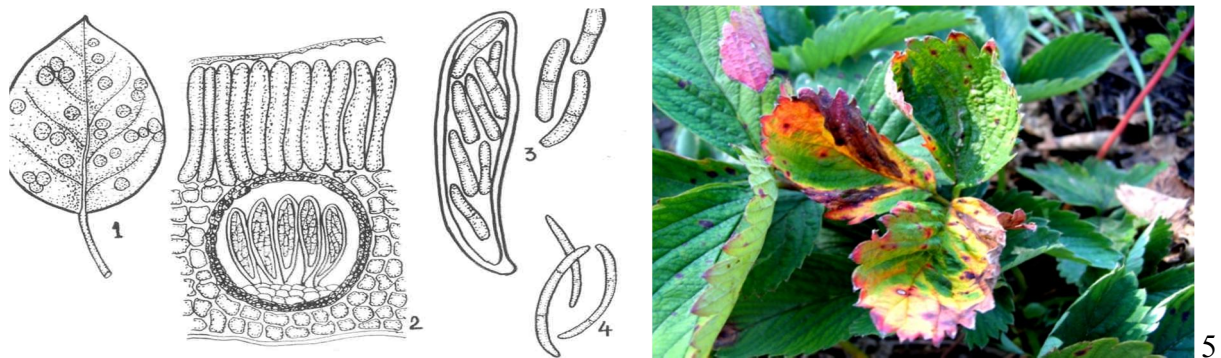


Рисунок 49 – *Mycosphaerella sentina*:

1 – пораженный лист груши; 2 – разрез через псевдотеций; 3 – сумка с сумкоспорами; 4 – споры конидиальной стадии (*Septoria piricola*); 5– *M. fragariae* (возбудитель белой пятнистости земляники; конидиальная стадия – *Ramularia tulasnei*) [ориг.]

Псевдотеции одиночные, чёрные; сумки булавовидные, битуникатные, расположены беспорядочно. Сумкоспоры являются весенним источником первичного заражения молодых листьев земляники. Летом образуется конидиальная стадия – *Ramularia tulasnei* Sacc. Еще два вида этого рода паразитируют на семечковых и ягодных. *Mycosphaerella sentina* (Fckl.) Schroet. – возбудитель белой пятнистости или септориоза груши. Конидиальная стадия – *Septoria piricola* Desm. – служит для массового распространения патогена летом.

M. ribis Linl. – возбудитель белой пятнистости или септориоза смородины. Конидиальная стадия – *Septoria ribis* Desm. На листьях мелкие до 3 мм в диаметре округлые светло-коричневые пятна. Центр пятна становится белым или серым с тонкой бурой каймой. На верхней стороне листа в центре пятен образуются черные точки – пикниды гриба. Центр пятен выпадает, на листе появляются часто сливающиеся отверстия. На стеблях, около почек появляются крупные светлые расплывчатые пятна. На них образуются черные точки пикнид. Пораженная ткань разрывается, эпидермис коры закручивается, шелушится. Стебли и почки отмирают.

После перезимовки гриба в псевдотециях образуются сумки размером 80–90×10–12 мкм. Они длинные, бесцветные, собранные в пучки.

Приготовление микологического препарата

Сумчатая стадия грибов рода *M. sentina* на листьях груши созревает после перезимовки и является источником первичного весеннего заражения растений. Это следует учитывать при приготовлении микологического препарата, для которого используются перезимовавшие листья. Их заливают водой на несколько минут, делают вырез ткани в пятне и помещают тонкую полосу боком в капле воды на предметном стекле. Внутри псевдотеций видны одна или несколько локул, в которых аски располагаются пучком или слоем. В сумках формируются сумкоспоры с одной перегородкой.

Порядок *Pleosporales* (Плеоспоровые)

У многих представителей порядка плеоспоровых псевдотеции шаровидной или слегка приплюснутой формы черного цвета. Возле аскогониев имеются псевдопарафизы. Среди них располагаются сумки. Аскоспоры гиалиновые или темные. Большую роль в жизненном цикле играет конидиальное спороношение.

Семейство *Venturiceae* (вентуриевые)

Псевдотеции у грибов семейства – черные шаровидные. Паршу яблони и груши вызывают возбудители из рода *вентурия* – *Venturia*. Гриб *V. inaequales* (Ске) Went. вызывает паршу яблони (конидиальная стадия – *Fusicladium dendriticum* Fusk.), а *V. pirina* (Bref) Aderh – паршу груши (анаморфа – *Fusicladium pirinum*).

Источником первичного заражения молодых листьев вплоть до середины июня являются сумкоспоры, распространяющиеся из больных, прошлогодних, опавших листьев. Весной на пораженных паршой листьях, побегах и завязи плодов яблони, например, образуются бархатистые оливковые пятна конидиального спороношения. С помощью конидий гриб быстро распространяется и в течение вегетации инфицирует деревья (рисунок 50). Черные, шаровидные псевдотеции с многочисленными бурыми заостренными щетинками на вершине образуются в пятнах листьев, но сумки с сумкоспорами в них созревают ранней весной. Аскоспоры оливкового цвета.

Приготовление микологического препарата

Препарат готовится из пораженных паршой перезимовавших листьев. С помощью бинокуляра находят пятна с открытыми псевдотециями. В псевдотециях сумки битуникатные с зеленовато-желтыми, двуклеточными сумкоспорами размером 13–17×6–7 мкм.

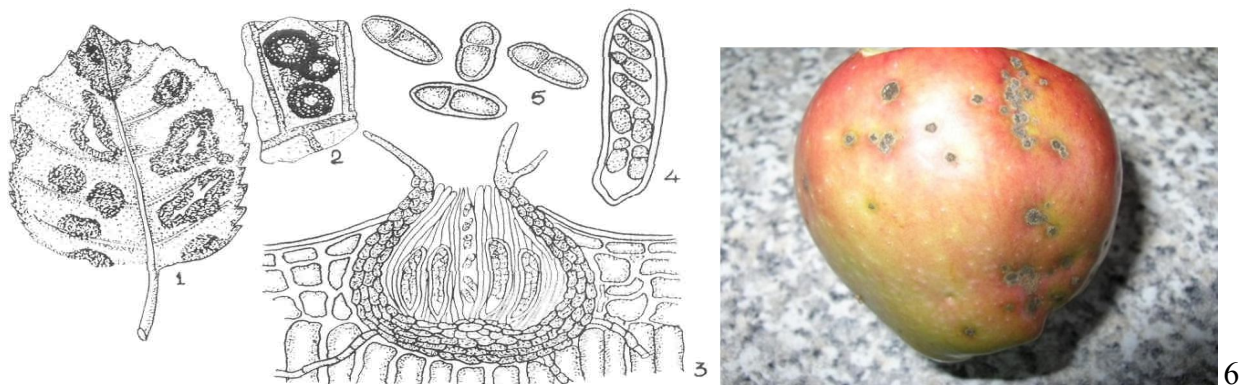


Рисунок 50 – Парша яблони, род *Venturia*:

V. inaequalis. 1 – лист яблони, пораженный паршой; 2 – псевдотеций на опавших листьях; 3 – разрез через псевдотеций; 4–5 – сумка с сумкоспорами; 6 – плод яблони, пораженный паршой [ориг.]

Семейство *Pseudosphaeriaceae* (псевдосфериевые)

Псевдотеции представителей семейства мелкие, черные, шаровидные, с порусом. Сумки – малочисленные, булавовидные, битуникатные, развивающиеся в отдельных локулах. Споры – бесцветные или буроватые, с несколькими перегородками, окруженные слизистым чехлом. Конидиальная стадия у многих псевдосфериевых проявляет сильные паразитические свойства, тогда как сумчатая – сапротрофные. У некоторых грибов половое и бесполое спороношение по типу питания относится к сапротрофам, а у других – к паразитам.

Грибы рода *Pyrenophora*. Псевдотеции покрыты щетинками. *P. graminea* Jto et Kuriboy – сумчатая стадия возбудителя полосатого гельминтоспориоза ячменя (*Drechslera graminea* Jto – анаморфа гриба). У гриба в цикле развития телеоморфа и анаморфа проявляют паразитические свойства. На листьях образуются сначала бледно-желтые, затем – светло-коричневые с пурпуровой каймой удлиняющиеся пятна. Полосы растрескиваются и лист разрывается вдоль. На пятнах появляется оливково – бурый налет конидиального спороношения. Конидиеносцы у гриба темные, многоклеточные, зубчатые. Конидии цилиндрические, бурые, с 2–6 перегородками, размером 80–110×12–20 мкм. На зерне паразит вызывает почернение или побурение зародыша. Грибница проникает в меристему, поэтому семена часто является источником внутренней инфекции. В конце вегетации и после перезимовки на мицелии образуются псевдотеции с сумками и сумкоспорами. Псевдотеции крупные (до 3 мм в диаметре), шаровидные формируются под кроющими тканями растения. Зрелые плодовые тела верхним концом прорывают ткань и вершиной выступают наружу, выбрасывая сумкоспоры. Псевдотеции темные, поэтому на пожнивных остатках они видны как черные бугорки.



Рисунок 50 а – Желтая пятнистость пшеницы, род *Pyrenophora*:

P. tritici-repentis (Died.) Drechs. 1 – лист пшеницы, пораженный пиренофорозом [ориг.]

Приготовление микологического препарата

С помощью бинокулярной лупы находят выступающие из-под покровных тканей псевдотеции. Лезвием бритвы подрезают клетчатку с плодовыми телами, помещают ее на предметное стекло и делают поперечные рассечения псевдотециев. При малом увеличении микроскопа видны щетинки на псевдотециях и темная оболочка плодовых тел. При большом увеличении микроскопа хорошо просматриваются битуникатные сумки с двойной оболочкой. Они булавовидные или цилиндрические, содержат бесцветные или окрашенные, с поперечными и продольными перегородками аскоспоры.

Род *Didymella*. Псевдотеции без щетинок, споры с одной поперечной перегородкой. К роду относится вид распространенного паразита, возбудителя аскохитоза огурца – *Didymella bryoniae* (Pass.) (несовершенная стадия гриба – *Ascohyta cucumeris* Fautr. et Roum.). Поражаются листья, стебли и плоды. Возле узлов стеблей образуются черные пикниды и псевдотеции. Локулы в псевдотециях – чечевицеобразной формы, черные. Пораженная ткань стеблей становится серой и размочаливается. На листьях крупные пятна с более светлым центром, покрытые черными пикнидами. При заражении плоды загнивают.

Семейство Pleosporaceae (плеоспоровые)

Характерной особенностью грибов семейства является наличие шаровидных или слегка приплюснутых, черных псевдотециев. Плеоспоровые паразитируют на многих высших растениях.

Род *Pleospora*. Гриб в качестве субстрата использует отмершие органы растений. На листьях образуются плодовые тела в виде черных точек. Псевдотеции у представителей рода гладкие.

P. betae (Berl.) New – сумчатая стадия возбудителя фомоза сахарной свеклы (конидиальная стадия – *Phoma betae* Frank.). На пораженных листьях образуются крупные округлые желтые или светло-бурые некротические пятна с концентрическими зонами. На пятнах видны черные точки пикнид (анаморфа гриба). В пикнидах обильно образуются одноклеточные бесцветные пикноспоры размером 5–7×3,5–4 мкм.

P. herbarum Rabh – сумчатая стадия плеоспоры лука или возбудителя черной плесени на травянистых растениях (рисунок 51). Летом гриб поражает цветоносы лука и образует конидиальное спороношение. В результате полового процесса в пораженной ткани образуются плодовые тела – псевдотеции с сумками и сумкоспорами. У последних имеется одна или несколько поперечных и продольных перегородок.

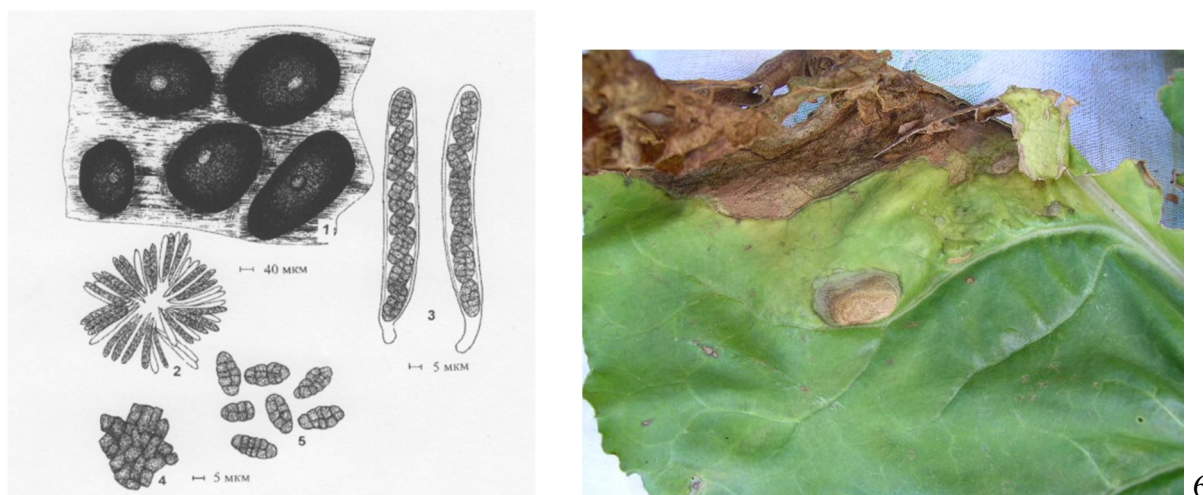


Рисунок 51 – Род *Pleospora* sp.:

1 – псевдотеции; 2 – пучок аск и парафиз; 3 – сумки с аскоспорами; 4 – перидий; 5 – аскоспоры; 6 – фомоз капусты (конидиальная стадия – *Phoma lingam* [ориг.]

Приготовление микологического препарата

В конце вегетации под покровными тканями пораженных цветоносов образуются мелкие бугорки, в которых формируются псевдотеции. Верхней частью плодовые тела приподнимают или разрывают покровные ткани. Это следует учитывать при приготовлении препарата. Лезвием бритвы снимается 2–3 плодовых тела и на предметном стекле делается разрез через черные точки псевдотециев. При малом увеличении микроскопа на срезе видны гладкие плодовые тела и крупные булавовидные битуникатные сумки с бурыми, овальными сумкоспорами, имеющие поперечные и продольные перегородки, размером 24–40×12–16 мкм.

Род *Gaeumannomyces graminis* Arx. et. Oliv (sin. *Ophiobolus graminis* Sacc.; конидиальная стадия – *Phoma* Fr.) вызывает корневую гниль пшеницы

и ячменя. У пораженных растений темнеют и загнивают корни, чернеет основание стебля. Растения плохо кустятся, стебли отмирают, зерно щуплое. В конце вегетации под влагалищем первого листа стебель темнеет и покрывается черным налетом мицелия. На нем образуются псевдотеции с сумками. Сумки битуникатные. Споры цилиндрические, с поперечными перегородками размером 70–90×3–4 мкм. Псевдотеции сохраняются на растительных остатках, в почве и на многолетних злаковых сорняках.

Контрольные вопросы к теме

1. Назовите принцип деления грибов на группы порядков. Особенности биологии представителей отдела Аскомикота.
2. Расскажите об особенностях биологии и квалификации представителей группы порядков Локулоаскомицеты.
3. Укажите биологические особенности грибов группы порядков Клейстомицеты, Пиреномицеты и Дискомицеты.
4. Каковы характерные особенности представителей порядков Эвроциевые и Эризифовые?

ТЕМА 9. ГРИБЫ ОТДЕЛА *BASIDIOMYCOTA* (БАЗИДИАЛЬНЫЕ)

Многочисленные исследования по молекулярной филогении (Bruns et al., 1992; Verbee, Taylor, 1995; Taylor, 1999 и др.) подтвердили, что *Basidiomycota* – группа грибов с общей монофилией.

Отдел включает почти одну треть всех известных грибов. Базидиомицеты относятся к высшим грибам. Они имеют многоклеточный дикариотический с пряжками мицелий. Характерная особенность базидиомицетов – наличие в цикле их развития базидий с базидиоспорами, образованием которых завершается половое воспроизводство грибов. Половой процесс происходит по типу *соматогамии* без образования гаметангиев путем контакта гаплоидных мицелиев или эту функцию выполняют *спермации*. Базидиоспоры производят первичное заражения растений. Систематика базидиомицетов основывается не только на физиолого-биохимических особенностях грибов отдела, молекулярной филогении, но также и на морфологических особенностях строений базидий.

Базидии бывают несептированными (холобазидии) с четырьмя гаплоидными базидиоспорами; септированными (фрагмобазидии), возле септ которых на специальных стеригмах вырастают базидиоспоры (рисунок 52). Базидиоспоры освобождаются активно или пассивно. При активном освобождении тургор в базидии увеличивается и передается на споры через стеригмы. Базидиоспоры иногда отрываются за счет действия сил поверхностного натяжения гигроскопической жидкости, образованной специальной капелькой базидиоспоры.

Бесполое размножение осуществляется почкованием, конидиями. Вегетативное размножение происходит оидиями, артросторами и кусочками грибницы. Грибы отдела относятся к следующим трофическим группам: паразиты растений, сапротрофы и симбиотрофы (микоризообразующие). В цикле развития у них преобладает дикариотическая фаза, а дикариотический мицелий у некоторых из них бывает даже многолетним (трутовые грибы, агариковые и др.). Строение септ в мицелии базидиомицетов разнообразно, что имеет большое значение в таксономии грибов. Например, у головневых грибов семейства *Ustilaginaceae* септы простые слоистые одинаковой толщины, а у ржавчинных (*Uredinales*) септы сужаются к поре без мембранных структур, закрывающих пору. Базидии с базидиоспорами могут образовываться прямо на дикариотичном мицелии или на разнообразных по форме и консистенции плодовых телах.

Классификационная схема грибов отдела *Basidiomycota* представлена в таблице 4.

Таблица 4 – Схема классификации настоящих грибов отдела *Basidiomycota* (Базидиомицеты)

Класс <i>Ustomycetes</i> – Головневые	Класс <i>Teliomycetes</i> – Ржавчинные	Класс <i>Basidiomycetes</i> – Базидиальные
Порядок <i>Ustilaginales</i> – Головневые. Циклы развития: генеративный; проростковый; вегетативный	Порядок <i>Uredinales</i> – Ржавчинные. Циклы развития: полный, неполный, необязательно полный	Подкласс <i>Homobasidiomycetidae</i> , Гомобазидиомицеты Порядок: <i>Exobasidiales</i> – Экзобазидиальные. Группа порядков <i>Hymenomycetes</i> : порядки <i>Aphilllophorales</i> , Афиллофоровые или Трутовые; <i>Agaricales</i> – Агариковые или Пластинчатые
Семейство <i>Ustilaginaceae</i> – устиляговые. Роды: <i>Ustilago, Sorosporium, Schizonella, Sphacelotheca, Cintractia, Thecaphora, Tolyposporium</i>	Семейство <i>Pucciniaceae</i> – ржавчинные. Роды: <i>Uromyces, Puccinia, Phragmidium, Tranzschelia, Gymnosporangium</i>	Семейство <i>Exobasidiaceae</i> – экзобазидиальные. Род <i>Exobasidium</i> . Семейство <i>Coniophoraceae</i> – кониофоровые. Род <i>Coniophora, Serpula</i> Семейство <i>Corticaceae</i> – кортициевые. Род <i>Chondrostereum (sin Stereum), Corticium (sin Thanatephorus)</i> . Семейство <i>Auriculariaceae</i> – аурикуляриевые. Род <i>Helicobasidium</i> Семейство <i>Poriaceae</i> – пориевые. Роды: <i>Fomes, Polyporus</i>
Семейство <i>Tilletiaceae</i> – тиллециевые. Роды: <i>Tilletia, Urocystis, Neovossia, Enthyloma</i>	Семейство <i>Melampsoraceae</i> – мелампсоровые. Роды: <i>Melampsora, Cronartium, Coleosporium</i>	Семейство <i>Tricholomataceae</i> – рядковые. Роды <i>Armillariella, Clitocybe</i> . Семейство <i>Agaricaceae</i> – агариковые. Род <i>Agaricus</i> Семейство <i>Boletaceae</i> – болетовые. Род <i>Boletus</i>

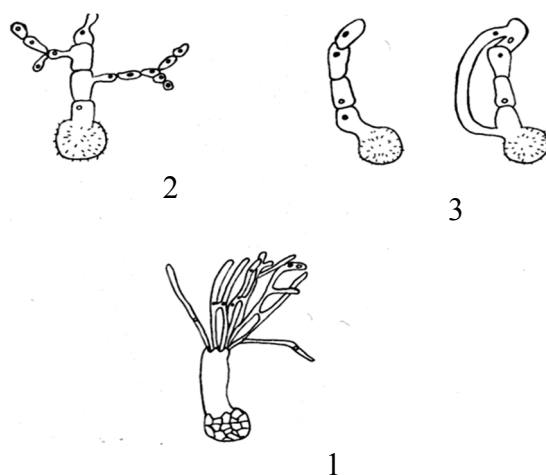


Рисунок 52 – Типы базидий у базидиомицетов:

1 – холобазидия; 2 – фрагмобазидии, 3 – копуляция клеток эпибазидии

Согласно молекулярной систематике отдел включает 3 класса: *Basidiomycetes* – **Базидиомицеты**; *Ustomycetes* – **Устомицеты**; *Teliomycetes* – **Телиомицеты**.

Задание 1. Класс *Basidiomycetes* (Базидиомицеты)

План:

1) знакомство с общей характеристикой порядков Афиллофоровых и Агариковых грибов; 2) знакомство с типами поражения растений представителями этих порядков; 3) зарисовка внешнего вида пораженных растений и плодовых тел – базидиом; 4) знакомство со строением гименофора и гимения, расположения базидий; 5) зарисовка плодовых тел трутовиков.

Необходимый материал.

«Млечный блеск» – возбудитель из рода *Stereum*, домовый гриб – *Serpula*, плодовые тела разрушителей древесины – *Fomes*, *Polyporus*, опенок – *Armillariella*, микоризообразователи – белый гриб *Boletus*.

Теоретический материал к заданию

К классу относятся виды, образующие холобазидии (*holos* – единый, целый). Большинство представителей класса образуют плодовые тела (*базидиомы*), на которых базидии образуются в гимениальном слое. Плодовые тела отличаются большим разнообразием. У простейших представителей класса они отсутствуют и базидии расположены беспорядочно на мицелии. Некоторые грибы образуют на пораженных органах растений микроскопические базидиомы. Плодовые тела могут быть крупными, различной консистенции и формы. В большинстве случаев базидия является цельной (*холобазидией*). Септы в их мицелии долипоровые. По трофическим связям в данный класс входят сапротрофы, микоризообразователи и паразиты растений, а также многочисленные водные и паразитирующие на человеке грибы.

Подкласс *Homobasidiomycetidae* (Гомобазидиомицеты)

Подкласс *Homobasidiomycetidae* объединяет грибы с простыми одноклеточными, обычно булавовидными базидиями. У грибов подкласса базидии без перегородок образуются на мицелии. По трофическим связям они паразиты и сапротрофы. По характеру расположения базидий, наличию или отсутствию плодового тела, его строению (открытое, замкнутое), консистенции гименофоров подкласс делят на порядок *Exobasidiales*, группу порядков Гименомицеты – *Hymenomycetes* (порядки Афиллофоровые и Агариковые) и группу порядков – *Gasteromycetes*, Гастеромицеты (Гастероидные).

Среди этих порядков фитопатогенные грибы, паразитирующие на высших растениях, представлены в подклассе *Homobasidiomycetidae* и группе порядков *Hymenomycetes* (порядки Афиллофоровые и Агариковые гименомицетов).

Группа порядков Гастеромицеты – *Gasteromycetes* – по трофическим связям не относится к фитопатогенам. Плодовые тела у них совершенно замкнутые до полного созревания базидиоспор. Гимениальный слой находится внутри плодового тела и к моменту созревания базидиоспор почти всегда разрушается. Споры освобождаются в результате местного разрыва или общего разрушения оболочки плодового тела. Плодовые тела Гастеромицетов разнообразны по форме и размерам. В начале развития они чаще всего шаровидные, грушевидные, яйцевидные. В группе порядков *Gasteromycetes* наиболее распространенный вид – дождевик шиповатый (*Lycoperdon perlatum*). Плодовое тело дождевика шиповато-белое, шаровидное или грушевидное. В молодом возрасте имеет белую, рыхлую, съедобную мякоть.

Плодовое тело (*глеба*) формируется на плотных мицелиальных шнурах. По мере созревания внутренняя часть глебы разделяется на камеры, в которых находится гимений. Он состоит из округлых, коротких базидий с удлиненными базидиоспорами на стеригмах. При созревании глебы эндоперидий на вершине разрывается и плодовое тело «пылит» при малейшем сотрясении – из него высыпаются базидиоспоры. Когда белая мякоть начинает желтеть, гриб становится несъедобным.

К подклассу *Homobasidiomycetidae* или собственно *Basidiomycetidae* относятся также грибы с одноклеточной базидией булавовидной или цилиндрической формы. По характеру расположения базидий грибы подкласса делятся на три порядка: Экзобазидиальные, Афиллофоровые и Агариковые. Последние два крупных порядка относятся к группе порядков *Hymenomycetes*.

Порядок *Exobasidiales* (Экзобазидиальные)

В этот порядок входят представители фитопатогенов, у которых базидии образуются без плодовых тел. Базидии таких грибов не имеют перегородок (холобазидии). Холобазидии образуются не на плодовых телах, а на мице-

лии. Эндофитный мицелий развивается в вегетативных частях растений-хозяев и вызывает гипертрофию тканей под эпидермисом растения. На мицелии образуется рыхлый слой параллельно расположенных базидий, которые затем разрушают эпидермис. На базидии образуется от 2 до 8 базидиоспор. Такие фитопатогенные грибы – паразиты растений представлены в семействе экзобазидиевые.

Семейство *Exobasidiaceae* (экзобазидиевые)

В состав семейства входит 4 рода и 50 видов. Виды рода *Exobasidium* – основные фитопатогены среди представителей семейства, вызывающие пятнистости или утолщенные подушечки (гипертрофию) на листьях, галлы, «ведьмины метлы», уродливые ветви. *E. vexans* Woron. – экзобазидиоз чайного куста. Гриб вызывает образование утолщенных мясистых пятен с желто-розовым антоциановым оттенком на флешах. На нижней стороне листьев пятна выпуклые, участки спороношения снежно-белые. Иногда на кустарниках деформируются стебли: они утолщаются и становятся белыми. Кутикула разрывается, обнажаются базидии (с 2–6 базидиоспорами на вершине) в виде нежного инееподобного белого налета. В капле воды базидиоспоры прорастают в гифу, на концах которой отшнуровываются мелкие конидии. Заражение растений происходит через устьица. Мицелий вызывает гипертрофию пораженной ткани листьев, веточек, цветков растений.

На бруснике, чернике, голубике вызывает заражение экзобазидиальный гриб *E. vaccinii* Woron. (рисунок 53). На разрезе опухоли видны рыхлые сплетения мицелия, заполняющие межклетники растения.

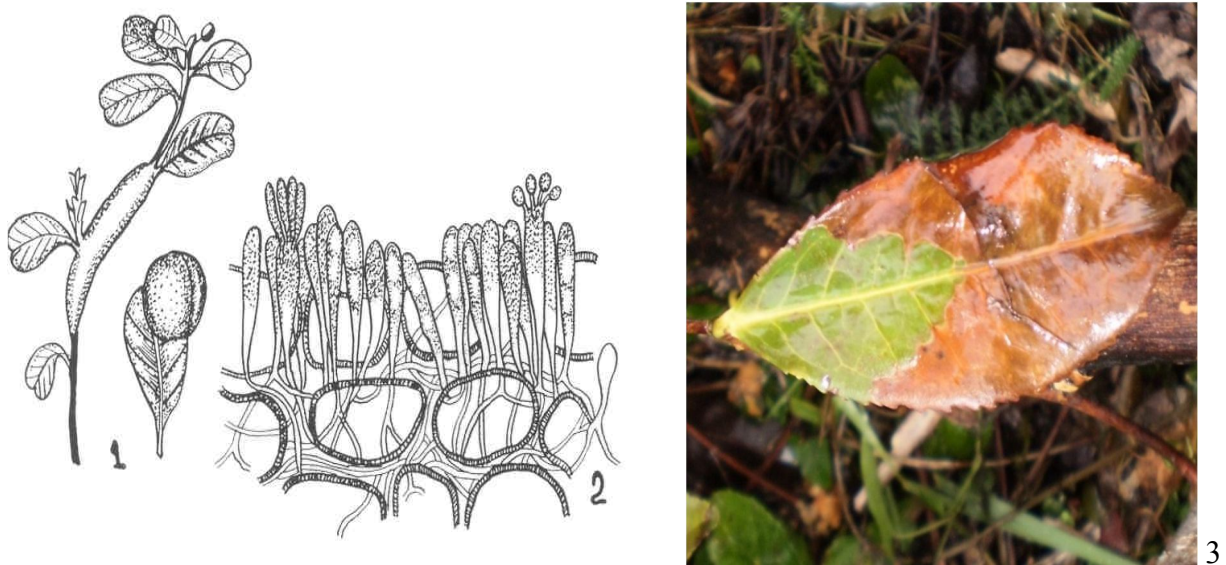


Рисунок 53– Экзобазидиоз брусники, *E. vaccinii*:

1 – пораженные листья, стебли и цветки; 2 – базидии гриба; 3 – *E. vexans* – экзобазидиоз чайного куста [ориг.]

Под кутикулой на мицелии формируются базидии, которые при созревании разрывают кутикулу и базидиоспоры разлетаются.

Приготовление микологического препарата

Образование утолщенных мясистых пятен с желто-розовым антоциановым оттенком наблюдается на флешах чайных кустов или листьях брусники. На нижней стороне листьев – пятна выпуклые со снежно-белыми участками спороношения. Препаровальной иглой или лезвием бритвы спороношение снимают и помещают в каплю воды. При большом увеличении микроскопа в поле зрения видны овальные, белые, инееподобные базидии с базидиоспорами на вершине.

Задание 2. Группа порядков *Hymenomycetes* (Гименомицеты)

Гименомицеты – самая большая группа порядков в классе базидиомицеты. Характерной особенностью грибов группы является образование крупных плодовых тел (*базидиом*), развивающихся на многоклеточной грибнице. Одноклеточные базидии образуются в виде гимениального слоя, расположенного на специальной части плодовых тел – *гименофоре*. Гименофоры бывает однолетними или многолетними, пластинчатыми, трубчатыми, игольчатыми, лабиринтообразными. Гименомицетам также присуще образование ризоморф и мицелиальных тяжей.

В зависимости от формы, строения и других макроморфологических особенностей базидиом, гименофора, цвета базидиоспор, типа гифальной системы плодовых тел гименомицеты делят на порядки: афиллофоровые и агариковые.

Порядок *Aphyllphorales* (Трутовые или афиллофоровые грибы)

Плодовые тела бывают различной формы, структуры и обычно не загнивают при старении. Развиваются они открыто, без покровных образований. Споры окрашены или не окрашены, всегда одноклеточные. *Базидиомы* одноклеточные или многоклеточные. Консистенция мякоти пробковая, деревянистая, реже мясистая. Базидиомы могут быть распростертыми, корковыми, консолевидными, шляпковидными, сидячими, вееровидными, с центральной или боковой ножкой или без ножки. Во всех случаях у них образуется гименофор на нижней стороне или в верхней части базидиомы. Эволюция развития плодовых тел, видимо, шла от плодовых тел с гладким гименофором на верхней стороне до плодовых тел со сложным гименофором, обычно трубчатым, на нижней стороне.

Обитают трутовые грибы на земле практически во всех природных зонах, особенно в лесах на растительных остатках, живых деревьях. Трофические

группы: паразиты, сапротрофы, микоризные симбиотрофы. У большинства трутовиков *гименофор* трубчатый, у других – лабиринтообразный, пластинчатый и т. д.

Под кутикулой на мицелии формируются базидии, которые при созревании разрывают кутикулу и базидиоспоры разлетаются.

Семейство *Poriaceae* (пориевые)

У грибов семейства пориевые или трутовые плодовые тела однолетние или многолетние, различной формы с гладким, бугорчатым, трубчатым, реже пластинчатым гименофором на радиально расположенных или переплетающихся складках, ячейках. Среди трутовых грибов семейства есть сапротрофы и паразиты. Гриб вида *Fomitopsis annosa*, например, вызывают *корневую губку* хвойных и лиственных пород. Гриб *Fomes fomentarius* (Z.et.Fr.) Gill – трутовик настоящий – отличается большими многолетними плодовыми телами с твердой коркой серого или светло-бурого цвета. Ежегодно на трутовике нарастает новый слой трубочек, в котором на поверхности шляпки соответствующие конSOLEвидные зоны. Ткань плодового тела пробковая, рыжевато-бурая, сравнительно рыхлая. Обитает обычно на ослабленных или мертвых березах и разрушает их древесину (рисунок 54).

Древесину заражают базидиоспоры, которые прорастают в мицелий, проникающий внутрь ткани. Однолетние и многолетние плодовые тела трутовиков образуются на поверхности деревьев. Они прикрепляются к нему боком и ориентированы гименофором вниз, что способствует лучшему распространению базидиоспор.



Рисунок 54 – Плодовое тело трутовика [ориг.]

Семейство *Coniophoraceae* (кониофоровые)

В семействе собрана небольшая группа грибов с распростертыми, бурыми или темно-коричневыми пленчатыми, мясистыми плодовыми телами. Гименофоры обычно неровные, гладкие, бугорчатые, складчатые или лабиринтовидно-сетчатые. Споры имеют своеобразное строение – они толстостенные, темножелтые, иногда заметны в виде коричневой пыли. Споры прорастают в мицелий, который проникает в древесину и вызывает деструктивную гниль. В древесине разрушается целлюлоза, а лигнин остается почти незатронутым. Такая древесина становится бурой, растрескивается на многочисленные кубики, которые при надавливании превращаются в мелкий порошок. Базидиоспоры переносятся с ветром, животными и человеком в другие помещения. При влажности воздуха 90–95 % и при температуре 18–23 °С начинается интенсивное гниение деловой древесины.

Род *Serpula* – плодовое тело распростертое. На плодовых телах и мицелии образуется гимениальный слой одноклеточных базидий с базидиоспорами. Наиболее известен по своей вредности *S. lacrymans* (Fr.) S.F. Gray. – настоящий домовый гриб (рисунок 55). Он поражает преимущественно складированную деловую древесину, древесину в постройках и внутри сооружений. Плодовые тела мясисто – губчатые, распростертые.

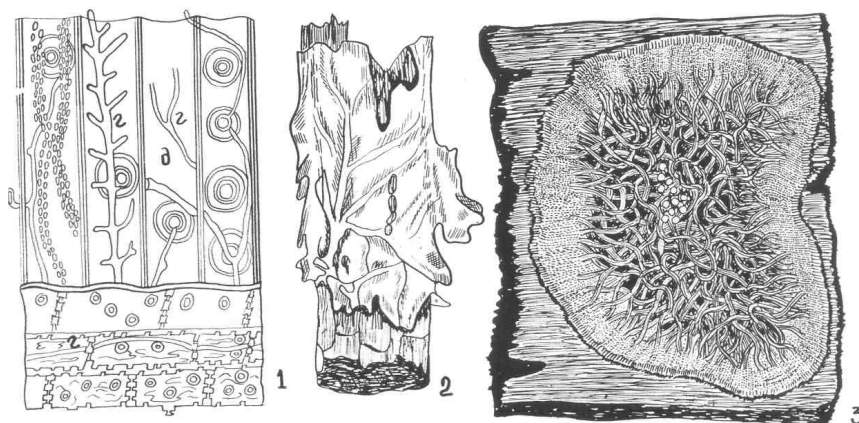


Рисунок 55 – Домовый гриб, *Serpula lacrymans*:

1 – радиальный разрез древесины сосны, проросшей мицелием *S. lacrymans*. Внизу сердцевидный луч, клетки которого содержат отмершую протоплазму и гифы (г). Вверху трахеиды (д) с проходящими в них гифами (г); 2 – пленка мицелия; 3 – плодовое тело [33]

Гименофор у них в виде складок, в свежем состоянии охристо-желтого цвета, при высыхании – ржаво-красного, образующих сетчатый узор. Гриб формирует ватообразный мицелий белого цвета, который затем превращается в серую пленку и плоские ломкие шнуры. Последние настолько сильно разрастаются, что достигают соседних подвальных помещений и при повышенной влажности заражают строения из древесины.

Приготовление микологического препарата

Визуально ведется ознакомление с морфологическими особенностями строения плодовых тел грибов порядка *Aphylliphorales*. Изучается строение, цвет плодовых тел, гименофоров, базидиоспор, видоизменения грибницы, делаются зарисовки.

Семейство *Corticaceae* (кортициевые)

Характерной особенностью грибов семейства является образование тонких плодовых тел в виде распростертой гладкой пленки паутинистой консистенции. Гименофор чаще гладкий, реже – шиповатый или бородавчатый. Гимениальный слой их всегда направлен вниз. Он состоит из плотного сплетения генеративных гиф. В большинстве родов базидии четырехспоровые, у остальных – двуспоровые. Споры бесцветные, тонкостенные, гладкие, цилиндрические или шаровидные.

Кортициевые грибы обитают на валежнике и подстилке, вызывают гниение древесины, а также гниль ослабленных сельскохозяйственных растений.

Typhula graminum Karsten. Возбудитель тифулезной гнили озимых злаков. В пазухах листьев и внутри стебля, реже на корнях образуются темно-бурые или черные склероции гриба. Они шаровидные, диаметром 0,5–5 мм. Осенью или весной склероции прорастают грибницей или образуют плодовые тела булавовидной формы размером 2,5–7×0,2–2,7 мм на более или менее развитой, тонкой ножке. Гименофор гладкий. Плодовое тело – нежно-розовое содержит базидии с четырьмя эллипсоидными базидиоспорами размером 6–13×3–6 мкм.

Corticium cucumeris (A. B. Frank) Donk (sin *Thanatephorus*) – возбудитель «белой ножки» картофеля, огурца. На пораженных стеблях огурца и картофеля образуются зачаточные плодовые тела в виде рыхлого войлочного налета, плотные, кожистые. Они напоминают распростертые или приподнимающиеся пластинки. Базидии образуются на мицелии. Базидиоспоры округлые, яйцевидные, удлинено-овальные или цилиндрические, бесцветные.

Приготовление микологического препарата

Для микроскопирования используются стебель, столоны картофеля с белым войлочным налетом (плодовое тело) гриба кортициум. В каплю воды на предметном стекле помещается объект. При большом увеличении видны бесцветные базидии булавовидной формы, одноклеточные, на вершине которых находятся стеригмы с одноклеточными базидиоспорами.

Chondrostereum purpureum (Fr.) Pouz.–возбудитель «млечного блеска» древесных: яблони, березы, осины. Вызывает и белую гниль деловой древесины. Плодовые тела – мелкие, боковые, близко расположенные шляпки с различными по строению слоями. Гименофор радиально – морщинистый.

Семейство *Auriculariaceae* (аурикуляриевые)

Характерной особенностью грибов семейства является образование цилиндрических базидий с тремя поперечными перегородками. Многие представители этого семейства имеют совершенно отличные друг от друга плодовые тела. Они бывают распростертыми сухими или студенистыми с уховидной шляпкой, или мясистыми, булавовидными как у рогатиковых.

Такие особенности строения базидиом свидетельствуют о высокой приспособляемости грибов к условиям среды и возникновении в течение эволюции у отдаленных друг от друга групп схожих плодовых тел.

По типу трофических связей представители семейства делятся на сапротрофов и паразитов растений, насекомых, грибов.

Гриб *Helicobasidium purpureogenum* Pat. (= *Heliobasidium purpureum*) – конидиальная стадия *Rhizoctonia crocorum* (Pers.) D1 – анаморфа гриба, вызывающая корневую гниль свеклы, моркови, люцерны и многих других растений. Геликобазидиум пурпурный имеет мясисто-волокнистое с фиолетовым или пурпурным гимением плодовое тело диаметром в 5 см. Часть жизненного цикла он живет как сапротроф, а часть – паразитирует на корнях кормовых и овощных культур (*Rhizoctonia crocorum*), вызывая ризоктониозную корневую гниль злаковых, ризоктониозную паршу клубней картофеля.

Порядок *Agaricales* (Агариковые)

Агариковые гименомицеты образуют плодовые тела (*базидиомы*), которые имеют форму шляпок с центральной, эксцентрической или боковой ножкой. У некоторых грибов ножка не образуется. При старении они загнивают. Плодовые тела по форме чаще представлены мяскомясистой, реже упругой, иногда кожистой, но не деревянистой консистенции шляпкой.

Может образовываться покрывало, охватывающее всю базидиому, или только гименофор. Гименофор трубчатый, пористый, пластинчатый, всегда расположенный на нижней стороне шляпки. Трофические группы: паразиты, сапротрофы, микоризообразователи. Среди последних имеются съедобные грибы (белый, рыжик, сыроежка, масленок, подосиновик и другие) и ядовитые – бледная поганка, мухомор и другие.

Семейство *Tricholomataceae* (рядковые или трихоломовые)

В состав семейства входит большое количество грибов с плодовыми телами различных размеров – от мелких до очень крупных. Плодовые тела тонкие, перепончатые, сухие. Пластинки у них с цельными краями. Шляпка сначала колокольчатая, затем зонтикообразная. Споры – бесцветные. У плодовых тел образуется ножка центральная, реже – эксцентрическая.

Грибы рода *Clitocybe* (говорушки), например, растут на тонких ножках разрозненно, образуя группы, «семейки». У других представителей семейства

ножки срastaются в пучки, например, у осеннего, или настоящего опенка – *Armillariella melea* (Wahe) Kars (*armilla* – браслет, что указывает на присутствие кольца на ножке). Эти опять обильно плодоносят осенью. Плодоношение осеннего опенка зависит от многих условий. Появлению плодовых тел осеннего опенка предшествует падение температуры до 10–15 °С и некоторое повышение количества осадков. При таких условиях через 10–15 суток можно ожидать появления плодовых тел. Шляпка опенка выпуклая, с завернутым краем, с маленьким бугорком, бледно-бурая, коричневатая, покрытая бурыми чешуйками. На ножке белое, сохраняющееся кольцо.

Приготовление микологического препарата

Плодовые тела грибов порядка *Agaricales* изучаются визуально. В основном грибы имеют шляпки с центральной или боковой ножкой, мягкомясистые, иногда упругие, кожистые. Основное их свойство – не деревянистая консистенция. На основе этих особенностей изучается строение базидий и базидиоспор на пластинках гименофора, шляпок, вида гименофоров, наличие общего или частного покрывала; делаются зарисовки.

Семейство *Boletaceae* (болетовые)

У грибов семейства плодовое тело состоит из шляпки и центральной ножки. Гименофор губчатый, редко – пластинчатый. Поверхность шляпки может быть гладкой, морщинистой, волнистой, сухой или влажной. Шаровидные, веретеновидные базидиоспоры образуются на базидиях со стеригмами. Размер базидиом – от 3 – 5 см до 50 см, масса – от нескольких граммов до 4 кг.

Большинство болетовых грибов – микоризообразователи, то есть находятся в симбиозе с древесными растениями. Грибница их развивает на самых молодых корнях деревьев, образуя плотный наружный чехлик, гифы которого или проникают внутрь коры корней или отчасти распространяются в почве. Микоризное сожительство позволяет грибу извлекать из почвы для дерева дополнительные, малодоступные вещества и воду. Дерево, в свою очередь, снабжает гриб продуктами фотосинтеза – углеводами. Симбиоз болетовых приурочен к ели, березе, дубу и т. д. Образование плодовых тел у болетовых происходит с июня по октябрь, а на Черноморском побережье, в теплые зимы – до декабря.

Среди грибов семейства ядовитых, по-видимому, нет. В последнее время появляются сведения, что сатанинский гриб – *Boletus satanas* – так же является съедобным в вареном и жареном виде. Прозвали его сатанинским потому, что его пробовали есть прямо сырым, в салатах без кулинарной обработки. В таких случаях происходили неприятные ощущения в желудке, но смертельных случаев не было зарегистрировано. Сатанинский гриб встречается редко.

Boletus edulis f.edulis Bull. – белый гриб. Плодовое тело обычно крупное, толстомясистое. Ножка клубневидно-утолщенная, гладкая, иногда с мелкими хлопьями (рисунок 56). Это самый ценный в пищевом отношении гриб из всех съедобных. Шляпка беловатая, желтая, буроватая, красноватая и даже почти черная. Гименофор губчатый, сначала чисто белый, а затем желтоватый. Мякоть белая, на изломе не изменяет свой цвет. Растет чаще с березой, дубом, сосной, елью.



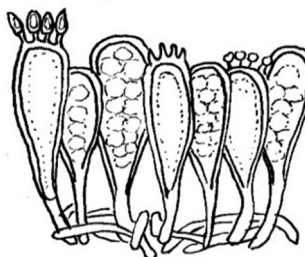
1



2



3



4

Рисунок 56 – Плодовые тела грибов порядка Агариковые:

1 – опенок; 2 – белый гриб; 3 – ризоморфы опенка; 4 – базидии с базидиоспорами [ориг.]

Контрольные вопросы к теме

1. Назовите принцип деления отдела Базидиомикота на классы и особенности биологии представителей.

2. Расскажите об особенностях биологии и классификации представителей класса Базидиомицеты на подклассы, группы порядков, семейства.

3. Укажите биологические особенности грибов подклассов Холобазидиальные и Гомобазидиомицеты.

4. Расскажите о систематическом положении и биологических особенностях грибов группы порядков Гименомицеты, порядков Афиллофоровые и Агариковые.

ТЕМА 10. КЛАСС *USTOMYCETES* (УСТОМИЦЕТЫ, ГОЛОВНЕВЫЕ ГРИБЫ)

План:

1) Общая характеристика головневых грибов; 2) знакомство с типами поражения растений; 3) определение родов головневых грибов; 4) знакомство со строением телиоспор; 5) зарисовка внешнего вида пораженного растения, циклов развития патогенов и микроскопирование телиоспор; 6) зарисовка телиоспор.

Необходимый материал.

Пыльная головня пшеницы и ячменя, пузырчатая и пыльная головня кукурузы, твердая головня ячменя, пшеницы;

Теоретический материал к заданию

В классе представлены грибы – облигатные паразиты многих семейств растений. Характерной особенностью грибов класса является образование базидий из покоящихся спор – телиоспор. Мицелий многоклеточный с простыми септами. Базидиальные грибы достаточно многочисленны. Порядок головневых грибов (*Ustilaginales*), например, включает 850 фитопатологически важных видов. Они поражают чаще репродуктивные органы растений, разрушая и превращая их в темную, пылящую массу, состоящую из телиоспор. Тип проявления болезни – «пылящая масса».

Телиоспоры формируются в сорусах или тканях пораженных грибом растений-хозяев. Сорус – локальное спороношение головневых, включающее скопление спор и сопутствующих им мицелиальных образований, заменяющих какой-либо орган растений («головневый мешочек» вместо зерновки, «пылящая масса» на колосковом стержне, «желвак» – опухоль вместо початка и т. д.). К устомицетам относятся 7 порядков, из которых один имеет практическое значение – *Ustilaginales*.

Задание 1. Порядок Ustilaginales (Головневые)

Все представители порядка головневые – узкоспециализированные паразиты. К порядку относятся возбудители болезней зерновых злаков, лука, виолы и других культур. На генеративных и иных органах культурных и дикорастущих растений представители порядка образуют телиоспоры, при прорастании которых образуются базидии с базидиоспорами. Базидиоспоры заражают растения. Мицелий грибов порядка *Ustilaginales* дикариотический.

По межклеточникам растений он распространяется и проникает в клетки с помощью гаусторий. В мицелии некоторых грибов содержатся стимуляторы роста, вызывающие образование опухолей (*Ustilago zaeae* – возбудитель пузырчатой головни кукурузы). Развиваясь диффузно в завязях, соцветиях, мицелий при созревании распадается на клетки, каждая из которых одевается в оболочку и превращается в темную пылящую массу головневых спор – телиоспор. Пораженные колосья имеют как бы обгорелый вид (отсюда название болезни – «головня»). Перед образованием телиоспор внутри пораженной ткани грибница сильно разрастается и ветвится. Гифы дополнительно делятся перегородками на короткие клетки. Оболочка клеток ослизняется и начинает формироваться новая оболочка. Оболочка каждой новой клетки утолщается, приобретает окраску и головневые споры обособляются. По строению телиоспоры бывают одиночными или собранными в клубочки. В последнем случае образовавшиеся сложные споры называются клубочками.

Роды головневых грибов различаются по строению телиоспор (рисунок 57). Оболочка спор у грибов порядка утолщенная, гладкая, или снабжена бугорками, шипиками, сетчатыми утолщениями. Окраска спор коричневая, оливково-коричневая, черная или фиолетовая.

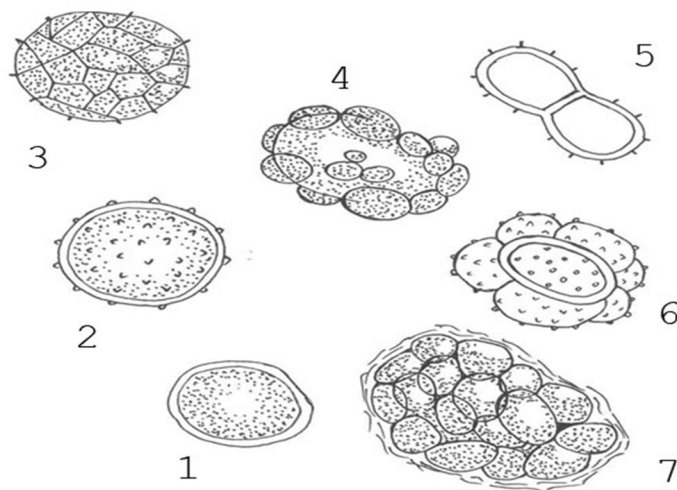


Рисунок 57 – Головневые споры родов порядка *Ustilaginales*:

1 – *Ustilago*, 2 – *Tilletia caries*, 3 – *T. foetida*, 4 – *Urocystis*, 5 – *Beesemsiar* (sin *Cintractia*), 6 – *Neovossia*, 7 – *Sorosporium* [ориг.]

Базидиоспоры грибов порядка – раздельнополюые, поэтому половой процесс осуществляется при слиянии двух противоположных в половом отношении гаплоидных спор или клеток. Базидиоспоры у некоторых грибов – *Tilletia caries* (DC.) Tul. – могут копулировать почти сразу после появления на базидии, у других – после опадения на почву – *Urocystis occulta* (Walter.) Rab. У гриба *Ustilago tritici* (Pers.) Jens., базидиоспоры вообще не образуются.

В этом случае из телиоспоры вырастает *эпibasидия*, у которой клетки разнополюе. Между ними образуется мицелиальный мостик, а затем – дикариотический мицелий, способный заразить пестик цветка.

По способу прорастания телиоспор, размеру и форме базидий, величине стеригм, соотношению длины спор и базидий порядок делится на 2 семейства, 6 родов.

Семейство *Ustilaginaceae* (устилаговые)

В его состав входит 3 рода и около 300 видов. Телиоспоры представителей семейства имеют шиповатую или гладкую поверхность. Прорастают с образованием *базидий*, имеющих четыре перегородки. Возле каждой перегородки вырастает по одной стеригме с базидиоспорой. У некоторых грибов образуются *эпibasидии* с четырьмя клетками.

Род *Ustilago* – телиоспоры одиночные.

К этому роду относятся несколько видов наиболее вредоносных фитопатогенов.

Ustilago tritici (Pers.) Jens. – возбудитель пыльной головни пшеницы. Разрушаются все части колосков. В колосе целым остается только стержень, который имеет черный, обгоревший вид. Ости колоса сильно разрушены грибом. При выходе пораженного головней колоса из влагалища листа масса телиоспор на стержне покрыта прозрачной оболочкой. Оболочка разрушается и споры при созревании распыляются.

Приготовление микологического препарата

Препаровальной иглой берется немного черной массы телиоспор из пораженных пыльной головней колосьев пшеницы или ячменя. При малом увеличении в поле зрения микроскопа видны одиночные, мелкие, округлые с гладкой, шиповатой, тонкой оболочкой коричневого, оливкового, фиолетового цвета телиоспоры. Размер их – до 5 – 9 мкм в диаметре. У возбудителя пыльной головни цветковый (генеративный) тип заражения.

U. zae (Beckm.) Ung. – возбудитель пузырчатой головни кукурузы. Поражает все надземные органы, на которых образуются вздутия (желваки) различной величины. Опухоль, сначала белого или розоватого цвета, возникает в результате гипертрофии клеток растения кукурузы, спровоцированной биологически активными веществами патогена. Мицелий гриба пронизывает клетки пораженной ткани, распадается на телиоспоры, заполняет опухоль и она становится грязно-черной. Опухоль (желвак) трескается и споры разносятся ветром, насекомыми и каплями дождя. Возбудитель пузырчатой головни развивается по вегетативному типу заражения.

Приготовление микологического препарата

Смоченным кончиком препаровальной иглы снимается небольшое количество телиоспор и помещается в каплю воды. При большом увеличении видны шаровидные и эллипсоидные споры, 8–12 мкм в диаметре, желто-коричневые, мелкощетинистые.

U. hordei Kell. et Sw. – возбудитель твердой или каменной головни ячменя. Поражается колос, в котором колоски превращаются в черную твердую массу телиоспор, покрытую в виде пленки остатками покровных тканей цветковых и колосковых чешуй. Заражение растений происходит в почве в период прорастания семян (проростковый тип заражения).

Приготовление микологического препарата

Препаровальной иглой снимается небольшая масса телиоспор с пораженных пыльной головней колосков и помещается в каплю воды на предметном стекле. Твердые комочки головни удаляются из капли. При необходимости уменьшения в поле зрения плотности телиоспор в препарат добавляется вода.

U. nuda (Jens.) Kell. et Sw. – возбудитель пыльной головни ячменя. Поражаются колоски колоса, которые превращаются в черную массу телиоспор. Нетронутым остается только стержень и часть остей. Патоген развивается по генеративному (цветковому) типу заражения.

Приготовление микологического препарата

Препарат готовится так же, как и микологический препарат пыльной головни пшеницы. В поле зрения микроскопа при большом увеличении видны оливковые или светло-коричневые, шаровидные споры, с гладкой оболочкой. Размер телиоспор – 5×6,5 мкм.

Ustilago avenae (Pers.) Rostr. – возбудитель пыльной головни овса. Разрушаются все части колосков метелки, которые превращаются в черно-оливковую споровую массу. Споры эллипсоидные, светло-коричневые, со щетинками, 4–8 мкм в диаметре. Заражение осуществляется в фазу цветения растений, когда телиоспоры попадают на цветки здоровых метелок и инфицируют внутренние части цветковых чешуй. Весной заражение растений происходит в почве при прорастании семян. Находящиеся на поверхности зерна споры или хранящиеся под чешуями овса геммы прорастают и заражают росток (проростковый тип заражения).

Приготовление микологического препарата

Приготовление микологических препаратов из растений, пораженных возбудителями пыльной, твердой головни овса, головни проса, пыльной головни кукурузы, сорго, твердой головни осоки производится так же, как и пыльной или твердой головни пшеницы.

U. levis (Kell. et Sw.) Magn. – возбудитель твердой головни овса. Разрушаются колоски метелки, которые превращаются в головневые мешочки с черно-оливковыми телиоспорами. В фазу цветения споры попадают на цветки здоровых метелок, прорастают и заражают внутренние части цветковых чешуй. Весной проростки семян заражаются находящимися на поверхности телиоспорами или геммами, сохранившимися под чешуями зерновки. Споры гладкие, размером 3,5–8 мкм в диаметре.

Sphacelotheca panici – miliaceaei (Pers.) Bud. – возбудитель головни проса (рисунок 58). Пораженные метелки превращаются в твердые, черные комовидные образования с грязно-белой тонкой пленкой. При уборке желваки разрушаются и споры попадают на семена. Заражаются всходы при прорастании семян в почве. Телиоспоры темно-бурые, округлые или угловатые. Оболочка их слабошиповатая, реже без шипиков, размер спор – 9–14 мкм в диаметре.

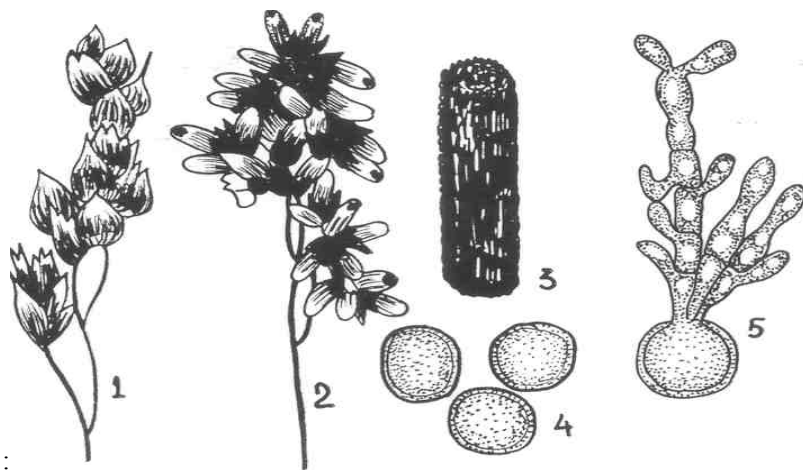


Рисунок 58 – Твердая головня сорго, *Sphacelotheca*:

1– здоровая метелка; 2 – пораженная метелка 3 – столбик, образованный в завязи из ткани питающего растения; 4 – телиоспоры; 5 – прорастание телиоспор [ориг.]

Sorosporium reilianum (Kuhn) Mc. Alp. – возбудитель пыльной головни кукурузы и видов сорго (рисунок 59). В отличие от пузырчатой головни поражаются только генеративные органы – початки и метелки. Початки разрушаются полностью и превращаются в комовидное образование с черной массой телиоспор гриба, покрытое сверху обертками кукурузы. Телиоспоры округлые, мелко-шиповатые, 9–14 мкм в диаметре. Метелки разрушаются полностью или частично. Хранятся телиоспоры на почве или на

зерне, поэтому заражаются семена головней в период прорастания в почве (проростковый тип заражения).

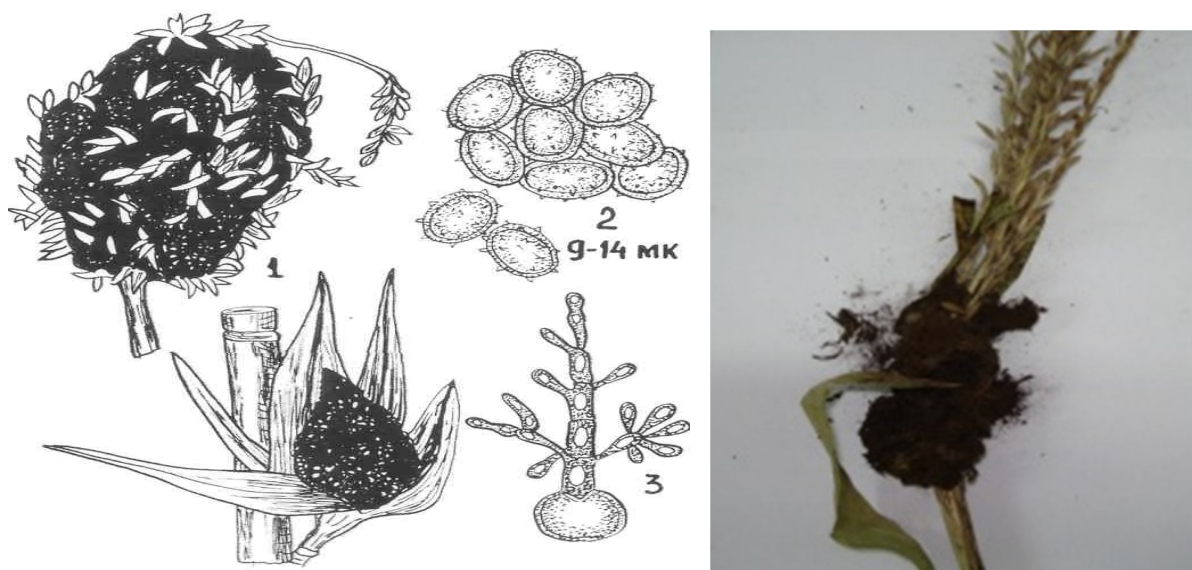


Рисунок 59 – Пыльная головня кукурузы, *Sorosporium reilianum*:

1 – пораженные пыльной головней генеративные органы кукурузы; 2 – телиоспоры; 3 – проросшая телиоспора с базидией и базидиоспорами [ориг.]

Приготовление микологического препарата

Разрушаются генеративные органы. Из пораженного початка берутся споры. Они слабо склеены слизью в виде небольших клубочков. При большом увеличении споры темнокоричневые, шаровидные, эллипсоидные, мелкощетинистые, 9–14 мкм в диаметре.

Cintractia caricis Magn. – возбудитель твердой головни осоки. Головневые споры образуются вокруг центрального столбика. Они шиповатые и не распыляются.

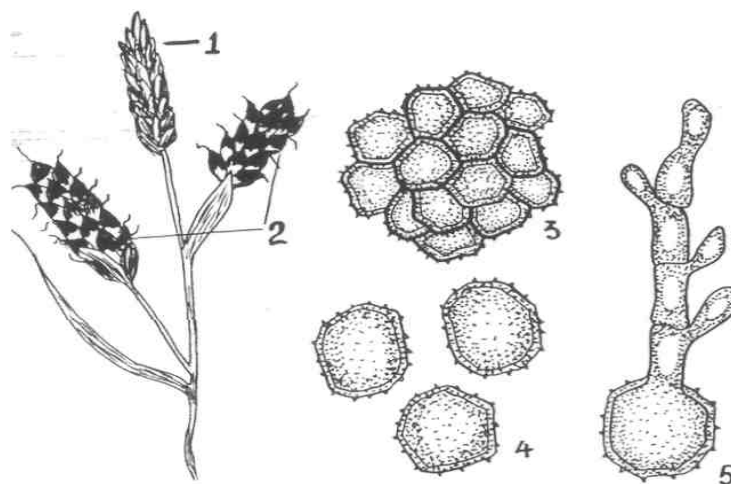


Рисунок 60 – Твердая головня осоки, *Cintractia caricis*:

1 – здоровое соцветие; 2 – пораженные соцветия; 3 – легко распадающиеся комочки телиоспор; 4 – телиоспоры; 5 – их прорастание [ориг.]

***Schizonella melanogramma* (DC) Schroet** – возбудитель головни осоки. Телиоспоры соединены попарно. Споры обычно заключены в оболочку, состоящую из остатков тканей растения.

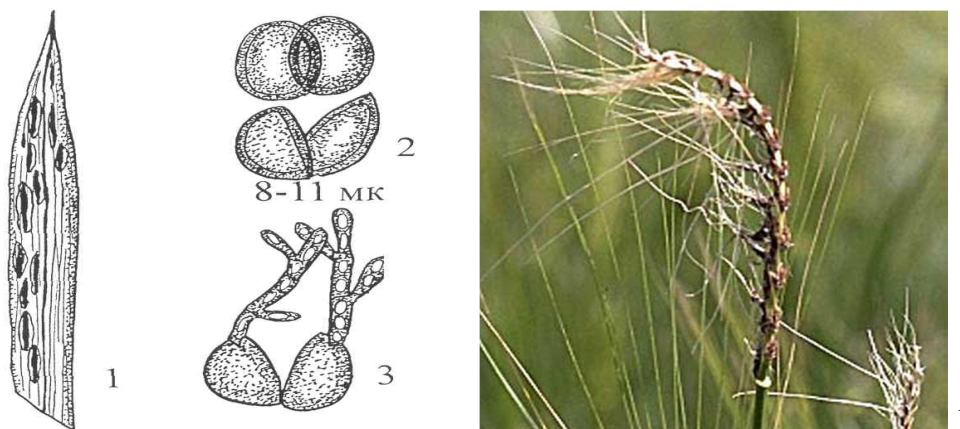


Рисунок 61 – *Schizonella melanogramma* (DC) Schroet – возбудитель головни осоки:

1 – пораженное растение [ориг.]; 2 – телиоспоры; 3 – прорастание телиоспор.

1. Цветковый или генеративный тип заражения. Характерен для возбудителей пыльной головни пшеницы (*Ustilago tritici* Pers.), ячменя (*Ustilago nuda* Kell. et Sw), ржи (*Ustilago Vavilovi* Jacz). В фазу колошения – цветения пораженные колосья этих культур разрушаются. Остается лишь колосковый стержень, реже – ости и чешуйки колоса, на которых образуется черная, пылящая масса телиоспор. С помощью ветра они разлетаются и попадают на рыльце пестика цветка, прорастают в четырехклеточную эпибазидию (*промицелий*), клетки которой с помощью мицелиального мостика копулируют. Образовавшийся дикариотичный мицелий оказывается в зародыше, эндосперме, где и сохраняется (рисунок 62) .

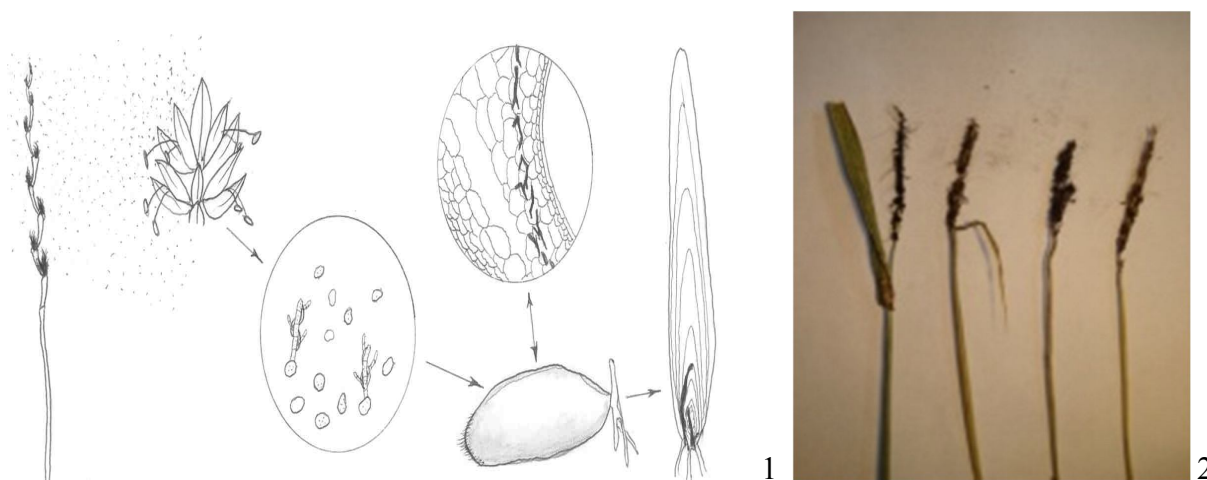


Рисунок 62 – Цикл развития возбудителя пыльной головни пшеницы – *Ustilago tritici* Pers.:

1 – биологический цикл; 2 – пораженные колосья [ориг.]

Зерно формируется внешне нормальное и по товарным качествам не отличается от здорового. Однако, для семенных целей оно не пригодно: при прорастании зародыша мицелий диффузно распространяется внутри, достигает точки роста, а затем – по стеблю, иногда заходя и в молодые листья, проникает в колос.

При развитии колоса мицелий пронизывает его и распадается на черную массу телиоспор. Возбудитель пыльной головки пшеницы разрушает весь колос, кроме стержня, который покрывается телиоспорами гриба. Последние с ветром попадают на рыльце пестика, образуют промицелий и заражают цветки пшеницы. Цикл развития у таких головневых грибов длится в течение одного года.

2. Вегетативный тип заражения характерен для возбудителя пузырчатой головки кукурузы (*Ustilago zeaе Unger*). Заражение кукурузы и сорго осуществляется в течение вегетации, пока имеются молодые, зеленые ткани. Заболевание проявляется на початках, султанах кукурузы и сорго, стеблях, а также на листьях в виде пузыревидных вздутий различной величины, заполненных телиоспорами. Образование опухолей обусловлено выделением грибом фитогормонов, вызывающих гипертрофию клеток кукурузы (рисунок 63). Сохраняются телиоспоры в неразрушенных желваках на почве и россыпью, на поверхности семян. Заражаются лишь зеленые ткани растений, которые способны реагировать на действие стимулирующих веществ патогена и образовывать опухоли (желваки). Физиологически старая ткань кукурузы не способна реагировать на них и не образует опухоли.



Рисунок 63 – Цикл развития возбудителя пузырчатой головки кукурузы, *Ustilago zeaе*:

1 – биологический цикл развития; 2 – пораженный початок растения [ориг.]

Задание 2. Представители семейства *Tilletiaceae* (тиллециевые)

Характерной особенностью грибов семейства является прорастание телиоспор с образованием одноклеточной базидии. Базидиоспоры вырастают на вершине базидии. Они разнополюе и способны попарно копулировать прямо на базидии или после опадения со стеригм. Процесс прорастания головневых спор различен у разных представителей и служит главным признаком для систематического разделения порядка на семейства. В состав семейства входит 3 рода.

По биологическим особенностям и типу заражения растений головневые грибы семейства *Tilletiaceae* развиваются по ростковому типу заражения. По такому же типу развитие осуществляется и у некоторых видов не входящих в это семейство, в частности, рода *Ustilago* (*U. hordei* Kell. et Sivmg) и другие грибы.

Ростковый (проростковый) тип заражения пшеницы характерен для возбудителей твердой (*Tilletia caries* TuL), карликовой (*Tilletia controversa* Kuchn.), стеблевой (*Urocystis tritici* Koern.) головни пшеницы, твердой или каменной головни ячменя (*Ustilago hordei* Kell. et Sivmg), *Neovossia indica* (Mitra) Mund. – возбудителя индийской головни пшеницы.

***Tilletia caries* TuL.** В начале молочной спелости пораженные твердой головней колосья пшеницы несколько сплюснуты, колосковые чешуи раздвинуты, колоски в колосе растопырены. Вместо зерен в колосе обнаруживаются головневые сорусы темного цвета, состоящие из телиоспор, с запахом селедочного рассола. Во время уборки (обмолота) пораженные зерна разрушаются, и телиоспоры попадают на поверхность здоровых семян. После посева вместе с прорастанием зерна прорастают и находящиеся на их поверхности телиоспоры, образуя одноклеточные базидии с разнополюми базидиоспорами – с биологическими знаками «+» и «-». После копуляции базидиоспор образуются дикариотичные инфекционные гифы, проникающие в проросток пшеницы (рисунок 64). Гриб диффузно распространяется по растению, достигает конуса нарастания и проникает в узлы, междоузлия, листья, колос. В период формирования зерна внутренние ткани его пронизываются мицелием, который при созревании распадается на телиоспоры. Целой остается

лишь оболочка зерна, под которой находится черная масса телиоспор. В поле такие колосья легко отличить от здоровых. Они становятся легковесными, прямостоячими, чем выделяются среди поникших, спелых, с выполненным зерном, не пораженных колосьев. Сохраняются телиоспоры на поверхности зерна.

Neovossia indica (Mitra) Mund – возбудитель индийской головни пшеницы. Гриб поражает зародышевую часть или бороздку зерновки, которые частично превращаются в черную массу эллипсоидных или шаровидных телиоспор с коричневой, сетчатой оболочкой. Поражаются и колосковые чешуи, которые раздвигаются и опадают, поэтому больные зерна тоже попадают в почву. Телиоспоры эллиптические или шаровидные с красновато-коричневой, сетчатой оболочкой и хвостовидным бесцветным слизистым придатком. Телиоспоры прорастают в одноклеточную базидию с множеством – до 120 – базидиоспор. Разнополюе базидиоспоры копулируют и образуют дикариотичные инфекционные гифы, способные заразить ткань проростка (ростковый тип заражения). Мицелий достигает точки роста, поражает колос и чешуи (рисунок 64).

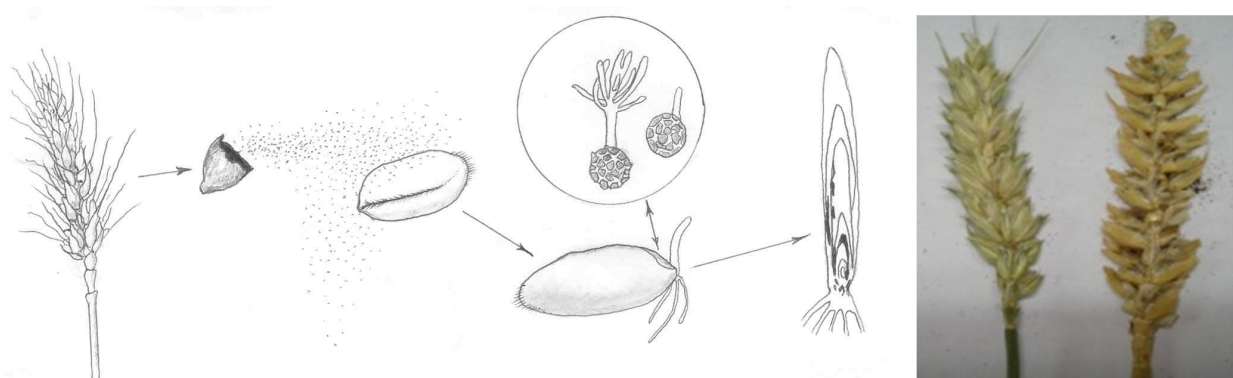


Рисунок 64 – Цикл развития возбудителя твердой головни пшеницы [ориг.]

Urocystis tritici Koern. – возбудитель стеблевой головни пшеницы. Поражаются стебель, листья, на которых образуются сероватые полосы. Ткань разрушается и появляется темная, черная масса телиоспор. Иногда поражается стержень, поэтому колос недоразвивается. Заражаются всходы при прорастании семян телиоспорами, которые сохранились в почве или на семенах (проростковый тип заражения). Телиоспоры стеблевой головни образуются в спорокучках с одной, двумя или тремя темнокоричневыми центральными спорами. Диаметр центральных спор $14-16 \times 12$ мкм, а нескольких светло-коричневых воздушных стерильных клеток – $7-10$ мкм в диаметре.

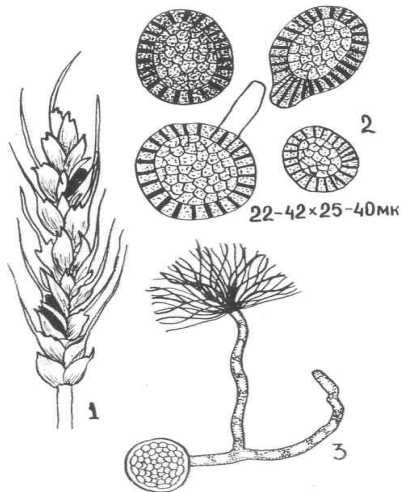


Рисунок 65 – Индийская головня пшеницы.
Neovossia indica:

1 – пораженный колос; 2 – телиоспоры [ориг.];
3 – прорастание телиоспор

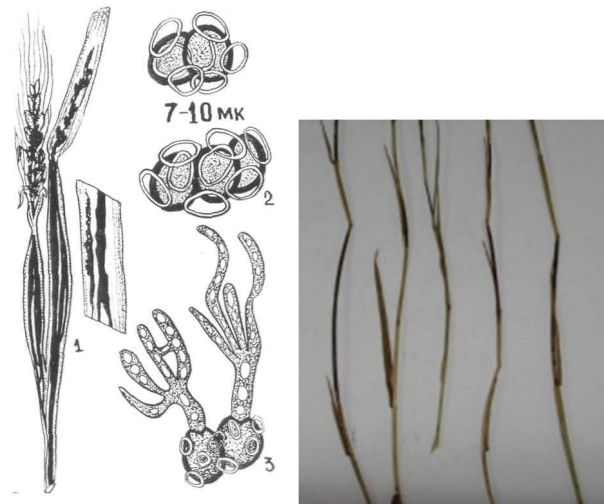


Рисунок 66 – Стеблевая головня пшеницы.
Urocystis tritici:

1 – пораженное растение; 2 – телиоспоры;
3 – телиоспоры с базидиями и базидиоспорами

Приготовление микологического препарата

Из сероватых полос и трещин на листовых влагалищах, стеблях выступает черная масса телиоспор гриба. Смоченной препаровальной иглой отбирается небольшое количество их и помещается в каплю воды на предметном стекле. При малом увеличении видны клубочки спор в виде спорокучек размером $14\text{--}35 \times 11\text{--}26$ мкм. Спорокучка состоит из 1–2, реже – 3–4 центральных темно-коричневых спор и периферических дугообразных клеток с желтовато-коричневой оболочкой.

Контрольные вопросы к теме

1. Дайте общую характеристику грибов класса Устомицеты, деление на порядки и семейства.
2. Расскажите о систематическом положении и биологических особенностях представителей семейства устилаговые.
3. Приведите примеры генеративного, проросткового и вегетативного типов развития возбудителей головни.
4. Дайте характеристику представителей семейства тиллециевые, их отличительные признаки.

ТЕМА 11. КЛАСС *TELIOMYCETES* (ТЕЛИОМИЦЕТЫ, РЖАВЧИННЫЕ)

План:

1) знакомство с видами поражения растений; 2) зарисовка внешнего вида пораженного растения, микроскопирование эций, урединий и телиоспор; 3) знакомство с циклами развития патогенов; 4) определение родов ржавчинных грибов.

Необходимый материал.

Возбудители ржавчины на различных растениях – горохе и люцерне, хлебных злаках, груше, малине.

Теоритический материал к заданию.

Это исключительно облигатные паразиты – биотрофы, которые поражают очень многие виды растений и вызывают заболевания под названием «ржавчина» из-за наличия каратиноподобного вещества в летних урединиоспорах. Тип болезни, вызываемый грибами класса – пустула. Особенностью ржавчинных грибов является *разнохозяйность*, то есть способность развиваться в одних стадиях – на одном, а в других стадиях – на другом виде растений. Если все стадии развития у грибов проходят на одном виде растений, то они называются *однохозяйными*, а если стадии развития происходят при смене растений – хозяев, то они называются *разнохозяйными*. Растения, на которых развивается *спермостадия* и *эциальная стадия (весенние)*, называют промежуточными, а на которых развивается *урединиостадия (летняя)*, *телиостадия (зимняя)* и *базидиальная (весенняя)* – основными.

У ржавчинных грибов имеются различные циклы развития (полный, неполный, необязательно полный), включающие несколько стадий развития и спороношений, последовательно сменяющих друг друга. Например, гриб с полным циклом развития имеет 5 типов спороношений:

– *Спермогоний* – мелкие кувшиновидные спороношения с мелкими спермациями (спермоспорами) внутри. Спермоспоры не заражают растения, но играют важную роль в половом процессе гриба.

– *Эциии* – крупные вместилища в виде корзиночек, бокальчиков, пузырьвидных вздутий с золотисто-желтой, оранжевой массой округлых эциоспор. Они заражают основное растение – хозяина.

– *Урединиоспоры* формируются в *урединиях (урединиопустулах)* и образуют несколько генераций.

– *Телиоспоры* образуются в телиях. Телиоспоры – покоящиеся споры.

– *Базидии с базидиоспорами* появляются при прорастании телиоспор. Базидиоспоры вызывают первичную инфекцию промежуточного растения.

В основу деления ржавчинных грибов на семейства и роды положены различия в строении телиоспор (рисунок 67).

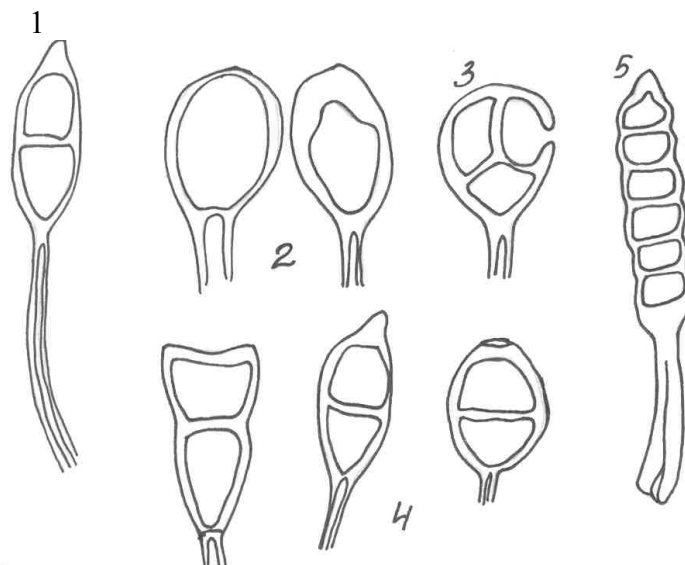


Рисунок 67 – Телиоспоры ржавчинных грибов различных родов:

1 – Гимноспорангиум (*Gymnosporangium*), 2 – Уромицес (*Uromyces*), 3 – Трифрагмидиум (*Triphragmidium*), 4 – Пукциния (*Puccinia*), 5 – Фрагмидиум (*Fragmidium*), по Головину, 2002 г. [13]

Если в цикле развития ржавчинных грибов присутствуют три стадии развития и 5 типов спороношений, то такой цикл называют *полным*.

Цикл развития, в котором отсутствуют те или иные стадии и спороношения, называют *неполным*.

Цикл развития, в котором при наличии промежуточного растения – хозяина патоген развивается по полному циклу, а при отсутствии его – по неполному, называется *необязательно полным*.

Существуют и *однохозяйные* грибы, у которых все стадии проходят, на одном растении (возбудитель ржавчины подсолнечника *Puccinia helianthi* Schw. и ржавчины свеклы *Uromyces betae* Zev. и др.).

Биологические особенности ржавчинных грибов, развивающихся по *полному циклу*.

«0» – весенняя нулевая стадия с образованием спермогониев со спермациями. При созревании спермогонии открываются устьищем и на поверхности пораженной ткани вместе с сахаристой, приятно пахнущей жидкостью появляются спермации (*спермоспоры*). Заражения растений спермоспоры не производят, но участвуют в половом процессе. Если насекомые переносят спермоспоры из одного спермогония (например, с биологическим знаком плюс) в другой (с биологическим знаком минус), то начинает осуществляться половой процесс, обеспечивающий биогенетическое разнообразие ржавчинных грибов. Спермации копулируют и образуется дикариотичный мицелий. Он пронизывает толщу листа и чаще на нижней стороне появляются *эци* с *эциоспорами*.

I – эциальная стадия. Это весенняя стадия спороношения гриба. Эциоспоры разносятся ветром, попадают на растения – хозяева, например, злаки, прорастают в дикариотичный мицелий, который развивается внутри тканей или в межклетниках (желтая ржавчина). Вскоре на мицелии образуются подушечки спор, выходящие из-под эпидермиса – *пустулы*. В них находятся урединиоспоры.

II – урединиостадия. Это летняя, наиболее вредоносная, стадия гриба. Урединиоспоры в течение сезона образуют несколько поколений, что приводит к массовому заражению растений. Формируются *урединии* – группа урединиоспор в округлых разрывах эпидермиса и кутикулы. На одном листе пшеницы, например, насчитывают до 100 урединий, в каждой из которых образуется 2–10 тысяч урединиоспор. В конце вегетации в этих же пустулах могут формироваться и телиоспоры.

III стадия – телиостадия. Телиоспоры – осенние и зимующие споры гриба. Они темноокрашенные, прочно сидят на ножке, покрыты плотной оболочкой. Назначение телиоспор – сохранение гриба в зимний период.

IV – базидиальная стадия. Весной, в результате прорастания телиоспор, образуются четырехклеточные базидии с одноклеточными базидиоспорами. Разлетаясь, базидиоспоры осуществляют первичное заражение растений-промежуточников. Базидиоспора с биологическим знаком «плюс» прорастет в мицелий, на котором образуется спермогоний со спермациями со знаком плюс, а базидиоспора «минус» дает начало спермогониям с минус спермациями.

Особенности строения телиоспор положены в основу деления порядка на два семейства: *Melampsoraceae* и *Pucciniaceae*.

Задание 1. Семейство *Pucciniaceae* (пукциНИЕВЫЕ)

У грибов семейства пукциНИЕВЫЕ телии (телиопустулы) закладываются под эпидермисом. Телиоспоры образуются на ножках и не соединены между собой.

Телиоспоры одиночные, состоят из одной, двух или нескольких клеток. Для изучения интерес представляют фитопатогенные грибы из родов *Uromyces* (уромицес), *Puccinia* (пукциния), *Gymnosporangium* (гимноспорангиум), *Tranzschelia* (траншелия) и *Phragmidium* (фрагмидиум.)

Род *Uromyces* (уромицес) – телиоспоры одноклеточные, одиночные с длинной ножкой, порошачие. Вызывают ржавчинные заболевания бобовых культур. На листьях и стеблях крупные, светло-коричневые урединии. Позже на листьях и стеблях появляются темно-коричневые телии (**tellia**). Эции развиваются на видах молочая, например, у возбудителя ржавчины гороха – *Uromyces pisi* (Pers.) Schrot. Гриб *U. phaseoli* (Pers) Wint. – возбудитель ржавчины фасоли – не имеет промежуточника, хотя и развивается по полному циклу (однохозяйный вид).

Приготовление микологического препарата

Для приготовления микологического препарата на пораженной ткани листа выбираются наиболее выраженные пустулы ржавчины. Смоченной препаративной иглой или лезвием бритвы снимается споровая масса с коричневых урединий или черных телий. В урединиях образуются бледно-желтые, одноклеточные, округлые с шипиками, 21–25 мкм в диаметре летние споры. При микроскопировании телий видны одиночные, с толстой оболочкой, одноклеточные, коричневые телиоспоры на ножке (зимующая стадия). Размер телиоспор – 20–21×14–22 мкм (рисунок 68).



Рисунок 68 – Ржавчина гороха, *Uromyces pisi*:

1 – пораженное растение гороха; 2 – эциальная стадия на молочае; 3 – телиоспоры; 4 – урединиоспоры; 5 – ржавчина люцерны, *U. striatus* [ориг.]

Род *Puccinia* – пукциния. К роду относятся различные вредоносные виды.

P. graminis Pers. – возбудитель линейной или стеблевой ржавчины злаковых культур. Поражаются стебли, листовые влагалища, ости, реже – стержень колоса, на которых в течение вегетации появляются параллельными рядами коричневые урединии. Летние урединии (урединиопустулы с урединиоспорами) ржаво – бурые, продолговатые, линейные. Урединиоспоры продолговатые, эллиптические, одноклеточные. Оболочка их желтая, шиповатая. К концу вегетации пшеницы на стеблях образуются параллельно расположенные черные порошащие продолговатые телии (телиопустулы с телиоспорами). Часто они образуются в опустевших урединиопустулах (урединиях). Промежуточное растение – барбарис и магония (рисунок 69). Урединиоспоры эллиптические, одноклеточные, с желтой, шиповатой оболочкой размером 20–42×14–22 мкм. Телиоспоры двуклеточные. Цикл развития стеблевой ржавчины представлен на рисунке 69.

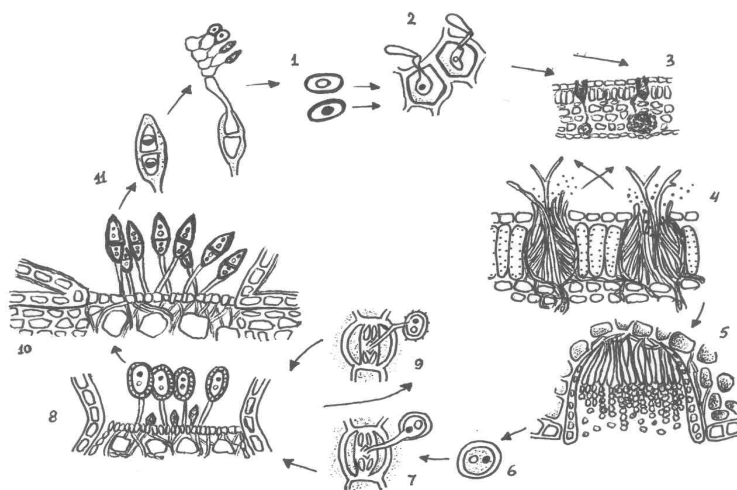


Рисунок 69 – Цикл развития стеблевой ржавчины пшеницы:

1 – фрагмобазидия с базидиоспорами; 2 – внедрение мицелия в клетки барбариса; 3, 4 – спермогонии; 5 – эций; 6 – эциоспоры; 7 – внедрение эциоспор в устьице листа пшеницы; 8 – урединия; 9 – внедрение урединиоспоры в устьице листа пшеницы; 10 – телия; 11 – телиоспора (Д. Шпаар, 2003)

Puccinia recondita Rob. et Desm. f. *tritici* Erikss. (sin *P. triticina* Erikss.) – возбудитель бурой листовой ржавчины пшеницы. Поражает листья и листовые влагалища, на которых бурые пустулы (урединии) располагаются беспорядочно (рисунок 70). Вокруг урединий – хлоротичные, некротические пятна.



Рисунок 70 – Бурая листовая ржавчина, *P. recondita*: внешний вид пораженного листа пшеницы [ориг.]

Урединиоспоры шаровидные, размером 17–29×47–23 мкм. На пораженных листьях появляются и черные телии, с двуклеточными, темно-коричневыми, булавовидными телиоспорами. Размеры телиоспор находятся в пределах 32–49×14–22 мкм. Гриб имеет два промежуточных растения-хозяина: в европейской части России – василистник, в Сибири – лещица. Василистник потерял свое значение, как промежуточный и не заражается базидиоспорами *P. recondita*. В Сибири возбудитель развивается по полному циклу с промежуточником – лещица, а в европейской части России – по необязательно полному.

Приготовление микологического препарата

Микологические препараты с возбудителями стеблевой, бурой листовой, желтой ржавчины ржи, корончатой ржавчины овса, линейной или стеблевой ржавчины пшеницы, ржавчины малины, розы, можжевельника, яблони и сливы готовят по той же методике, что и препарат с линейной или стеблевой

ржавчиной пшеницы. При рассмотрении с помощью микроскопа перечисленных препаратов следует обращать внимание на морфологические особенности и размеры уредино- и телиоспор, указанных при описании соответствующих возбудителей ржавчины.

Puccinia dispersa Erikss et Henn. – возбудитель бурой листовой ржавчины ржи. Одноклеточные урединоспоры бурой листовой ржавчины, размером 20–28×17–22 мкм, имеют шиповатую оболочку бурого цвета и содержат жировые включения в виде капелек оранжевого цвета. Телиоспоры двуклеточные, булавовидные с короткой бесцветной ножкой. Верхняя клетка телиоспоры округлая со скошенной утолщенной верхней стенкой. Размер их 35–60×12–22 мкм. Промежуточный хозяин – растения из семейства бурачниковые: воловик и кривоцвет полевой. Цикл развития полный.

P. coronifera Kleb. – возбудитель корончатой ржавчины овса. Гриб поражает листья, влагалища и реже соломинку, на которых появляются беспорядочно разбросанные оранжевые округлые уредиинии. Урединоспоры желтые, шаровидные одноклеточные, 20–30 мкм в диаметре, шиповатые. Позже вокруг уредииний образуются черные двуклеточные телиоспоры в телиях, прикрытых эпидермисом пораженной ткани растения. Промежуточный хозяин – крушина слабительная. У возбудителя корончатой ржавчины овса полный жизненный цикл развития.

P. striiformis West. – возбудитель желтой ржавчины пшеницы, промежуточный хозяин неизвестен. На растениях пшеницы развиваются уредино- и телиопустулы. Пустулы появляются на листьях, влагалищах, колосоножках, остях, колосковых чешуях и на выступающих частях зерна. На пораженных органах растений появляются лимонно-желтые продольные полосы в виде пунктирных линий из уредииний. Позже на пораженной ткани появляются темно-бурые, покрытые эпидермисом телиопустулы.

Ярко-желтые урединоспоры одноклеточные, шаровидные, шиповатые, 15–20 мкм в диаметре. Телиоспоры двуклеточные с короткой бесцветной ножкой, продолговатые, бурые, размером 30–57×15–24 мкм. Жизненный цикл развития гриба неполный.

У вида *P. coronifera* Kleb. промежуточный хозяин обязателен в цикле развития, а у видов *P. recndita* Rob. *P. dispersa* Eriks. необязателен. Без промежуточника возможно развитие и *P. graminis* Pers. У бурой ржавчины пшеницы и ржи, стеблевой ржавчины злаковых жизненный цикл осуществляется с преобладанием урединостадии. Осенью и в теплые снежные зимы на всходах озимых растений, падалице, диких многолетних злаках сохраняется не только урединомицелий этих грибов, но частично и урединоспоры. Весной на перезимовавшем мицелии формируются уредиинии и урединоспоры, которые заражают новые злаковые растения.

У грибов рода фрагмидиум (*Phragmidium* Karst.) телиоспоры многоклеточные на длинных ножках, расширенных у основания. Большинство видов однохозяйные с полным циклом развития, паразитируют на растениях семейства Розановые: *P. rubi-idaei* Karst., возбудитель ржавчины малины и *P. disciphlorum* Jams. – ржавчины роз.

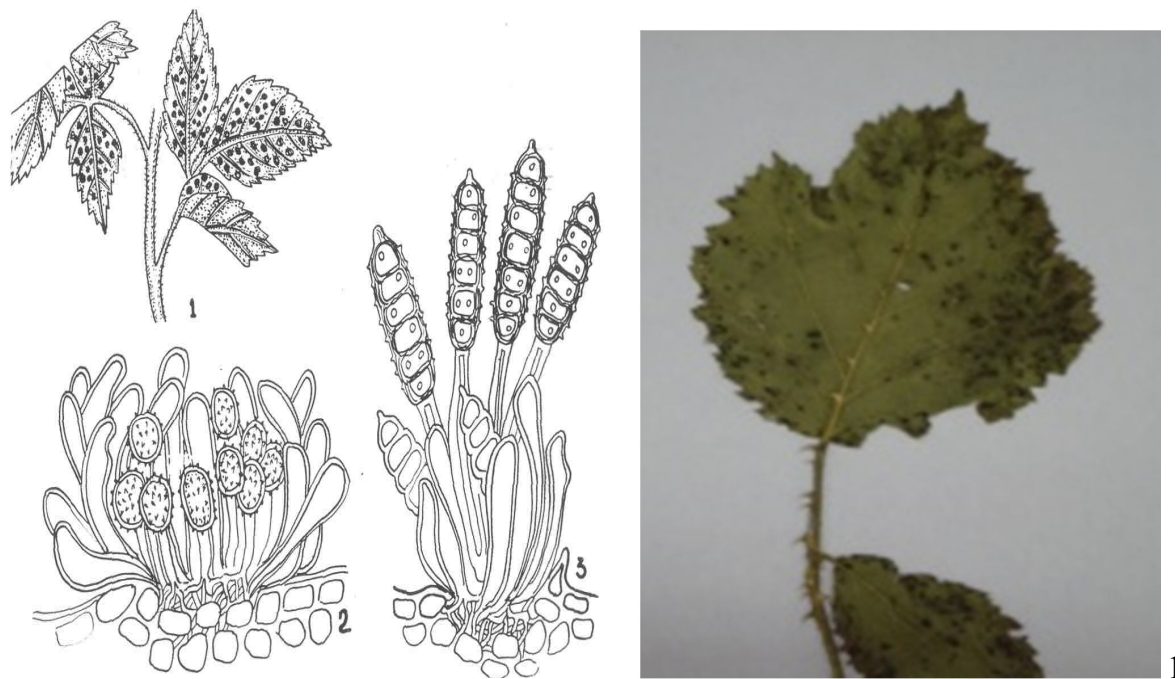


Рисунок 71 – Ржавчина малины, *Phragmidium rubi-idaei*:

1 – пораженные листья [ориг.]; 2 – урединия; 3 – телия (однохозяйный паразит)

P. rubi-idaei Karst., возбудитель ржавчины малины, поражает листья, на верхней стороне которых появляются желто-оранжевые эции. Затем на нижних сторонах листьев образуются мелкие, ржаво-бурые урединии с урединиоспорами. Урединиоспоры одноклеточные, округлые, желто-оранжевые, шиповатые. Размер их 15–28×13–18 мкм. К середине лета на нижней стороне листьев образуются темные телии. Телиоспоры темно-бурые, с толстой гладкой оболочкой, с 6–10 перегородками. Размер их 50–140×20–35 мкм.

Виды рода гимноспорангиум (*Gymnosporangium* Mart.) имеют телиоспоры на длинных ножках, намного превышающих длину споры. Телиоспоры погружены в слизистую массу. Телиостадия развивается на можжевельнике. Урединиоспоры *отсутствуют*. Телиоспоры формируются весной, а эции с эциоспорами – летом. Осенью эциоспоры заражают можжевельник, и в его коре развивается многолетний мицелий – зимующая стадия гриба. Инкубационный период длится до двух лет. Базидиоспоры заражают листья растений семейства Розановые (рисунок 72).

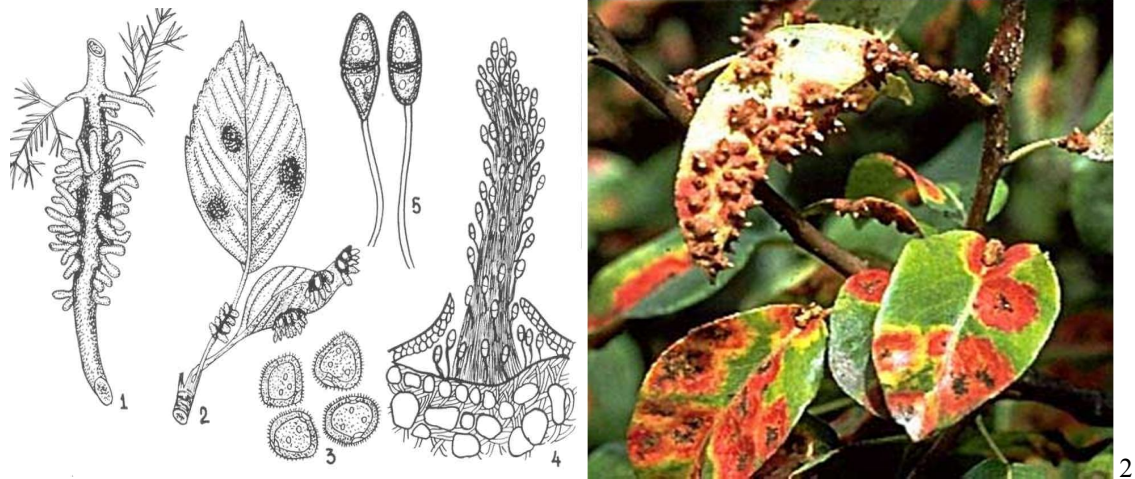


Рисунок 72 – Ржавчина груши, *Gymnosporangium tremelloides*:

1 – телиостадия на можжевельнике; 2 – эции на листьях груши [ориг.]; 3 – эциоспоры; 4 – столбик из телиоспор на можжевельнике; 5 – телиоспоры

Gymnosporangium tremelloides Hartig – возбудитель ржавчины яблони, *G. sabinae* (Diskd.) Wiut. – возбудитель ржавчины груши. Телиостадия развивается на можжевельнике, эциостадия – на груше. Телиоспоры образуются на длинных ножках. Ножки крупные, значительно длиннее спор. Телиоспоры двуклеточные с разновеликими клетками.

Род *Tranzschelia* Diet. (траншелия) – телиоспоры бурые, двуклеточные с бородавчатой оболочкой и перетяжкой в центре. *T. pruni-spinosae* (Pers.) Diet. – возбудитель ржавчины сливы развивается по полному циклу (рисунок 73).

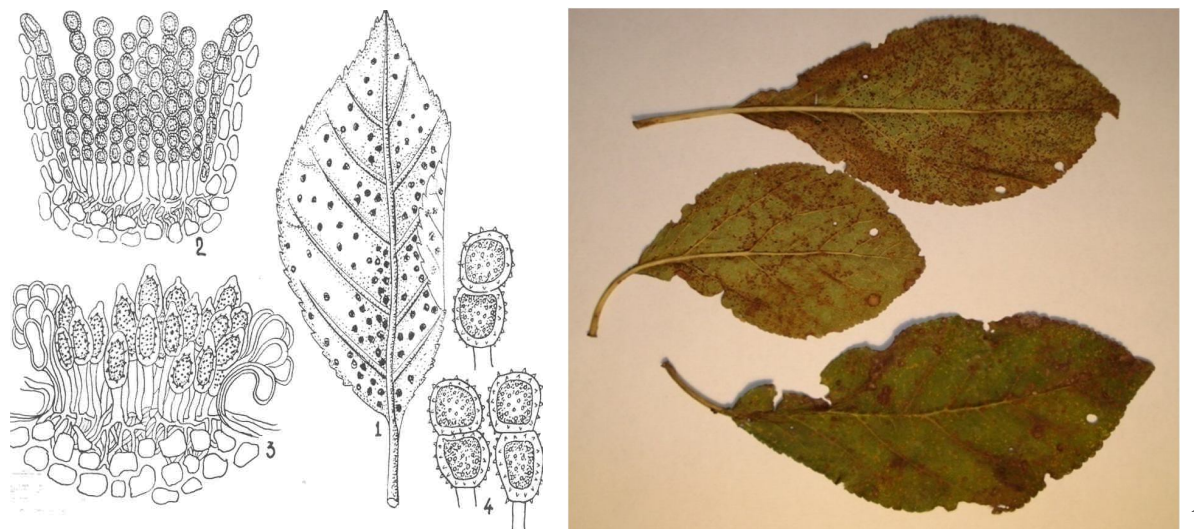


Рисунок 73 – Ржавчина сливы, *Tranzschelia pruni-spinosae*:

1 – пораженные листья; 2 – эциоспоры на ветренице; 3 – урединия с урединиоспорами; 4 – телиоспоры [ориг.]

Эции образуются на видах ветрениц. Эциоспоры заражают листья сливы, на которых образуются бурые урединиопустулы. Эти пустулы поражают нижнюю сторону листьев сливы, абрикоса, чернослива, персика и миндаля. На листьях косточковых образуются телии. В них формируются бурые, двухклеточные телиоспоры с ростковыми порами и толстой бородавчатой оболочкой. Пораженные ржавчиной листья засыхают и опадают.

Семейство *Melampsoraceae* (мелампсоровые)

Эномически вредоносным является гриб рода *Melampsora*. Его телиоспоры, как и у большинства представителей семейства, одноклеточные, сросшиеся друг с другом в виде плоских корочек под эпидермисом.

Род *Melampsora lini* Desm. (мелампсора) – возбудитель ржавчины льна, однохозяйный патоген с полным циклом развития. Поражаются все надземные органы растений. На всходах и взрослых растениях формируются мелкие ржаво-оранжевые пустулы. При старении тканей на стеблях, плодоножках и коробочках образуются продолговатые, плотные глянцево-черные коростинки телий. Весной на растениях льна под кутикулой образуются плоские спермогонии и эции, в которых цепочками располагаются одноклеточные эциоспоры (рисунок 74). Они заражают листья и часть стеблей льна, где образуются ржаво-оранжевые урединии с урединиоспорами. Через разрывы эпидермиса обнажаются оранжевые одноклеточные, шиповатые урединиоспоры размером 16–25×13–20 мкм. Затем под эпидермисом образуются черные, глянцевые, одноклеточные телиоспоры, сросшиеся друг с другом боковыми стенками. Размер спор 30–60×10–20 мкм. Зимуют телиоспоры, на них весной вырастают базидии с базидиоспорами. Базидиоспоры заражают всходы льна с образованием эциальной стадии.

M. pinitorqua A. Braun. – возбудитель ржавчины древесных пород. У гриба полный жизненный цикл развития. Урединии и телии образуются на листьях тополя и осины. Урединиоспоры гриба бурые одноклеточные. Телии с телиоспорами в конце лета поражают верхнюю сторону листьев тополя в виде черных коростинки по всей поверхности. В этой стадии гриб зимует на опавших листьях. Телиоспоры одноклеточные, темно-окрашенные, сросшиеся друг с другом боковыми стенками. Они образуют плоскую корочку под эпидермисом листьев. Весной споры прорастают в базидии с базидиоспорами, которые заражают сосну, где образуются эции с эциоспорами. Эции на сосне вызывают искривление молодых побегов («сосновый вертун»).

Приготовление микологического препарата

Пораженные листья льна или тополя предварительно замачиваются на два часа в теплой воде. Затем делается поперечный срез через черные коростинки телий. На срезе при малом увеличении видны одноклеточные телиоспоры, расположенные слоем под эпидермисом. Они бурые, продолговатые, одноклеточные, сросшиеся боками, без ножек.

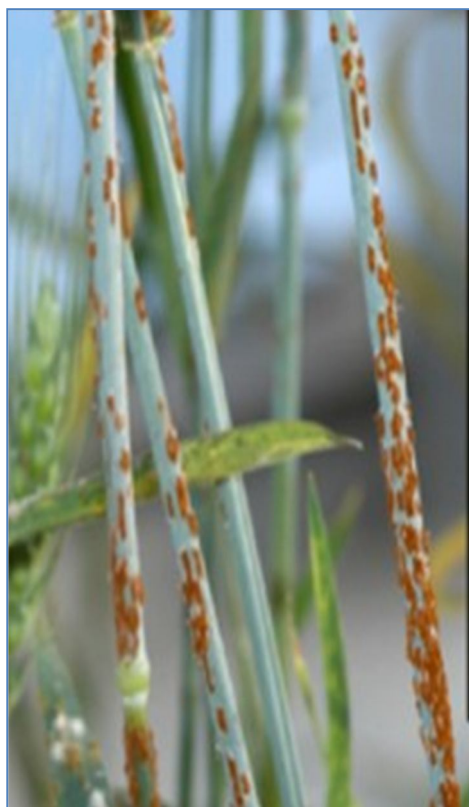
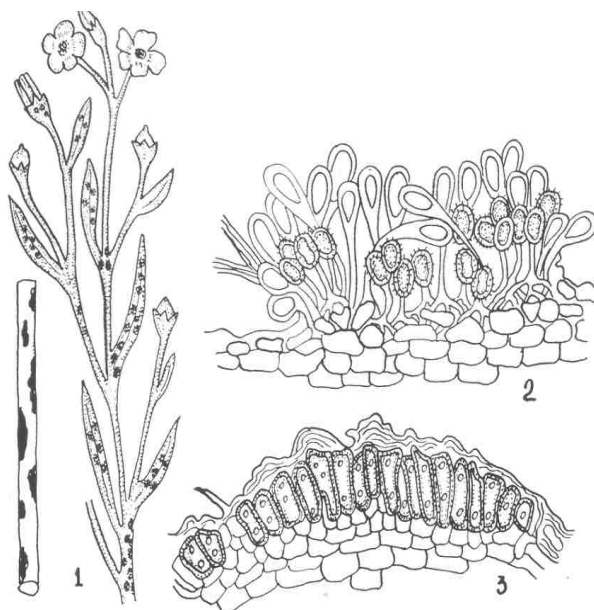


Рисунок 74 – Ржавчина льна, *Melampsora lini*:

1 – пораженные растения; 2 – урединиопустулы; 3 – телиоспоры (однохозяйный патоген) [ориг.]

Род *Cronartium* – телиоспоры, срастаясь боками, образуют колонку. Основные представители рода имеют полный цикл развития.

C. ribicola Dietr. – возбудитель столбчатой ржавчины смородины. На верхней стороне листьев образуются хлоротичные пятна, а на нижней – оранжевые урединиопустулы. Позже на опустошенных урединиях образуются коричневые, роговидные выросты телий (рисунок 75).

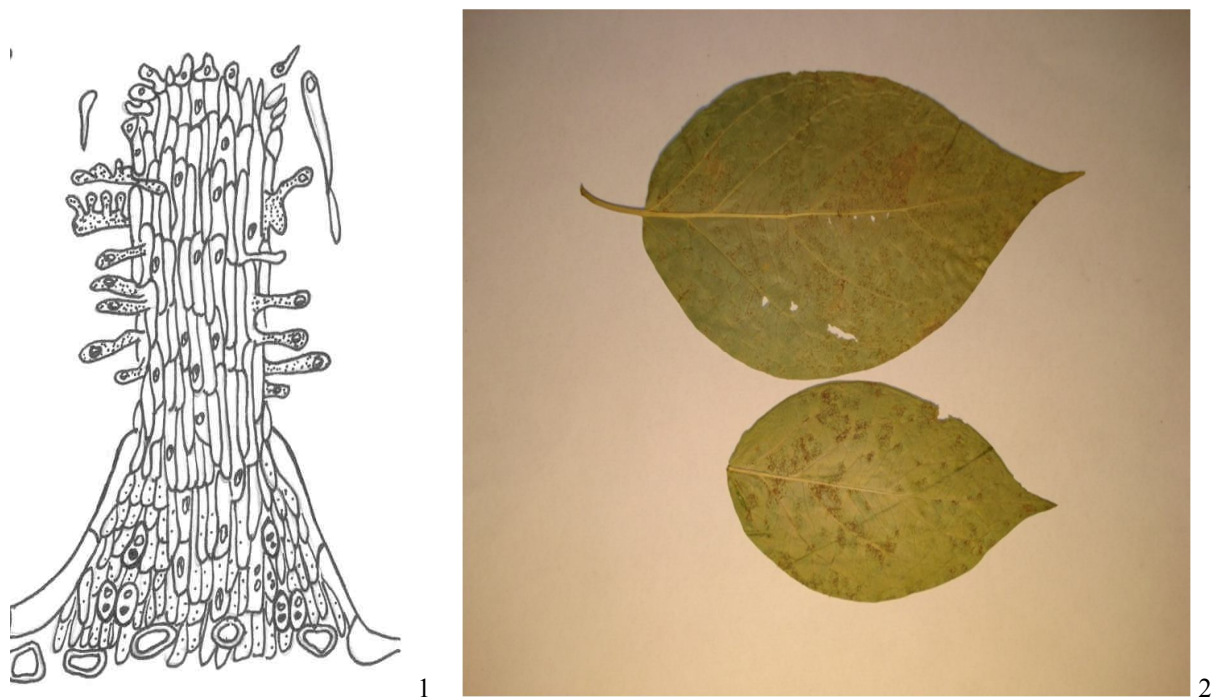


Рисунок 75 – Столбчатая ржавчина, *Cronartium*:

1 – прорастание телиоспор; 2 – пораженные листья колдун – травы [ориг.]

Роговидные выросты состоят из светлобуроватых одноклеточных, продолговатых, размером $20-60 \times 11-16$ мкм телиоспор.

Промежуточник – сибирский кедр и веймутова сосна, на которых образуется эциальная стадия. Урединиоспоры эллиптические, желтые с темной оболочкой, одноклеточные. Размер их $21-25 \times 13-18$ мкм.

Контрольные вопросы к теме

1. Назовите основные принципы систематики грибов класса Телиомицеты.

2. Расскажите о биологических особенностях возбудителей ржавчины различных сельскохозяйственных культур.

3. Приведите примеры представителей и основных стадий развития ржавчинных грибов с полным, не обязательно полным и неполным циклами развития.

4. Дайте биологическую характеристику грибов семейств пукциНИЕВЫЕ и МЕЛАМПСОРОВЫЕ.

ТЕМА 12. ОТДЕЛ DEUTEROMYCOTA (FUNGI IMPERFECTI, MITOSPORIUS FUNGI) – ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ (НЕСОВЕРШЕННЫЕ ИЛИ МИТОСПОРОВЫЕ ГРИБЫ)

План:

1) знакомство с типами поражения растений, вызываемыми грибами классов гифомицеты, целомицеты и мицелиальные; 2) изучение морфологических особенностей этих грибов; 3) определение родов; 4) приготовление препаратов и микроскопирование; 5) зарисовка микроструктур грибов.

Необходимый материал.

Плодовая гниль, парша яблони, макроспориоз картофеля, перца, фузариоз початков кукурузы и колоса злаковых; антракноз смородины, малины, винограда, тыквенных культур; бурая пятнистость грецкого ореха; фомоз свеклы, аскохитоз гороха, септориоз листьев груши, томатов; черная ножка капусты, черная парша картофеля, угольная гниль кукурузы.

Теоретический материал к заданию.

Отдел объединяет 25000 видов грибов. Это условная группа грибов без определенного таксономического статуса. В отдел отнесены высшие грибы, полностью утратившие способность образовывать телеоморфы, или виды, обычно развивающиеся в анаморфной стадии, но в определенных условиях, образующих телеоморфы.

Формально отдел должен включать только анаморфные грибы, а грибы, образующие телеоморфы, должны быть отнесены в отделы *Ascomycota* и *Vasidiomycota*. Однако, митоспоровые грибы полифилетичны и могут образовывать только свой формальный таксон. Для сравнения: аско- и базидиомицеты согласно молекулярно-генетическим исследованиям обладают монофилией и могут быть только монофилетичной группой. Поэтому, некоторые из видов числятся в классе несовершенных грибов, так как анаморфная стадия у них играет ведущую роль, а телеоморфная встречается редко или не имеет значения в развитии патогена и вызываемого им заболевания. Так как у грибов отдела размножение происходит путем образования конидий митотическим делением, то их относят к группе митоспоровых грибов. В настоящее время, согласно генно-молекулярной систематике, большое число видов, ранее входивших в группу несовершенных, относятся к аско- и базидиоспоровым грибам. «Однако полную интеграцию дейтеромицетов в филогенетически ориентированную систему грибов и поныне можно считать делом далекого будущего» (Белякова Г. А., Дьяков Ю. Т., Тарасов К. Л., 2006).

Отдел *Deuteromycota* объединяет грибы с многоклеточным, экзогенным или эндогенным, всегда гаплоидным мицелием. Митоспоровые широко распространены в природе и имеют большое значение в практической деятельности человека. Одни обитают как сапротрофы в почве, на растительных остатках и участвуют в процессах разложения органического вещества. Некоторые представители класса образуют антибиотики. Большинство видов паразитируют на растениях, вызывая различные типы болезней: гнили корней, корнеплодов, клубней, плодов и овощей, различные пятнистости, увядание, язвы.

Большинство митоспоровых или несовершенных грибов размножаются при помощи конидий, которые развиваются на многоклеточных, реже одноклеточных конидиеносцах – специальных выростах (*конидиомах*) на мицелии. По типу конидиального спороношения митоспоровые грибы делятся на два класса: *Hyphomycetes* и *Coelomycetes*. Третий класс (*Agonomycetes*) включает виды, в цикле развития которых имеются лишь мицелий и склероции.

В отделе имеются грибы, конидиеносцы которых вырастают группами на мицелии и образуют коремии, спородохии и ложа. У других видов конидии формируются в споровместилищах – пикнидах. Деление отдела на классы, порядки, семейства и роды основано на особенностях строения органов бесполого размножения и расположения конидий, наличия пикнид, лож, перегородок в конидиях, особенностях строения септ и т. д. У остальных представителей отдела, не отвечающих этим требованиям, деления класса на более мелкие таксоны не происходит, у них конидиальное спороношение отсутствует и класс делится на роды и виды.

В настоящее время существуют принципиально различные подходы к построению систематики дейтеромицетов, поэтому таксоны этих грибов принято называть формальными: *формальный* отдел, *формальный* класс, *формальный* порядок, *формальное* семейство и *формальный* род.

Согласно молекулярно-генетической классификации несовершенные или митоспоровые грибы включают три формальных класса (таблица 5, стр. 161): *Hyphomycetes* (Гифомицеты), *Coelomycetes* (Целомицеты) и *Agonomycetes* (Мицелиальные или Стерильные мицелии).

Формальный класс *Hyphomycetes* (Гифомицеты)

План:

1) знакомство с типами поражения растений, вызываемыми грибами класса Гифомицеты; 2) изучение морфологических особенностей этих грибов; 3) определение родов; 4) приготовление препаратов и микроскопирование.

Необходимый материал.

Плодовая гниль яблони; парша семечковых; полосатая пятнистость ячменя; макроспориоз картофеля, перца; фузариоз початков кукурузы, колоса злаковых.

Теоретический материал к заданию.

В состав класса входит большая часть несовершенных грибов. Они широко распространены в природе и часто вызывают массовые заболевания растений, порчу кормов, продуктов питания, лакокрасочных покрытий старинных произведений искусств, топлива реактивных двигателей и т. д. Они играют и большую положительную роль. Почвообитающие грибы, например, осуществляют процесс минерализации органических остатков, так как имеют набор ферментов (целлюлазу, гемицеллюлазу, лигниназу), способных разрушать клетчатку. Грибы рода *Penicillium*, *Aspergillus*, *Trichoderma* и другие продуцируют антибиотики, проявляют антагонистические и гиперпаразитические свойства. Антибиотики, продуцируемые грибами, широко применяются в медицине и сельском хозяйстве. В борьбе с фитопатогенами используют чистые культуры грибов–антагонистов и гиперпаразитов.

Мицелий у гифомицетов септированный, хорошо развитый. Размножение осуществляется, в основном, конидиями. Конидиеносцы с конидиями развиваются прямо на мицелии и выходят на поверхность субстрата одиночно или пучками. Такие спороношения имеют вид порошащего налета. Гифомицеты отличаются большим разнообразием формы, строения, окраски конидиом (особых спорообразующих органов, состоящих из конидиеносцев с конидиями). Трофические группы – сапротрофы и паразитные грибы.

В зависимости от особенности строения, окраски и расположения конидиеносцев с конидиями на грибнице формальный класс *Hyphomycetes* (Гифомицеты) делится на порядки и семейства.

Формальный порядок *Hyphomycetales* (Гифомицеты).

Грибы формального порядка *Hyphomycetales* имеют наибольшее практическое значение в классе *Hyphomycetes*. Они чаще образуют пятнистости и гнили. В отличие от расплывчатых пятен, вызываемых низшими ооспоровыми грибами, гифальные вызывают пятна с окаймлениями. Центральная часть пятна светлее периферической, на пятнах образуется темно- или светлоокрашенный налет мицелия со спороношением.

Конидиальное спороношение гифомицетов развивается непосредственно на грибнице или на мицелиальных стромах, которые часто выступают на поверхность субстрата. Конидиеносцы могут быть короткие или длинные, простые или разветвленные; конидии бывают одноклеточными или многоклеточными, овальными, эллипсоидными, бесцветными или окрашенными, нитевидной или другой формы. По этим признакам гифомицеты подразделяют на формальные семейства: *Moniliaceae*, *Tuberculariaceae*, *Dematiaceae*.

Задание 1. Формальное семейство *Moniliaceae* (монилиевые)

Характерной особенностью грибов семейства является наличие бесцветного мицелия, конидиеносцев и конидий. К монилиевым относятся также грибы, у которых конидии могут быть окрашены, но мицелий и конидиеносцы бесцветные. К таким представителям относится, например, *Aspergillus niger* V Tiegh. – конидиеносцы булавовидно-вздутые на вершине с радиально расположенными стеригмами. На стеригмах образуются цепочки темноокрашенных, почти черных конидий. *A. niger* – возбудитель черной плесени на семенах, растительных остатках.

Род *Monilia* Pers. – мицелий эндогенный и выступает на поверхность пораженных тканей в виде плотных пучков (подушечек) гиф. Гифы могут распадаться на оидии, формирующиеся в цепочки. Это конидиальная стадия гриба. При созревании цепочка распадается на отдельные конидии, которые разносятся ветром и вызывают монилиоз или плодовую гниль семечковых – *M. fructigena* Pers. (рисунок 76). Другой представитель рода (*M. cinerea* Bon.) является возбудителем серой гнили косточковых. Весной он вызывает побурение и засыхание цветков, завязей, молодых листьев, отмирание плодовых веток и однолетних побегов. Во влажную погоду на пораженных тканях появляются пепельно-серые подушечки спороношения гриба.



Рисунок 76 – Монилиоз косточковых, *Monilia cinerea*:

1, 2 – пораженные части растения [ориг.]; 3 – спороношение гриба; 4 – цепочка конидий

Приготовление микологического препарата

С плода, пораженного плодовой гнилью, снимается препаровальной иглой подушечка спороношения *M. fructigena* Pers. и помещается в каплю воды на предметном стекле. Подушечку спороношения необходимо мацерировать и рассматривать с помощью микроскопа тонкий слой микроструктур гриба. При большом, 90-кратном или большем увеличении, в поле зрения видны светлые, одноклеточные, яйцевидной формы конидии и древовидный конидиеносец.

Род *Botrytis* Machel. – возбудитель серой гнили плодов, семян, сеянцев многих сельскохозяйственных культур (полегание), пятнистости листьев на некоторых цитрусовых. Пораженная ткань покрывается серым войлочным налетом из грибницы и конидиального, оливкового цвета спороношения (рисунок 77). Конидии светлые, одноклеточные, эллипсоидные. Конидиеносцы древовидно-разветвленные, веточки на концах закругленные с короткими зубчиками. Наиболее вредоносным является вид *B. cinerea* Pers. et Fr., вызывающий серую гниль (ботритиоз) ягод земляники, винограда, плодов и овощей.

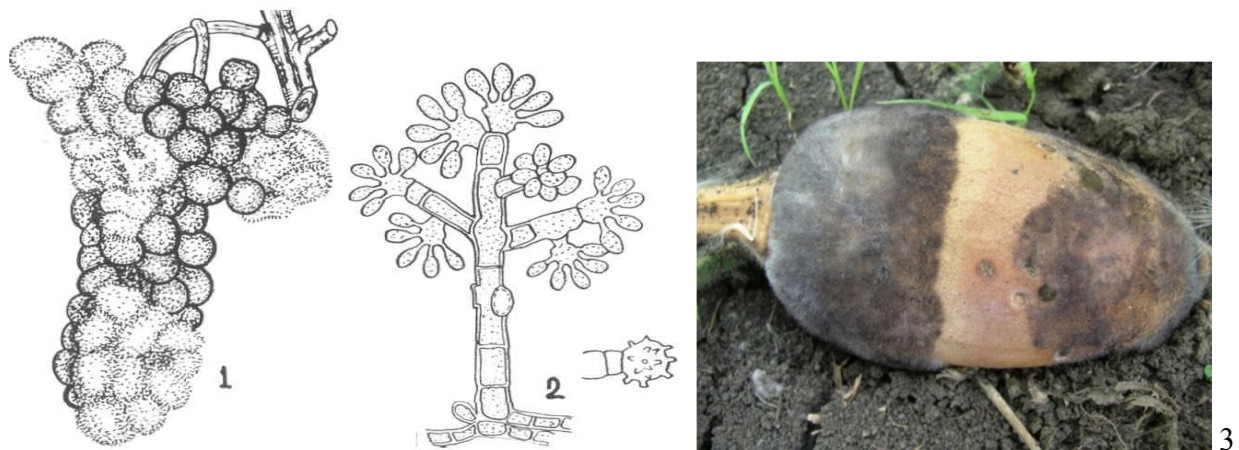


Рисунок 77 – Серая гниль грозди винограда, *Botrytis cinerea*:

1 – пораженная гроздь винограда; 2 – конидиеносец и конидии; 3 – серая гниль тыквы [ориг.]

Приготовление микологического препарата

Препаровальной иглой снимается серый войлочный налет гриба. При большом увеличении хорошо видна развитая многоклеточная грибница, древовидно – разветвленные конидиеносцы с дымчатыми одноклеточными конидиями размером $9 - 12 \times 6,5 - 10$ мкм. Приготовление микологических препаратов с экзогенным мицелием грибов родов *Oidium* Link, *Penicillium* Link, *Aspergillus* Link, *Verticillium* Kleb., *Trichoderma*(Tode) Harz. осуществляется с помощью препаровальной иглы. Просмотр микроструктур грибов производится сначала на малом увеличении микроскопа, а затем – на большом. Микроструктуры анаморф описаны при характеристике этих родов.

Род *Oidium* – мицелий экзогенный, образует хорошо развитый налет, на поверхности которого формируются конидии. Они светлые, одноклеточные, в цепочках на слабо развитых конидиеносцах. Виды рода *Oidium* являются конидиальными стадиями грибов *Sphaerotheca*, *Podosphaera* из класса *Euascomycetes*.

Oidium moniliodes Lk. – возбудитель мучнистой росы злаков (сумчатая стадия – *Blumeria graminis*). На листьях, стеблях и реже на колосьях образуется сначала белый, при старении – буреющий мучнисторосьяной налет грибницы. Анаморфа гриба представлена одноклеточными, вытянутыми конидиеносцами, на которых вырастают одноклеточные, бесцветные, бочковидные конидии, размером 25–30×8–10 мкм.

Oidium tuckeri Berk. – конидиальная стадия возбудителя оидиума, или мучнистой росы винограда (сумчатая стадия – *Uncinula necator*). На листьях, побегах и ягодах пепельно-серый налет грибницы и конидиального спороношения. Конидии одноклеточные, бесцветные, бочковидные конидии, размером 25–30×8–10 мкм.

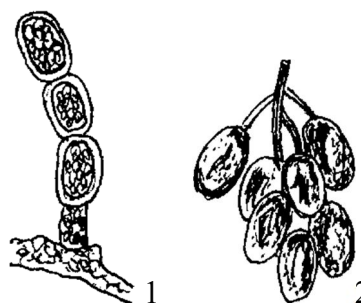


Рисунок 78 – Оидиум винограда, род *Oidium*:

1 – конидиеносец с цепочкой конидий;
2 – пораженные ягоды

Род *Penicillium* – возбудитель плесени, почвообитающий гриб.

Мицелий хорошо развитый, бесцветный, многоклеточный, ветвящийся. Конидиеносцы гриба в верхней части образуют кисточки различной сложности («кистевик»). Конидии формируются в цепочках на стеригмах с удлиненными фиалидами. Иногда конидиеносцы объединяются в пучках – коремиях. В колониях многих пенициллов образуются микросклероции. *P. italicum* Link вызывает горькую, голубую гниль плодов цитрусовых. На пораженных плодах образуется голубая плесень, вызывающая образование мягкой гнили с плотным налетом гриба и узкой белой каймой вокруг.

P. glaucum Fr. – возбудитель плесневения зерна и семян зерновых культур, приводящий к гибели всходов и снижению густоты стояния растений в поле. На пораженных тканях образуется зелено-сизый налет мицелия с кистевидными конидиеносцами. На вершине конидиеносцев верхушечные веточки из метул несут цепочки мелких, округлых, бесцветных конидий диаметром 2–4 мкм, (рисунок 79).

Род *Aspergillus* Fr. – обычная леечная плесень, сапротроф. Почвообитающий гриб образует плесневый мицелий чаще голубовато-зеленого цвета на семенах, плодах и корнях растений. Мицелий многоклеточный, ветвистый, с многоядерными клетками, пронизывающий субстрат. Конидиеносцы бес-

цветные, реже желтые или коричневые. Верхняя часть конидиеносца округлая, напоминающая форму пузыря. На пузыревидной головке конидиеносца размещаются флажковидные фиалиды, из узкого горлышка которых выходят одноклеточные, в цепочку конидии, (рисунок 80).

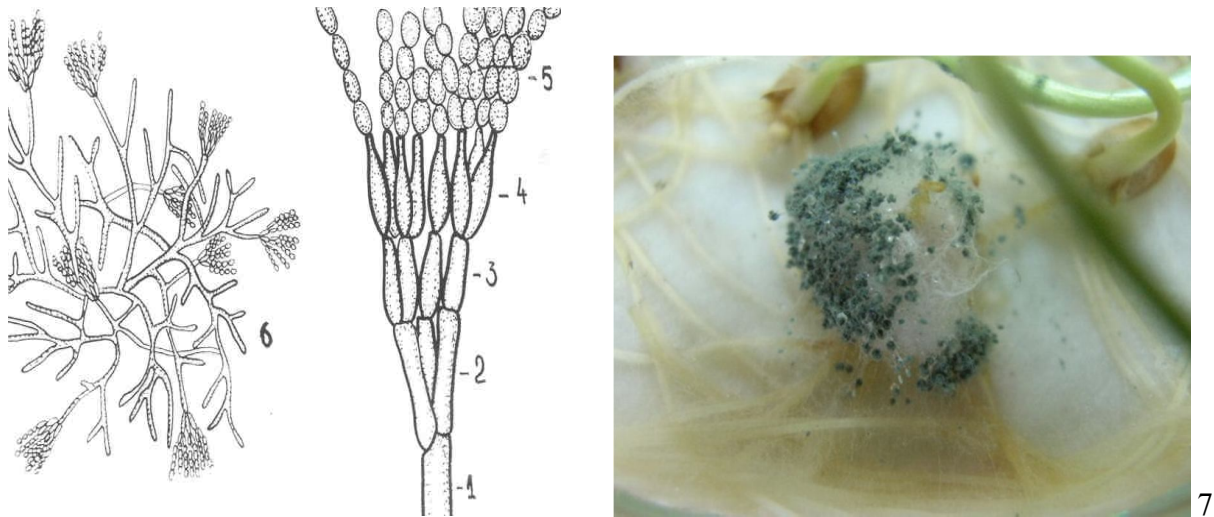


Рисунок 79 – Пенициллиум, *Penicillium glaucum*:

1 – конидиеносец; 2 – веточки – рами; 3 – метулы; 4 – фиалиды; 5 – конидии; 6 – колонии гриба; 7 – плесневение семян пшеницы [ориг.]

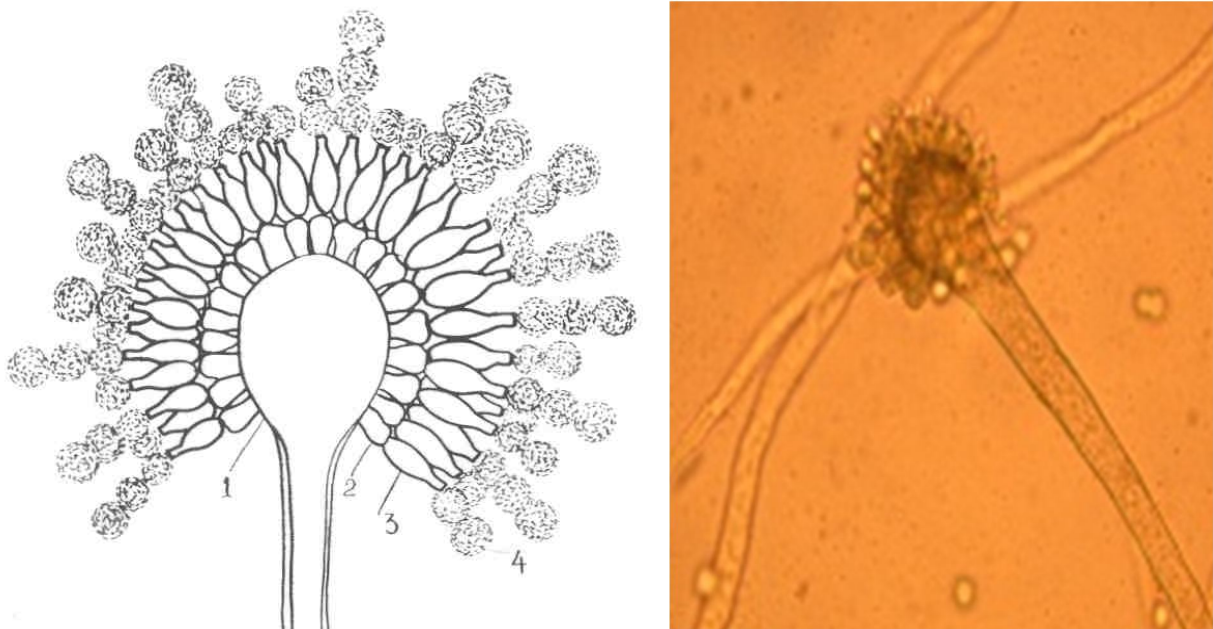


Рисунок 80 – Аспергилл, род *Aspergillus*:

1 – верхушечное вздутие конидиеносца; 2 – стеригмы первого порядка; 3 – стеригмы второго ряда; 4 – конидии

На вершине цепочки располагаются более крупные, зрелые, округлые, одноклеточные конидии. При созревании конидии отваливаются, разносятся ветром и в оптимальных условиях образуют мицелий, заражающий растения.

Род *Verticillium*, многие представители которого по трофическим связям относятся к факультативным паразитам.

Verticillium albo-atrum Reink et Berth. – возбудитель трахеомикозного увядания картофеля. Пораженное растение картофеля, сначала привядает, на дольках листа желтеют края, переходящие в светло-бурые пятка с ярко-желтой каймой. Листья засыхают, опадают или свисают по стеблю вниз. На черешках и листьях образуется темно-серый налет грибницы. На срезе стебля и корня хорошо заметны пучки потемневших сосудов. На сером мицелии образуются мутовчатые, разветвленные конидиеносцы, длиной 100 – 800 мкм. На веточках образуются бесцветные, одноклеточные яйцевидно-продолговатые конидии, часто с одной перегородкой. Они бесцветные, размером 6–12×3 мкм. Гриб образует мелкие, почти черные хламидоспоры, которые сохраняются в почве или вместе с грибницей – на пожнивных остатках.



Рисунок 81 – Вертициллез косточковых, род *Verticillium*:

1 – пораженные веточки; 2 – конидиеносцы и конидии; 3 – микросклероции; 4 – вертициллезное увядание перца [ориг.]

Род *Trichoderma* – гриб обладает гиперпаразитическими свойствами, подавляет развитие многих микроорганизмов, в том числе фитопатогенов. Некоторые представители обладают способностью прямого паразитирования на них, выделять ферменты и антибиотики, успешно конкурировать за субстрат.

Виды триходермы подавляют развитие преимущественно почвообитающих фитопатогенов из родов *Fusarium*, *Pythium*, *Alternaria*, *Botrytis*, *Verticillium*.

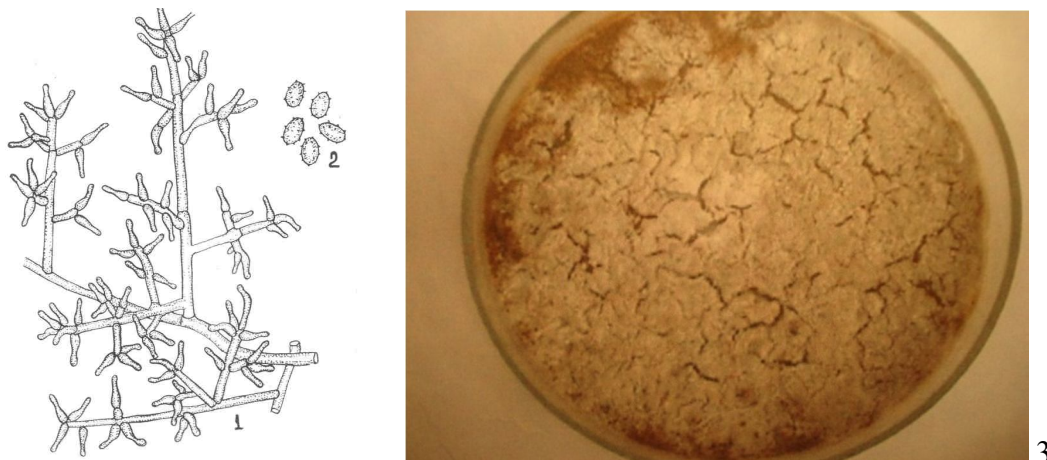


Рисунок 81 – *Trichoderma viride*:

1 – конидиеносцы; 2 – конидии; 3 – чистая культура *T. viride* [ориг.]

Trichoderma viride (lignorum) Pers. – мицелий хорошо развитый, многоклеточный, сначала белый, затем зеленый с желтыми участками. Конидиеносцы разветвленные, септированные. Фиалиды 8–14×2–3 мкм. Конидии мелкошиповатые, 3,5–4,5 мкм. Хламидоспоры размером до 14 мкм, (рисунок 81).

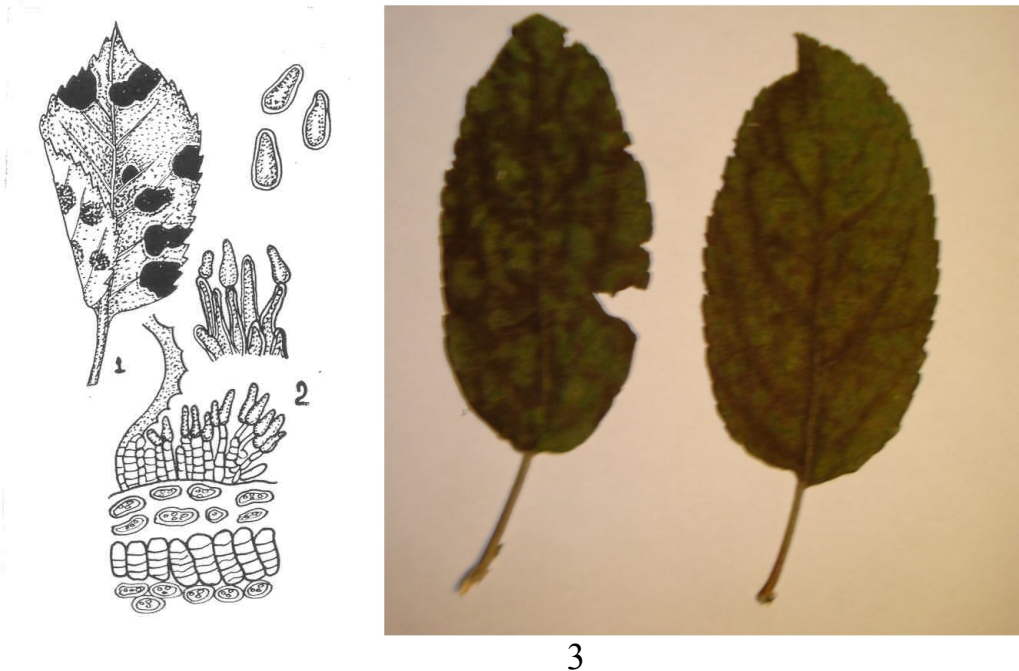
Задание 2. Формальное семейство *Dematiaceae* (дематиациевые)

Характерной особенностью грибов семейства является темно-окрашенный мицелий, конидиеносцы и конидии оливковой, коричневой, бурой, черной окраски. Исключением являются виды рода церкоспора (*Cercospora*), конидии которых могут быть почти бесцветными, но мицелий, конидиеносцы остаются темного цвета. В состав семейства входят фитопатогенные виды, вызывающие опасные болезни растений.

Род *Fusicladium* – фузикладиум. Грибница оливкового цвета, распространяется под кутикулой. Конидиеносцы и конидии окрашенные. Конидии вначале одноклеточные, затем двуклеточные, яйцевидные, грушевидные. Конидиеносцы короткие, с одной, двумя перегородками.

F. dendriticum Fukl . – вызывает паршу на листьях, плодах и побегах яблони. Гриб является анаморфой сумчатой стадии гриба – *Venturia inaequalis* Wint. и вызывает летнее заражение яблони (рисунок 82). Чаще поражается верхняя сторона листьев с образованием округлых буроватых пятен с зе-

леновато-оливковым бархатистым налетом спороношения. На плодах парша проявляется в виде пятен с узкой каймой, темно-оливковым бархатистым налетом. Под пятнами ткань плода пробковеет, поэтому в местах поражения появляются трещины.



3

Рисунок 82 – Парша яблони, *Fusicladium dendriticum*: 1 и 3 – листья, пораженные паршой; 2 – конидиальное спороношение (телеоморфа – *Venturia inaequalis*) [ориг.]

Мицелий у гриба эндогенный, лучистый, оливковый, развивающийся под кутикулой. Конидиеносцы бурые, короткие, к вершине сужающиеся. На вершине конидиеносцев располагаются грушевидные или булавовидные, желтовато-зеленые, одноклеточные или с одной перегородкой конидии, размером 20–30×6–9 мкм,

Приготовление микологического препарата

Препарат готовится с использованием молодых листьев яблони с хорошо выраженными признаками парши. Оливковый бархатистый налет берется иглой или лезвием и рассматривается при малом увеличении. Конидиеносцы короткие прямые или в верхней части изогнутые. Конидии темноокрашенные, обратногрушевидные, чаще с одной перегородкой, сначала светлые, а более зрелые – темные.

Род *Macrosporium* Fries. – конидии темноокрашенные, булавовидные, с длинным придатком, с 7–13 поперечными и 1–3 продольными перегородками. *M. solani* Ell. et Mart. вызывает бурую концентрическую пятнистость или макро

спориоз картофеля, томатов, перца, баклажан (рисунок 83). На листьях концентрические, крупные, округлые коричневые пятна с едва заметным черным налетом. На плодах появляются сначала вдавленные пятна с черным барха-

тистым налетом спороношения. Грибница располагается в тканях растения, а на поверхности появляются конидиеносцы с конидиями.



Рисунок 83 – Макроспориоз картофеля, *Macrosporium solani*.

1 – пораженные лист и клубень; 2 – конидии; 3 – макроспориоз перца [ориг.]

Приготовление микологического препарата

Микологический препарат лучше готовить из черного налета спороношения на плодах перца сладкого. При малом увеличении микроскопа видны темно-окрашенные, крупные, продолговатые, булавовидные с несколькими продольными и поперечными перегородками конидии. Морфологически конидии гриба рода *Macrosporium* мало чем отличаются от конидий рода *Alternaria*, но у последних конидии располагаются в крупную цепочку.

Род *Alternaria* Sacc. – встречается на листьях здоровых растений в качестве эпифитов. Эпифитная микрофлора – микроорганизмы, развивающиеся на поверхности растений. Семена поражает альтернария, как факультативный паразит, вызывая «черный зародыш». Конидии у гриба располагаются цепочкой. Они крупные, оливково-бурые, булавовидной формы с 3–8 продольными и 7–10 поперечными перегородками (рисунок 84). Конидиеносцы простые, короткие, темноокрашенные, собраны в пучки или одиночные. *A. brassicae* Sacc. – возбудитель черной пятнистости или альтернариоза капусты.

Род *Cercospora*. Представители рода – фитопатогены, вызывающие пятнистости на листьях, черешках, стеблях. Мицелий у грибов этого рода окрашенный, располагается в межклеточном пространстве пораженных тканей. *C.beticola* Sacc – возбудитель церкоспороза сахарной и столовой свеклы. Наносит большой ущерб урожаю и сахаристости корнеплодов. На пораженных листьях – округлые светло-бурые с красно-бурой каймой, мелкие пятна (размером 2–3 мм в диаметре). На стеблях высадков – продолговатые, вдавленные пятна со спороношением.

Конидиеносцы оливковые или коричневые, коленчато-изогнутые, сначала одиночные, а позже – в виде пучков. Конидии светло-окрашенные или

почти бесцветные. Они веретеновидные или игловидные, удлинненные с 3–5 перегородками (рисунок 85).



Рисунок 84 – Возбудитель «черного зародыша», *Alternaria tenuis* Sacc:

1 – конидии; 2 – пораженные семена пшеницы альтернарией [ориг.]



Рисунок 85 – Церкоспороз сахарной свеклы, *Cercospora beticola*:

1 – пораженный лист [ориг.]; 2 – конидиеносцы, 3 – конидии

Cladosporium – грибы рода являются факультативными паразитами.

Cladosporium fulvum Link. – возбудитель бурой пятнистости томатов. Образует обильную, поверхностную темно-окрашенную грибницу с толстостенными клетками. Она вызывают чернь на citrusовых, листьях хмеля и растениях других культур, особенно при массовой колонизации растений тлей. На выделениях насекомых хорошо развиваются грибы этого рода, образуя многоклеточный мицелий с пучками конидиеносцев. В покрытых темной грибницей листьях снижается интенсивность ассимиляции, срок созревания

сокращается и растения преждевременно усыхают. Конидиеносцы темно-оливковые или бурые с цилиндрическими, округлыми конидиями. Конидии, размером 12–28×6–7 мкм, оливковые или грязно-коричневые с 1–4 перегородками (рисунок 86).



Рисунок 86 – Бурая пятнистость томата, *Cladosporium fulvum*:

1 – пораженный лист; 2 – конидиеносцы; 3 – конидии; 4 – пораженный колос пшеницы [ориг.]

Clasterosporium – летняя стадия возбудителя клястероспориоза косточковых плодовых культур, в особенности персика, вишни и черешни.

C. carpophilum Aderh. – вызывает клястероспориоз. Поражаются листья, молодые побеги, почки, плоды. На листьях появляется округлые (2–5 мм) светло-коричневые пятна с красно-бурой или малиновой каймой. Пятна выпадают и на листьях остаются отверстия с красно-бурой каймой.

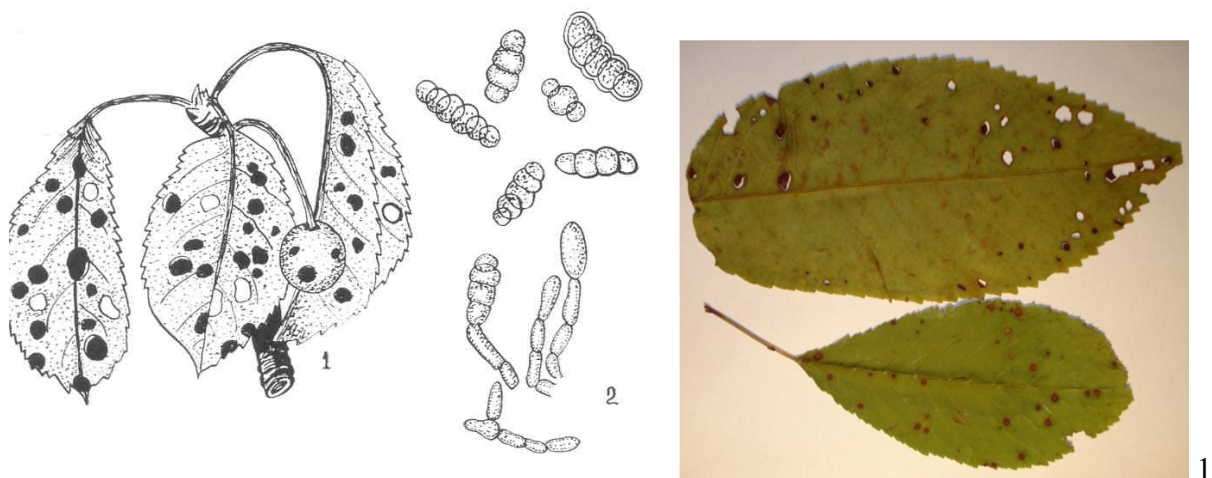


Рисунок 87 – Клястероспориоз косточковых культур, *Clasterosporium carpophilum*:

1 – пораженные листья и плоды; 2 – конидиальное спороношение [ориг.]

На побегах, почках образуются оранжево-красные пятна с более светлым центром. Пятна трескаются и из них выделяется светло-желтого или черно-бурого цвета камедь, застывающая на побегах. На плодах – мелкие пурпуровые вдавленные, иногда выпадающие язвочки. Камедь вытекает из таких пятен – язвочек, и плоды становятся однобокими. На нижней стороне листьев появляется конидиальное спороношение. Зимует патоген на пораженных органах деревьев грибницей и конидиями. Последние хорошо сохраняются под покровом камеди.

Приготовление микологического препарата

Для препарирования используются пораженные листья черешни. С нижней стороны листьев лезвием снимается конидиальное спороношение. При малом увеличении микроскопа видны короткие, коленчатые, желто-бурые конидиеносцы. Конидии удлиненно яйцевидные, с одной – семью перегородками сначала бесцветные, а затем желто-бурые. Размер их 23–65×10–18 мкм.

Задание 3. Формальное семейство *Tuberculariaceae* (туберкуляриевые)

У грибов этого семейства конидиальное спороношение представлено выступающими из субстрата и поверхностно развивающимися подушечками – спородохиями, пионнотами и коремиями. Коремии формируются в виде высокого венчика. Они студенистые, восковидные, мягкие, ярко-окрашенные. Конидии имеют разную окраску, форму и строение. Выступающие из субстрата спородохии, пионноты и коремии образуются на спорогенных гифах исключительно экзогенно. Трофические группы таких грибов – сапротрофы и паразитные грибы. Наиболее вредоносные патогены относятся к родам фузариум – *Fusarium* Link – и туберкулярия – *Tubercularia* Tod.

Род *Tubercularia* – возбудитель усыхания и отмирания побегов смородины, вишни, березы. На пораженных ветвях яркие, красные конидиальные подушечки, выступающие через разрывы коры. Конидии одноклеточные, светлые, яйцевидно – цилиндрические. Конидиеносцы простые.

Fusarium Link. – грибы рода по трофическим связям относятся к факультативным паразитам. Они могут образовывать макро- и микроконидии. Макроконидии обычно серповидной формы, образуются на простых или разветвленных конидиеносцах, собранных в спородохии или пионноты.

F. oxysporum Schl. вызывает фузариозное увядание и корневые гнили многих культур – озимой пшеницы, ячменя, кукурузы, риса, сои, хлопчатни-

ка, гороха, арбузов, капусты и других. На молодых растениях риса, например, поражаются корешки, корневая шейка, колеоптиле, на которых образуются бурые пятна, охватывающие пораженные органы. Начинается загнивание ткани в виде сухой гнили. Желтеют и засыхают листья, а при сильном поражении наступает гибель растений. У взрослых растений отмечается пустозерность, усыхание метелки и низкорослость растений. Во влажных условиях на пораженных органах появляется грибница пленчато-паутинистая, розово-карминного, иногда белого цвета. Микроконидии гриба одно- или двухклеточные, овальные. Макроконидии веретеновидно-серповидные с 3–5 перегородками. Хламидоспоры шаровидные, гладкие не окрашенные, располагаются в виде цепочки. Микросклероции патогена сначала белые, а затем черно-бурые. Из перезимовавших склероциев развивается грибница с микроконидиями, реже – макроконидиями.



Рисунок 88 – Род *Tubercularia vulgaris* – возбудитель усыхания ветвей лиственных пород:

1 – разрез через конидиальную строму; 2 – конидиеносцы и конидии (сумчатая стадия *Nectria cinnabarina*); 3 – пораженные ветви лиственных пород [ориг.]

Fusarium graminearum Schw. вызывает экономически вредоносные заболевания, такие как фузариоз колоса пшеницы и фузариоз початков кукурузы. Патоген может также поражать корни всходов, стебли и листья пшеницы, ячменя, ржи, метелки риса. На пораженных колосьях белеют колосковые чешуи, а затем на основании или на самих чешуйках, стержне колоса образуется розовый или оранжево-красный налет мицелия и спороношения. Зерно становится шуплым сморщенным, теряет блеск и иногда приобретает розовый оттенок. Семена не прорастают или дают слабые всходы. Пораженное зерно злаковых содержит вомитоксины гриба, вызывающие отравление и падеж молодняка птиц, свиней, крупного рогатого скота, а также отравление человека («пьяный хлеб»). Грибница у патогена хорошо развитая, многоклеточная (рисунок 89).

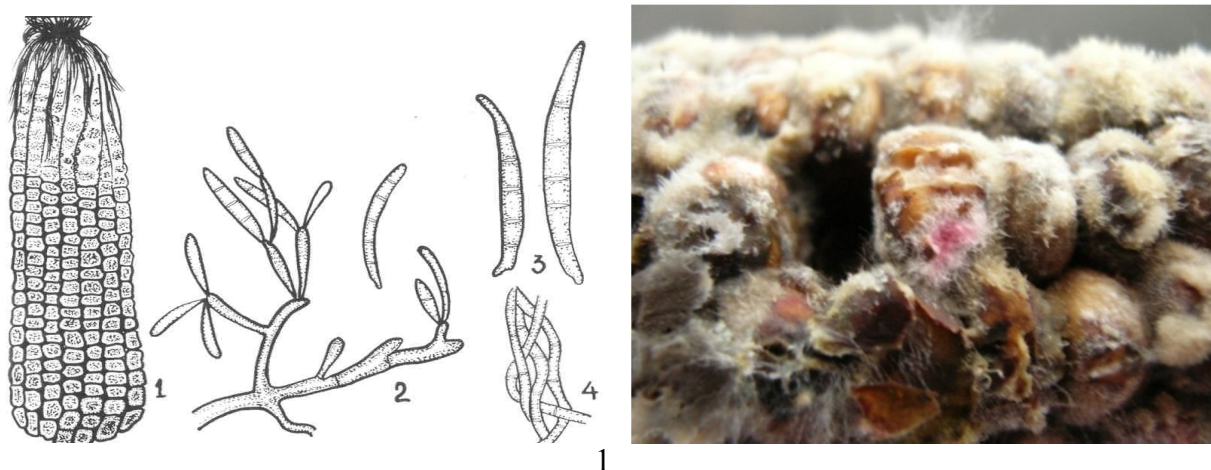


Рисунок 89 – Фузариоз початков кукурузы. *F. graminearum*:

1 – пораженный початок [ориг.]; 2 – конидиеносец с конидиями; 3 – конидии; 4 – грибница из стромы

Приготовление микологического препарата

Для препарата используются колосья пшеницы, у которых видны розовые или оранжево-красные подушечки мицелия и спороношения гриба *F. graminearum*. При малом увеличении микроскопа видна рыхлая бесцветная, многоклеточная грибница и два типа конидиального спороношения: макро- и микроконидии. Микроконидии – одноклеточные, бесцветные, чуть согнутые. Макроконидии крупные веретеновидные, серповидные, суженные к концам, с ножкой, 3–5 перегородками, бесцветные. Размер макроконидий – 28–72×3–6 мкм. Окраска спороношений в массе – бело-розовая, охряная или пурпурно-красная.

ТЕМА 13. ФОРМАЛЬНЫЙ КЛАСС *COELOMYCETES* (ЦЕЛОМИЦЕТЫ)

План:

1) знакомство с типами поражения растений, вызываемых грибами формального класса целомицеты; 2) изучение морфологических особенностей этих грибов; 3) определение родов; 4) приготовление препаратов и микроскопирование.

Необходимый материал.

Антракноз смородины, малины, винограда, тыквенных культур; бурая пятнистость грецкого ореха; фомоз свеклы; аскохитоз гороха; септориоз листьев груши, томатов.

Теоретический материал к заданию.

Размножение грибов класса осуществляется конидиями. Однако конидии с конидиеносцами образуются не на мицелии, а в особых спорообразующих органах – конидиомах. Простейшая конидиома представляет собой вертикально растущую специализированную гифу мицелия, отчленяющую конидии (характерна для грибов формального класса *Hyphomycetes* – гифомицеты). Эволюция конидиом шла по пути усложнения ветвления конидиеносцев. Они стали мутовчатыми, дихотомически разветвленными, симподиальными и т. д. В результате на одном конидиеносце формируется большое количество конидий. С усложнением строения конидиеносцев шла их агрегация. Появились конидиомы типа коремий, спородохий (характерные для грибов формального семейства *Tuberculariaceae* – туберкуляриевые) и лож, пикнид (грибы формального класса *Coelomycetes* – Целомицеты).

Особенности строения конидий и конидиом были положены в основу классификации целомицетов. Термин «целомицеты» означает, что конидиальное спороношение формируется внутри полости, образованной гифами гриба, тканями растения – хозяина, либо комбинацией этих структур (Кутафьева, 2003).

В класс входят два формальных порядка: *Melanconiales* и *Sphaeropsidales*.

Порядок *Melanconiales* (Меланкониевые)

У грибов порядка меланкониевые конидиеносцы собраны вместе на основании, имеющем вид бугорка, подушечки или диска. Это спороношение называют *ложем*. Оно обычно погружено в субстрат, а сверху прикрыто ку-

тикулой, эпидермисом или перидермой растения – хозяина. После созревания конидий прикрытие разрывается и конидии в слизи выступают наружу. Ложа со спороношением имеют вид язвы на поверхности пораженной ткани. Меланкониевые вызывают пятнистости и антракнозы с глубокими язвами на плодах, ветвях и стеблях. Часто ветви и стебли ломаются в местах поражения грибами.

Задание 1. Формальное семейство *Melanconiaceae* (меланкониевые)

В семействе объединены однородные по морфологическим, биологическим свойствам грибы, вызывающие однотипные заболевания под названием *антракнозы*. Анаморфы их представлены конидиями на коротких конидиеносцах в специальных конидиальных ложах. Они выступают на поверхность субстрата в виде плоских или выпуклых подушечек. Ложе их имеет щетинки или они отсутствуют. Наиболее интересные с точки зрения фитопатологии виды представлены в следующих родах.

Colletotrichum, род коллетотрихум. Представители рода вызывают *антракнозы* тыквенных, льна, фасоли, томатов и других культур.

C. lagenarium (Pass) Ell. et Hal. вызывает антракноз тыквенных культур (рисунок 90). На листьях, плодах, кожице арбузов пятна округлые, расплывчатые, желтоватые или буроватые. На пластинках листа пятна крупные, часто располагаются по краям листовой пластинки, засыхают, пораженная ткань частично выпадает и появляются отверстия. На стеблях пятна буро-желтые, или светло-коричневые, вдавленные, продолговатые.

На плодах они углубляются и превращаются в язвы коричневого цвета с розоватыми спорокучками внутри. Позднее язвы темнеют из-за образующихся микросклероциев. Конидиеносцы у грибов этого рода короткие, расположены скученно, по краям конидиального ложа находятся темные щетинки. Конидии одноклеточные, бесцветные эллиптической, серповидной, цилиндрической формы размером 11,5–20×3,5–6,5 мкм.

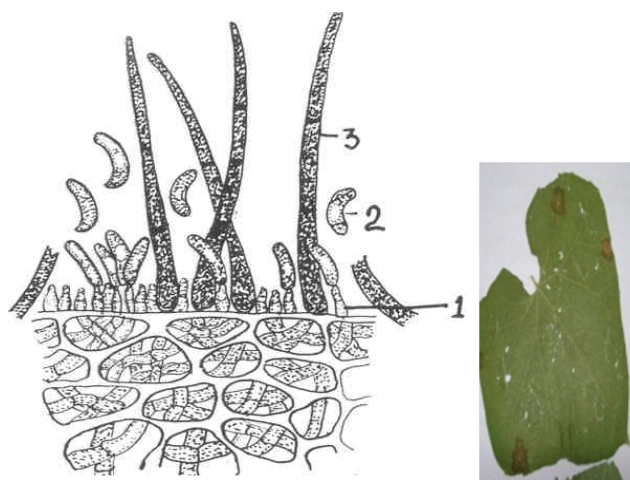


Рисунок 90 – *Colletotrichum lagenarium* – возбудитель антракноза тыквенных культур:

1 – спороложе; 2 – конидии; 3 – щетинки

Приготовление микологического препарата

Для приготовления препарата используют пораженную кору арбуза с язвочками. Препаровальной иглой или лезвием снимается кусочек пораженной ткани из язвочки со спороношением гриба. Конидиеносцы с конидиями и ложе патогена видны при малом увеличении микроскопа. Конидии бесцветные, продолговатые одноклеточные. Характерный признак лож гриба – бурые щетинки с утолщениями к основанию и заостренными верхними концами.

Gloeosporium, род глеоспориум. Виды рода вызывают антракнозы смородины, малины, винограда и других культур.

G. ampelophagum Sacc. (sin *Sphaceloma ampelinum* dBy) – возбудитель антракноза винограда (рисунок 91). Грибница сначала бесцветная, позже буреющая, располагающаяся в межклетниках растений. На эпидермисе пораженной ткани образуются мелкие сероватые подушечки – ложа с конидиеносцами, конидиями. Конидии яйцевидные, светлые, одноклеточные, продолговатые, размером 3–5×2,5–3,5 мкм. Короткие конидиеносцы образуются в сероватых подушечках-ложках без щетинок. В ложках содержится слизь. При выпадении осадков слизь набухает и с капельками дождя или росы конидии разносятся на другие растения.



Рисунок 91 – Антракноз винограда, *Gloeosporium ampelophagum*:

1 – пораженные ягоды, лист, побег; 2 – споролоче; 3 – конидии; 4 – пораженная лоза [ориг.]

Приготовление микологического препарата

Готовится микологический препарат из листьев смородины, имеющих угловатые коричневые пятна с беловатыми подушечками конидиального

спороношения (*Gloeosporium ribis* Mont. et Desm.). Лезвием бритвы или скальпеля делается поперечный срез через пятна с подушечками. В каплю воды на предметном стекле помещают поперечный разрез. При малом увеличении видны короткие бесцветные конидиеносцы и мелкие, одноклеточные, изогнутые конидии. В ложках гриба отсутствуют щетинки.

Marssonina, род марссонина. У грибов этого рода образуются черные подушечки – конидиальные ложа гриба. Конидии светлые, двуклеточные. Верхняя клетка конидии клювовидно-заостренная, слегка изогнутая, нижняя – цилиндрическая.

M. potentillae (Desm) Magn. f. *fragaria* (Lib.) Ohl. – возбудитель бурой пятнистости листьев земляники. Поражаются листья, на которых образуются угловатые крупные пурпуровые, а затем буреющие пятна. На верхней стороне листа образуются черные подушечки – конидиальные ложа, часто прикрытые эпидермисом. Конидии бесцветные двуклеточные с клиновидно-заостренной, изогнутой верхней клеткой и цилиндрической нижней, напоминающей «садовый нож».



Рисунок 92 – Бурая пятнистость земляники, *Marssonina potentillae*:

1 – пораженные листья; 2 – споро ложе; 3 – конидии (сумчатая стадия *Fabraea fragariae*) [ориг.]

M. juglandis Magn. – возбудитель бурой пятнистости листьев грецкого ореха. Под эпидермисом листа образуется конидиальное ложе из сплетения грибницы – строма с конидиеносцами и конидиями.

Приготовление микологического препарата

Препарат готовится из листьев земляники, пораженных красновато-бурыми пятнами. Главная особенность приготовления препарата – разрез

тканей пятна через черные подушечки – ложа со спороношением. Конидии рассматриваются при большом увеличении. Размер конидий 16–28×5–7 мкм.

Формальный порядок *Sphaeropsidales* (Сферопсидные или Пикнидиальные)

У представителей этого порядка конидии образуются в пикнидах, которые имеют шаровидную или грушевидную форму. Конидии в пикнидах погружены в слизь и выходят наружу при ее набухании. Деление сферопсидных грибов на семейства происходит в зависимости от внешнего вида пикнид, их формы, цвета, консистенции и прочих особенностей, а на роды – от анатомо-морфологического строения пикнид и конидий. Типы болезней, вызываемые паразитирующими грибами: пятнистость, увядание пораженных органов, «ведьмины метлы», корневая гниль, махровость цветов. Некоторые представители порядка – род *Darluka* (дарлюка) – паразитируют в пустулах ржавчинных грибов, а род *Cicinnobolus* (цицинноболус) поражает мучнисторосные и пероноспорные грибы. Сферопсидные грибы распределены по четырем семействам, из которых практическое значение имеют представители двух: шаровидные – *Sphaeropsidaceae*, нектриевидные – *Nectrioidaceae* (*Zythiaceae*).

Задание 2. Семейство *Sphaeropsidaceae* (сферопсидные)

Грибы семейства различаются строением, формой и окраской конидий, которые образуются в особыхместилищах – пикнидах. Пикниды хорошо развиты, имеют черную, бурю или яркоокрашенную оболочку. Располагаются они на поверхности или погружены в строму. На вершине пикниды имеют устье для выхода пикноспор, часто склеенных слизью. Простые конидиеносцы радиально располагаются на внутренней поверхности оболочки пикнид. На них вырастают шаровидные, нитчатые, одноклеточные, с перегородками, бесцветные или окрашенные пикноспоры.

Phoma, род фомы. Пикниды шаровидные, эллипсоидные, погружены в субстрат, реже выступающие. Конидии бесцветные, продолговатые, одноклеточные, выходят со слизью в виде ленты. Конидиеносцы простые, короткие.

Phoma betae Frank – гриб вызывает фомозы растений, а также корнеед сахарной свеклы. Фомоз растений или зональная пятнистость проявляется в виде округлых, крупных, желтых или светлобурых некротических пятен с concentрическими зонами. При разрастании пятна сливаются и на них появляются крупные, очерченные, темнокоричневые зоны. На поверхности пятен хорошо заметны черные точки пикнид. Корнеед – заболевание проростков

свеклы до фазы второй пары настоящих листьев. У проростков загнивают корешок и подсемядольное колено, а иногда черешки семядолей и листья. На подсемядольном колене образуется кольцевидный перехват из почерневшей загнившей ткани. Заболевание вызывается около 100 видами грибов, среди которых имеются грибы рода *Phoma* (рисунок 93).

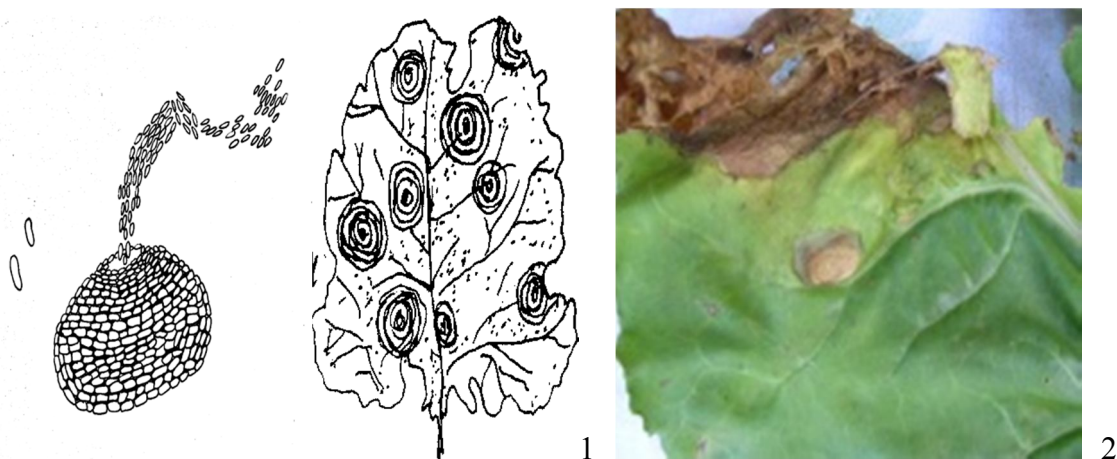


Рисунок 93– Фомоз свеклы, *Phoma betae*:

1 – пикнида с пикноспорами; 2 – пораженный лист [ориг.]

Приготовление микологического препарата

Для приготовления препарата используются листья свеклы с крупными округлыми светло – бурыми некротическими пятнами и концентрическими зонами на них. Подбираются пятна с черными точками – пикнидами и делается разрез через эти спороношения. В пикнидах много одноклеточных, бесцветных пикноспор, размером 5–7×3–4 мкм.

Ascochyta, род аскохита. Пикниды шаровидные или приплюснутые с округлым отверстием – *порусом*. Конидии у грибов рода разнообразные по форме: от цилиндрических до веретеновидных, прямые или изогнутые, сначала одноклеточные, потом двуклеточные, иногда трехклеточные, бесцветные или с очень слабой окраской. Патоген вызывает *аскохитозы* на бобовых, розановых, пасленовых и других сельскохозяйственных культурах. Болезнь сопровождается образованием пятнистости на различных частях растений.

Ascochyta pisi Lib. и *A. pinodes* L. K. Jones – возбудители аскохитоза гороха. На листьях сначала желтоватые, затем бурые пятна с черными точками пикнид. На стеблях образуются такого же цвета вытянутые пятна. Больные семена становятся щуплыми и на них появляются коричневые пятна с черными пикнидами (рисунок 94).

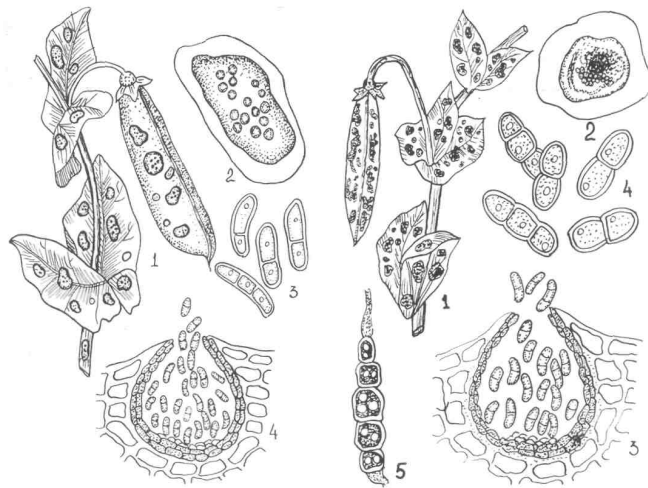


Рисунок 94 – Морфологические признаки *Ascochyta pisi* и *A. pinodes* [ориг.]:

Бледнопятнистый аскохитоз. *A. pisi*:

- 1 – пораженное растение;
- 2 – часть пораженного листа с пятнами;
- 3 – пикноспоры;
- 4 – пикнида

Темнопятнистый аскохитоз, *A. pinodes*

- 1 – пораженное растение;
- 2 – часть пораженного листа с пятнами;
- 3 – пикнида;
- 4 – пикноспоры;
- 5 – хламидоспоры

Приготовление микологического препарата

Готовится микологический препарат из пораженных листьев и бобов гороха со светло-коричневыми пятнами, содержащими в центре черные точки пикнид гриба. Вырезается ткань пятна с пикнидами. При малом увеличении видны пикниды со светлым устьищем. Из него лентой выходят двуклеточные, бесцветные пикноспоры, размером $15-20 \times 2-6$ мкм.

Ascochyta cucumeris Fautr. et Roum. – возбудитель аскохитоза многих тыквенных культур: огурца, арбузов, тыквы. Гриб поражает стебель, листья, плоды, на которых образуются пятна и язвы. Продуктивность пикноспор резко возрастает при колебаниях температур от 10 до 32°C и относительной влажности – 80 – 100%. Чаще всего такие условия создаются в теплице. В воздухе содержится громадное количество конидий, которые заражают растения. Пикноспоры яйцевидные или продолговатые. Размер конидий $12-25 \times 3,5-7$ мкм.

Septoria, род септория. Конидии у грибов этого рода многоклеточные, нитевидные или цилиндрические, окрашенные. Болезни, вызываемые грибами рода септория, называют *септориозами*.

S. nodorum Berk et Br. – возбудитель септориоза пшеницы. Поражает листья, стебли, колосья. На листьях и стеблях – светлые, желтые и светло-бурые пятна с темным ободком и черными, мелкими пикнидами. Листья теряют зеленый цвет, бледнеют и усыхают, а зерна формируются щуплыми или не развиваются совсем. На колосковых чешуях пятна мелкие, бурые. Пикни-

ды шаровидно – круглые, приплюснутые с вытянутым отверстием у вершины. Образуются они под эпидермисом. Пикноспоры бесцветные нитевидные, прямые или изогнутые с тремя перегородками. При созревании пикноспор эпидермис растений разрывается и споры выталкиваются силой осмотического давления.

Septoria piricola Desm. – возбудитель септориоза груши. На листьях, реже – на плодах образуются мелкие округлые сероватые пятна с узкой, темно-бурой каймой. Позже в центре их образуются черные точки – пикниды патогена. Пикниды светло-бурые, почти шаровидные, с выводным отверстием у вершины, формируются с обеих сторон листа. Пикноспоры светло – оливковые, нитевидные, с двумя поперечными перегородками изогнутые, размером 46–60×3,5 мкм.



Рисунок 95 – Септориоз груши, *Septoria piricola*:

1 – пораженный лист груши; 2 – пикнида; 3 – конидии (*Mycosphaerella sentina*, сумчатая стадия); 4 – септориоз сныти [ориг.]

S. lycopersici Speg. – возбудитель белой пятнистости септориоза листьев томатов. Поражает преимущественно листья, реже – черешки и плоды. Сначала на нижних листьях образуются мелкие грязно-белые с темно-бурой каймой пятна. Пятна сливаются и на них образуются темные точки – пикниды. Листья буреют, скручиваются и опадают. Пикниды шаровидные, черные с широким устьищем, диаметром 100–160 мкм. Пикноспоры бесцветные, нитевидно – цилиндрические, с одного конца слегка изогнутые, с 3–11 перегородками, размером 32–130×1,5–3 мкм.

Приготовление препарата

Микологические препараты из растений, пораженных септориозами, готовятся однотипно. Берутся, например, листья груши с белой пятнистостью. Препаровальной иглой выщелушиваются пикниды вместе с тканью и

помещаются в каплю воды на предметном стекле. При малом увеличении видны толстостенные кувшиновидные пикниды с округлым устьищем на вершине. Пикноспоры рассматриваются при большом увеличении. Видны бесцветные, нитевидные, изогнутые с двумя поперечными перегородками, размером $46-60 \times 3-3,5$ мкм пикноспоры.

Phyllosticta, род филлостикта – возбудитель филлостиктоза или бурой пятнистости различных сельскохозяйственных культур – яблони, груши, вишни, сливы.



Рисунок 96 – Филлостиктоз, *Phyllosticta grandimaculans*:

1 – пораженные листья [ориг.]; 2 – пикнида; 3 – пикноспоры гриба (сумчатая стадия – *Mycosphaerella*)

Phyllosticta prunicola (Opiz.) Sacc. вызывает образование пятен на листьях или других частях груши. На округлых светло-желтых, при созревании – серых, сливающихся пятнах размером до 5мм в диаметре образуются черные пикниды. Пикноспоры одноклеточные бесцветные, цилиндрические.

Приготовление микологического препарата

Листья груши предварительно замачиваются. Делается тонкий разрез пятна с черными пикнидами. При разрезе пикниды видны бесцветные одноклеточные пикноспоры цилиндрической формы, прямые или согнутые. Размер пикноспор – $4-5 \times 2,5$ мкм.

Ampelomyces quisqualis Sacc., род ампеломицес является гиперпаразитом на грибах семейства *Erysiphaceae*. Этот гриб обладает антагонистическими свойствами не только по отношению к грибам данного семейства, но и к некоторым пероноспорным и несовершенным грибам.

Ампеломицес своим мицелием колонизирует мицелий гриба-хозяина, перфорирует его и использует в качестве субстрата для питания. В клейстотеции возбудителей мучнистой росы яблони, тыквенных данный гиперпаразит проникает мицелием и образует в них мелкие пикниды с пикноспорами. Это приводит к уничтожению сумок с сумкоспорами в клейстотециях.

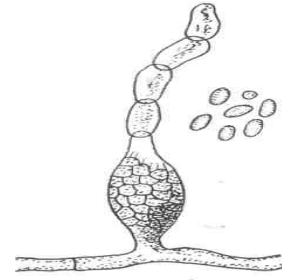


Рисунок 97 – *Ampelomyces quisqualis*, род ампеломицес, гиперпаразит на грибах семейства *Erysiphaceae*: пикнида и конидии [ориг.]

Задание 3. Формальное семейство *Nectrioidaceae* (*Zythiaceae*) – нектриевидные

Нектриевидные грибы живут как сапротрофы или как паразиты. Среди грибов семейства встречаются представители, которые являются конидиальной стадией сумчатых грибов, а у других – еще не доказано существование соответствующей телеоморфы. Основные роды семейства – *Zythia* и *Polystigmina*.

Гриб *Polystigmina rubra* Sacc. вызывают *полистигмоз*, или красную пятнистость, или «ожог» листьев сливы, черешни, миндаля и терна. Во второй половине лета на листьях появляются подушечковидные желтоватые или светло – красные пятна. Они становятся выпуклыми, красными, как бы лакированными, а весной – черными. На пятнах гриб образует мицелий в виде стромы с пикнидами и пикноспорами. Пикниды грибов рода *Polystigmina* погружены в ярко – красные стромы. Пикноспоры тонкие, изогнутые, иглообразные. Они не вызывают заражений, но обеспечивают половой процесс, в результате которого возникает сумчатая стадия. Правильнее их называть не пикноспорами, а спермациями (сумчатая стадия – *Polystigma rubrum* D.C.).

Приготовление микологического препарата

Листья с характерными признаками полистигмоза замачивают в воде несколько минут. Разрез делается через красные пятна и тонкие полоски стромы рассматриваются при малом увеличении. В строме видны грушевидной формы пикниды. При большом увеличении в пикнидах мелкие игловидные, крючковидные бесцветные пикноспоры, размером $25 \times 3,0$ км.

ТЕМА 14. ФОРМАЛЬНЫЙ КЛАСС *AGONOMYCETES, (MICELIA STERILIA)* – АГОНОМИЦЕТЫ (СТЕРИЛЬНЫЕ МИЦЕЛИИ)

План: 1) знакомство с типами поражения растений, вызываемыми агонимицетами; 2) Изучение морфологических особенностей этих грибов; 3) определение родов; 4) приготовление препаратов и микроскопирование, зарисовки.

Необходимый материал.

Черная парша картофеля, угольная гниль кукурузы.

Теоретический материал к заданию.

Класс Агонимицеты состоит из грибов, у которых спороношения встречаются очень редко, либо совсем не образуются. В цикле развития имеется только мицелий и его видоизменения: сплетения гиф, мелких шнуров или склероциев разной формы и размеров. Такие грибы называют стерильными мицелиями или агонимицетами. Грибница у них хорошо развита, с септами и порами в центре перегородок. Обязательным элементом цикла развития является образование склероциев на пораженных частях растений. Грибы класса вызывают болезни растений, проявляющиеся в виде пятнистостей, гнилей, увяданий. На пораженных зеленых листьях, например, образуются черные блестящие продолговатые пятна – стромы, окруженные хлоротичной каймой. Гнили, вызванные грибами класса, чаще проявляются на корнях, корневой шейке, узле кущения и стеблях. Мицелий размягчает пораженную ткань, вызывая потемнение и образование белого налета мицелия на ней. На мицелии формируются склероции. Очень часто грибами этого класса вызывается увядание растений. Больные растения сначала зеленые, затем верхушка их желтеет, листья скручиваются и засыхают. В пораженных тканях закладываются склероции патогена. В связи с малочисленностью представителей класс не подразделяют на крупные таксоны. В классе представлены паразитные грибы. Наибольшее практическое значение имеют род *Rhizoctonia* и род *Sclerotium*.

Задание 1. Формальный род Sclerotium Taub.

Sclerotium – род склероциум. Представители вызывают гнили растительных тканей, корнеплодов сахарной свеклы, стеблей кукурузы, подсолнечника, батата и других растений. Мицелий хорошо развит, белый. Склероции мелкие, округлые.

Sclerotium nivale Elenev. вызывает выпревание злаков, или склероциальную гниль. После схода снега с полей на листьях, стеблях растений появля-

ется серый налет с ватообразными скоплениями грибницы. У основания листовой пластинки, на пластинке и нижней части стебля ткань загнивает, буреет и подсыхает. Наблюдается изреженность посевов. На грибнице формируются в больших количествах сначала беловатые, затем чернеющие, плотные, неопределенной формы склероции. Они хорошо сохраняются в почве, прорастают, образуя апотеции на ножках. В апотециях закладываются цилиндрические сумки с сумкоспорами. Сумкоспоры осуществляют первичное заражение всходов озимых злаков.

Sclerotium bataticola Taub – возбудитель угольной стеблевой гнили кукурузы. При заражении стеблей грибом пораженные ткани становятся серовато-черными от обильного образования черных, мелких склероциев. Гриб паразитирует на многих растениях. Возбудитель южной склероциальной гнили, например, заражает арахис, фасоль, табак, томаты, арбуз и другие растения. Склероции гриба развиваются внутри и снаружи больных растений (рисунок 98).



Рисунок 98 –Угольная стеблевая гниль кукурузы, *Sclerotium bataticola* Taub:

1 – пораженный стебель с микросклероциями [ориг.]

Pod Rhyzoctonia (ризоктония). У представителей рода темноокрашенный мицелий и темные неправильной формы склероции. Особенно вредоносен гриб *Rhyzoctonia solani* Kuehn. – возбудитель черной парши картофеля, гнили всходов сахарной свеклы, хлопчатника, томата, и других растений (рисунок 99).



Рисунок 99 – Черная парша (ризоктониоз) картофеля, *Rhizoctonia solani*:

1 – проявление ризоктониоза на клубне

На высаженных в почву клубнях склероции прорастают в мицелий, который заражает ростки. На них образуются темные вдавленные пятна, вызванные мицелием *Rhizoctonia solani* Kuehn. Ростки гибнут. Летом на взрослых растениях ризоктониоз может проявляться в виде телеоморфы, вызывающей «белую ножку» картофеля. Возбудитель болезни – *Hypochynus solani* Prill et Del – базидиальный гриб, образующий на пораженной ткани белый налет многоклеточной грибницы, на которой образуются базидии с базидиоспорами. Базидиоспоры с дождем попадают в почву и заражают молодые клубни.

Приготовление микологического препарата

Для препарирования используются клубни картофеля, пораженные черной паршой. На них мелкие блестящие, легко снимающиеся склероции черного цвета. Склероции твердые неправильной формы, напоминающие комочки почвы. Делается также срез кожицы клубня в месте прикрепления склероциев. При малом увеличении в кожице видны красно-кирпичные гифы гриба, ветвящиеся под прямым углом.

Таблица 5 – Схема систематики фитопатогенных грибов отдела *Deuteromycota*
(=*Mytosporius fungi, Fungi imperfecti*)

<i>Классы</i>		
Hyphomycetes	Coelomycetes	Agonomycetes
<i>Порядки</i>		
Hyphomycetales	Melanconiales Sphaeropsidales	
<i>Семейства</i>		
I. Moniliaceae	1. Melanconiaceae	
II. Dematiaceae	II. Nectrioidaceae (=Zythiaceae)	
III. Tuberculariaceae	III. Sphaeropsidaceae	
<i>Рода и виды</i>		
I. Botrytis cinerea	I. Gloeosporium venetum (=Sphaceloma necator)	
Aspergillus niger	Colletotrichum lagenarium	
Monilia fructigena	Cylindrosporium hiemale	
Oidium monilioides	Gloeosporium ribis	
Oidium tuckeri	Sphaceloma ampelinum	Sclerotium bataticola
Penicillium glaucum	Marssonina potentillae	Rhizoctonia solani
Verticillium albo-atrum	Marssonina juglandis	
	Sphacelia segetum	
	Sphacelia typhina	
II. Alternaria tenuis	II. Zythia fragariae	
Cercospora beticola	Polystigmina rubra	
Fusicladium dendriticum		
Helminthosporium sativum		
Macrosporium solani	III. Ampelomyces quisqualis	
Trichoderma viride	Ascochyta pisi	
III. Fusarium oxysporum	Ascochyta pinodes	
Fusarium graminearum	Ascochyta cucumeris	
Fusarium nivale	Cytospora leucostoma	
Tubercularia vulgaris	Darluca filum	
	Diplodia maydis	
	Septoria tritici	
	Septoria ribis	
	Septoria piricola	
	Septoria lycopersici	

Вопросы для самоподготовки

1. Основные принципы построения молекулярной систематики грибов.
2. Характеристика совершенных и несовершенных стадий развития грибов по классам систематики.
3. Характеристика представителей царства *Protozoa*. Систематика грибов класса Плазмодиофоромицеты.
4. Характеристика грибов царства *Chromista*, класса *Oomycetes*. Представители порядка Сапролегниевые.
5. Характеристика грибов порядка Пероноспоровые.
6. Характеристика отдела Настоящие грибы. Представители класса *Chytridiomycetes*.
7. Систематическое положение грибов класса *Zygomycetes*.
8. Общая характеристика грибов отдела Сумчатые. Представители класса *Hemiascomycetes*.
9. Систематика грибов подкласса Плодосумчатые. Представители порядка *Eurotiales*.
10. Систематика грибов группы порядков Клейстомицеты. Представители порядка *Erysiphales*.
11. Характеристика грибов порядков *Clavicipitales*, *Sphaeriales*, *Hypocerales*.
12. Характеристика грибов группы порядков Дискомицеты.
13. Систематическое положение грибов группы порядков *Loculoascomycetes*.
14. Общая характеристика грибов класса Базидиальные.
15. Систематика грибов порядка *Exobasidiales*.
16. Характеристика грибов порядка Афиллофоровые. Представители афиллофоровых грибов.
17. Систематика грибов порядка *Agaricales*.
18. Характерные особенности грибов класса *Ustomycetes*.
19. Систематика грибов порядка *Ustilaginales*.
20. Вегетативный тип заражения растений возбудителем пузырчатой головней.
21. Ростковый тип заражения растений пшеницы возбудителем твердой головни.
22. Генеративный цикл развития возбудителя пыльной головни пшеницы.

23. Цикл развития возбудителя бурой ржавчины пшеницы.
24. Биологические особенности и цикл развития возбудителя желтой ржавчины злаковых.
25. Характеристика представителей семейства *Pucciniaceae*.
26. Представители семейства *Melampsoraceae* и их характеристика.
27. Общая характеристика грибов класса Гифомицеты.
28. Систематика грибов семейства *Dematiaceae*.
29. Систематика грибов порядка *Melanconiales*.
30. Классификация грибов порядка *Sphaeropsidales*.
31. Систематика грибов порядка *Mycelia sterilia* класса *Agonomycetes*.

АННОТИРОВАННЫЕ ТЕРМИНЫ

Агрессивность – способность инфицировать растение, преодолеть его сопротивление (генетическую устойчивость) и использовать для собственного питания.

Амебоид – голый комочек протоплазмы. Клетка не имеет оболочки, изменчивая по форме. Вегетативное тело миксомицетов и хитридиевых представлено амебоидом (у видов *Olpidium*, *Synchytrium* и др.).

Амебовидный многоядерный плазмодий – тело фитопатогенных форм из отдела *Plasmodiophoromycota* (см. плазмодий).

Анаморфа – бесполое спороношение без смены ядерных фаз. Расселительные репродуктивные структуры: конидии, конидиомы. Эта фаза развития (состояние таллома) заканчивается распространением спор бесполого происхождения, их прорастанием и образованием нового таллома. Анаморфа состоит из бесполой (конидиальной) и других структур (например, склероциев), не относящихся к половой стадии.

Аскогон – женский половой орган в виде массивной клетки на ножке. На вершине аскогона имеется нитевидная клетка трихогина.

Аскокарп – сумчатое плодовое тело аскомицетов (сумчатых грибов).

Аскома – плодовое тело у грибов отдела *Ascomycota*.

Аскострома – строма, внутри или на поверхности которой развиваются сумки.

Ацервула – см. ложе.

Битуникатная аска – сумка с толстой оболочкой, состоящей из двух слоев. При созревании и увеличении внутри тургорного давления внешний, более жесткий слой лопается, а внутренний, пластичный – растягивается, трескается, после чего происходит выбрасывание аскоспор.

Видовая специализация – паразит развивается на растениях одного вида.

Вирулентность – степень патогенности, которая выражается тяжестью заболевания.

Гаметангии мицелия – неподвижные, многоядерные разнополюе клетки.

Гаметангий – половой орган грибов, одно- или многоклеточная структура, где развиваются гаметы.

Гаметангиогамия – слияние двух специализированных половых клеток (гамет) отличающихся по строению от вегетативных гиф, на которых они об-

разуются. В половом процессе после копуляции гаметангиев сразу начинается кариогамия (например, половой процесс изогамия). В результате изогамии образуется диплоидный плазмодий или покоящаяся спора – циста.

Генезис – происхождение спор.

Гетерогамия – форма полового процесса, при котором сливаются (копулируют) гаметы, отличающиеся по форме и величине.

Гетероморфные жгутики (гладкий и перистый) – образуются у двужгутиковых зооспор большинства представителей класса *Oomycetes*.

Гетероталлизм – мицелий и базидиоспоры раздельнополые (головневые грибы).

Гиперплазия – массовое образование клеток в местах заражения.

Гипертрофия – увеличение клеток в размере. Увеличение размеров клеток растений вызывают, например, метаболиты плазмодиев.

Дикарион – пара расположенных рядом друг с другом ядер, совместимых в половом отношении; оба ядра строго синхронно делятся. Дикарион может возникать при контакте разных мицелиев и внутри одного и того же мицелия.

Диморфизм – способность гриба в одних условиях существовать в виде мицелия, а в других – в виде отдельных клеток (дрожжей).

Дипланетизм – способность зооспор через некоторое время после выхода из зооспорангия инцистироваться с последующим выходом в виде подвижной стадии.

ДПА – аминокислота. Синтез лизина идет через ДПА.

Закрытый митоз – митоз, на протяжении которого сохраняется ядерная оболочка. У низших форм грибов ядерная оболочка сохраняется во время прохождения всех стадий митоза, но после расхождения наборов хромосом к полюсам ядра происходит расщепление ядерной мембраны и замыкание ее с образованием двух дочерних ядер.

Изогамия – половой процесс, при котором происходит копуляция разнополюх планогамет с образованием диплоидного амебоида. Обе гаметы являются подвижными и сходными по строению, форме и величине (изогаметы).

Кариогамия – слияние ядер мужской и женской гамет в ядро зиготы без процесса оплодотворения. Слияние ядер сопровождается диплоидизацией.

Кинетосома (базальное тело) – внутриклеточная структура эукариот, лежащая в основании жгутиков и ресничек и служащая опорой для них.

Конидиома – морфологически организованная структура таллома, продуцирующая конидии. Формируются конидии в коремиях, ложах, спородохиях, пикнидах.

Коремия – несколько десятков конидиеносцев, которые сплетаются между собой благодаря ветвлению гиф, организуясь в столбик.

Кристы – складки внутренней мембраны оболочки митохондрий. Кристы бывают дисковидные с суженным основанием, трубчатые, пластинчатые.

Ложе – сотни конидиеносцев, агрегированных на плотном сплетении мицелия, как правило, под покровом ткани растения.

Мейоз – редукционное деление клеточного ядра. В типичном случае следует за кариогамией, предшествует образованию половых клеток и связано с уменьшением (редукцией) числа хромосом в два раза. Мейоз – слияние ядер в период развития диплоидной фазы развития.

Миксамебы – амeboобразные зооспоры, образовавшиеся из покоящихся спор плазмодиофоровых грибоподобных организмов.

Митоз открытый у высших грибов – ядерная оболочка во время митоза исчезает.

Митохондрии – внутриклеточные органеллы. Они нитевидные в виде сети или гранулярные, покрыты оболочкой, состоящей из двух мембран. Содержат рибосомы ДНК. У грибов экспериментально установлен обмен генами между ядрами и митохондриями.

МКМ – тысячная часть 1 мм.

Нуклеотиды – фосфорные эфиры нуклеозитов, сложные органические соединения, в состав которых входят молекулы азотистых оснований, пентозного сахара и фосфорной кислоты. Нуклеотиды входят в состав РНК и ДНК, определяя запись генетической информации.

Онтогенез – индивидуальное развитие живого организма от момента оплодотворения яйцеклетки до естественной смерти.

Осмотрофное питание – органические и минеральные соединения поступают в организм гриба непосредственно через оболочку гиф.

Партеногамия – самооплодотворение внутри аскогона.

Патогенность – способность вызывать заболевание растения.

Пенетрационные (= перфорационные, проникающие) гифы, основной функцией которых является внедрение в клетки растения – хозяина. Внутри инфицированной клетки гифы ветвятся, как гаустории, или заполняют их клубком.

Пионноты – разветвленные конидиеносцы, организованные в столбики, имеющие слизистую или желеобразную консистенцию, а в основании – более рыхлое сплетение гиф мицелия. Конидиеносцы расположены слоем на рыхлом сплетении гиф и погружены в общую слизь.

Плазмодий – голый, лишенный оболочки, комочек цитоплазмы с большим количеством ядер (у *Plasmodiophoromycota*). Тело плазмодиофоровых – многоядерный амёбовидный плазмодий. Амёбовидное вегетативное тело имеют и представители хитридиомицетовых (*Chytridiomycota*).

Плеоморфизм – формирование в жизненном цикле нескольких спороношений разного облика.

Плотность инокулюма – число единиц размножения на определенном пространстве.

Поры в септах – отверстия, через которые происходит движение цитоплазмы по направлению к растущим концам гиф.

Прокариоты – организмы, не обладающие четко оформленным ядром.

Прототуникатная сумка – сумка с тонкой оболочкой у примитивных грибов отдела *Ascomycota*. Она разрушается или лизируется, аскоспоры высвобождаются пассивно.

Рибосмы и митохондриальные ДНК составляют матрикс митохондрий. Поскольку митохондрии появляются лишь однажды, то и строение рибосом, ДНК – важный константный признак, свойственный биоте.

Ризомицелий – тонкие нитевидные выросты, идущие от основной части таллома у некоторых примитивных грибов (особенно *Chytridiomycota*) и не имеющие собственных ядер.

Соматогамия – слияние обычных клеток вегетативного мицелия. В результате соматогамии образуются дикарионы, а содержащий их мицелий называют дикариотичным. Соматогамия характерна для базидиальных грибов.

Спородохий – разветвленные конидиеносцы, которые образуют подушковидный слой на поверхности выпуклой мицелиальной подушечки или стромы. Спородохии по внешнему виду напоминают коремию и ложе одновременно.

Спорокарп – плодовое тело, напоминающее очень мелкие дождевиковые грибы с гаплоидными спорами внутри. Зооспоры с двумя неравными гладкими жгутиками (отдел *Muchomycota*).

Таксон – любая систематическая категория

Таллом – вегетативное тело грибов.

Телеоморфа – функционально организованная фаза репродуктивного цикла развития, характеризующаяся образованием структур, морфологически или кариологически специализированных для распространения спор полового происхождения.

Уникулитные аски – оболочка сумок тонкая, однослойная.

Филогенез – эволюция вида, т. е. развитие его в ряду последовательных поколений со времени образования. Филогенез осуществлялся на фоне длительной сопряженной эволюции паразита и их растений – хозяев.

Филогенетическая система – отражение эволюционных связей между организмами.

Филогенетическая специализация – приспособленность патогена к паразитированию на одном или нескольких, но всегда определенных питающих растениях (полифаги, монофаги).

Числовой порог инфекции – минимальное число единиц инокулюма, необходимое для инфекции.

Электронный микроскоп растровый (сканирующий) позволяет рассмотреть поверхностный объект и выявить детали на поверхности.

Электронный микроскоп просвечивающий позволяет рассматривать внутреннее строение объекта на срезах и выявить детали внутри клеток, что вносит важный вклад в филогенетические и таксономические построения микоты.

Эукариоты – организмы, клетки которых имеют четко оформленное ядро с оболочкой, отделяющей его от цитоплазмы (протисты, истинные грибы, растения и животные).

Этукулитные аски характеризуются более плотными оболочками и активно участвуют в распространении спор.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

<i>Albugo</i> 46	<i>Cintractia</i> 115
<i>Albugo candida</i> 31	<i>Cintractia caricis</i> 115
<i>Aspergillus glaucus</i> 135	<i>Cladosporium fulvum</i> 144
- <i>niger</i> 135, 138	<i>Clasterosporium carpophilum</i> 144
Agaricaceae 99, 107	<i>Claviceps</i> 81
<i>Agaricus</i> 99	<i>Claviceps purpurea</i> 81
Agaricales 99, 107	Clavicipitactaeae 80
<i>Agonomycetes</i> 26, 159, 162	Clavicipitales 58, 80
Albuginaceae 31, 46	<i>Cleistomycetes</i> 58, 68
<i>Alternaria</i> 15, 142	<i>Clytocybe</i> 99, 108
<i>Ampelomyces quisqualis</i> 157	<i>Coccomyces hiemalis</i> 58, 85
<i>Anastomosis</i> 8,9	<i>Coelomycetes</i> 26, 148, 163
<i>Animale</i> 27	<i>Coleosporium</i> 99, 150
<i>Aphanomyces cochliodes</i> 31, 38, 39	<i>Colletotrichum</i> 149
Aphellophorales 99, 103	<i>Colletotrichum lagenarium</i> 149
<i>Archiascomycetes</i> 26, 58, 62	<i>Colonectria graminicola</i> 58, 78
<i>Armillariella mellea</i> 9, 99, 108	<i>Condestereum purpureum</i> 106
<i>Arthrobotrys</i> 15	Coniophoraceae 99, 105
Ascomycota 26, 48, 60	Corticaceae 99, 106
<i>Ascochyta cucumeris</i> 154	<i>Corticium cucumis</i> 99, 106
<i>Ascochyta pisi</i> 153	<i>Cronarcium</i> 99
<i>Aspergillus</i> 135, 137, 138	<i>Cronarcium ribicola</i> 130
Auriculariaceae 99, 107	<i>Cucurbitaria caragana</i> 58
<i>Basidiomycetes</i> 26, 99	<i>Cylindrocarpon mali</i> 79
Basidiomycota 26, 48, 98	<i>Cylindrosporium hiemalle</i> 79
<i>Blumeria graminis</i> 13, 76	Dematiaceae 130
<i>Blumeria lactuca</i> 43	Dermatiaceae 58, 87
<i>Botrytis</i> 7, 136	Deuteromycota 26, 132
<i>Botrytis cinerea</i> 136	Diaporthales 58, 83
<i>Boletus edulis</i> 99, 109	<i>Diaportha helianthi</i> 58
<i>Boletus satanas</i> 99, 108	<i>Didimella bryoniae</i> 58, 95
<i>Blumeria</i> 58, 76	<i>Diplodia</i> 15, 141
Blumeriaceae 58, 76	<i>Discomycetes</i> 58
<i>Bremia</i> 31, 43	Dothideales 58, 91
<i>Calonectria graminicola</i> 78	<i>Drechslera graminea</i> 94
<i>Carpenteles</i> 70	<i>Drechslera tritici-repentis</i> 95
<i>Cephalosporium herbarum</i> 15	<i>Elsinoë</i> 58, 69
<i>Cercospora beticola</i> 142, 143	- <i>ampelina</i> 58, 69, 90
<i>Chlorophyta</i> 27	- <i>veneta</i> 58, 90
<i>Chromista</i> 26, 30, 36	Elsinoaceae 58, 90
<i>Chytridiales</i> 52	<i>Embellisia</i> 15

<i>Chytridiomycota</i> 48, 50	<i>Empusa muscae</i> 57
<i>Chytridiomycetes</i> 26, 36, 51	<i>Endomyces</i> 66
<i>Cicinobolus</i> 153	<i>Endomyces mali</i> 58, 66
<i>Entomophthora</i> 57	<i>Homobasidiomycetidae</i> 99, 101
- <i>grylli</i> 57	<i>Hymenomycetes</i> 99, 103
- <i>muscae</i> 57	<i>Hyphomycetales</i> 16, 134, 162
<i>Entomophthoraceae</i> 57	<i>Hyphomycetes</i> 16, 133, 162
<i>Entomophthorales</i> 57	<i>Hypocreales</i> 58, 78
<i>Epychloë typhina</i> 58	<i>Loculoascomycetes</i> 89
<i>Erysiphales</i> 58, 69, 70	<i>Leveillulaceae</i> 76
<i>Erysiphe</i> 58, 74	<i>Leveillula taurica</i> 76
- <i>pisi</i> 69	<i>Macrosporium solani</i> 141
<i>Euascomycetes</i> 26, 58, 68	<i>Marssonina juglandis</i> 151
<i>Eucarionti</i> 46	- <i>potentillae</i> 15, 151
<i>Eumycota</i> 26, 31	<i>Melampsora pinitorqua</i> 130
<i>Euphacidiaceae</i> 58, 84	- <i>lini</i> 99, 130
<i>Euphacidiales</i> 58, 84	<i>Melampsoraceae</i> 99, 129
<i>Eurotiaceae</i> 58, 64	<i>Melanconiaceae</i> 149
<i>Eurotiales</i> 58, 64	<i>Melanconiales</i> 148
<i>Eurotium repens</i> 58, 70	<i>Melasmia acerina</i> 85
<i>Exobasidiaceae</i> 99, 102	<i>Moniliaceae</i> 135, 162
<i>Exobasidiales</i> 99, 101	<i>Monilia fructigena</i> 135
<i>Exobasidium</i> 23, 99	<i>Monilinia fructigena</i> 87
- <i>vaccinii</i> 92	<i>Mucoraceae</i> 55
- <i>vexans</i> 99, 102	<i>Mucorales</i> 57
<i>Fomes fomentarius</i> 99, 104	<i>Mucor</i> 7, 14, 55
<i>Fomitopsis annosa</i> 99, 104	- <i>racemosus</i> 56
<i>Fungi (Eumycota)</i> 26, 27	<i>Mycosphaera syringae</i> 75
<i>Fusicladium</i> 93, 141	<i>Mycosphaerella fragariae</i> 58, 91
- <i>dendriticum</i> 93, 141	<i>Mycosphaerellaceae</i> 58, 91
- <i>pirinum</i> 93, 141	<i>Mycota</i> 5, 24
<i>Fusarium</i> 146	<i>Mycrospaera</i> 75
- <i>graminearum</i> 147	- <i>alphitoides</i> 58, 75, 91
- <i>moniliforme</i> 146	<i>Myriangiales</i> 58, 90
- <i>nivale</i> 146	<i>Myxomycetes</i> 31
- <i>F. oxysporum</i> 146	<i>Olpidiaceae</i> 51
<i>Gaeumannomyces graminis</i> 96	<i>Olpidium</i> 7, 14, 51
<i>Gibberella fujikuroi</i> 58, 79	- <i>brassicae</i> 51
<i>Gloeosporium</i> 150	<i>Ophyobolus graminis</i> 58
- <i>ampelophagum</i> 150	<i>Ovulariopsis</i> 127
- <i>ribis</i> 151	<i>Penicillium glaucum</i> 127
- <i>venetum</i> 162	<i>Puccinia coronifera</i> 126
<i>Gymnosporangium</i> 99, 127, 128	- <i>dispersa</i> 126

- <i>sabinae</i> 99	- <i>graminis</i> 124
- <i>tremelloides</i> 127	- <i>recondita</i> 125
<i>Helicobasidium purpureum</i> 107	<i>Pyrenophora graminea</i> 87
<i>Hemiascomycetes</i> 26, 58, 65	<i>Phyllachora hordei</i> 58, 76
<i>Peronospora schachtii</i> 31, 47	<i>Saccharomycetales</i> 52, 53
<i>Podosphaera leucotrycha</i> 58, 75	<i>Saccharomyces cerevisiae</i> 58, 66
<i>Penicillium glaucum</i> 138	<i>Saprolegniaceae</i> 31, 36, 38
<i>Phyllactinia suffulta</i> 58, 76	<i>Saprolegnia</i> 31, 39
<i>Peronosporaceae</i> 31, 38, 43	<i>Sclerotium</i> 159
<i>Peronosporales</i> 17, 31, 36, 38, 40	- <i>nivale</i> 160
<i>Peronospora</i> 44	- <i>bataticola</i> 160
- <i>tabacina</i> 44	<i>Sclerotinia</i> 10, 13, 58, 86
<i>Pestalotia</i> 15	- <i>sclerotiorum</i> 160
<i>Pezizaceae</i> 58, 88	<i>Sclerotiniaceae</i> 86
<i>Pezizales</i> 84, 88	<i>Septoria piricola</i> 156
<i>Peziza violacea</i> 58, 89	- <i>ridis</i> 92
<i>Pleospora betae</i> 58, 96	- <i>lycopersici</i> 156
<i>Podoshaera</i> 58, 75	- <i>nodorum</i> 154
<i>Polistigma rubrum</i> 58, 82	<i>Serpula lachrimans</i> 99, 105
<i>Polistigmia rudra</i> 82, 157	<i>Sorosporium</i> 99, 114
<i>Phacidium</i> 58	<i>Species</i> 23, 28
<i>Phragmidium rubi-idaei</i> 99, 127	<i>Sphaceloma venetum</i> 138
<i>Phyllachoraceae</i> 82	<i>Sphaeropsidaceae</i> 152
<i>Phyllachora hordei</i> 82	<i>Sphaeropsidales</i> 151
<i>Phyllosticta</i> 85, 156	<i>Sphaerotheca cucurbitae</i> 158
<i>Protista</i> 32, 33	- <i>mors-uvae</i> 58, 73
<i>Protozoa</i> 27, 29, 31	- <i>pannosa</i> 72
<i>Pseudoidium</i> 58,	<i>Spizellomycetales</i> 51
<i>Pseudoperonospora cubensis</i> 46	<i>Spongospora subterranea</i> 31, 33
<i>Pseudosphaeriaceae</i> 58	<i>Synchytriaceae</i> 31, 48, 52
<i>Pseudopeziza medicaginis</i> 87	<i>Synchytrium</i> 52
- <i>pendopeziza ribis</i> 58	<i>S. endobioticum</i> 9, 31, 48, 49
<i>Pyrenomycetes</i> 58, 77	<i>Taphrinaceae</i> 58, 63
<i>Pyrenophora</i> 58, 94	<i>Taphrina</i> 58, 65
- <i>tritici-repentis</i> 58, 94, 95	- <i>aurea</i> 58, 63
- <i>graminea</i> 58	- <i>cerasi</i> 58, 64
<i>Pythiaceae</i> 38, 39	- <i>deformans</i> 58, 64
<i>Pythium</i> 39	- <i>pruni</i> 58, 65
<i>Pythium debarianum</i> 39	<i>Teliomycetes</i> 26, 91
<i>Rhizoctonia</i> 160	<i>Tellia</i> 123
- <i>crocorum</i> 148	<i>Thecaphora</i> 99
- <i>solani</i> 148	<i>Tilletiaceae</i> 117
<i>Ramularia</i> 15	<i>Tilletia</i> 99, 118

<i>Ramularia tulasnei</i> 91, 92	<i>Tolyposporium</i> 99
<i>Rhizisma acerinum</i> 58, 85	<i>Tranzschelia pruni-spinosa</i> 128
<i>Rhizopus</i> 56	<i>Trihoderma viride</i> 139, 140
- <i>nigricans</i> 31, 56	<i>Tricholomataceae</i> 99, 107
<i>Saccharomyces</i> 58	<i>Tubercularia</i> 135
<i>Saccharomycetaceae</i> 58	<i>Tuberculariaceae</i> 134
<i>Typhula graminum</i> 106	<i>Ustilaginaceae</i> 99, 112
<i>Ustilago avenae</i> 113	<i>Ustilaginales</i> 99, 110
- <i>hordei</i> 113	<i>Ustilago tritici</i> 112, 115
- <i>levis</i> 114	<i>Ustomycetes</i> 26, 99, 110
- <i>nuda</i> 113, 116	<i>Venturia inaquales</i> 93
- <i>zeae</i> 112, 117	- <i>pruni</i> 93
<i>Uncinula</i> 58	<i>Venturiaceae</i> 93
- <i>necator</i> 58, 74	<i>Verticillium albo-atrum</i> 9, 14, 139, 162
<i>Uredinalis</i> 99	<i>Wetzelinia sclerotiorum</i> 86
<i>Urocystis</i> 99, 119	<i>Zygomycetes</i> 26, 31, 54
<i>Uromyces</i> 99, 123	<i>Zygomycota</i> 30, 45, 50

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александрова А. В. Род *Trichoderma* Pers. end Fr. // Новое в систематике и номенклатуре грибов. А. В. Александрова – М.: информ. – аналит. журн. Национальная академия микологии, 2003. – С. 219–276.

2. Багирова С. Ф. *Phytophthora*: диагностика, идентификация, таксономическое положение и классификация // Новое в систематике и номенклатуре грибов. С. Ф. Багирова. – М.: информ. – аналит. журн. Национальная академия микологии, 2003, – С. 71–106.

3. Белякова Г. А. Ботаника: в 4 т. Т.1. Водоросли и грибы: учебник для студ. высш. учеб. заведений / Г. А. Белякова, Ю. Т. Дьяков, К. Л. Тарасов. – М: Издательский центр «Академия». 2006. – 320 с.

4. Белякова Г. А., Ботаника: учеб. для студ. вузов в 4т. Т.2. Водоросли и грибы: / Г. А. Белякова, Ю. Т. Дьяков, К. Л. Тарасов – М.: «Академия», 2006. – 320 с.

5. Букина И. А. Порядок *Erysiphales* // Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока. / И. А. Букина. Грибы. Т.2. Л: Наука, 1990. – С. 11–42.

6. Букреев Д. Д. Модульный метод обучения в курсе «Общая фитопатология»: учеб. пособие для студ. агроном. фак. / Д, Д Букреев.: изд-во «Курск», Курск, 2002 – 143 с.

7. Булах Е. М. Семейство *Russulaceae* – сыроежковые / Е. М. Булах. Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока // – Т.1. – Л.: Наука, 1990. – С. 13–117.

8. Великанов Л. Л., Хасанов Б. А. Таксономия формальных родов *Helminthosporium*, *Vipolaris*, *Drechslera*, *Exserohilum* и *Curvularia* /Л. Л. Великанов, Б. А. Хасанов // Новое в систематике и номенклатуре грибов. – М.: информ. – аналит. журн. Национальная академия микологии, 2003. – С. 304–342.

9. Гарибова Л. В. Обзор современной системы грибов. Происхождение и место грибов в органическом мире / Л. В. Гарибова // Микология и фитопатология. – 1975. – Т 9. – С. 164–170.

10. Гарибова Л. В. Грибы. Энциклопедия природы России. /Л. В. Гарибова, И. И. Сидорова. – М.: Наука, 1999. – 350 с.
11. Гарибова Л. В. Род. *Agaricus*. Систематика. Экология. Особенности развития // Новое в систематике и номенклатуре грибов. – М.: Национальная академия микологии, 2003. – С. 442–458.
12. Гарибова Л. В., Сидорова И. И. Грибы. Энциклопедия природы России. / Л. В. Гарибова, И. И. Сидорова. – М.: Наука, 1999. – 350 с.
13. Головин П. Н., Практикум по общей фитопатологии. М. В Арсеньева., А. Т Тропова., З. И Шестиперова – 3-е изд., перераб. и доп. – СПб.: «Лань», 2002. – 288 с.
14. Дьяков Ю. Т. Грибы и их значение в жизни природы и человека / Ю. Т. Дьяков // Соросовский образовательный журнал, – 1997. – № 3. – С. – 38–45.
15. Дьяков Ю. Т. Структура комплексных видов базидиальных грибов / Ю. Т. Дьяков // Новое в систематике и номенклатуре грибов. – М.: информ. – аналит. журн Национальная академия микологии, – 2003. – С. 382–402.
16. Защита растений в устойчивых системах землепользования (в 4-х кн.) / Под общ. ред. Д. Шпаара. – Торжок: «Вариант», – 2003. Кн. 1. – 392 с.
17. Каратыгин И. В. Коэволюция грибов и растений: экологические и филогенотические последствия / И. В. Каратыгин // Ботанический журнал. – 1990. – Т. 75, № 8. – С. 1049–1060.
18. Каратыгин И. В. Определитель грибов СССР. Порядок Головневые. / И. В. Каратыгин, З. М. Азбукина. Вып. 1.: Сем. Устилаговые. – Л.: Наука, – 1989.
19. Каратыгин И. В. Коэволюция грибов и растений / И. В. Каратыгин // Тр. Ботан. ин-та им В. Л. Комарова, / Вып. 9. – СПб: Гидрометеоздат, 1993. – 115 с.
20. Каратыгин И. В. Проблемы макросистематики грибов / И. В. Каратыгин // Микология и фитопатология. – Т. 33. Вып. 3. – 1999. – 23–25.
21. Кочкина Г. А. Грибы порядка *Mucorales*: таксономия, проблемы идентификации, патогенность / Г. А. Кочкина // Новое в систематике и номенклатуре грибов. – М.: Национальная академия микологии, 2003. С. 106–136.
22. Кутафьева Н. П., Морфология грибов: Учеб. пособие для вузов / 2-е изд., испр. и доп. – Новосибирск: Сиб. унив. изд-во, 2003. – 215 с.
23. Левкина Л. М. Род *Alternaria* Nees. / Л. М. Левкина. Новое в систематике и номенклатуре грибов. – М.: // Национальная академия микологии, – 2003. – С. 276–304.

24. Лекомцева С. Н. Грибы рода *Puccinia* Pers. (Uredinales, Basidiomycota). Таксономический анализ / С. Н. Лекомцева. Новое в систематике и номенклатуре грибов // М.: Национальная академия микологии, 2003. – С. 402–418.

25. Международный кодекс ботанической номенклатуры. – Л.: Наука, 1980. – 282 с.

26. Мир растений. Грибы. Т.2 /Под ред. М. В. Горленко. – М.: Просвещение, 1991. – 478 с.

27. Мюллер Э, Леффлер В. Микология / Пер. с нем. Э Мюллер, В. М., Леффлер, – Мир, М.: – 1995. – 343 с.

28. Нездоймино Э. Л. Семейство паутинниковые./Э. Л. Нездоймино. // Определитель грибов России. Порядок агариковые. Вып.1, – Наука, СПб, 1996. – 406 с.

29. Полозова Н. Л., Колесников Л. Е. Методические указания по систематике грибов и общей фитопатологии (для студентов факультета защиты и карантина растений). – С. – Петерб. ГАУ. С. – Пб., 2004. – 24 с.

30. Попкова К. В. Общая фитопатология./ К. В. Попкова – М.: ВО Агропромиздат, 1989. – 400 с.

31. Попкова К. В. Общая фитопатология. / К. В. Попкова – Дрофа. 2-е изд., перераб. и доп., – М.: 2005. – 445 с.

32. Семенкова И. Г., Соколова Э. С. Фитопатология: Учеб. для студ. вузов / И. Г. Семенкова, Э. С. Соколова, – М.: Академия, 2003. – 480 с.

33. Сидорова И. И. Макросистема грибов: методология и изменения последнего десятилетия / И. И. Сидорова // Новое в систематике и номенклатуре грибов. М.: Национальная академия микологии, 2003. – С. 7–70.

34. Хоуксворт Д. Л. Общее количество грибов. Их значение в функционировании экосистем. Сохранение и значение для человека / Д. Л. Хоуксворт // Микология и фитопатология. – 1992. – Т. 26, вып. 2. – С. 152–166.

35. Черепанова Н. П. Систематика грибов: учеб. пособие / СПб. Ун-т – 2-е изд. – СПб., 2005. – 344 с.

36. Эволюция и систематика грибов. Теоретические и прикладные аспекты. / Под ред. Н. С. Новотельнова, – Л.: Наука, 1984. – 198 с.

37. Graham L, Wilcox L. W. Algae: Prentice Hall, Inc. Upper Saddle River / L. Graham, L. W. Wilcox. – 2000.

38. Hawksworth D. L., Kirk P. M., Sutton D. S., Pegler D. N. Ainsworth & Bisby's. Dictionary of the fungi, /D. L Hawksworth, P. M. Kirk, D. S Sutton., D. N Pegler. Ainsworth & Bisby's. Cambridge, – 1995. 161 p.; 9th, CAB International, 2000.

39. Kirk P. M., David J. C., Stalpers I. A., D. J. Ainsworth and Bisby's. Dictionary of the fungi. / P. M. Kirk, J. C David., I. A Stalpers., D. J. Ainsworth and Bisby's. CAB International, 2001.

40. Lee R. G. Phycology / R. G. Lee. Cambridge Univ. – Press, – 1999.

41. Van den Hoek C., Mann D. G., Jahns H. M. An Introduction to Phycology. / C. Van den Hoek, D. G. Mann, H. M Jahns. – Cambridge Univ. – Press, – 1995.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ТЕМА 1. МОРФОЛОГИЯ ГРИБОВ (мицелий и его видоизменения)	5
<i>Задание 1.</i> Строение вегетативного тела грибов.....	6
<i>Задание 2.</i> Размножение грибов (вегетативное и репродуктивное)...	12
ТЕМА 2. СИСТЕМАТИКА ГРИБОВ (систематика, номенклатура царства Mycota).....	23
ТЕМА 3. ЦАРСТВА PROTOZOA (ПРОТИСТЫ) И CHROMISTA (Хромисты, грибы-водоросли, или псевдогрибы).....	29
<i>Задание 1.</i> Класс <i>Plasmodiophoromycetes</i> (плазмодиофоровые)..	31
ТЕМА 4. ЦАРСТВО CHROMISTA (Грибы-водоросли, или Псевдогрибы, Хромисты)	35
<i>Задание 1.</i> Класс <i>Oomycetes</i> (Оомицеты).....	36
Тема 5. ЦАРСТВО FUNGI (EUMYCOTA), НАСТОЯЩИЕ (ИСТИННЫЕ) ГРИБЫ.....	47
ТЕМА 6. НИЗШИЕ (НАСТОЯЩИЕ) ГРИБЫ	49
<i>Задание 1.</i> Класс <i>Chytridiomycetes</i> (Хитридиомицеты).....	50
ТЕМА 7. ОТДЕЛ ZYGOMYCOTA (ЗИГОМИЦЕТЫ)	53
<i>Задание 1.</i> Класс <i>Zygomycetes</i> (Зигомицеты).....	53
ТЕМА 8. ОТДЕЛ ASCOMYCOTA – СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ ИЛИ АСКОМИЦЕТЫ.....	59
<i>Задание 1.</i> Класс <i>Archiascomycetes</i> (Архиаскомицеты)	61
<i>Задание 2.</i> Класс <i>Hemiascomycetes</i> (Дрожжевые грибы)	64
<i>Задание 3.</i> Класс <i>Eurascomycetes</i> (Плодосумчатые).....	67
<i>Задание 4.</i> Группа порядков <i>Cleistomycetes</i> (Клейстомицеты или Плектомицеты).....	67
<i>Задание 5.</i> Группа порядков <i>Pyrenomycetes</i> (Пиреномицеты)	76
<i>Задание 6.</i> Группа порядков <i>Discomycetes</i> (Дискомицеты)	82
<i>Задание 7.</i> Группа порядков <i>Loculoascomycetes</i> (Локулоаскомицеты)	88
ТЕМА 9. ГРИБЫ ОТДЕЛА BASIDIOMYCOTA (БАЗИДИАЛЬНЫЕ)	97
<i>Задание 1.</i> Класс <i>Basidiomycetes</i> (Базидиомицеты).....	99
<i>Задание 2.</i> Группа порядков <i>Hymenomycetes</i> (Гименомицеты) ..	102

ТЕМА 10. КЛАСС <i>USTOMYCETES</i> (УСТОМИЦЕТЫ, ГОЛОВНЕВЫЕ ГРИБЫ)	109
<i>Задание 1.</i> Порядок <i>Ustilaginales</i> (Головневые)	109
<i>Задание 2.</i> Представители семейства <i>Tilletiaceae</i> (тиллециевые)	117
ТЕМА 11. КЛАСС <i>TELIOMYCETES</i> (ТЕЛИОМИЦЕТЫ, РЖАВЧИННЫЕ)	120
<i>Задание 1.</i> Семейство <i>Rusconiaceae</i> (пукциниевые)	122
ТЕМА 12. ОТДЕЛ DEUTEROMYCOTA (FUNGI IMPERFECTI, MITOSPORIUS FUNGI) –ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ (НЕСОВЕРШЕННЫЕ ИЛИ МИТОСПОРОВЫЕ ГРИБЫ)	131
<i>Задание 1.</i> Формальное семейство <i>Moniliaceae</i> (монилиевые) ..	134
<i>Задание 2.</i> Формальное семейство <i>Dematiaceae</i> (дематиацевые) ...	139
<i>Задание 3.</i> Формальное семейство <i>Tuberculariaceae</i> (туберкуляриевые)	144
ТЕМА 13. ФОРМАЛЬНЫЙ КЛАСС <i>COELOMYCETES</i> (ЦЕЛОМИЦЕТЫ). 147	
<i>Задание 1.</i> Формальное семейство <i>Melanconiaceae</i> (меланкониевые)	148
<i>Задание 2.</i> Семейство <i>Sphaeropsidaceae</i> (сферопсидные)	151
<i>Задание 3.</i> Формальное семейство <i>Nectrioidaceae</i> (<i>Zythiaceae</i>) – нектриевидные	156
ТЕМА 14. ФОРМАЛЬНЫЙ КЛАСС <i>AGONOMYCETES</i> , (<i>MICELIA STERILIA</i>) – АГОНОМИЦЕТЫ (СТЕРИЛЬНЫЕ МИЦЕЛИИ) ...	157
<i>Задание 1.</i> Формальный род <i>Sclerotium</i> Taub.	157
Вопросы для самоподготовки	161
АННОТИРОВАННЫЕ ТЕРМИНЫ	163
УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ.....	168
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	172

Учебное издание

СОКИРКО Виктор Петрович
ГОРЬКОВЕНКО Вера Степановна
ЗАЗИМКО Михаил Иванович

**ФИТОПАТОГЕННЫЕ ГРИБЫ
(МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА)**

Учебное пособие

В авторской редакции

Компьютерная верстка – *А. А. Багинская*
Дизайн обложки – *Н. П. Лиханская*

Подписано в печать 20.05.2013. Формат 60 × 84¹/₈.
Тираж 300 экз. Усл. печ. л. – 22,25. Учёт.-изд. л. – 8,1.
Заказ № 52.

Редакционный отдел и типография
Кубанского государственного аграрного университета

350044, г. Краснодар, ул. Калинина, 13

ДЛЯ ЗАМЕТОК

