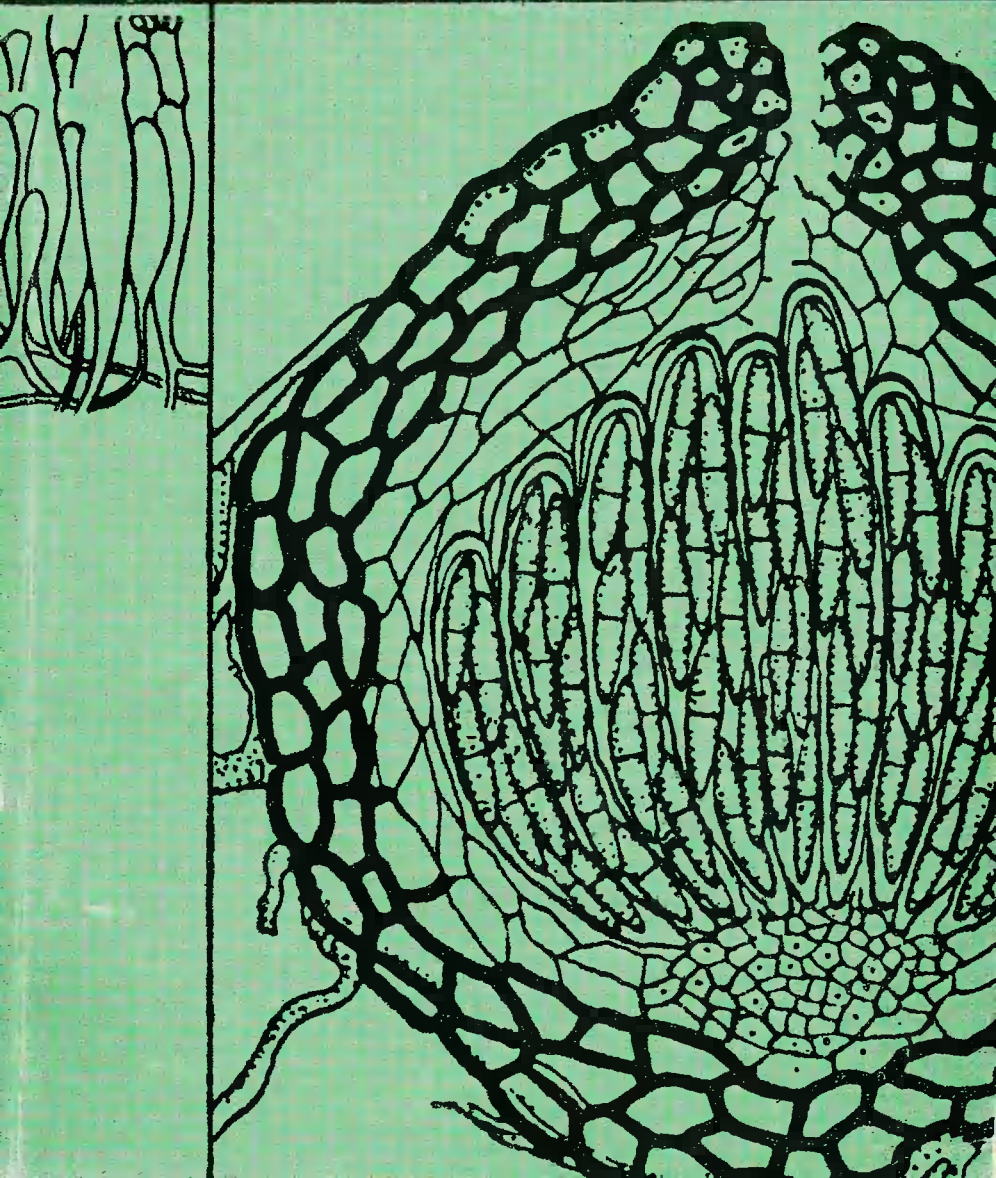


Н. П. ЧЕРЕПАНОВА

Морфология и размножение грибов



ЛЕНИНГРАДСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА
И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ имени А. А. ЖДАНОВА

Н. П. ЧЕРЕПАНОВА

МОРФОЛОГИЯ И РАЗМНОЖЕНИЕ ГРИБОВ

Учебное пособие



ИЗДАТЕЛЬСТВО ЛЕНИНГРАДСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
ЛЕНИНГРАД 1981

Черепанова Н. П. Морфология и размножение грибов:
Учеб. пособие. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1981. — 120 с.

В работе изложены общие сведения о грибах, положении их в системе органического мира, их морфологии и способах размножения. Рассмотрено строение и эволюция вегетативного тела, мицелия, его видоизменения, типы сплетения, включая ложные ткани. Особое внимание уделено эволюции органов размножения в связи с переходом грибов к наземному существованию. Подробно освещено строение плодовых тел у аскомицетов и базидиомицетов, а также строение, биологическое значение и распространение спор как основных структур для классификации грибов.

Данное учебное пособие предназначено студентам биологических факультетов, специализирующихся по нижшим растениям.

Рецензенты: канд. биол. наук М. А. Бондарцева (БИН АН СССР), канд. биол. наук Т. Ф. Козыренко (Ленингр. ун-т).

ПРЕДИСЛОВИЕ

Грибы — это обширная и своеобразная группа организмов, насчитывающая около 100 000 видов. Они играют большую роль в природе и в жизни человека. Многие из них являются причиной болезней человека, животных и культурных растений. Под воздействием грибных организмов повреждаются промышленные изделия и материалы, оптические детали, подвергаются разрушению бумага, книги, произведения искусства. Вместе с тем многие представители этой интересной группы организмов находят широкое использование в различных отраслях сельского хозяйства и промышленности — пищевой, текстильной, кожевенной, бумажной и пр. Наряду с этим грибы выполняют огромную санитарную роль в общем круговороте веществ в природе, активно разлагая с помощью ферментов растительные и животные остатки. Многие из этой группы организмов являются удобными объектами исследований физиологов, биохимиков, генетиков и т. д.

Важное значение для успешной подготовки специалистов в области микологии (науки о грибах) имеют учебники и учебные пособия, которые призваны помочь изучению этой не легкой группы организмов. Написание отечественного учебника по микологии, где были бы обобщены и систематизированы разносторонние сведения о грибах — дело будущего. Эта работа может быть осуществлена лишь целым коллективом специалистов. Автор же поставил перед собой весьма скромную задачу — в сжатой форме дать лишь общие представления о морфологическом строении и способах размножения грибов, так как именно эти особенности имеют основное значение при их классификации. Этот раздел представляет часть курса общей микологии, который осуществляется на биолого-почвенном факультете Ленинградского университета.

Данное пособие рассчитано на студентов биологических факультетов университетов, а также педагогических и сельскохозяйственных вузов, избравших в качестве специализации микологическое направление. Надеемся, что оно принесет известную пользу всем тем, кто интересуется микологией.

Издательство
Ленинградского
университета,
1981 г.

ВВЕДЕНИЕ

Весь современный органический мир делят на две большие группы: *Procaruota*, куда относят сине-зеленые водоросли и бактерии, и *Eucaruota*, включающую все остальные живые организмы — эукариотические водоросли, грибы, листостебельные растения и животные.

Наиболее спорным в настоящее время является положение грибов в системе организмов. Традиционно (начиная с Линнея, 1735) грибы рассматриваются как особый отдел растительного мира, хотя объем его различными авторами трактуется по-разному. Одни исследователи включают сюда также и миксомицеты, другие — истинными грибами считают лишь сумчатые и базидиальные грибы. Некоторые ученые предлагают гетеротрофные растительные организмы разделить на несколько отделов. В этом случае грибы рассматриваются как сборная группа. Наконец, все чаще высказывается мысль о том, что грибы — это самостоятельное царство наряду с животными и растениями. Впервые на необходимость выделения грибов в особое царство обратил внимание Е. Фриз в 1821 г., и лишь только в XX в. исследователи вновь возвращаются к этому вопросу.

Такое различие во взглядах на положение грибов в системе органического мира объясняется тем, что грибы совмещают в себе черты как растений, так и животных, а также имеют своеобразные, присущие только им особенности, которые возникли у них в процессе эволюции. Сочетание таких признаков, как нитчатое строение вегетативного тела, отсутствие хлорофилла, что определяет их гетеротрофный тип питания (либо в качестве сапротрофов, либо в качестве паразитов), и размножение (бесполое и половое) с помощью спор не встречается ни в одной другой группе организмов.

Гетеротрофный тип питания, потребность в витаминах, наличие гликогена в клетках, синтез хитина, образование и накопление мочевины сближают их с животными. Однако характер поглощения питательных веществ (осмотрфное), неограниченный апикальный рост, прикрепленность к субстрату, характер эмбриогенеза существенно отличают их от животных. Наличие у подавляющего большинства грибов хорошо выраженной клеточной стенки, способность к неограниченному росту их вегетативного тела, неподвижность в вегетативном состоянии, а также размножение и распространение спорами говорит об их растительной природе, хотя гетеротрофность и химизм клетки отличает их от растений.

В данной работе принята наиболее распространенная классификация грибов (отдел *Mycota*), основанная на строении органов размножения, характере жгутиковой стадии, химизме клеток и других признаках.

Класс *Hyphochytridiomycetes*. Зооспоры и гаметы с одним передним перистым жгутиком. В оболочках клеток обнаружены хитин и целлюлоза.

Класс *Chytridiomycetes*. Зооспоры и гаметы с одним задним бичевидным жгутиком. В оболочках клеток обнаружен хитин.

Класс *Oomycetes*. Мицелий неклеточный, хорошо развит. Зооспоры с двумя жгутиками — перистым и бичевидным. Половой процесс — оогамия. В оболочках клеток обнаружена целлюлоза с глюканом.

Класс *Zygomycetes*. Мицелий неклеточный. Подвижные стадии отсутствуют. Бесполое размножение — спорангиоспорами, реже — конидиями. Половой процесс — зигогамия. В оболочках клеток обнаружен хитин.

Класс *Ascomycetes*. Мицелий клеточный. Подвижные стадии отсутствуют. Бесполое размножение — конидиями. Половой процесс чаще всего гаметаангиогамия. Споры полового размножения образуются в сумках, т. е. эндогенно.

Класс *Basidiomycetes*. Мицелий клеточный. Подвижные стадии отсутствуют. Бесполое размножение — конидиями. Половой процесс — соматогамия. Споры полового размножения образуются на базидиях, т. е. экзогенно.

Класс *Deuteromycetes*. Мицелий клеточный. Бесполое размножение — конидиями. Половой процесс отсутствует.

Глава I

СТРОЕНИЕ ВЕГЕТАТИВНОГО ТЕЛА ГРИБОВ

Вегетативное тело у наиболее примитивных особей отдела грибов представлено лишенной оболочки клеткой, вначале одноядерной, затем в процессе роста превращающейся в много-

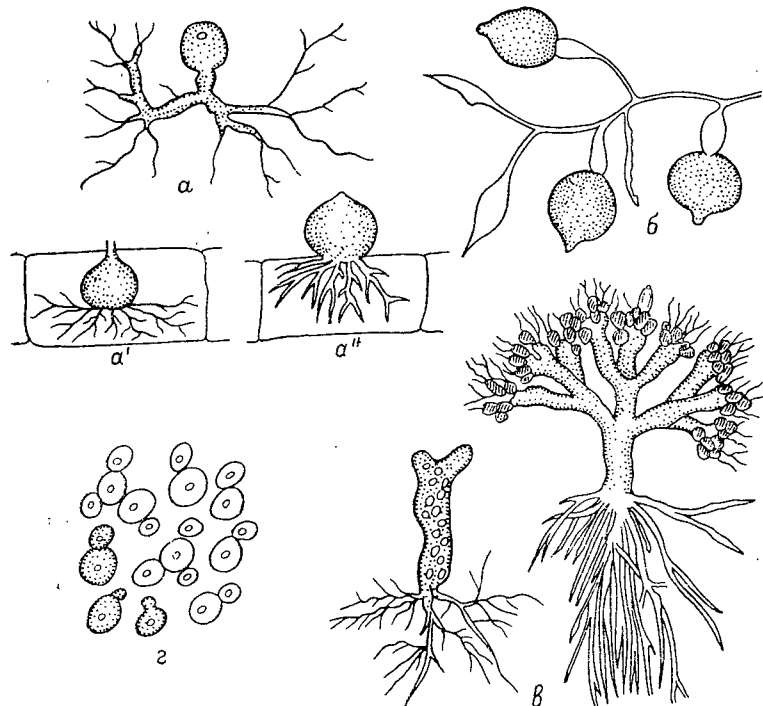


Рис. 1. Строение вегетативного тела примитивных (а—в) и вторично упрощенных грибов (z).

а — клетка с ризомицелием (а' — внутри субстрата, а'' — на поверхности субстрата); б — несколько клеток, соединенных ризомицелием (полицентрическая форма); в — разветвленные клетки с ризомицелием; z — почкующийся мицелий.

ядерную. Обычно такой амебод находится в клетке-хозяине. У более организованных форм грибов амбод получает оболочку и прикрепляется к субстрату при помощи разветвленных ризоидов, которые представляют выросты оболочки, заполненные плазмой, но лишенные ядер. Такие организмы называют моноцентрическими. Иногда ризоидовидными ответвлениями связаны несколько клеток, каждая из которых содержит свои ядра. Это так называемые полицентрические формы. Такое вегетативное тело гриба обычно развивается или на поверхности субстрата (экстратриказально), или внутри субстрата (интратриказально) (рис. 1).

§ 1. МИЦЕЛИИ И ЕГО ОСОБЕННОСТИ

У большинства грибов вегетативное тело представлено мицелием, состоящим из разветвленных нитей, или гиф, или трубочек. Если проследить развитие какого-нибудь мицелия, то мы увидим, что он берет начало из споры. Спора гриба при определенной температуре и влажности прорастает. При этом происходит впитывание влаги, спора увеличивается в объеме, оболочка ее разрывается и изнутри появляется росток — это и есть начало образования мицелия. Начальные ростки мицелия питаются за счет запасов, имеющихся в споре; но для дальнейшего развития требуется питание извне (рис. 2).

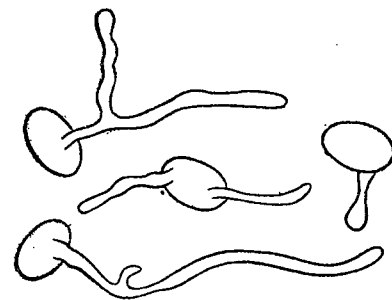


Рис. 2. Прорастание спор *Peronospora arborescens* (через 1 сутки).

По строению различают два типа грибницы: у низших грибов гифы, составляющие мицелий, не имеют поперечных перегородок, грибница представляет собой одну разветвленную клетку. Такой мицелий называют неклеточным, нечленистым, ценотическим. Неклеточный или нечленистый мицелий характерен для пор. Mucogales, пор. Peronosporales и др. (рис. 3). У всех высших грибов гифы мицелия разделены поперечными перегородками. Такой мицелий называют многоклеточным, или членистым. Он характерен для классов Ascomycetes, Basidiomycetes, Deuteromycetes.

Гифы мицелия имеют свои особенности. Во-первых, рост грибной гифы всегда сосредоточен только на вершине, т. е. гифа характеризуется апикальным ростом, а отсюда вторая особенность — гифы грибницы растут только в длину. Кроме того, надо подчеркнуть, что рост грибницы практически неограничен.

По отношению к субстрату грибница может быть поверхностной или развиваться внутри субстрата. Характер расположения грибницы относительно субстрата является наследственно постоянным. Грибница, растущая на поверхности субстрата,

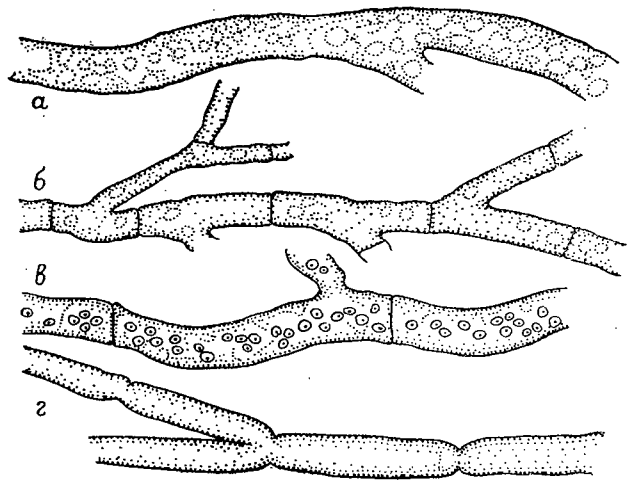


Рис. 3. Строение мицелия.

а — нечленистый; б — членистый; в — членистый, многоядерный;
г — с перетяжками (нечленистый).

называется эпифитной или экзофитной. Такая грибница встречается, например, у мучнисто-росяных грибов (пор. Erysiphales), а также у грибов, вызывающих чернь (пор. Perisporiales) и др. Если грибница растет внутри тканей субстрата, то ее называют эндофитной. При развитии грибницы внутри растения-хозяина, различают два случая:

а) грибница распространяется только по межклетникам (эндофитная межклетная), встречается у типичных паразитов — ржавчинных, пероноспоровых, головосумчатых и др. (рис. 4);
б) грибница заходит не только в межклетники, но и в полость клетки растения-хозяина (смешанная

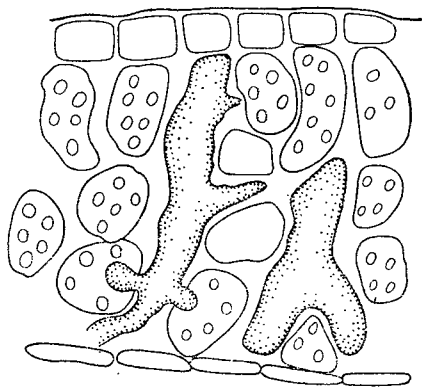


Рис. 4. Эндофитная грибница гриба-паразита *Peronospora alta*.

эндофитная), как, например, у *Monilia fructigena*, *Phytophthora infestans* и др.

Обе грибницы (и поверхностная и внутренняя) морфологически различны. Поверхностная грибница, как правило, состоит из прямых, тонких разветвленных гиф. Внутренняя же грибница отличается тем, что контуры ее неровные, она напоминает мешковидные образования, является часто извилистой, слабоветвистой, тонкостенной. По характеру распространения в тканях растения-хозяина грибница, в частности паразитных грибов, может быть местной, т. е. распространяться на незначительное расстояние от проникновения инфекции — всего на несколько миллиметров или сантиметров, а может быть диффузной, пронизывающей все ткани растения-хозяина. Грибница отличается и по возрасту. В этом случае различают однолетнюю грибницу, которая погибает с гибелью растения-хозяина, и многолетнюю, развивающуюся, например в корневищах многих растений, где она живет 2—3 года.

При культивировании грибов на искусственных питательных средах мы обнаруживаем у грибницы стремление к радиальному разрастанию, причем рост ее осуществляется равномерно в разных направлениях, в результате чего образуются так называемые зональные круги, т. е. отмечается концентричность колонии гриба.

Окраска мицелия связана с отложением пигмента в клеточных оболочках. Она может быть белой, если гифы бесцветные (например, в культуре *Botrytis cinerea*), а может приобретать и различные оттенки — розоватый (*Fusarium*, *Trichothecium*), желтоватый (и его разные оттенки — *Aspergillus*, *Penicillium*), бурый (*Fusicladium*), черный (*Alternaria*, *Macrosporium*) и др.

§ 2. СТРОЕНИЕ ГРИБНОЙ КЛЕТКИ

Мицелиальная клетка грибов (рис. 5) одета твердой оболочкой, основу которой составляет клеточная стенка, снаружи она часто бывает покрыта слизистым слоем — капсулой. Основная функция клеточной стенки — защитная, кроме того, она участвует в морфогенетических и ростовых процессах. В состав клеточной стенки входят полисахариды, белки, липиды, нуклеиновые кислоты. Химизм клеточной оболочки имеет большое таксономическое значение. Большинство грибов содержит в составе клеточной оболочки азотсодержащий полисахарид хитин (подобно насекомым и ракообразным). Однако хитин грибной клетки отличается низким содержанием азота.

У грибов классов Oomycetes, Hyphochytridiomycetes в состав оболочки клетки входит целлюлоза (у последнего класса наряду с хитином). Из безазотистых полисахаридов у грибов обнаружены глюканы. У представителей пор. Mucogales (класс Zygomycetes) обнаружен хитозан. В наружных частях клеточной оболочки часто локализируются пигменты меланины. К внут-

ренней стороне клеточной стенки примыкает пристенная трехслойная цитоплазматическая мембрана — плазмолемма, окружающая сферопласт. Цитоплазма в молодых клетках заполняет всю полость клетки, и в ней можно заметить мельчайшие вакуоли. В старых клетках цитоплазма редуцирована до тонкого постенного слоя, а центр клетки занят крупной вакуолей. Цитоплазма грибной клетки складывается из гистоплазмы — матрикса цитоплазмы и оргanelл — мембранных структур.

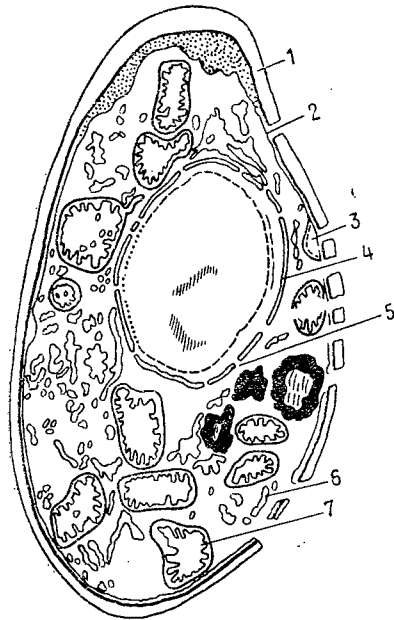


Рис. 5. Строение грибной клетки.
1 — клеточная оболочка; 2 — плазмолемма; 3 — ломосомы; 4 — ядерная мембрана; 5 — пора в оболочке ядра; 6 — эндоплазматический ретикулум; 7 — митохондрии.

Важнейшей клеточной мембраной является эндоплазматический ретикулум (система канальцев, пузырьков или цистерн). Различают два типа эндоплазматического ретикулума — гладкий и зернистый, на поверхности которого располагаются рибосомы. Последние содержатся также в цитоплазме клетки. Аппарат Гольджи обнаружен у небольшого числа грибов (класс Oomycetes, у некоторых представителей классов Basidiomycetes и Ascomycetes). Еще сравнительно недавно считали, что эта структура у грибов отсутствует.

В клетках грибов, так же как и других эукариотических организмов, обнаружены митохондрии, но они отличаются несколько меньшими размерами по сравнению с растительными клетками. В отличие от

клеток других эукариотов, у грибов отмечены специфические для них структуры в виде пузырьков, образующихся между клеточной стенкой и плазматической мембраной — это ломасомы, функция которых еще недостаточно выяснена.

В клетках грибов откладываются запасные питательные вещества в виде гликогена, который содержится в виде гранул непосредственно в цитоплазме, а также капли масла и волютин. Никаких пластид в цитоплазме нет.

Ядро окружено двойной мембраной, имеющей хорошо заметные поры. У грибов встречаются одноядерные (монокарионы), двухъядерные (дикарионы) и многоядерные (мультикарионы) клетки. Одноядерные клетки известны у представителей пор. Erysiphales, клетки мицелия базидиальных грибов чаще

несколько двухъядерные. Многоядерными являются клетки многих несовершенных грибов. Причиной мультикариотических клеток может быть, с одной стороны, запаздывание образования перегородок у гиф и, с другой стороны, миграция ядер из одной клетки в другую.

Размеры ядер чаще от 2 до 12 мкм, преобладают 3—4 мкм. Самое крупное ядро отмечено у *Basidiobolus*, его размер — 26 мкм. Наиболее мелкие ядра встречаются у головневых и дрожжевых грибов от 1,7 до 1,8 мкм. Замечено, что размеры ядер в репродуктивных клетках больше, чем в соматических. Так, например, у *Neurospora crassa* и соматических клетках размеры ядер составляют 3 мкм, а диплоидные ядра в молодых сумчатых имеют размер в 10—15 мкм. Ядра чаще всего имеют округлую или вытянутую форму. Особенностью ядер грибной клетки является их способность к передвижению, миграция их из старых частей мицелия к растущим (рис. 6). Механизм движения полностью еще неизвестен.

Большое значение для систематики имеет строение клеточных перегородок, или септ, которые являются производными клеточной оболочки и образуются путем инвагинации (выпячивания) цитоплазматической мембраны внутрь клетки. Это един-

Рис. 6. Движение ядра из одной клетки в другую у *Neurospora crassa*.

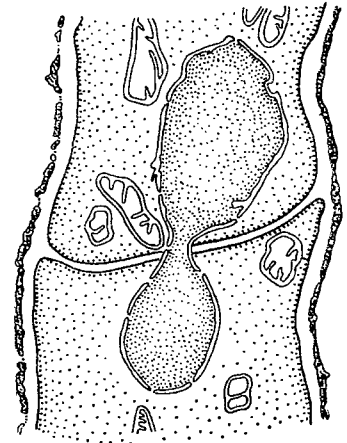


Рис. 6. Движение ядра из одной клетки в другую у *Neurospora crassa*.

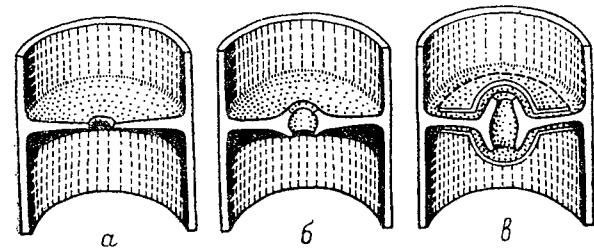


Рис. 7. Строение септ сумчатых и базидиальных грибов.
а — Ascomycetes; б — Endomycetes; в — Basidiomycetes.

ственный для всех грибов путь возникновения септ. Через них осуществляется связь цитоплазмы соседних клеток, происходит перемещение питательных веществ, миграция клеточных оргanelл (ядер, митохондрий и т. д.). Существует несколько типов

септ. Наибольший таксономический интерес представляет строение септ у аскомицетов и базидиомицетов (рис. 7).

Аскомицетный тип септ — пластинка с центральной порой, через которую и осуществляется миграция ядер. Этот тип септ обнаружен у классов Ascomycetes, Deuteromycetes и порядков Uredinales, Ustilaginales, а также у лишайников.

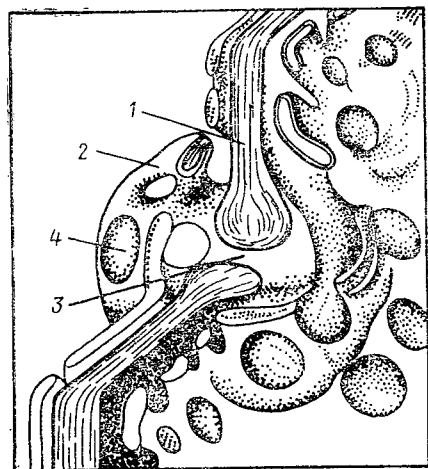


Рис. 8. Строение порового аппарата на септе базидиомицета.

1 — септа; 2 — парентосома (поровый колпачок); 3 — отверстие (пора); 4 — отверстие в парентосоме.

Иное строение септ у большинства базидиомицетов, для которых характерен долипорный тип более сложного строения. Начало развития такой септы сходно с первым типом — ее рост начинается из внутренних слоев клеточной стенки и также направлен внутрь гифы. Но далее концы отростков в центре гифы расширяются, образуя кувшинообразные септальные вздутия, которые не смыкаются, образуя пору. Эти вздутия окружены мембраной — парентосомой, которая тесно связана с эндоплазматическим ретикулумом. Парентосома в одних случаях имеет пористость (сем.

Polypogaceae), в других случаях бывает без пор. Парентосома однако не препятствует миграции ядер через такие септы (рис. 8).

§ 3. ВИДОИЗМЕНЕНИЯ МИЦЕЛИЯ

У грибов иногда можно наблюдать известную дифференцировку гиф мицелия. Отдельные гифы в результате приспособления к выполнению определенных функций несколько изменяют свой внешний вид. Так, у некоторых мукоровых грибов можно обнаружить воздушные дугообразные гифы, которые называют столонами, с помощью которых гриб быстро распространяется по субстрату. Столоны прикрепляются к субстрату ризоидами. Ризоиды — это пучок коротких разветвленных гиф, напоминающих по внешнему виду корни. Однако служат они только для прикрепления к субстрату и развиваются как реакция на соприкосновение с твердым телом. Как только стolon перебрался и соприкоснулся с субстратом, то сразу возникают ризоиды. При этом надо подчеркнуть, что ризоиды возникают не только при соприкосновении с питательным субстратом, напри-

мер с агаровой средой, но и с любым другим субстратом, даже со стеклом. Такую картину можно наблюдать у *Rhizopus nigricans*. Таким образом, ризоиды представляют собой пучок коротких пигментированных, разветвленных нитей, имеющих форму корней и выполняющих функцию прикрепления.

У многих грибов мы наблюдаем образование так называемых аппрессориев, которые так же, как и ризоиды, выполняют функцию прикрепления. Это тоже специализированные части грибницы. Аппрессории встречаются у грибов с эпифитной (поверхностной) грибницей, как, например, представители пор. Erysiphales. Аппрессории имеют вид плоских утолщений на ветвях гиф и могут быть простыми и лопастными и представлять собой одну видоизмененную клетку мицелия, либо могут быть сложными, многоклеточными, как, например, у грибов *Sclerotinia sclerotiorum* (рис. 9) и у *Sclerotinia tuberosa*. Наблюдать

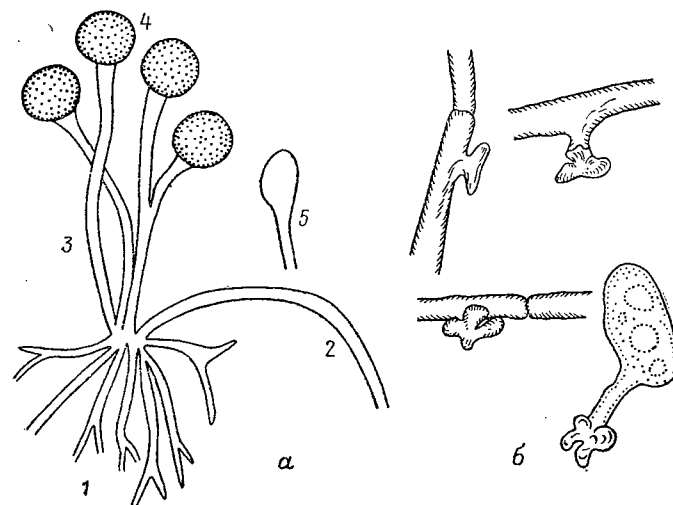


Рис. 9. Столоны, ризоиды, аппрессории.
а — столон и ризоиды у *Rhizopus nigricans*: 1 — ризоиды; 2 — столон; 3—5 — спорангий; б — аппрессории *Erysiphe galeopsidis*.

образование аппрессориев довольно просто: если на предметное стекло поместить споры (например, *Erysiphe communis*), то через несколько часов спора дает росток, кончик которого при соприкосновении со стеклом образует аппрессорий.

Несколько напоминают аппрессории так называемые гифоподии (рис. 10). Гифоподии имеют вид вздутых одноклеточных коротких боковых ветвей гифы. Одни авторы считают их аналогами аппрессориев, которые служат для прикрепления к субстрату грибницы (некоторые виды Perisporiales), другие рассматривают гифоподии запасными органами, где скаплива-

ются питательные вещества. Различают два типа гифоподиев — головчатые в виде одноклеточных ветвей и шиповатые, состоящие из короткой боковой ножки, на которой располагается округлая головка из нескольких клеток.

Как поверхностный, так и внутренний межклеточный мицелий часто развивает особые специальные ветви — гаустории.

Впервые этот орган был обнаружен А. Де Бари, он и ввел это понятие. Гаустории представляют собой своеобразные органы питания и встречаются исключительно у грибов-паразитов (мучнисто-росяных, ржавчинных и др.). У мучнисто-росяных грибов, имеющих поверхностный мицелий, гаустории развиваются следующим образом: аппрессорий, прикрепляясь к клетке растения-хозяина, выделяет особые ферменты, которые раз-

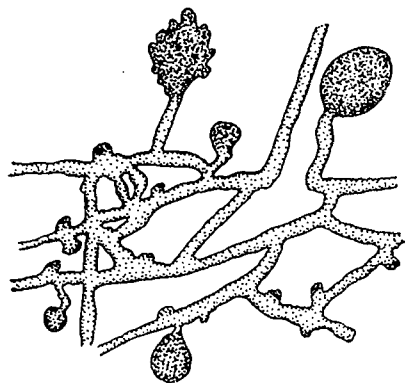


Рис. 10. Гифоподии.

рыхляют кутикулу, и через эти участки от основания аппрессориев выходит росток, который внедряется в полость клетки растения-хозяина. В гаусторию проникает ядро. Питание паразитного гриба осуществляется только через гаустории, которые выбирают из клетки питательные вещества осмотическим путем, путем всасывания.

У паразитов другой группы — у ржавчинных грибов — грибница никогда не бывает поверхностной, а является межклеточной эндофитной. Ветви такой грибницы в полость клетки развиваются гаустории. Гаустории в этом случае являются продолжением вегетативной нити, которая, пройдя в клетку хозяина, изменяет свой внешний облик. Для растительной клетки гриба — это инородное тело, внедрение которого не проходит для нее бесследно. Растительная клетка-хозяин реагирует на процесс внедрения гриба и не дает возможности развиваться гаустории дальше.

Гаустории состоят из узкой части, пронизывающей оболочку клетки, и расширенной части, расположенной в полости клетки. Цитологическая картина гаусторий (рис. 11) следующая. Прежде всего в гаусториях обычно много митохондрий, а также большое число рибосом, что свидетельствует о том, что в гаусториях протекают процессы синтеза; кроме того, между клеточной стенкой гаустории и плазмолеммой клетки-хозяина образуется аморфный слой-чехол (футляр). Гаустория обычно растет по направлению к ядру клетки-хозяина.

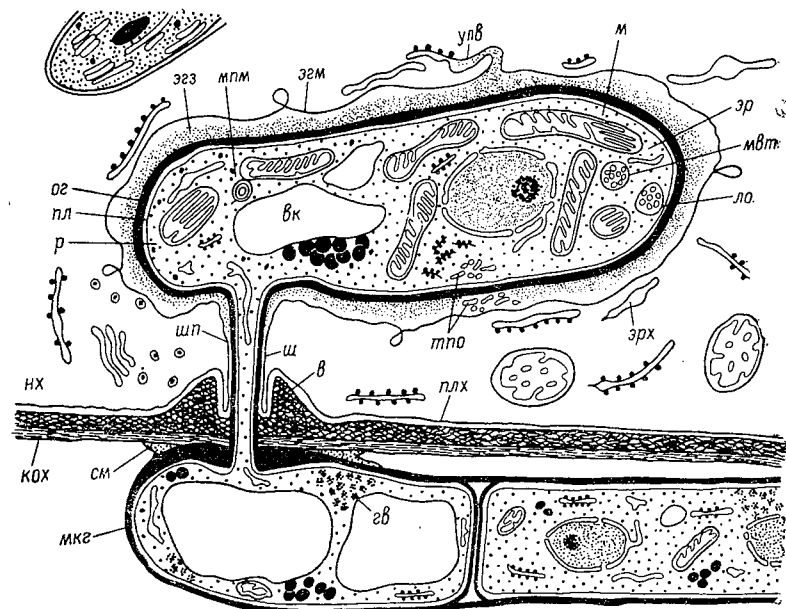


Рис. 11. Цитологическая картина гаустории возбудителя бурой ржавчины пшеницы.

в — воротничок; вк — вакуоль гаустории; вк — вакуоль хозяина; ло — ломасомы; м — митохондрии; мвт — мультивезикулярное тело; мкг — материнская клетка гаустории; млм — мнелиноподобные мембраны; ог — оболочка гаустории; пл — плазмолемма; плх — плазмолемма хозяина; р — рибосомы; см — слизистый материал; тпо — трубчатые и пузырьвидные образования; унв — усикообразное выпячивание; ш — шейка гаустории; шп — шейный поясок; ээз — экстрагаусторвальная зона; ээм — экстрагаусторвальная мембрана; эр — эндоплазматический ретикулум; эрх — эндоплазматический ретикулум хозяина.

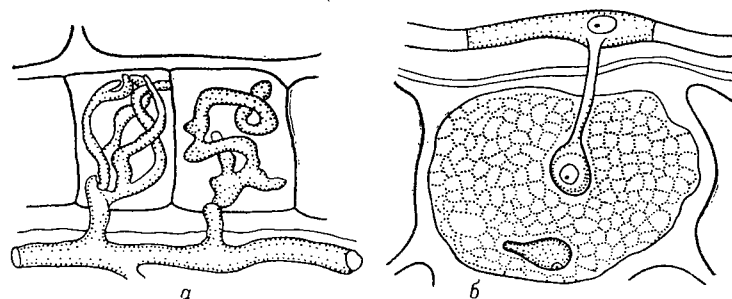


Рис. 12. Различная форма гаусторий.
а — *Peronospora*; б — *Erysiphe*.

Форма гаустории (ее расширенной части) бывает различной: булавообразной (у видов *Albugo*, *Plasmopara*, *Erysiphe* и др.), спиральной и лопастной (у *Rusticia violae*), встречаются ветвистые ленточные гаустории, они заполняют всю полость клетки (например, у видов *Peronospora* и др.) (рис. 12).

Аналогами гаустории грибов-паразитов можно считать арбускулы грибов-микоризообразователей. Арбускулы представляют собой многократно дихотомически разветвленные гифы, проникающие в паренхимные клетки корня. Считают, что эти видоизмененные гифы образуются под влиянием защитной реакции клеток растения-хозяина.

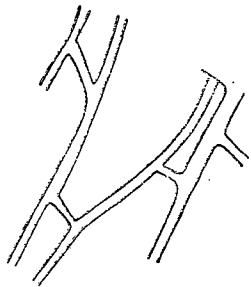


Рис. 13. Анастомозы.

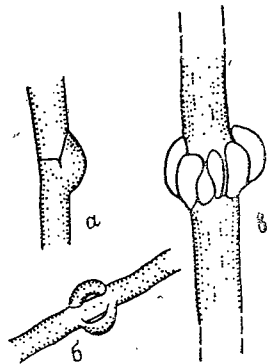


Рис. 14. Типы пряжек.
а — одиночные; б — парные; в — мутовчатые.

При обильном ветвлении гифы мицелия могут расти по направлению друг к другу, и в местах соприкосновения нередко происходит слияние их с образованием мостиков. Они носят особое название — анастомозы (рис. 13). При обильном развитии анастомозов мицелий принимает вид сеточки. Чаще всего анастомозы развиваются при недостатке питания. Их назначение сводится к следующему: 1) через них происходит переливание веществ; 2) нередко через анастомозы происходит переливание ядер из клетки одной гифы в клетку другой, что приводит к половому процессу у некоторых групп грибов; 3) служат для скрепления гиф мицелия.

Разрыв грибницы при наличии большого количества анастомозов сильно затруднен. Различают истинные анастомозы, образующиеся между разными гифами грибницы и сопровождающиеся переходом ядер из одной гифы в другую, самоанастомозы и псевдоанастомозы. В последнем случае имеет место соприкосновение гиф, которое не приводит к миграции ядер.

В ряде случаев гифы мицелия бывают снабжены пряжками. Это — маленькие клетки, лежащие сбоку гифы, против попереч-

ных перегородок. Возникают пряжки следующим образом. На многоклеточной гифе образуется боковой вырост, который тотчас же затихает к основанию клетки и вновь с ней сливается. Пряжка затем отделяется перегородками и становится слепым протоком. Такие пряжки встречаются преимущественно у базидиальных грибов. Их наличие служит систематическим признаком, устанавливающим принадлежность к этой группе грибов. Роль пряжек состоит в том, что через них происходит передача ядра из одной клетки в другую (рис. 14). У *Stereum subtomentinum* гифы характеризуются парными пряжками, а у *Stereum hirsutum* отмечаются гифы с мутовчатыми пряжками.

У некоторых грибов мицелий в присутствии соответствующих животных (личинок нематод) формируют липкие петли, которые, соединяясь друг с другом, образуют сети. Эти сети рассматриваются как приспособления грибов-хищников к улавливанию своей жертвы. У грибов-хищников отмечены многие типы ловчих аппаратов, представляющих собой видоизменения мицелия и служащих для улавливания жертвы. К ним следует отнести крючковидные отростки гифы, вздутые клетки, развивающиеся на коротких ветвях мицелия, состоящих из 1—3 клеток, а также разные типы колец-ловушек (пассивное и сжимающее кольцо) (рис. 15).

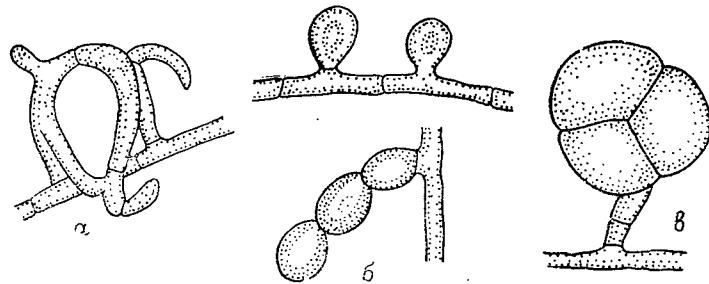


Рис. 15. Типы ловчих аппаратов у грибов-хищников.
а — клетки сети *Arthrobotrys oligospora*; б — клейкие выросты *Dactylella lobata*; в — сжимающее кольцо *Dactylella dembicides*.

К видоизменениям мицелия относят оидии, представляющие собой различной формы (цилиндрические, эллипсоидальные или др.) клетки, на которые распадается мицелий. Оидии возникают как на клеточном, так и на неклеточном мицелии. Если они возникают на неклеточном мицелии, то перед их образованием на мицелии появляются поперечные перегородки. Если оидии формируются на многоклеточном мицелии, то перед их образованием возникают дополнительные более часто расположенные, чем обычные, перегородки. Вслед за появлением дополнительных перегородок образуются в этих местах перетяж-

ки, и нить распадается на большое количество отдельных клеток-оидий (рис. 16).

Чаще всего оидии образуются при неблагоприятных условиях, связанных с кислородным голоданием. При подходящих условиях оидии прорастают в новый мицелий. Таким образом, возникновение оидий это защитное приспособление, служащее для сохранения организма. У некоторых же грибов оидии входят в цикл развития как обязательная стадия (*Monilia*, *Oidium* и др.).

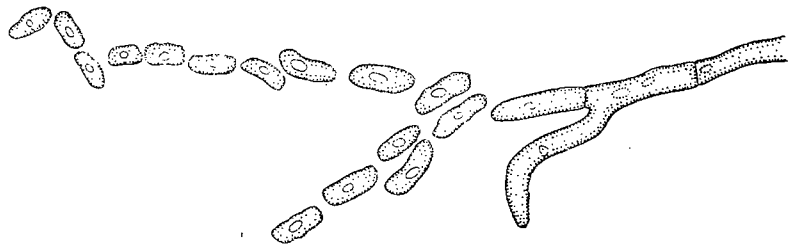


Рис. 16. Оидии.

Из видоизменений мицелия следует упомянуть еще почкующийся мицелий. В отличие от типичного мицелия, почкующийся мицелий характеризуется тем, что клетки его размножаются не обычным делением, а почкованием. При почковании на поверхности клеток появляется бугорок, или почка, которая постепенно увеличивается в размерах и отделяется затем перегородкой от производящей клетки. На ней в свою очередь развиваются такие же почки, и все это повторяется несколько раз. В результате такого почкования получается непрочное соединение круглых или овальных клеток, которое и представляет собой почкующийся мицелий. В некоторых случаях такой мицелий остается коротким и состоит из 2—3 клеток, в других случаях он достигает больших размеров и даже ветвится (см. рис. 1а). Почкование встречается у многих грибов. У одних грибов почкование есть результат влияния неблагоприятных условий, как, например, у муковых. У других видов — это нормальное, наследственное явление. У дрожжей, например, почкующийся мицелий заменяет грибницу.

Грибница нередко образует так называемые хламидоспоры. Они представляют собой толстостенные клетки, возникающие одиночно или группами на вегетативном мицелии. Иногда они обособляются и становятся свободными, не связанными с мицелием. Образуются хламидоспоры следующим образом. Вначале, так же как и при образовании оидий, на мицелии появляются более многочисленные дополнительные поперечные перегородки. Затем содержимое одной клетки или нескольких кле-

ток переливается в соседнюю или соседние. После этого протоплазма отслаивает собственную оболочку под старой оболочкой гифы, образовавшиеся клетки и представляют собой хламидоспоры. После разрушения оставшихся пустыми частей гиф они освобождаются.

Хламидоспоры выдерживают высыхание и действие других неблагоприятных условий и могут сохраняться жизнеспособными до 10 и более лет. Они содержат значительные запасы питательных веществ (жиров, углеводов), оболочка их плотная, часто пигментирована и имеет различную скульптуру. Отличие хламидоспор от оидий заключается в том, что, во-первых, хламидоспоры имеют собственную оболочку и, во-вторых, прорастают они чаще всего с образованием органов спороношения, тогда как оидии прорастают в мицелий. Хламидоспоры распространены у очень многих грибов. У одних грибов (головневые и др.) они являются обязательной стадией в цикле развития, тогда как у других (фикомицеты, несовершенные грибы и др.) образуются при неблагоприятных условиях, например при высыхании питательной среды, при голодании и пр.

Хламидоспоры могут быть в виде отдельных клеток или в виде клубочков (спорокучек). Так, у видов *Ustilago* хламидоспоры одиночные, очень мелкие с гладкой или шиповатой оболочкой, тогда как у видов *Urocystis* (например, *U. tritici* — возбудителя стеблевой головни пшеницы и др.) они представлены клубочками. Обычно клубочки состоят из 1—3 или более типичных пигментированных клеток, вокруг которых располагаются мелкие, тонкостенные, бесцветные, лишенные содержимого клетки. Последние служат для более легкого распространения хламидоспор, т. е. выполняют роль парашюта (рис. 17).

Хламидоспоры, образующиеся на мицелии, могут развиваться либо интеркалярно, с образованием интеркалярных цепочек из хламидоспор, либо на концах ветвей. Интересна отмечаемая различными авторами способность конидий некоторых грибов превращаться в хламидоспоры. Это явление обнаружено у многих почвенных несовершенных грибов из родов *Fusarium*, *Alternaria*, *Helminthosporium* и др. Так, например, у видов *Fusarium* превращение конидий в хламидоспоры происходит разными способами. Конидии перед этим претерпевают

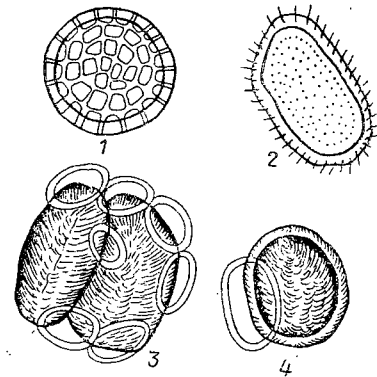


Рис. 17. Хламидоспоры головневых грибов.

1—*Ustilago parlatorei*; 2—*Anthracidea caricis*; 3—*Urocystis ficariae*; 4—*U. anemones*.

следующие изменения: содержимое крайних клеток перетекает в срединную клетку, которая, уплотняясь, окрашивается в темный цвет и становится хламидоспорой. В других случаях конидия вначале дает ростковую трубку, на конце которой возникают терминальные хламидоспоры (рис. 18). Шаровидные,

дали у почвенных грибов, а также у грибов, часть цикла которых осуществляется в почве (рис. 20).

Аналогом хламидоспор являются везикулы, встречающиеся у грибов — микоризообразователей. Везикулы — это пузырьвидные вздутия, содержащие капли жира (рис. 21). Им приписывают функцию запасания питательных веществ. Возникают они как вне корня (внекорневые везикулы), так и внутри корня в корневой паренхиме (внутрикорневые

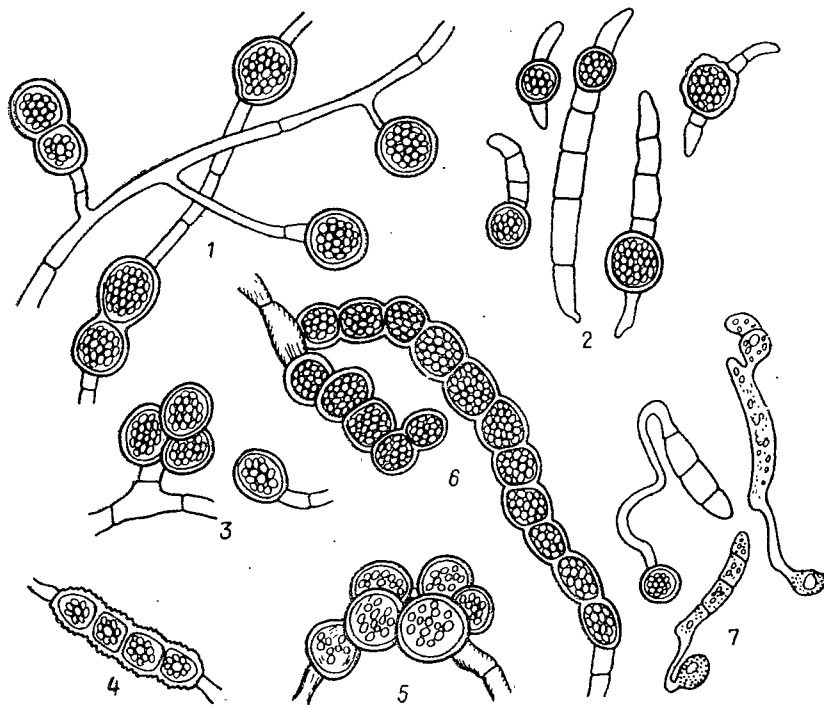


Рис. 18. Хламидоспоры видов *Fusarium*.

1 — в гифе; 2 — в конидии; 3 — конечные хламидоспоры; 4 — промежуточные в небольших цепочках; 5 — узлами; 6 — собраны в небольшие цепочки 7 — образование при прорастании конидий.

овальные или грушевидные хламидоспоры могут формировать питательные, фитофторовые и многие несовершенные грибы. Они возникают терминально и интеркалярно, иногда, в частности, у видов *Phytophthora* (*Ph. cinnamomi*) образуются на коротких ветвях (рис. 19).

Хламидоспоры не следует смешивать со вздутиями, которые часто образуются на гифе многих грибов (*Fusarium* и др.) и резко отличаются от них величиной и отсутствием содержимого внутри. Наличие хламидоспороподобного мицелия отмечалось многими авторами. Образование хламидоспороподобного мицелия может происходить под влиянием антагонистов из числа бактерий и актиномицетов. Такого рода мицелий наблю-

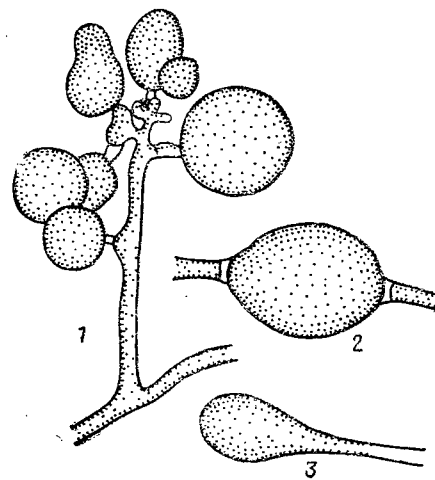


Рис. 19. Хламидоспоры видов *Phytophthora*.

1 — *P. cinnamomi*; 2 — интеркалярные у *P. nicotianae*; 3 — терминальные у *P. nicotianae*.

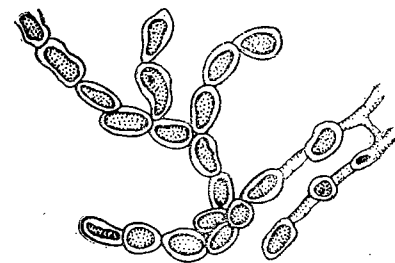


Рис. 20. Хламидоспороподобный мицелий *Helminthosporium satiivum*.

везикулы). После разрушения корня они могут служить также и органами размножения.

Очень близки к хламидоспорам по своему происхождению так называемые геммы. Они образуются так же, как и хлами-

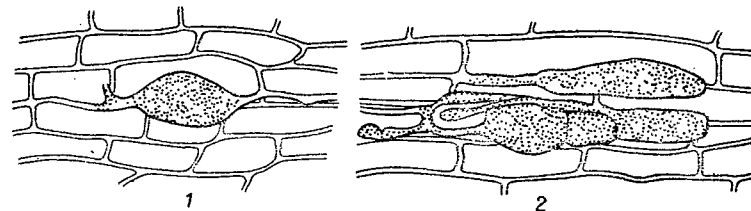


Рис. 21. Везикулы у грибов-микоризообразователей.

1 — интеркалярные везикулы; 2 — несколько везикул в межклеточном пространстве.

доспоры, но отличаются своей формой. Даже у одного и того же вида можно наблюдать геммы различной формы. Они имеют толстостенную окрашенную оболочку, что позволяет им пересимовывать в неблагоприятных условиях. Геммы встречаются среди сапролегниевых, энтомофторовых, головневых и некото-

рых несовершенных грибов. Развиваются они часто внутри спора (рис. 22). Гифы с широким просветом служат для продвижения воды, у таких гиф нет поперечных перегородок, они растут в поперечном направлении, иногда вместо них сохраняются небольшие бугорки, представляющие собой остатки поперечных перегородок.

Отдельные гифы мицелия могут образовывать различные типы сплетения. Часто при культивировании грибов на искусственных питательных средах (особенно мукоровых) образуется рыхлое, нежное паутинистое сплетение мицелия. У некоторых грибов мы наблюдаем хлопьевидное или войлочное сплетение гиф, представляющее собой уже более уплотненное сплетение, напоминающее войлок: такого типа сплетение имеет место у видов *Sclerotinia*, *Fusarium* и др.

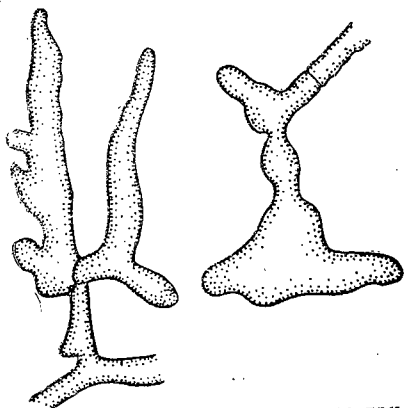


Рис. 22. Геммы сапролегиновых грибов.

Грибы нередко формируют пленки. Они представляют собой слой плотно переплетенных гиф, причем гифы здесь расположены в разных направлениях. Пленки бывают различной толщины — от нескольких миллиметров до 0,5 см.

Они образуются или на поверхности субстрата, или в трещинах древесины (Fomes, Sclerotinia и др.). Пленки формируются, как и шнуры, из вегетативных гиф, которые располагаются параллельно. Поверхностные слои ризоморф состоят из нескольких слоев

Они образуются или на поверхности субстрата, или в трещинах древесины (Fomes, Sclerotinia и др.). Пленки формируются, как и шнуры, из вегетативных гиф, которые располагаются параллельно. Поверхностные слои ризоморф состоят из нескольких слоев

У грибов в качестве более сложного и специализированного сплетения грибницы следует указать шнуры или тяжи. Они состоят в противоположность пленкам из параллельно расположенных гиф мицелия. Здесь уже наблюдается либо срастание гиф вегетативного мицелия, либо скрепление этих гиф с помощью коротких анастомозов. Можно выделить несколько типов шнуров. В простейшем случае они состоят из небольшого числа параллельно идущих однородных (одинакового строения) гиф, срастающихся друг с другом короткими анастомозными оболочками или образующих короткие анастомозы. В других случаях гифы, составляющие шнуры, получают известную дифференцировку; она выражается в том, что наружные окрашенные в темный цвет гифы, а внутренние — более широкие бесцветные гифы.

Наибольшей дифференцировки достигает строение шнура домашнего гриба *Serpula lacrymans* (рис. 23). Здесь различают обыкновенные тонкостенные гифы, они служат для продвижения питательных веществ; гифы толстостенные с узким просветом и сильно утолщенными оболочками придают шнуру прочность.

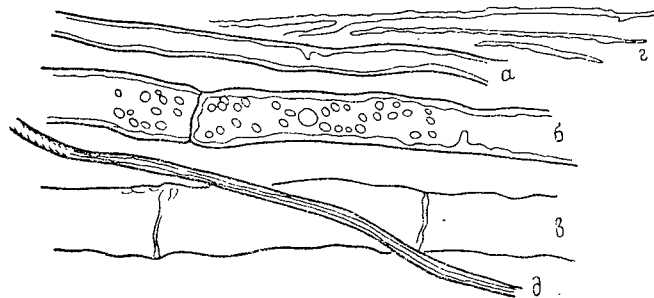


Рис. 23. Часть шнура *Serpula lacrymans*. а, б, в — сосудодвижные гифы; г — гифы основной ткани; д — механические гифы.

Шнуры, имеющие сходство с корнями высших растений, носят название ризоморфы. Они развиваются чаще всего в почве и распространяются на большие расстояния. Ризоморфы состоят из живых, тонкостенных, бесцветных гиф. Часто такие ризоморфы встречаются у опенка *Armillariella mellea* (рис. 24). Шнуры и ризоморфы нарастают, как и гифы, из которых они состоят, своими вершинами и могут достигать нескольких метров длины. Благодаря своему значительному возрасту они способствуют вегетативному распространению гриба от дерева к дереву; по отношению к плодовым телам; ризоморфы, защищенные плотной оболочкой, служат для сохранения гриба при неблагоприятных условиях. Они могут высыхать и при наступлении подходящих условий.

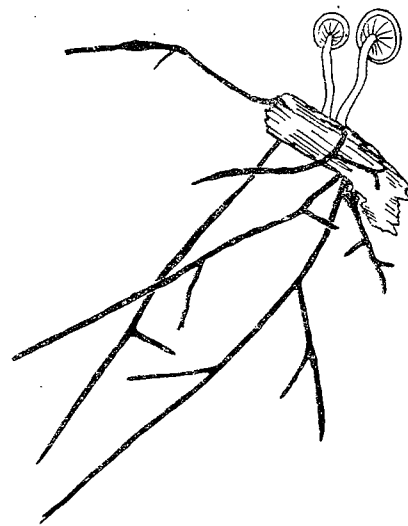


Рис. 24. Ризоморфы опенка.

вий прорастают и развивают новый мицелий. Ризоморфы встречаются у представителей пор. Agaricales, пор. Polyporales и др.

Под названием склероций понимают такое уплотнение грибов, при котором получается твердое тело. Склероции представляют собой темноокрашенные твердые тела, состоящие из плотного сплетения мицелиальных гиф. Размер склероции может быть различным — от микроскопически малых до 20—30 см в диаметре и до 20 кг весом. Некоторые склероции, образованные тропическими трутовиками, употребляются в пищу. Склероции могут быть различной формы — шаровидной, овальной, в виде рожков или иметь совершенно неправильную форму. Очень любопытна, например, форма склероциев, сформированных в корзинках подсолнечника. Образующиеся между семечками склероции сливаются между собой и формируют сетчатого строения тело.

Образование склероциев можно проследить на примере *Sclerotinia sclerotiorum* на моркови. Несколько невымытых морковок следует поместить во влажную камеру, где через несколько дней будет образован белый мицелий гриба. На уплотненном рыхлом мицелии формируются клубочки белого цвета, которые постепенно уплотняются, выдавливая на поверхность капли воды, затем эти клубочки пигментируются и становятся твердыми темноокрашенными телами-склероциями. Такие склероции служат для сохранения гриба в неблагоприятных условиях среды и для его распространения.

Анатомическое строение склероциев довольно однообразно и напоминает строение ризоморф. Если сделать поперечный срез через такой склероций, то можно увидеть следующую картину. Снаружи располагается кора из одного или чаще из нескольких слоев клеток с темными оболочками, плотно соединенными друг с другом — это отмерший слой. Кора состоит из изодиаметрических клеток, и ее называют параплектенхимой. Ее роль — защитная. Внутри склероция расположена ткань, состоящая из рыхлого мицелия и образованная вытянутыми клетками или клетками неправильной формы, ее называют прозоплектенхимой (рис. 25). Среди этих вытянутых клеток внутренней ткани можно видеть многочисленные капли жира, которые необходим грибу как запасной продукт. В зрелом состоянии склероции очень бедны водой (5—10%) и содержат значительное количество запасных питательных веществ. В рожках спорыньи, например, содержится до 30% жира.

Склероции могут сохраняться очень долго и затем при благоприятных условиях прорастать. Склероции встречаются очень многих грибов — сумчатых (*Claviceps*, *Sclerotinia*), базидиальных (*Polyporus*, *Typhula*), у некоторых несовершенных грибов (*Botrytis* и др.). Они образуются либо свободно на поверхности мицелия, либо внутри пораженного органа. Различают три типа склероциев: к первому типу относятся так-

склероции, которые состоят исключительно из сплетения гриболицы. Такие склероции встречаются у *Botrytis cinerea*, *Sclerotinia sclerotiorum*, *Typhula variabilis* и т. д. Ко второму типу относятся такие склероции, в образовании которых принимают участие не только гриболицы, но и ткани субстрата. Такие склероции, как правило, сохраняют форму пораженного органа, и их называют мумиями. В качестве примера можно привести гриб *Stromatinia fructigena*, вызывающий плодовую гниль семячковых пород.

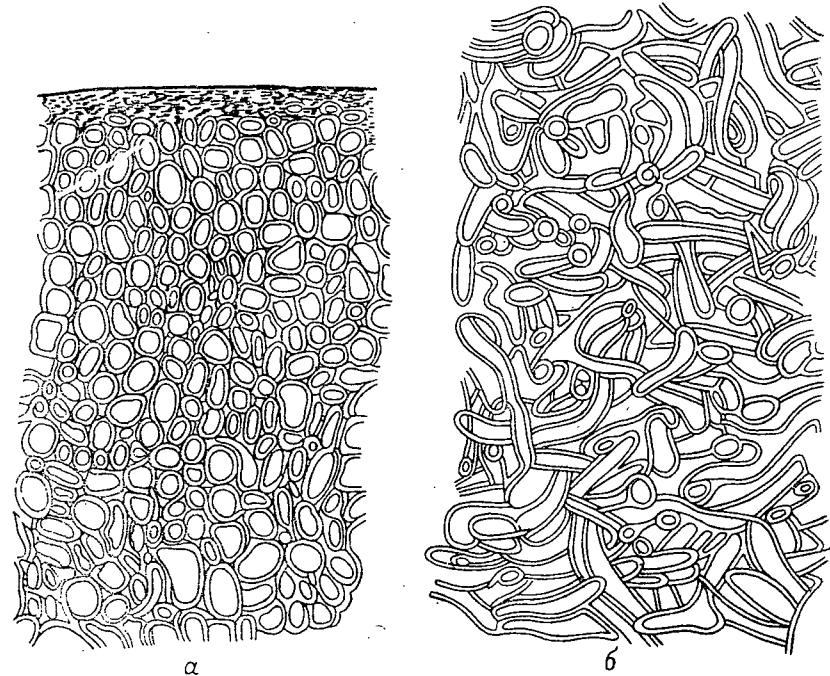


Рис. 25. Анатомическое строение склероциев.
а — параплектенхима; б — прозоплектенхима.

Склероций развивается следующим образом. Через повреждения в коже или через укусы насекомых споры гриба попадают в мякоть плода и прорастают в ней в мицелий. На поверхности плода в это время обнаруживается небольшое бурое пятно, которое очень быстро разрастается и охватывает почти всю поверхность плода. Мякоть плода становится рыхлой, губчатой, теряет аромат и вкус. На поверхности плода в это время можно обнаружить в виде концентрических кругов органы бесполого размножения гриба. Мицелий первоначально распространяется в ткани более или менее равномерно, проходя через клетки растения-хозяина, а позже, к концу лета, начинает сосредоточиваться преимущественно в периферических частях

плода. Поверхность плода приобретает черную окраску, становится блестящей, как бы лакированной и отвердевает или, как говорят, мумифицируется. При разрезе мумифицированного плода можно наблюдать рыхлое сплетение бесцветного мицелия в центре, а по периферии — плотное сплетение пигментированного мицелия, который защищает внутренний слой. Муми-

ции или микросклероции. Они состоят из окрашенных толсто-стенных клеток, которые обычно образуются внутри тканей пораженных растений или на мицелии в условиях культуры. Роль склероциев всех трех типов сводится к выживанию в неблагоприятных условиях, так как обычно гриб зимует в виде склероциев. С наступлением благоприятных температуры и влажности мицелий во внутренней части склероция пробуждается к жизни. Он начинает использовать запасные вещества, находящиеся внутри склероция, пробивает оболочку, которая к этому времени становится эластичной, и прорастает чаще всего с образованием органов спороношения. Так, склероций *Claviceps purpurea* формирует аскостромы с развивающимися в ней перитециями; склероции *Stromatinia fructigena* развивают апотеции, а микросклероции, например *Verticillium*, прорастают в мицелий или развивают конидиальное спороношение.

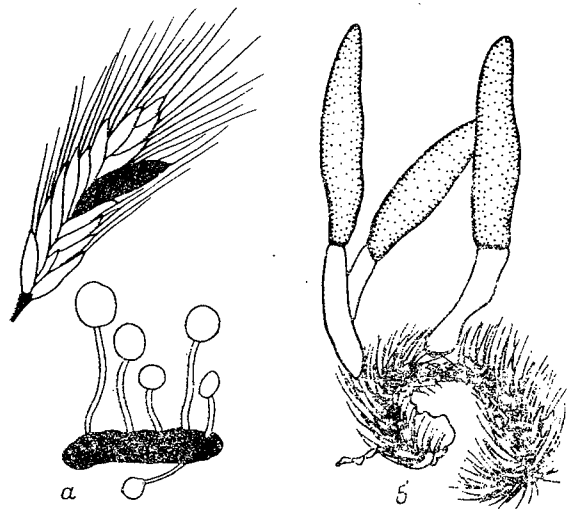


Рис. 26. Проросшие склероции.
а — *Claviceps purpurea*; б — *Cordyceps*.

§ 4. ТКАНИ У ГРИБОВ

фицированный плод может сохраняться в течение нескольких лет. В его образовании принимают участие гриб и ткань мякоти плода, пронизанная гифами гриба.

Образование такого типа склероциев происходит не только при поражении растительных тканей, но и при поражении животных. Так, например, при поражении шелкопрячьего червя грибом *Beauveria bassiana* из личинок этих насекомых получаются типичные мумии, насквозь пронизанные грибницей. Следует подчеркнуть, что участие грибных тканей и тканей субстрата (хозяина) в образовании склероциев может быть различным. В приведенном выше случае мумификации яблока преобладающая масса склероция состоит из мякоти плода, из тканей самого плода. Но иногда бывает наоборот, когда склероций-мумия образован преимущественно мицелием гриба. Такой случай имеет место, например, у гриба *Claviceps purpurea*, поражающего завязь различных злаков (рис. 26). Грибница здесь пронизывает завязь и превращает ее в удлиненное тело — рожок. В образовании принимают участие ткани завязи, но к моменту созревания склероция от них почти ничего не остается, и он оказывается полностью состоящим из гиф гриба. Есть еще и третий тип склероциев — так называемые псевдосклеро-

циев возникают при делении клеток во всех направлениях — клетка делится сначала в поперечном, а затем в продольном направлении. У грибов же грибница делится только с образованием поперечных перегородок, т. е. только в одном направлении. Поэтому мы говорим, что у грибов нет настоящих тканей, а те сложные образования в виде плодовых тел или крупных склероциев и других состоят не из настоящих, а из так называемых ложных тканей. И хотя нередко микроскопически ткани грибов напоминают ткани высших растений, но по происхождению они существенно отличаются. Если посмотреть анатомическую картину массивных плодовых тел гриба, то можно увидеть, что они состоят из сплетения и срастания гиф, каждая из которых делится только в одном поперечном направлении. Такие соединения мицелия называют ложными тканями или плектенхимой. По происхождению плектенхима состоит из нитчатых элементов.

По структуре (морфологии) различают два типа тканей: параплектенхиму и прозоплектенхиму. Параплектенхима представлена изодиаметрическими клетками, т. е. клетками одинакового диаметра, и внешне очень напоминает парехимную ткань. Прозоплектенхима представлена удлиненными клетками, расположенными более рыхло, чем параплектенхима. У грибов еще отмечают полисадную ткань, которую напоминает гимениальный слой в плодовых телах некоторых сумчатых грибов, когда еще сумки находятся в незрелом состоянии, но это чисто внешнее сходство.

Кроме морфологического понятия существует еще и физиологическое понятие тканей у грибов. С точки зрения выполнения функций различают покровные, механические, проводящие ткани. Покровная ткань выполняет функцию защиты и представлена на поверхности склероциев и на поверхности пло-

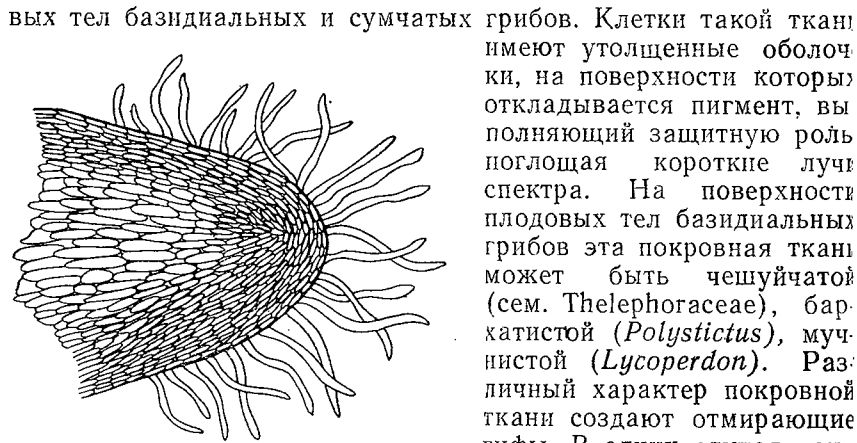


Рис. 27. Продольный разрез кончика ризоморфы опенка.

вых тел базидиальных и сумчатых грибов. Клетки такой ткани имеют утолщенные оболочки, на поверхности которых откладывается пигмент, выполняющий защитную роль, поглощая коротковолновые лучи спектра. На поверхности плодовых тел базидиальных грибов эта покровная ткань может быть чешуйчатой (сем. *Thelephoraceae*), бархатистой (*Polystictus*), мучнистой (*Lycoperdon*). Различный характер покровной ткани создают отмирающие гифы. В одних случаях они формируют опадающие округлые клетки (в случае мучнистой поверхности), в дру-

гих случаях между гифами выделяются капли смолистого вещества, которое выступает на поверхность, затвердевает, и поверхность плодовых тел становится лакированной. С точки зрения морфологии покровная ткань может быть параплектенхимой (например, у склероциев) или прозоплектенхимой (например, у плодовых тел многих базидиальных грибов).

Механическая ткань у грибов встречается довольно часто. Она представлена гифами с сильно утолщенными стенками и суженным просветом. Такие гифы можно встретить в плодовых телах трутовых грибов, в мицелиальных шнурах домашнего гриба *Serpula lacrymans* и др. Ее роль сводится к тому, чтобы придать прочность тому или иному органу, плодovому телу и пр. Типичной проводящей ткани у грибов нет, ее функции выполняют особые специализированные гифы, лишенные поперечных перегородок, от которых на внутренней стенке гиф остаются бугорки. Эти гифы пронизывают плодовые тела в разных направлениях, по ним передается вода. Они встречаются в шнурах домашнего гриба *Serpula lacrymans*. Для продвижения органических веществ имеются гифы, отличающиеся густым окрашенным содержимым, они являются ответвлениями обычных гиф. Поперечные перегородки у них, как правило, отсутствуют.

У грибов меристемы нет, но сходство в окончании ризоморф базидиальных грибов с меристемой высших растений очень велико. Если сделать продольный срез через кончик ризоморфы какого-нибудь гриба, то можно увидеть, что ткань внешне очень похожа на меристему. Однако это сходство ограничивается чисто внешней стороной. По происхождению это не меристема, ибо эта ткань ложная, так как ее клетки делятся только в одном направлении (рис. 27).

Глава II

РАЗМНОЖЕНИЕ ГРИБОВ

Наиболее характерной особенностью любого живого организма является цикл его развития. Знание цикла развития грибов крайне важно как с общебиологической (для правильного понимания границ вида, для выяснения эволюции этих организмов), так и с практической точки зрения. Точное представление о цикле развития возбудителя заболевания растений, человека и животных из числа грибов позволяет правильно и эффективно проводить борьбу с этими патогенами.

Размножение является основным свойством любого живого организма. Именно особенности размножения, как полового, так и бесполого, используются при определении таксономического положения грибов, при установлении родственных отношений между отдельными их группами. У грибов различают три типа размножения — вегетативное, бесполое и половое.

Вегетативное размножение это есть способность гриба размножаться обрывками вегетативного тела, т. е. частями грибницы. В многоклеточной грибнице любая часть мицелия, содержащая клетку, дает новый мицелий. Способны к возобновлению также и участки неклеточной грибницы. Вегетативное размножение осуществляется также с помощью различных видоизменений грибницы. Так, например, оидии, хламидоспоры, клетки-почки могут рассматриваться как различные способы вегетативного размножения.

Бесполое размножение осуществляется специализированными спорами, которые развиваются тем или иным путем либо на грибнице, либо из споробразующих клеток и образуют новую особь. Споры бесполого размножения служат для массового расселения грибов в период вегетации.

Половое размножение представляет собой возникновение и развитие нового поколения из оплодотворенной клетки — зиготы, возникшей при слиянии содержимого двух клеток, разли-

чающихся между собой по признаку пола. При слиянии двух раздельнополюх клеток, называемых гаметами, половой процесс протекает в двух фазах. Первой фазой полового процесса является слияние протоплазмного содержимого двух клеток, т. е. плазмогамия. После плазмогамии либо сразу же, либо через некоторый промежуток времени — у разных организмов по-разному — наступает слияние ядер, т. е. кариогамия. В результате слияния двух клеток получается особая клетка, внутри которой сосредоточено содержимое и первой и второй (мужской и женской) клеток. После слияния двух ядер получается диплоидное ядро, в котором сосредоточен двойной набор хромосом. Таким образом, при половом процессе осуществляется переход от гаплоидного состояния — с одинарным набором хромосом, к диплоидному состоянию — с двойным набором хромосом в копуляционном ядре.

После образования диплоидного ядра, у одних грибов сразу, а в других случаях несколько позже, диплоидное ядро претерпевает деление, сопровождающееся уменьшением числа хромосом, т. е. редукционное деление. В результате редукционного деления получают в последующем гаплоидные клетки, отличающиеся от диплоидных меньшим в два раза количеством хромосом. Вместе с тем в каждой из этих клеток заключено содержимое двух предыдущих гаплоидных клеток, участвовавших в половом процессе. Произошла рекомбинация наследственных свойств, и две клетки уже не являются тождественными первым клеткам. Половой процесс, таким образом, способствует возникновению большого разнообразия форм.

Половое размножение является высшей формой воспроизведения потомства по сравнению с бесполом, представляющим более древний тип размножения.

§ 1. БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

При бесполом размножении имеется два способа образования спор: эндогенное, когда споры формируются внутри спорносящих органов, и экзогенное, когда споры образуются на поверхности спорносящих органов.

При эндогенном способе образования спор мы различаем два типа спорносящих органов — зооспорангий и спорангий.

Зооспорангий — такой спорносящий орган, внутри которого образуются подвижные споры, снабженные жгутиками, — зооспоры. Зооспоры — это голые участки протоплазмы, лишенные оболочки, чаще с одним ядром, иногда с несколькими ядрами и с одним или двумя жгутиками. При помощи жгутиков зооспоры активно передвигаются в воде (рис. 28). Спорангий представляет собой спорносящий орган, в котором развиваются неподвижные споры, имеющие оболочку. Спорангиоспоры представляют собой многоядерные клетки, одетые оболочкой и лишенные органов движения (рис. 29).

Эндогенное спороношение характерно для наиболее примитивных грибов. На нескольких примерах ознакомимся с особенностями бесполого размножения грибов.

Гриб *Oplidium brassicae* вызывает заболевание рассады капусты, известное под названием черной ножки. Как осуществляется бесполое размножение у этого гриба?

Его вегетативное тело в виде голого комочка протоплазмы располагается внутри клетки хозяина, т. е. гриб является эндобионтом. Это внутриклеточный паразит, который питается за

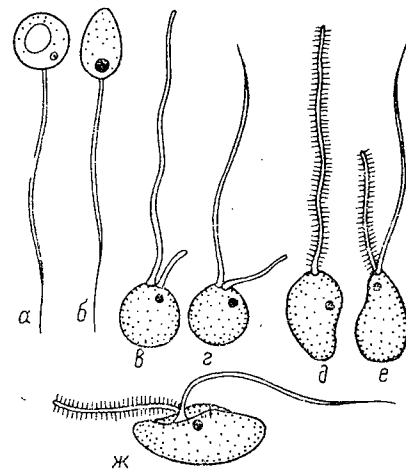


Рис. 28. Строение зооспор.
а — Chytridiales; б — Blastocladales; в — Trichiales; з — Plasmodiophorales; д — Hyphochytriales; е, ж — Saprolegniales.

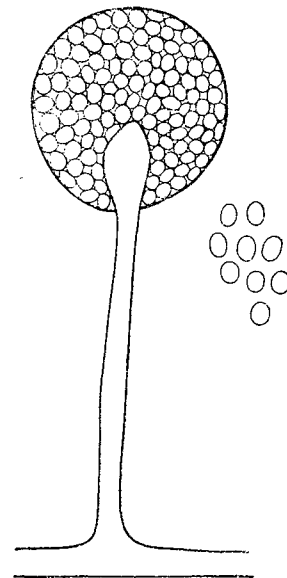


Рис. 29. Спорангий мушкетерского гриба.

счет содержимого клетки хозяина. Его протопласт постепенно разрастается, ядро многократно делится и он становится многоядерным. Вокруг этого комочка протоплазмы (амебоида) образуется оболочка. Содержимое внутри этой грибной клетки распадается на отдельные участки по числу ядер, снабженные одним жгутиком, при помощи которого осуществляется их передвижение. Вскоре в оболочке образуется выводной проток, который пробивает оболочку клетки-хозяина (рис. 30). Эти тельца через выводной проток выходят наружу в виде зооспор. Зооспора некоторое время плавает (при наличии капельножидкой влаги в почве), а затем прикрепляется к клетке корня хозяина, переливает в нее свое содержимое, и весь процесс начинается сначала. Здесь вся особь превращается в зооспо-

рангий. Такие организмы, у которых все вегетативное тело превращается в зооспорангий, называются монокарпическими или холокарпическими.

Synchytrium endobioticum — возбудитель рака картофеля, вызывает образование на клубнях опухолевидных вздутий. Как и *Olpidium brassicae*, он является внутриклеточным паразитом, вегетативное тело которого также представлено амебондом — голым участком протоплазмы. В определенный период развития амебонд становится из одноядерного многоядерным, сильно разрастается, при достижении зрелости одевается внутри клетки-хозяина оболочкой и переходит в состояние покоя (стадия летней цисты), после которого изнутри его, прорывая оболочку, выступает пузырь, одетый собственной оболочкой, это — просорус. Внутри просоруса обособляются многоядерные участки протоплазмы, окруженные своими оболочками. Каждый такой многоядерный участок представляет собой зооспорангий. Образованная таким путем группа зооспорангиев получила название соруса зооспорангиев. В данном случае одна особь превращается в несколько зооспорангиев, и на их образовании расходится все вегетативное тело (рис. 31).

У водных оомицетов зооспорангии развиваются на концах гиф мицелия. Примером может служить *Saprolegnia*. Его виды поселяются на трупах мелких животных, например насекомых, попавших в воду. Некоторые из них вызывают гибель мальков рыб. Белый мицелий, покрывающий этих животных, представлен разветвленными, неклеточными гифами, на концах которых и формируются зооспорангии. Их развитие происходит следующим образом. Отдельные ветви мицелия вздуваются, и вздутая часть отделяется от остальной грибницы поперечной перегородкой. В образовавшемся мешковидном отростке гифы происходят деление ядер, вокруг которых обособляется протоплазма и формируются двужгутиковые зооспоры.

Зооспоры здесь двух типов: одни зооспоры грушевидные, они выходят из образовавшегося на вершине зооспорангия отверстия, некоторое время плавают, затем останавливаются, утрачивают жгутики и одеваются тонкой оболочкой. В таком состоянии зооспора находится в течение непродолжительного времени. Затем оболочка лопается и из нее выходит зооспора другой формы — бобовидной, жгутики которой прикреплены сбоку, один из них направлен вперед, другой — назад. Проплавив несколько минут, такая зооспора останавливается, округляется, одевается тонкой оболочкой, теряет жгутики и затем прорастает в мицелий. Такие дважды подвижные организмы (имеющие зооспоры двух типов) называют диплоланетическими. Образование подобной формы является своеобразным приспособлением к их распространению, ибо при двойном плавании зооспора уйдет от материнского организма значительно дальше.

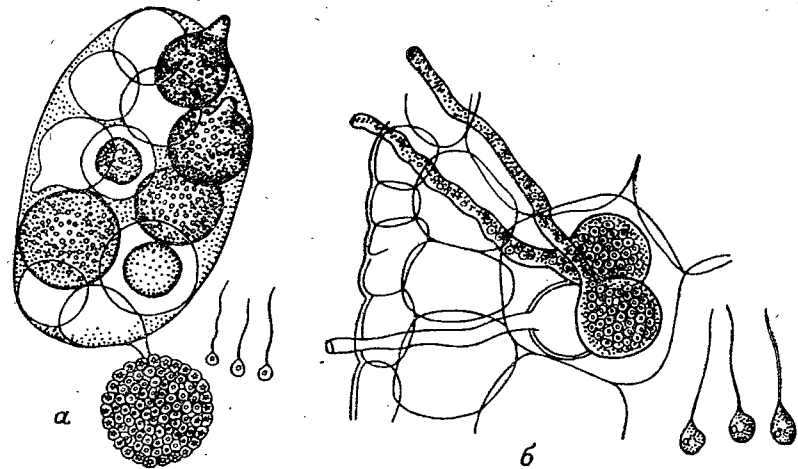


Рис. 30. Зооспорангии видов *Olpidium*.
а — *O. gregarium*; б — *O. brassicae*.

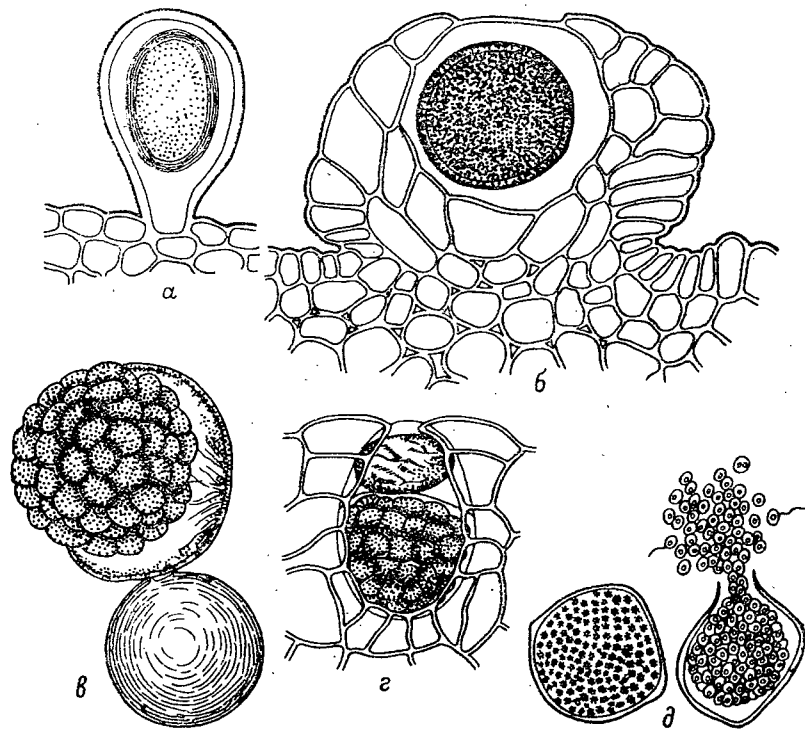


Рис. 31. Сорусы зооспорангиев и покоящиеся цисты у видов *Synchytrium*.
а — *S. myosotidis*; б, в — *S. mercurialis*; г — *S. stellariae*; д — *S. taraxaci*.

Зооспорангии у видов *Saprolegnia* чаще всего одиночные, однако одно вегетативное тело здесь формирует не один зооспорангий, а несколько. Такие формы, у которых на одном вегетативном теле образуется много зооспорангиев, называют поликарпическими (рис. 32).

Иногда у представителей *Saprolegnia* можно наблюдать интересное явление, когда происходит вращание нового зооспорангия в оболочку старого, опустевшего. Это явление получило название пролиферации зооспорангиев. В опустевший зооспорангий поступает новая часть протоплазмы, которая одевается внутри него собственной оболочкой. Так может повторяться несколько раз. Подобная же картина наблюдается и у близких к пор. *Saprolegniales* представителей пор. *Monoblepharidales*, например у *Monoblepharis regimens* (рис. 33). В других случаях у *Saprolegnia* можно наблюдать образование на одной и той же ветви мицелия группы зооспорангиев в виде кустика. В этих случаях молодой зооспорангий закладывается непосредственно под уже имеющимся, вырастая под некоторым углом к последнему

Рис. 32. Зооспорангии сапролегниевых грибов. а — молодой зооспорангий; б — пролиферация зооспорангия; в — проросший зооспорангий.

Эндогенными спорами являются также и спорангиоспоры формирующиеся внутри спорангия. Этот способ бесполого размножения наиболее распространен у мукоровых грибов (класс *Zygomycetes*). Спорангий развивается на спорангиеносце, представляющем собой вертикально расположенную гифу, отходящую от мицелия. В верхней части многоядерная клетка отделяется поперечной перегородкой от остальной гифы. Эта клетка представляет собой будущий спорангий. В процессе роста она сильно вздувается, число ядер в ней увеличивается, затем во круг нескольких ядер обособляется протоплазма, которая по периферии уплотняется, и образует неподвижные споры. При разрыве оболочки спорангия спорангиоспоры освобождаются и разносятся ветром. У многих мукоровых грибов верхняя часть спорангиеносца разрастается углубляется внутрь спорангия, образуя колонку.

Экзогенные споры (конидии) — это споры, образующиеся на поверхности спороносящего органа, на конидиеносцах, пре-

ставляющих специализированные ветви мицелия. Конидии в простейшем случае развиваются на конидиеносце одиночно. При этом в верхней части конидиеносца отделяется спорогенная клетка, с увеличением своего размера она становится конидией. Затем перегородка между конидиеносцем и будущей конидией расслаивается, обе половины округляются, и конидия легко отпадает. На ее месте возникает другая конидия, и так происходит многократно. На одном конидиеносце в одних случаях развиваются одиночные конидии, в других случаях может

образовываться группа конидий. Кроме того, конидии могут возникать и в цепочках. Образование цепочек может происходить двумя способами. В одних случаях это

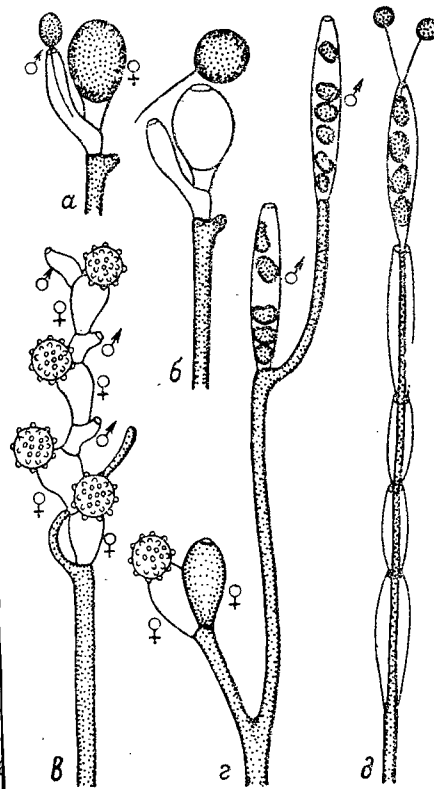


Рис. 33. Виды пор. *Monoblepharidales*.

б — *Monoblepharella taylori*; а — *Monoblepharis polymorpha*; в — *M. macrandra*; д — *M. regimens*.

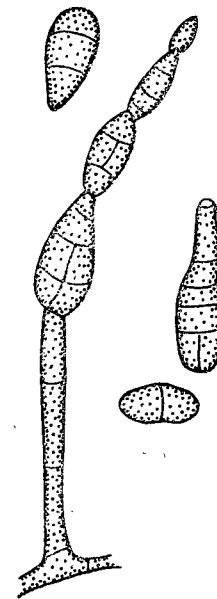


Рис. 34. Цепочка конидий *Alternaria tenuis*.

происходит так: верхняя клетка, отделившаяся от конидиеносца, астет и затем делится на две — верхнюю и нижнюю; вновь образовавшаяся верхняя клетка дает конидии, а нижняя, спорогенная, клетка вновь делится на две: верхнюю — конидию и

нижнюю — спорогенную. Так наблюдается многократно, в результате образуется цепочка конидий, в которой самая верхняя конидия является наиболее зрелой. Такая цепочка распадается последовательно, начиная сверху (базипетальный тип). В других случаях происходит образование акропетальной цепочки, в которой наиболее старой является самая нижняя конидия, и распадается она только после созревания всех конидий (рис. 34).

Из трех типов органов бесполого размножения, рассмотренных выше (зооспорангии, спорангии и конидии), наиболее примитивными следует считать зооспорангии, в которых формируются зооспоры, близкие по своему строению к тем простейшим формам, из которых возникают в последующем и растения, и животные. Спорангии и конидии несомненно являются более совершенными образованиями.

Просматривая группу грибов в целом, мы можем обратить внимание на то, что все эти три типа органов бесполого размножения в своем происхождении тесно связаны друг с другом. На примере близких видов или одного и того же вида можно наблюдать случаи переходов от зооспорангия к спорангию и к конидии и от спорангия к конидии.

Эволюция органов бесполого размножения у грибов теснейшим образом связана со средой обитания. При переходе грибов из водной среды обитания к условиям наземного существования у них появился ряд приспособлений, связанных с изменениями внешних условий среды. В первую очередь это отразилось на способах их размножения.

Зооспорангии присутствуют преимущественно у водных грибов, однако они еще сохранились и у некоторых грибов, приспособившихся к наземному образу жизни, развивающихся на сухопутных растениях, в то время как спорангии и конидии характерны исключительно для наземных организмов.

Большой интерес с точки зрения эволюции органов бесполого размножения представляет сем. Saprolegniaceae, объединяющее типичные водные организмы, развивающиеся на животных и растительных остатках, попавших в воду. Однако уже у этих форм намечается тенденция к сокращению подвижных стадий при формировании органов бесполого размножения.

У типичного для этого семейства р. *Saprolegnia*, как уже отмечалось ранее, имеются дипланетические зооспоры, отличающиеся друг от друга по форме. Зооспоры первой фазы имеют грушевидную форму и два жгутика, которые располагаются у заднего конца. Такая зооспора, выйдя из зооспорангия, плавает 15—20 мин, иногда полчаса, затем утрачивает жгутики, облекается оболочкой, покоится некоторый промежу-

ток времени, после чего прорастает. При этом происходит разрыв оболочки и изнутри выходит вновь зооспора, но уже бобовидной или почковидной формы и также с двумя жгутиками, но расположенными по-иному. Один из них направлен назад, а второй — вперед. Таким образом, зооспоры первой и второй фаз резко отличаются друг от друга, хотя принадлежат к одному виду и развиваются у одного и того же организма. Такие зооспоры передвигаются активно и за двойное плавание уходят от материнского организма на значительное расстояние. Однако такие дипланетические формы встречаются не у всех представителей этого семейства. Так, у р. *Achlya*, например, первичные зооспоры, плавая 15—20 мин, могут затем одеваться оболочкой, после чего сразу прорастают в вегетативный росток грибницы. Вторая стадия развития и вторичные зооспоры здесь отсутствуют. Подвижность зооспор, следовательно, сокращена вдвое по сравнению с *Saprolegnia*. Представители другого рода этого семейства — *Pythiopsis* образуют также только один тип зооспор, т. е. здесь первичный процесс превращения зооспор первой фазы в неподвижные споры проходит внутри зооспорангия. Наружу выходят уже неподвижные споры, которые сейчас же в окружающей водной среде прорастают с образованием вторичных зооспор. Вторичные зооспоры вскоре прорастают в мицелиальный росток.

У представителей *Dictyuchus* наблюдается еще более любопытное приспособление. Процесс превращения первичных грушевидных зооспор в неподвижные споры совершается и здесь внутри зооспорангия, который затем делится косыми перегородками на ряд ячеек, соответствующих количеству зооспор, развивающихся в таком зооспорангии. Для каждой зооспоры формируется свой собственный зооспорангий. А затем каждая из этих ячеек открывается своим отверстием, и оттуда выходят вторичные зооспоры, которые, находясь еще внутри зооспорангия, сбрасывают оболочки.

В *Traustotheca* мы встречаемся с очень интересным явлением, когда из зооспорангия наружу высыпаются неподвижные споры, которые затем прорастают вегетативным ростком мицелия. Зооспорангий в этом случае по своему внешнему облику и по своему содержимому превратился в спорангий, внутри которого развиваются неподвижные споры. Разница между зооспорангием и типичным спорангием заключается в том, что споры в типичном спорангии имеют свою собственную оболочку. Здесь же, у *Traustotheca*, эта оболочка появляется после рападения внутреннего содержимого зооспорангия на первичные зооспоры. Из этого примера видно, что совершенно несомненно связь настоящих зооспорангиев, заполненных (в случае *Traustotheca*) неподвижными спорами, с типичными спорангиями, внутри которых с самого начала возникают неподвижные споры.

Наконец, в пределах этого же семейства, у видов р. *Aplanes*, зооспоры претерпевают все фазы развития вплоть до образования вегетативного ростка внутри зооспорангия (рис. 35).

Связь таких органов спороношения, как зооспорангий и конидии, можно проиллюстрировать на примере представителя класса Oomycetes — *Phytophthora infestans*, возбудителя фитофтороза картофеля. Этот гриб является типичным наземным организмом, паразитирующим на различных органах растений из сем. пасленовых — картофеле, томатах и др. Бесполое размножение этого организма осуществляется при помощи зооспо-

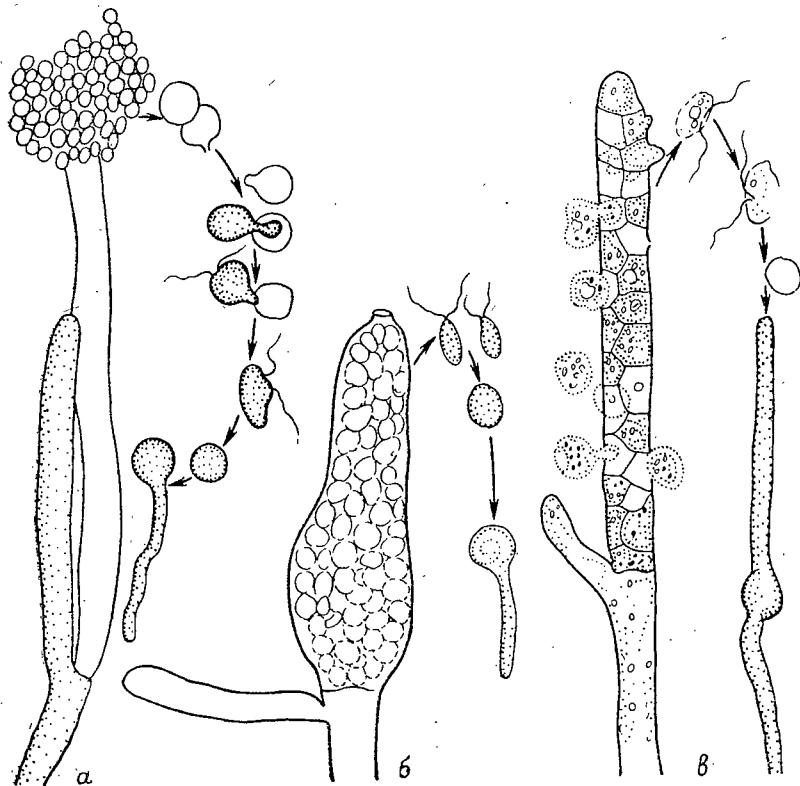


Рис. 35. Представители пор. Saprolegniales.

a — *Achlya colorata*; б — *Pythiopsis cymosa*; в — *Dictyuchus sterilis*.

рангиев, которые часто называют конидиями. И то и другое название к этим органам вполне применимо, так как один и тот же орган может функционировать либо как зооспорангий, либо как конидия. *Phytophthora infestans* имеет эндофитную грибницу. Спороносящие органы — спорангиеносцы, или конидиеносцы, — образующиеся на эндофитной грибнице, выходят

наружу через устьица с нижней стороны пораженного листа. На кончиках спорангиеносцев развиваются лимонобразные зооспорангии или конидии. Если поместить такие образования во влажную камеру на предметное стекло в каплю воды и наблюдать за их поведением, то через несколько часов мы увидим, что на кончике зооспорангия (или конидии) произойдет разрыв оболочки с образованием отверстия и изнутри наружу выйдут типичные бобовидные зооспоры с двумя жгутиками. В каждом зооспорангии формируется от 8 до 16 зооспор, которые после выхода из зооспорангия активно плавают в капле воды. Это типичный зооспорангий.

Проведем с тем же самым зооспорангием следующий эксперимент. Поместим зооспорангий на предметное сухое стекло, но создадим некоторую влажность в окружающей среде (покроем стеклянным колпаком со смоченной водой фильтровальной бумагой). Вместо зооспор из такого зооспорангия вырастет ростковая трубка, которая затем удлинится в вегетативный росток. Это типичная конидия.

В разных условиях одно и то же образование — зооспорангий — ведет себя по-разному: либо как типичный зооспорангий, либо как конидия (рис. 36).

Точно так же ведут себя зооспорангии целого ряда других родственных организмов в пределах близких семейств пор. Peronosporales. Представители сем. Pythiaceae — в основном сапрофитные формы, некоторые из них являются водными обитателями. Среди питиевых есть и фитопатогенные организмы, вызывающие болезни растений. Бесполое размножение у них осуществляется с помощью зооспор, развивающихся в зооспорангиях, которые образуются на концах вегетативных гиф, т. е. на недифференцированных ветвях мицелия. У одних видов зооспорангий прорастает, находясь еще на мицелии, у других видов зооспорангии вначале опадают, и только после этого начинается их прорастание. Это первый шаг на пути перехода к конидиальному спороношению. При прорастании такой зооспорангий дает трубку, заканчивающуюся пузырем, и уже в этом пузыревидном вздутии происходит формирование зооспор.

У более высокоорганизованных представителей пор. Peronosporales мы отмечаем дальнейшие этапы на пути замены зооспорангиев конидиями. Во-первых, у них закрепляется свойство зооспорангиев отпадать после созревания и переноситься ветром на другие субстраты и только после отпадения от спорангиеносцев переходить к прорастанию (виды р. *Phytophthora*, виды р. *Plasmopara*). Во-вторых, образование зооспорангиев начинает происходить у многих форм не на ветвях мицелия, а на специализированных частях грибницы, т. е. на спорангиепосцах, которые у более примитивных форм хотя морфологически и отличаются от вегетативной грибницы, однако функционально еще не отделены от нее, так как сохранили способность

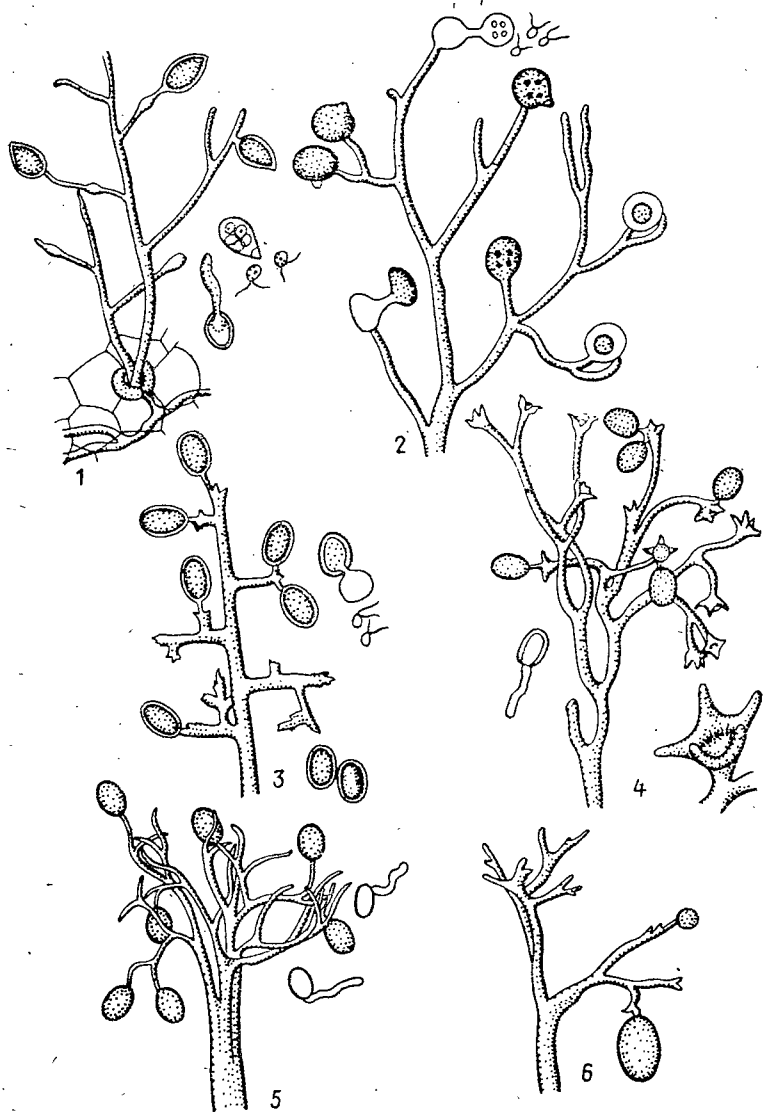


Рис. 36. Строение органов бесполого размножения у представителей пор. Peronosporales.
 1 — *Phytophthora infestans*; 2 — *Pythium*; 3 — *Plasmopara*; 4 — *Bremia*;
 5 — *Peronospora*; 6 — *Pseudoperonospora*.

к продолжению роста даже после формирования и опадения зооспорангиев (например, *Phytophthora*).

Наконец, у наиболее высокоорганизованных представителей пор. Peronosporales (*Plasmopara*, *Peronospora*, *Bremia*) наблюдается как морфологическая, так и функциональная дифференциация спорангиеносцев (*Plasmopara*) и полная замена их конидиеносцами, формирующими типичные конидии (*Bremia*, *Peronospora*). Конидиеносцы здесь по форме и строению четко отличаются от мицелия, являясь специализированными органами, так как прекращают свой рост и развитие после образования конидий (см. рис. 36). У большинства грибов сем. Peronosporaceae, как правило, имеются типичные зооспорангии. Но у наиболее высокоорганизованных форм, таких, как *Bremia* и *Peronospora*, подвижные стадии в развитии органов бесполого размножения полностью утрачены. У этих форм зооспорангиев совершенно не образуется, хотя по развитию органов спороншения и другим признакам они близки к тем формам, которые имеют зооспорангии. Очень любопытно, что у конидий *Bremia* мы наблюдаем еще наличие сосочка, через который происходит их прорастание, тогда как у видов *Peronospora* прорастание совершается в любом месте конидии. Это наиболее высокоэволюционировавшие формы, приспособившиеся исключительно к паразитированию на наземных растениях. На этом основании мы можем считать, что зооспорангий является родоначальником конидии, а конидии, по крайней мере впервые возникшие, происходят от зооспорангиев, получивших при определенных условиях способность прорасти вегетативным ростком.

У представителей сем. Albuginaceae (паразиты высших растений) пор. Peronosporales бесполое размножение осуществляется с помощью зооспорангиев, развивающихся на коротких спорангиеносцах. Они располагаются на мицелии на ограниченном участке субстрата в виде ложа из тесно примыкающих друг к другу спорангиеносцев. Ложе развивается вначале под покровом ткани растения-хозяина и обнажается только при полном его созревании. Это первый случай возникновения ложа у грибов. Видимо, оно оказалось биологически целесообразным, так как затем находит свое развитие у многих более высокоорганизованных грибов.

Рассмотрим переход спорангиев к структурам, функционирующим как конидии. Спорангии, как известно, характерны исключительно для мукоровых грибов (пор. Mucorales), у которых на центогическом, неклеточном мицелии образуются спорангиеносцы со спорангием на вершине, внутри которого формируется большое количество спорангиоспор. Созревшие в спорангиях спорангиоспоры при разрушении верхних частей оболочек спорангия высыплются и разносятся ветром (рис. 37). У видов наиболее широко распространенного р. *Mucor* формируются только такие многоспоровые спорангии.

У *Thamnidium* мы наблюдаем несколько иную картину. Здесь, так же как и у *Mucor*, возникает многоспоровый спорангий, располагающийся на вершине спорангиеносцев в виде вздутой клетки, внутри которой развиваются в большом количестве спорангиоспоры. Однако кроме многоспорового спорангия на боковых ответвлениях спорангиеносцев развиваются еще и малоспоровые спорангии — спорангиоли. Спорангиолей всегда развивается много, но количество спор в них не более 2—6.

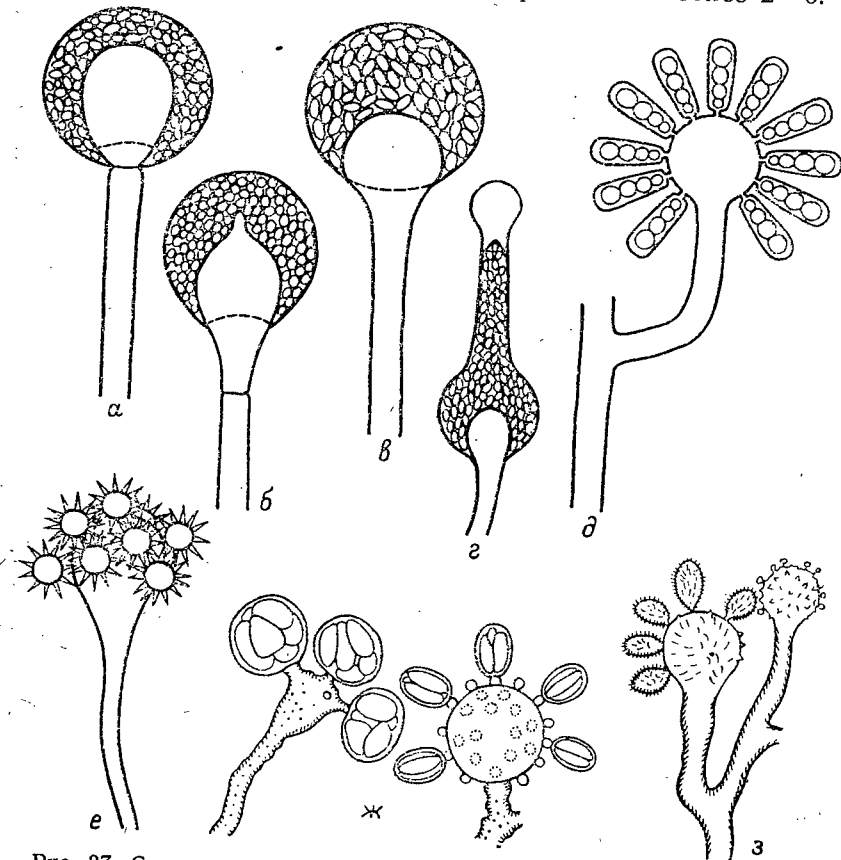


Рис. 37. Строение органов бесполого размножения у представителей пор. Mucorales.

a — *Mucor hiemalis*; б — *Absidia coerulea*; в — *Rhizopus oryzae*; з — *Saksenaea vasiformis*; д — *Syncephalastrum racemosum*; е — *Cunninghamella echinulata*; ж — спорангиоли; з — конидии.

У близкого к *Thamnidium* другого рода мукоровых грибов — *Chaetocladium*, паразитирующего на других мукоровых, многоспоровый спорангий совсем не формируется. На боковых ответвлениях спорангиеносца развиваются только малоспоровые спорангии — спорангиоли, внутри которых, как правило, обра-

зуется лишь по одной спорангиоспоре, при этом ее оболочка часто срастается с оболочкой спорангиоли, так что по существу это образование можно рассматривать как конидию. Спорангиоли и ведут себя, как конидии: могут отрываться от конца спорангиеносца, разноситься воздушными течениями и прорастать вегетативным ростком грибницы. Таким образом, путем уменьшения спор внутри споровместилища, вплоть до одной, и происходит превращение спорангиев в конидии.

Переход от спорангиев к конидиям у мукоровых грибов может осуществляться и другими путями. Так, например, у представителей *Cunninghamella* на начальной стадии имеет место образование типичного шаровидного вздутия на вершине спорангиеносца. Но развитие спорангия на этом и заканчивается, внутри него спор не возникает. Затем на оболочке спорангия образуются небольшие выросты, которые называются стеригмами, и на их концах затем и развиваются споры. Таким образом, в этом случае спорообразование вынесено изнутри на поверхность того же спорангия, хотя споры приобрели новый характер и оказались не эндогенными, каким являются спорангиоспоры, а экзогенными, т. е. конидиями.

У представителей *Syncephalis* и *Piptocephalis* на расширенной части спорангиеносца образуются цилиндрические спорангиоли, и освобождение спорангиоспор здесь происходит либо после разрушения оболочки спорангиолей, либо после распада этих спорангиолей на отдельные клетки.

Таким образом, несмотря на принципиальное различие в типах бесполого размножения грибов (зооспорангий, спорангий, конидия), между ними существует тесная связь их друг с другом, и это дает нам возможность понять ход эволюционного процесса в прошлом.

То, что зооспорангии в процессе эволюции могли быть заменены спорангиями, легко объясняется влиянием окружающей среды, связанным с переходом водных организмов к наземным, более сложным условиям существования. Прежде чем перейти в эти новые условия и приобрести новые свойства, организмы должны были иметь и потенциальную возможность приспособления к этим условиям. В превращении зооспорангия в спорангий мы видим только повышение качества спороносящих органов. Спорангии являются более совершенными, они лучше приспособлены к наземным условиям, чем зооспорангии: спорангиоспоры, снабженные оболочкой, хорошо защищены от высыхания и легко разносятся потоками воздуха. Повышение качества при превращении зооспорангия в спорангий произошло без утраты каких-либо свойств, поскольку и внутри зооспорангия, и внутри спорангия образуется большое количество спор. Такое превращение несомненно оказалось целесообразным и привело к формированию и расселению наземных организмов.

Но когда происходит замена типичного зооспорангия копи-

дней или спорангия конидией, то здесь наряду с приобретением нового качества при переходе из водной среды в сухопутную одновременно наблюдается как бы редуционный процесс в виде уменьшения количества спор. Так, у *Phytophthora infestans* внутри типичного зооспорангия развивается до 10—16 зооспор, из которых каждая может дать начало новому организму.

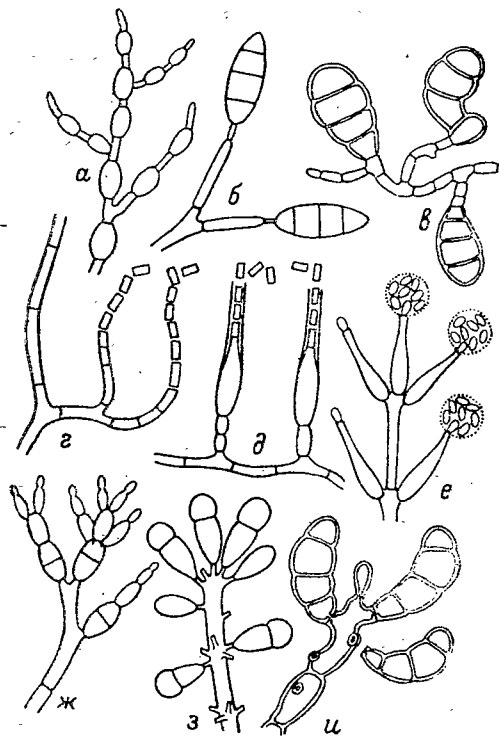


Рис. 38. Способы образования конидий. а — геммы; б — алеуриоспоры; в — хламидоспоры; г — артроспоры; д, е — фиалоспоры; ж — блastosпоры; з — радулоспоры; и — пороспоры.

эту первоначальную утрату количества спор и возместили ее многократно.

Конидиальные спороношения отличаются исключительным разнообразием как в способах возникновения конидий и в особенностях строения конидий, так и в многообразии строения самих конидиеносцев.

По способу образования конидий различают артроспоры, пороспоры, фиалоспоры, блastosпоры и т. д. (рис. 38). Артроспоры — это конидии, образующиеся в результате фрагментации конидиеносцев. Пороспоры представляют собой конидии, возникающие через поры в оболочке конидиеносца. Такие поро-

споры могут быть одиночными и располагаться апикально или латерально; или оставаться в акропетальных цепочках. Фиалоспоры образуются на вершине особых выростов конидиеносца, имеющих бутылочную форму и называемых фиалидами.

Конидии по форме и строению очень разнообразны. Исходной формой конидий являются одиночные бесцветные конидии. Усложнение в строении конидий может идти в разных направлениях: а) возникновения многоклеточности, при этом конидии остаются бесцветными, б) приобретения окраски, которая играет защитную роль; одновременно конидии усложняются с образованием поперечных перегородок, в) приобретения дополнительных образований вторичного характера — наличия ответвлений, выростов, щетинок, что особенно проявляется у вторичноводных грибов.

Известно, что высшие грибы (как наиболее высокоорганизованные грибы) размножаются при помощи конидий, полностью утратив не только зооспорангии, но и спорангии. Почему же это уменьшение числа спор оказалось полезным, почему конидиальные формы оказались наиболее совершенными формами? Оказывается, что в последующей эволюции грибы возместили

эту первоначальную утрату количества спор и возместили ее многократно.

Конидиеносцы, на которых формируются конидии, также имеют различное строение, в простейшем случае конидиеносцы представляют собой прямую, вертикально растущую специализированную ветвь мицелия, приспособленную к отчленению тем или иным путем конидий. Усложнение конидиеносцев, которое способствовало значительному увеличению числа конидий, шло в двух направлениях, — с одной стороны, мы наблюдаем усовершенствование одиночно развивающихся конидиеносцев, а с другой — у огромного числа грибов отмечается формирование целых групп конидиеносцев.

Усовершенствование одиночных конидиеносцев проявляется в различном характере их ветвления. Они могут быть дихотомически разветвленными, моноподиальными, симподиальными, мутовчатыми, что приводит к формированию на одном конидиеносце огромного количества конидий.

Второй путь усложнения конидиального аппарата привел к формированию групп конидиеносцев. К ним относятся коремии, ложе и пикниды.

Коремии — это одновременное развитие нескольких десятков конидиеносцев, которые в процессе роста, приподнимаясь

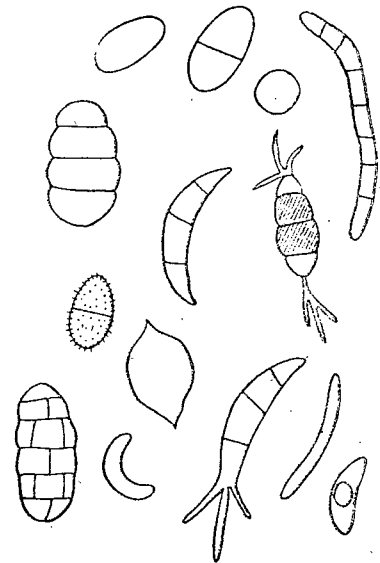


Рис. 39. Форма и строение конидий.

кверху, всегда срастаются своими боками, образуя столбик или колонку. В верхней части такой колонки могут развиваться дополнительные ветви, и в конце концов образуется головка, представляющая собой вздутие, состоящее из бесчисленного количества конидий, возникающих на концах таких конидиеносцев. Коремии встречаются у многих грибов, они характерны, например, для возбудителя голландской болезни вязов — *Graphium ulmi* и др. (рис. 40).

Под названием «ложе» подразумевают очень большое количество конидиеносцев (часто много сотен), растущих рядом друг около друга, вначале в большинстве случаев под покровом ткани растения-хозяина. Чаще всего в состав ложа входят простые, реже слабоветвистые, относительно короткие конидиеносцы. Обнажение такого ложа может происходить путем разрыва прикрывающих его тканей субстрата под давлением самого ложа. После этого освобожденные конидии легко подхватываются ветром и распыляются. Характерной особенностью ложа является еще и то, что у его основания, в нижней части конидиеносцев, располагается довольно плотное сплетение вегетативного мицелия в виде подстилающего слоя, на котором и развиваются конидиеносцы. Подстилающий слой имеет строение, очень близкое к строению склероциев. Нередко подстилающий нижний слой может с боков загибаться, являясь, таким образом, известной защитой ложа от влияния неблагоприятных условий. Ложе может быть погруженным в субстрат либо быть поверхностным относительно субстрата. В одних случаях оно бывает вогнутым, в других — выпуклым либо совершенно плоским. Таким образом, ложе от коремии отличается прежде всего своей величиной: в состав ложа входит часто много сотен конидиеносцев, в то время как в состав коремии входит небольшое их количество. Как правило, ложе состоит из относительно коротких конидиеносцев, в то время как коремии слагаются из более или менее удлиненных конидиеносцев. Наконец, у ложа имеется подстилающее мицелиальное сплетение, которое у коремии отсутствует.

Наиболее совершенной формой конидиального спороношения является пикнида. Формирование пикниды можно представить как дальнейшее развитие мицелиального подстилающего слоя у ложа, который охватывает конидиеносцы не только с боков, но переходит и на верхнюю часть ложа. При развитии подстилающего слоя в последующем формируется полное прикрытие конидиального ложа, и расположение конидиеносцев может оказаться своеобразным. Вместо образования конидиеносцев у самого основания ложа они располагаются по всей поверхности загнутого подстилающего слоя, который прикрывает их не только с боков, но и сверху. В таком случае формируется уже более или менее типичное вместилище, сходное по внешнему виду с плодовым телом, которое здесь называется пикни-

дой. Сами конидиеносцы при этом оказываются заключенными внутри такого вместилища, располагаясь по всей внутренней

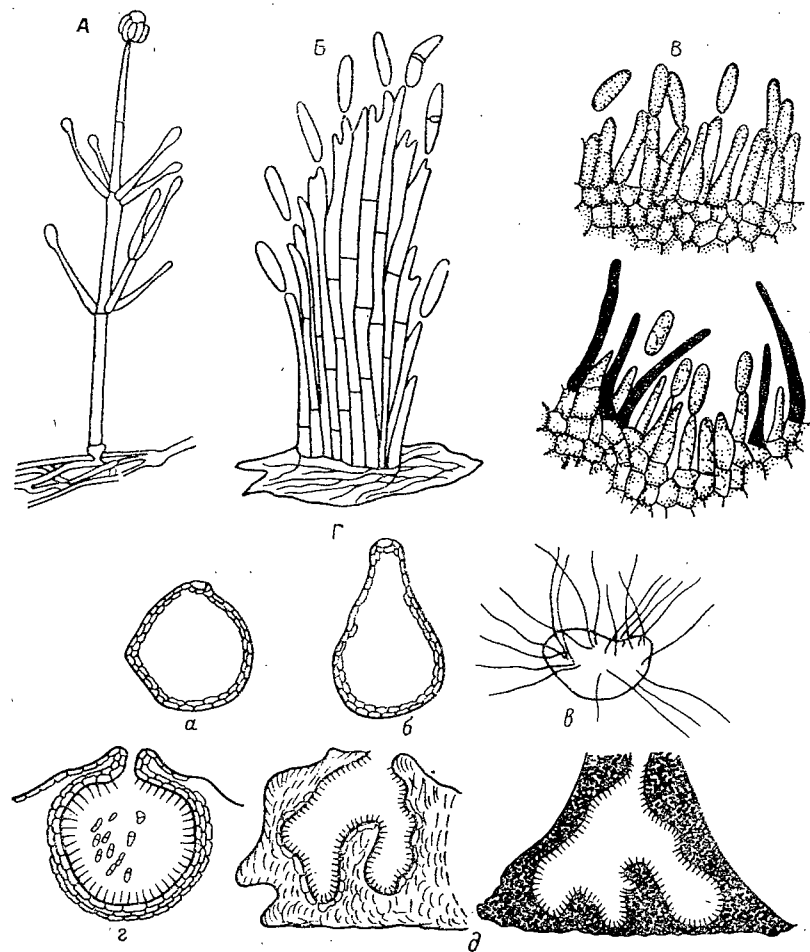


Рис. 40. Строение конидиального аппарата.

A — мутовчатое ветвление конидиеносца *Verticillium*; B — коремия; B — ложе; Г — пикниды: а — шаровидная; б — грушевидная; в — со щетинками на поверхности; г — погруженная; д — в виде камер в строме.

поверхности пикниды. Такие пикниды, как правило, снабжены на вершине отверстием (устыице, или пора), через которое и происходит освобождение конидий. Обычно они выходят нару-

жу в виде слизистой массы, затем происходит подсыхание этой массы спор и дальнейшее распыление их ветром или размывание каплями воды (в зависимости от вида гриба).

Кроме одиночных пикнид у многих грибов встречаются сложные пикниды, которые представляют собой камеры (полости), развивающиеся в ткани стромы (состоящей из сплетения гиф мицелия) и имеющие общее выводное отверстие, чере-

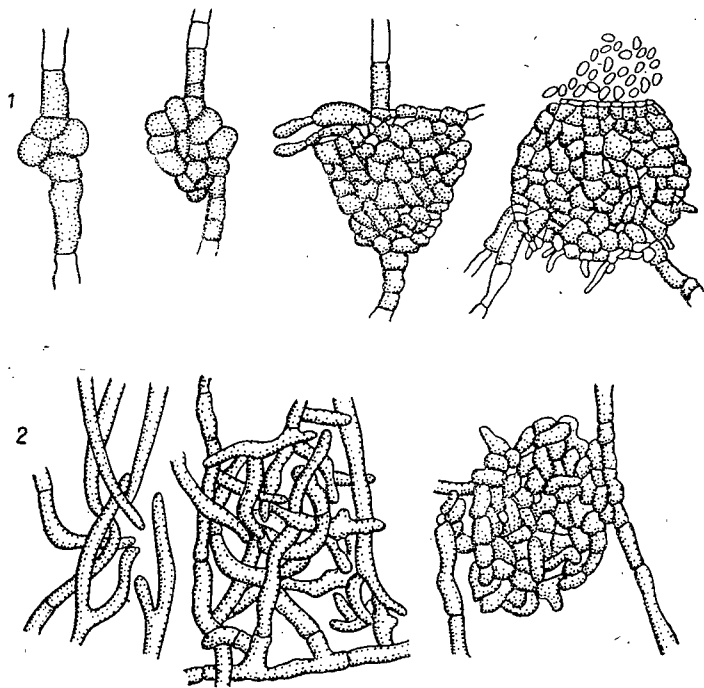


Рис. 41. Пути развития пикнид.
1 — меристогенное (*Phoma herbarum*); 2 — симфиогенное (*Zythia fragariae*).

которое и выходят конидии. Пикнида как наиболее совершенная форма конидиального спороношения содержит, во-первых, большое количество конидиеносцев, а, во-вторых, и конидиеносцы, и конидии, вызревающие на конидиеносцах, хорошо прикрыты и защищены оболочкой пикниды.

Установлено несколько путей образования пикнид. В простейшем случае пикнид образуются в результате многократного деления отдельной клетки или некоторого числа клеток одной и той же гифы, как это было установлено для *Phoma herbarum*. У другого вида этого же рода — *Phoma pirina* — в образовании оболочки пикниды участвуют клетки нескольких гиф, срастающихся друг с другом. Оба эти пути развития пик-

ниды получили название меристогенного. Но есть еще и так называемый симфиогенный способ образования пикнид, который заключается в том, что здесь принимают участие многие гифы различных гиф мицелия, которые в определенном месте начинают разрастаться, ветвиться, переплетаться и уплотняться с образованием стенки пикниды (рис. 41).

У подавляющего большинства грибов именно с помощью спор бесполого размножения (зооспор, спорангиоспор, конидий) происходит распространение их в природных условиях. У многих, например, сумчатых грибов бесполое размножение в течение вегетационного периода может повторяться 8—10 раз, оно представляет гаплоидную генерацию этих грибов. Базидиальных грибов конидиальное спороношение также встречается (хотя и реже, чем у сумчатых грибов). Но в отличие от сумчатых грибов, у которых эти конидиальные стадии являются гаплоидными, у базидиальных грибов и конидиальные спороношения, как правило, являются дикариотическими (как и вегетативный мицелий).

§ 2. ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Половой процесс играет важную роль в развитии грибов и протекает в различных формах. Наибольшее разнообразие форм полового процесса отмечается у низших грибов. На отдельных примерах из разных таксономических групп познакомимся с особенностями полового процесса у грибов.

КЛАСС CHYTRIDIOMYCETES

У наиболее примитивных грибов этого класса половой процесс осуществляется по типу изогамии. В качестве примера можно взять возбудителя черной ножки капустной рассады — *Olpidium brassicae*. Вегетативное тело этого организма представлено голым комочком протоплазмы — амебоидом, находящимся внутри клетки растения-хозяина. Бесполое размножение него осуществляется зооспорами, развивающимися в зооспорангиях, при этом происходит превращение всего вегетативного тела в зооспорангий. Амебоид окружается оболочкой, внутреннее содержимое его распадается на части в соответствии с количеством образующихся ядер. Формируются одноядерные зооспоры в виде голых комочков протоплазмы, каждый с одним жгутиком; они выходят через поток в окружающую среду.

Если развитие и созревание зооспорангия у *Olpidium brassicae* происходит в неблагоприятных условиях (например, при пониженной температуре в окружающем пространстве и т. д.), то те же зооспоры, которые являются органами бесполого размножения, приобретают функцию гамет. Они становятся способными к половому слиянию. Это происходит следующим обра-

зом. Две зооспоры, вышедшие из одного зооспорангия (или разных зооспорангиев), могут копулировать друг с другом (или женская. Можно также называть этот процесс — изогамная планогамия: в названии планогамия (plano — блуждающий) подчеркивается качество гамет, их подвижность, а также подвижность образовавшейся зиготы (планозиготы), сохраняющей в течение некоторого периода времени жгутики (от копулирующих гамет).

В рассмотренном выше случае гаметы еще не являются специализированными, т. е. предназначенными только для полового процесса. Каждая из этих гамет может дать начало бесполому поколению, если они способны проникнуть в ткань растения-хозяина и если условия внешней среды позволяют это сделать. Участвующие в половом процессе подвижные клетки еще не представляют собой типичных половых клеток.

У другого вида р. *Olpidium* (*O. viciae*) покоящаяся спорангидиоциста — уходит на зимовку в виде дикариотической (дикариотической) клетки. Ее гаплоидные ядра сливаются с образованием диплоидного ядра только перед прорастанием цисты. Таким образом, в этом случае диплоидная фаза гриба очень кратковременна. Кроме того, здесь между плазмогамией и кариогамией проходит большой промежуток времени. Эту особенность мы сможем наблюдать у многих грибов.

У видов *Olpidium* состояние покоя длится в течение осени и зимы, затем с наступлением весны покоящаяся спорангидиоциста прорастает. Прорастание ее совершается таким образом: прежде всего образуется диплоидное, копуляционное ядро, т. е. ядро, содержащее двойной набор хромосом, делится, и это деление будет редукционным, т. е. два вновь образовавшихся ядра становятся гаплоидными. Деление этих гаплоидных ядер повторяется, последующие деления будут простыми, внутри покоящейся клетки образуется множество уже гаплоидных ядер. Вокруг ядер происходит обособление протоплазмы, затем образуется в оболочке зооспорангия выводной проток, через который выходят гаплоидные зооспоры, каждая из них снабжена одним жгутиком. Гаплоидные зооспоры начинают гаплоидный цикл, причем гаплоидная стадия может повторяться в течение вегетационного периода несколько раз с образованием новых зооспорангиев.

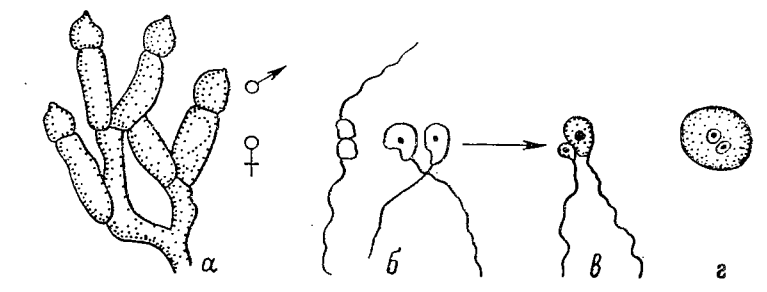


Рис. 42. Половой процесс у *Allomyces javanicus*. а — гаметангии; б — микро- и макрогаметы; в — копуляция гамет; г — зигота.

У другого представителя класса Chytridiomycetes половой процесс протекает по типу гетерогамии. В качестве примера можно взять *Allomyces javanicus*, одного из водных сопрофитов. *Allomyces javanicus* имеет слабо развитый мицелий, на котором в виде цепочек отделяются особые клетки — гаметангии, расположенные рядом, друг около друга. Каждая из них содержит по несколько гаплоидных ядер. При созревании вокруг ядер обособляется протоплазменная масса, после чего происходит разрыв оболочек клеток и из каждой из них наружу выходят гаметы.

В отличие от ранее рассмотренных случаев, здесь подвижные клетки — гаметы — отличаются друг от друга. Из одного гаметангия выходят крупные гаметы, из другого — гаметы значительно меньших размеров. По форме они одинаковы и несут по одному жгутику. И те и другие гаметы активно передвигаются в воде и при встрече друг с другом копулируют. Всегда меньшая клетка сливается с большей, и, как всегда, первым этапом полового процесса является плазмогамия, а затем наступает и кариогамия ядер с образованием одного копуляционного диплоидного ядра (рис. 42).

По этому же типу происходит половой процесс у *Synchytrium endobioticum* — возбудителя рака картофеля. Цисты или покоящиеся споры этого гриба, которые сохраняются в клубнях в почве и являются источником заражения, представляют собой результат полового слияния двух одинаковых подвижных жгутиковых гамет.

Рассмотренный тип полового размножения является наиболее примитивным случаем полового процесса, который известен у грибов. Обе гаметы в данном случае являются подвижными. По своему происхождению они представляют собой зооспоры. Половой процесс такого характера называют изогамией, поскольку гаметы, мужская и женская, в этом случае были совершенно одинаковы, и нельзя сказать, какая из них мужская, а

В сравнении с предыдущим случаем мы видим следующее: прежде всего повторяется, как и у *Olpidium brassicae*, слияние двух подвижных гамет. Но здесь эти гаметы отличаются между собой. Одна из них является мужской клеткой (меньшая), а более крупная клетка играет роль женской клетки. Гаметы у *Allomyces* предназначены для полового процесса и являются гаметами истинными.

В половом процессе у *Allomyces javanicus* мы встречаемся с гетерогамией (анизогамией) — слиянием двух различных гамет, отличающихся друг от друга прежде всего по величине. Совершенно несомненно, что такой тип полового процесса является значительным усовершенствованием хотя бы потому, что у данного представителя имеет место уже наличие специализированных гамет, предназначенных только для полового процесса. Образовавшаяся в результате полового процесса зигота без периода покоя прорастает в новый мицелий *Allomyces javanicus*. Гетерогамный половой процесс, подобный описанному, у грибов встречается довольно редко.

У хитридиомицетов известен и оогамный половой процесс. Примером может служить *Monoblepharis* (рис. 43). Виды этого рода широко известны в природе и встречаются на различных органических веществах в воде, особенно ранней весной. У моноблефаридных имеется хорошо развитый, ветвистый мицелий. Бесполое размножение у них осуществляется следующим образом: на вершине гифы образуются либо продолговатые, либо чаще округлые типич-

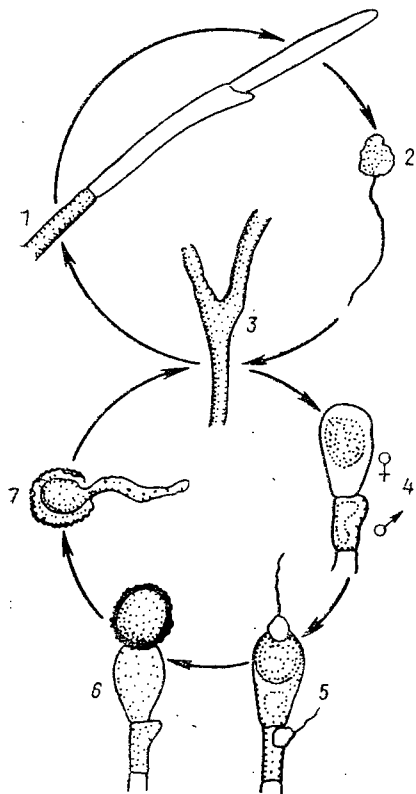


Рис. 43. Размножение *Monoblepharis sphaerica*.

1 — зооспорангий; 2 — зооспора; 3 — мицелий; 4 — половые клетки; 5 — оплодотворение; 6 — зигота; 7 — прорастание зиготы.

ные зооспорангии, из них выходят подвижные зооспоры грушевидной формы, снабженные одним жгутиком, которые дают начало новому мицелию. Развитие мицелия и образование нового поколения зооспорангиев протекает в течение нескольких дней.

Этот процесс повторяется в период вегетации многократно. При переходе организма к половому размножению наблюдается следующая картина: на одной из ветвей грибницы конечная ее часть шаровидно вздувается и отделяется от материнской гифы поперечной перегородкой. В этой многоядерной клетке сосредоточено большое количество уплотненной зернистой протоплазмы. Это женская половая клетка, которую называют оогонием. Перед созреванием оогония протоплазма внутри этой клетки обособляется, превращаясь в шар, несколько отстоящий от стенок оогония. Такое состояние протоплазмы называется оосферой, в центре ее находится одно ядро (остальные дегенерированы).

Несколько ниже женской клетки от этой же грибницы отделяется вторая клетка, которая отличается от первой меньшими размерами, внутри нее сосредоточено значительное количество ядер. Вокруг этих ядер формируются подвижные споры, как и в типичном зооспорангии. Нижняя клетка является мужской клеткой и называется антеридием. При созревании антеридия через образовавшийся проток наружу выходят грушевидные подвижные клетки с одним жгутиком, которые называются антерозоидами. Это мужские оплодотворяющие клетки. Антерозоиды ведут себя следующим образом: они некоторое время плавают, а затем в силу, вероятно, хемотаксиса устремляются к оогонию. В оболочке оогония к этому времени на вершине образуется отверстие, и один из антерозоидов устремляется в это отверстие внутрь оогония и сливается с оосферой. Происходит оплодотворение подвижными мужскими элементами — антерозоидами — женской клетки оогония, при этом одновременно наступает плазмогамия и кариогамия. Так совершается половой процесс.

В отличие от предыдущих случаев, у моноблефаридных грибов подвижность сохранилась только у мужских элементов. Женская клетка утратила подвижность. Вслед за оплодотворением вокруг оосферы появляется оболочка, часто довольно плотная, многослойная, бородавчатая, и в таком виде оплодотворенная диплоидная клетка переходит в состояние покоя. Оплодотворенную клетку — зиготу — называют ооспорой. Следующей весной ооспора прорастает. У моноблефаридных это совершается путем образования ростка грибницы. Перед прорастанием ооспоры ее диплоидное ядро претерпевает редукционное деление с переходом из диплоидного состояния в гаплоидное.

Описанный половой процесс называется оогамией. Результат этого полового процесса — ооспора.

Кроме отмеченных выше типов полового процесса у представителей класса Chytridiomycetes известен также иной тип, называемый соматогамией. В этом случае в половом процессе участвуют две соматические (вегетативные) клетки, у которых

не происходит дифференциации их содержимого на гаметы. У низших представителей грибов соматогамия протекает в форме хологамии. В качестве примера можно привести *Polyphagus euglenae*, паразитирующего на эвгленовых водорослях, когда они находятся в неподвижном состоянии. Vegetативное тело паразита представлено центральной клеткой, от которой отходят выросты, внедряющиеся в тело хозяина.

При половом процессе из центральной клетки одной особи возникает длинный нитевидный вырост, направляющийся к другой особи. Достигнув ее, этот нитевидный вырост вздувается на конце, оболочка в месте соприкосновения двух особей раство-

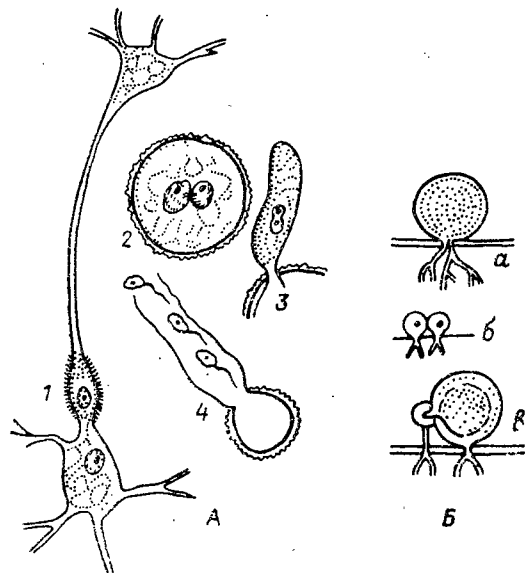


Рис. 44. *Polyphagus euglenae* (А) и *Rhizophidium couchii* (Б).

а — таллом *Rhizophidium couchii*; б, в — соматогамия; 1 — копуляция; 2 — зигота; 3 — начало прорастания; 4 — прорастание зиготы в зооспорангии.

ряется, и содержимое одной особи переходит во вздутие другой, происходит первый этап полового процесса — плазмोगамия. Слияния ядер здесь не отмечается. Образовавшаяся зигота окружается оболочкой и проходит период покоя. Позднее, при ее прорастании, образуется вырост, куда переходят два гаплоидных ядра, и только здесь они сливаются с образованием одного диплоидного ядра; вслед за этим наблюдается многократное его деление, причем первое деление — редукционное. Таким путем образуется большое число гаплоидных ядер, вокруг которых формируются зооспоры (рис. 44).

Вторым примером хологамии может служить один из видов *Rhizophidium* — *Rhizophidium couchii*, паразитирующий на водных грибах или на водорослях. В половом процессе здесь участвуют два молодых организма, две вегетативные клетки, образовавшиеся из зооспор. При этом одна из них становится крупнее и именно в нее внедряется образовавшийся вырост (копуляционный канал) более мелкой клетки. После оплодотворения крупная клетка (вобравшая содержимое более мелкой клетки) превращается в зиготу.

На этих двух примерах соматогамии видим, что здесь можно говорить о физиологическом различии соматических клеток, участвовавших в половом процессе, одна из которых функционирует подобно женской, а другая — подобно мужской, а в последнем случае (*Rhizophidium couchii*) также и о морфологическом их различии.

КЛАСС ООМЫЦЕТЕС

Половой процесс в этой таксономической группе грибов, как говорит название класса, осуществляется по типу оогамии. У представителей этого класса можно наблюдать в оогамном половом процессе большое количество его модификаций, определяемых особенностями организмов.

Рассмотрим случай, близкий к предыдущему, но вместе с тем отличающийся от него. Примером могут служить виды р. *Saprolegnia* и близких к нему родов, развивающихся на органических остатках в водной среде. Бесполое размножение этих грибов осуществляется с помощью зооспор, развивающихся внутри зооспорангиев, представляющих собой отчлененные поперечной перегородкой концы ветвей хорошо развитой грибницы. Зооспоры снабжены двумя жгутиками (двужгутиковый эволюционный ряд низших грибов). Несколько позже на той же грибнице возникают и половые клетки. Они устроены следующим образом: женская половая клетка представлена массивным шаровидным образованием. Она носит название оогоний. В оогонии имеется несколько ядер, при его созревании протоплазма оогония делится на отдельные участки, которые лежат в общей оболочке оогония. Каждый из этих участков получает по одному гаплоидному ядру и покрывается собственной оболочкой. Таким образом, в оогонии формируется несколько яйцеклеток. На той же самой грибнице или на другой грибнице (есть гомоталлические и гетероталлические формы) развиваются мужские клетки — антеридии. Антеридии являются многоядерными, мешковидными образованиями, в которых обособления протоплазмы и дифференциации ее на гаметы не происходит. При оплодотворении антеридий дорастает до оогония, от антеридия отходят отростки (полинодии), через которые недифференцированное на гаметы протоплазмное содержимое из антеридия переливается

ся в отдельные обособленные участки протоплазмы (яйцеклетки) оогония. В каждом случае из антеридия переливается протоплазмное содержимое с одним ядром, и мужское ядро сливается с женским (рис. 45), а так как у видов р. *Saprolegnia* внутри оогония сосредоточено несколько яйцеклеток, то каждая яйцеклетка оплодотворяется самостоятельно протоплазмным и ядерным содержимым антеридия. Вокруг каждой оплодотво-

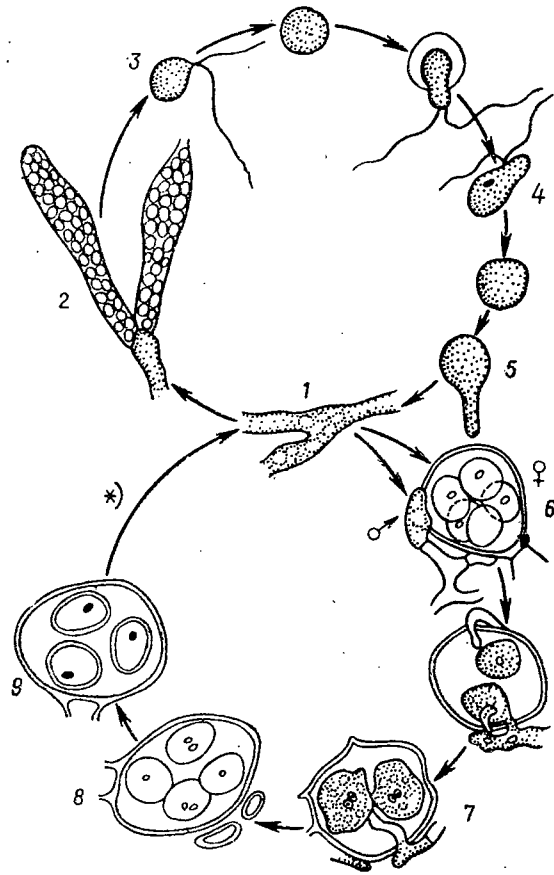


Рис. 45. Жизненный цикл *Saprolegnia*.

1 — мицелий; 2 — зооспорангий; 3 — первичная зооспора; 4 — вторичная зооспора; 5 — прорастание зооспоры; 6 — половые клетки; 7 — плазмोगамия; 8 — карิโอгамия; 9 — образование ооспор.

ренной яйцеклетки появляется толстая оболочка, и они становятся ооспорами. Таким образом, внутри общей оболочки оогония сосредоточено несколько ооспор, которые являются покоящимися спорами.

Половой процесс у сапролегниевых во многом сходен с таковым у моноблефаридных, но отличается от них тем, что, во-первых, в антеридии не происходит образования подвижных гамет, а, во-вторых, результатом оплодотворения здесь является формирование нескольких ооспор внутри одного оогония.

Почти аналогично протекает половой процесс у представителей пор. *Pegonosporales*. Наиболее высокоорганизованные представители этого порядка паразитируют на высших растениях, многие из которых являются возбудителями болезней культурных и полезных диких растений, вызывая заболевание — ложную мучнистую росу. Примером может служить *Plasmopara viticola* — возбудитель ложной мучнистой росы винограда.

Если в предыдущих случаях при рассмотрении полового процесса мы встречались с представителями, у которых грибница развивалась на поверхности субстрата и половой процесс обычно протекал в водной среде, то здесь мы имеем другую картину. В связи с паразитизмом пероноспорных грибов их грибница простирается внутри субстрата — внутри ткани в межклетниках — и на поверхность, как правило, не выходит. На такой эндофитной грибнице развиваются половые клетки — мужские и женские. Женская половая клетка представлена шаровидным оогонием. Протоплазмное содержимое оогония в процессе его формирования распадается на два слоя, из которых внутренняя часть — более плотная и всегда мелкозернистая, называется ооплазмой. Наружный же слой протоплазмы — более рыхлый, он называется периплазмой. При определенных процессах перераспределения ядер внутри ооплазмы остается лишь одно женское ядро, тогда как в периплазме может быть множество ядер.

На тех же ветвях мицелия — в межклетниках или на других его ветвях — развивается мужская клетка — многоядерный антеридий. При оплодотворении в местах соприкосновения мужской и женской клеток разрушается оболочка как оогония, так и антеридия, и содержимое антеридия переливается в оогоний, сливаясь непосредственно с ооплазмой. В оогоний из антеридия может перейти несколько ядер, но в ооплазму переходит и в половом процессе участвует только одно ядро, остальные же ядра или отмирают, или остаются в периплазме и позже также отмирают. В большинстве случаев эти раздельнополюе ядра сливаются непосредственно вслед за плазмोगамией с образованием одного диплоидного ядра. После оплодотворения на границе между ооплазмой и периплазмой появляется оболочка, окружающая ооплазму, причем вслед за первой оболочкой могут появляться дополнительные оболочки, при этом они откладываются как изнутри ооплазмы, так и за счет периплазмы (рис. 46, 47). Так образуется ооспора. У зрелых ооспор иногда оболочки бывают сетчатыми или бородавчатыми, их строение является диагностическим признаком. Таким образом, заключенная внутри оогония ооспора хорошо защищена от влияния внешних

условий, с одной стороны, многослойной оболочкой и, с другой — тканями растения-хозяина, так как описанный половой процесс происходит в тканях живых органов растений. Ооспора и здесь является покоящейся спорой, образуется она осенью и сохраняется в течение зимы. Следующей весной ооспора прорастает. Прорастание ее происходит таким образом, что ее копуляционное диплоидное ядро многократно делится. Первое его де-

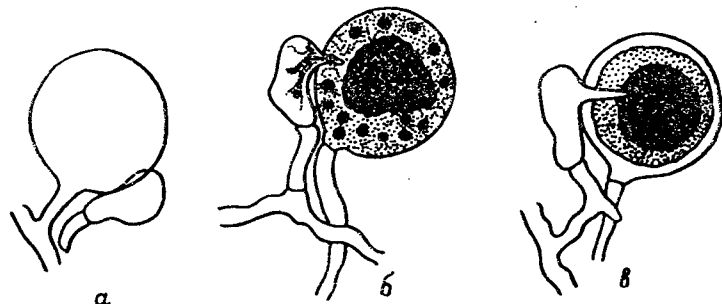


Рис. 46. Образование ооспор у *Peronospora alsinearum*.
а — незрелое состояние; б — образование оплазмы и оплодотворяющего отростка; в — после оплодотворения.

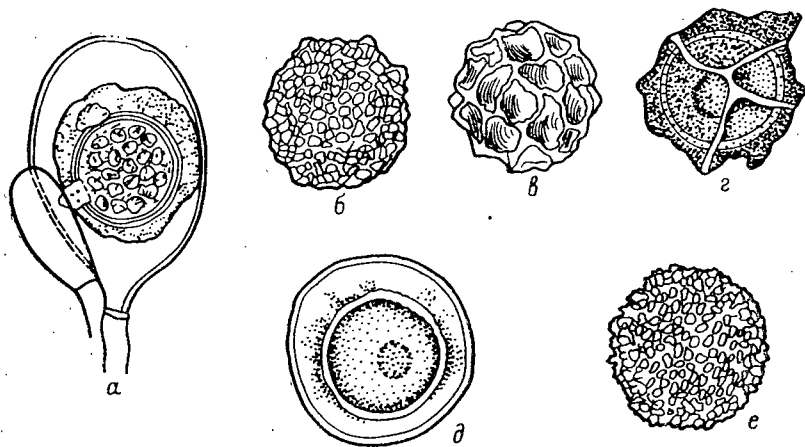


Рис. 47. Различное строение ооспор у пероноспорных грибов.
а — *Peronospora arborescens* (молодая ооспора); б — *P. calotheca*; в — *P. myosotidis*;
г — *P. valerianellae*; д — *P. corydalis*; е — *P. holostei*.

ление является редукционным, что обуславливает возвращение в гаплоидное состояние. Затем разрушаются оболочки ооспоры, и изнутри выступает росток грибкицы, на конце которого образуется один или несколько зооспорангиев; вновь начинается цикл бесполого размножения с образованием зооспор.

Сходным образом половой процесс совершается у представителей сем. Albuginaceae того же пор. Peronosporales. Однако у многих из них имеется в ходе полового процесса ряд существенных различий. Так, у *Albugo blitii*, паразитирующего на листьях *Amaranthus*, половые органы развиваются на эндофитной грибкице внутри тканей хозяина. Женский орган — оогоний — имеет шаровидную форму и образуется на конце гифы. Внутри оогония формируется одна яйцеклетка. К оогонию сбоку плотно примыкает антеридий — в виде вздутого конца гифы. Обе клетки многоядерные, они отделяются поперечной перегородкой от остальной грибкицы. В оогонии содержимое дифференцируется на плотную и густую ооплазму (центральную часть) и рыхлую с крупными вакуолями периплазму (периферическую часть). В ооплазме содержится много ядер. Антеридий дает вырост внутрь оогония, вырост проникает в яйцеклетку и через него передается внутрь несколько мужских ядер, которые сливаются с женскими ядрами яйцеклетки. Здесь имеет место множественная кариогамия. Образовавшаяся диплоидная многоядерная зигота окружается оболочкой и превращается в ооспору.

У другого вида — *Albugo tragopogonis*, паразитирующего на козлобороднике, в оплодотворении принимают участие только по одному ядру антеридия и яйцеклетки, хотя перед оплодотворением в яйцеклетку из антеридия переходит несколько ядер. Ооспора в этом случае содержит одно диплоидное ядро.

Наконец, у *Albugo candida*, паразитирующего на крестоцветных, из антеридия в яйцеклетку переходит содержимое только с одним ядром, и дальше процесс протекает аналогично тому, что отмечалось у *Plasmopara viticola*. Этот тип оогамии рассматривается как наиболее совершенный.

Таким образом, у представителей пор. Peronosporales цикл развития осуществляется по гаплофазному типу, при котором диплоидна только зигота (ооспора). Однако, по сообщению Е. Сейнсом, изучавшей, в частности *Pythium debaryanum*, мейоз у этого гриба может осуществляться не в ооспоре, а в гаметангиях, т. е. при формировании половых клеток. В этом случае таллом гриба становится диплоидным, а гаметы являются единственной гаплоидной стадией в цикле развития, который совершается уже по диплофазному типу.

КЛАСС ZYCOMYCETES

В классе Zygomycetes половой процесс осуществляется по типу зигогамии (рис. 48). Процесс зигогамии заключается в следующем. На одной и той же грибкице либо на двух разных грибкицах возникают две многоядерные клетки, растущие по направлению друг к другу. При их формировании участки материнской неклеточной грибкицы отделяются от остальной гриб-

ницы поперечными перегородками и продолжают расти, приближаясь друг к другу. Обе образовавшиеся клетки одинаковы по форме, размерам, по внутреннему содержанию, по поведению. Обе они являются многоядерными, поэтому их часто называют гаметангиями. Когда гаметангии достигнут друг друга и войдут в соприкосновение, оболочки их в месте соприкосновения разрушаются, а протоплазмное содержимое той и другой клетки сливается, происходит плазмогамия, вместе сливаются также находящиеся здесь многочисленные ядра. Таким образом, вслед за плазмогамией сразу же происходит и множественная кариогамия.

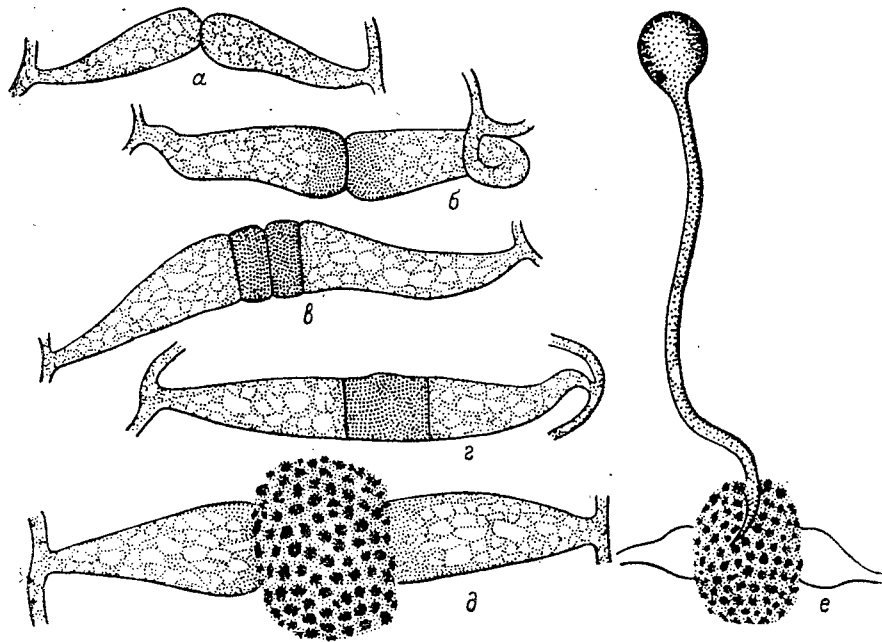


Рис. 48. Половой процесс у представителей пор. *Mucorales* (зигогамия).
а, б, в — начальные фазы зигогамии; г — плазмо- и кариогамия; д — зигоспора; е — прорастание зигоспоры.

Описанный процесс зигогамии отличается от оогамного процесса тем, что здесь совершенно нельзя сказать, какая из участвующих в оплодотворении клеток мужская, а какая женская.

Кроме того, при зигогамии слияние двух клеток происходит на границе между ними, и продукт оплодотворения — зигота — возникает не внутри одной из клеток (как это имеет место при оогамии), а на границе между двумя половыми клетками. Вокруг зиготы, которая здесь носит название зигоспоры, за счет внутреннего содержимого происходит отложение нескольких слоев оболочки, часто с бородавчатой скульптурой.

Результат оплодотворения — зигоспора — переходит в состояние покоя. После периода покоя зигоспора прорастает, при этом ее копуляционные диплоидные ядра делятся (первое деление редукционное), и из зигоспоры вырастает росток грибкицы, на вершине которого развивается зародышевый спорангий. Внутри такого спорангия формируется множество уже гаплоидных спорангиоспор, они одноядерны, в отличие от многоядерных спорангиоспор, возникших бесполом путем.

Зигогамия характерна для высокоорганизованных представителей из числа низших грибов. Характерным в этом половом процессе является участие в оплодотворении двух одинаковых многоядерных клеток, поэтому этот процесс может быть назван также изогамной гаметангиогамией. От этого типичного случая зигогамии могут быть отклонения, которые сводятся к следующему. В одних случаях гаметангии, участвующие в половом процессе, могут отличаться друг от друга по величине, и тогда можно говорить о гетерогамной гаметангиогамии. В других случаях число ядер в гаметангиях может уменьшаться и иногда доходить до одного в каждом гаметангии.

У многих гомоталлических представителей мукоровых грибов (*Zygorinchus* и другие) один из гаметангиев возникает сбоку основной гифы в виде небольшого выроста, отделенного перегородкой. Другой гаметангий, несколько больших размеров, образуется на той же гифе вначале в виде короткой ветки, позднее вздувающейся. Первый гаметангий здесь может быть назван мужским, второй, более крупных размеров, женским. Оба гаметангия многоядерны, но в половом процессе участвуют только четыре ядра (два женских и два мужских), сливающихся в зиготу попарно и образующих два диплоидных ядра. Здесь мы имеем пример гетерогамной гаметангиогамии.

У видов р. *Absidia* при этом же типе полового процесса наблюдается гетероталлизм, когда разной величины гаметангии развиваются на гифах различных мицелиев. Сходный тип полового процесса в форме гетерогамной зигогамии встречается у *Endogone*, *Basidiobolus* и др.

У представителей пор. *Entomophthorales*, у которых известен половой процесс, отличие от типичного случая зигогамии заключается в том, что зигота (зигоспора) формируется в виде выроста на одном из гаметангиев (рис. 49).

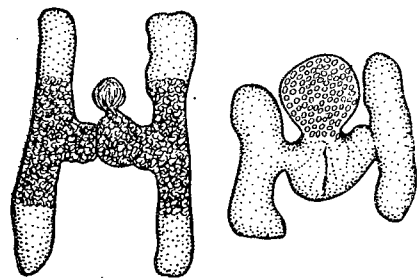


Рис. 49. Зигоспора *Entomophthora sepulchralis*.

Таким образом, в развитии полового процесса у низших грибов можно отметить тенденцию перехода от простейшей его формы — изогамии к более совершенному типу — оогамии, у которой ясно выражена постепенная утрата подвижной стадии у мужских элементов, что можно рассматривать как приспособление к наземному существованию.

Итак, характерной особенностью полового процесса у низших грибов (классы *Chytridiomycetes*, *Oomycetes*, *Zygomycetes*) является то, что, во-первых, зигота (циста, ооспора, зигоспора) всегда проходит период покоя; во-вторых, она прорастает всегда с образованием органов бесполого размножения: циста развивается в зооспорангий; ооспора — в зооспорангий или конидиальное спороношение; зигоспора — в зародышевый спорангий.

Следует отметить, что уже у низших грибов можно наблюдать утрату половых клеток. Так, например, у сапролегниевых грибов (класс *Oomycetes*) можно видеть, что у некоторых видов антеридий не выполняет своей функции, хотя и формируется, а иногда он вовсе не развивается. В последнем случае ооспоры формируются без оплодотворения (партеногенетически). Такие ооспоры по внешнему виду не отличаются от оплодотворенных ооспор, но развиваются без участия мужских элементов. Такие случаи известны не только у сапролегниевых грибов, но также и у муковых и энтомофторовых грибов, зигоспоры которых развиваются из одной клетки, без оплодотворения. Такие зигоспоры носят название азигоспор.

КЛАСС ASCOMYCETES

При наличии значительных черт сходства в половом процессе у ранее рассмотренных грибов с сумчатыми грибами у этих последних (*Ascomycetes*) мы обнаруживаем и своеобразные различия, и значительную специфику. Прежде всего, если у низших грибов зигота (в виде цисты, ооспоры или зигоспоры) одновременно являлась покоящейся стадией, то у сумчатых грибов результат оплодотворения (зигота) покоящейся стадией не является, а развивается в сумку с аскоспорами. Кроме того, между начальным этапом полового процесса (плазмогамией) и образованием копуляционного диплоидного ядра (кариогамией) у сумчатых грибов отмечается развитие целого ряда дополнительных морфологических стадий, ведущих к увеличению количества спор.

Рассмотрим особенности полового процесса у представителей различных таксономических групп сумчатых грибов.

У примитивных, наиболее просто устроенных сумчатых грибов (подкласс *Hemiascomycetidae*) в половом процессе наблюдаются значительные черты сходства с зигомицетами. В качестве интересного примера можно привести *Spermophthora gos-*

sypii (пор. *Endomycetales*). Этот организм может быть отнесен как к зигомицетам, т. е. к низшим грибам, так одновременно и к аскомицетам, т. е. к высшим грибам. Грибница у этого гриба как перегородок, неклеточная, на которой в качестве конечных ветвей, а иногда по длине гиф, образуются более или менее массивные вздутия, представляющие собой типичные спорангии. В них определенным путем развиваются в довольно большом количестве спорангиоспоры. Спорангиоспоры высыпаются из спорангиев при разрыве оболочки последних. Следовательно, при бесполом размножении это — типичный спорангиальный гриб, который можно отнести к зигомицетам.

В дальнейшем поведение этого организма несколько иное, чем у зигомицетов: высыпавшиеся из спорангиев спорангиоспоры при прорастании дают копуляционный мостик в виде анастомозов, направленный от одной споры к другой. Затем содержимое этих двух клеток сливается в копуляционном мостике на границе между этими двумя спорами. В результате копуляции двух спор развивается зигота. Таким образом, у *Spermophthora gossypii* как начальная, так и конечная стадии полового процесса очень сходны с тем, что мы наблюдали у типичных зигомицетов. Но дальнейшая судьба получившейся зиготы иная, чем у зигомицетов. Если зигоспора у зигомицетов тотчас же после оплодотворения уходила в состояние покоя, то здесь после оплодотворения покой не наступает. Зигота, вначале двухъядерная, разрастается, развивая ветвящиеся гифы, на концах которых формируются сумки. Здесь же наступает конечный этап полового процесса — кариогамия. Вслед за слиянием ядер происходит редукционное деление копуляционного ядра. После первого деления происходит еще два деления ядер (митоз). В результате внутри образуется 8 гаплоидных ядер, вокруг которых от протоплазменного содержимого отчленяются участки протоплазмы, превращающиеся в аскоспоры. Здесь зигота в процессе дальнейшего своего развития сформировала типичную сумку. В таком состоянии этот организм является типичным аскомицетом (рис. 50).

У других представителей первичных сумчатых грибов, например *Eremascus* или *Endomyces*, встречающихся на сахаристых выделениях различных деревьев при их поранении, мы также можем наблюдать сходные явления в ходе полового процесса при некоторых различиях в деталях. Половой процесс протекает у этих форм следующим образом. Каждая клетка их типичной многоклеточной грибницы содержит по одному ядру. Соседние клетки, разделенные друг от друга перегородками, дают выросты, направляющиеся кверху и одновременно друг к другу. В процессе роста они достигают друг друга, и содержимое этих двух клеток сливается. Вслед за этим образовавшаяся зигота, увеличиваясь в размерах, вырастает в типичную сумку. В зачаточную сумку переходят два ядра, которые затем здесь

сливаются. В результате формируется одно диплоидное ядро, которое у сумчатых грибов обычно делится три раза. Первое деление, как правило, будет редукционным, последующие деления — простыми. После третьего деления внутри сумки формируются 8 гаплоидных ядер, а вокруг них — 8 аскоспор. Зигота и здесь в процессе разрастания превращается в типичную сумку с 8 аскоспорами (рис. 51).

Некоторым отклонением от описанных случаев течения полового процесса у примитивных сумчатых грибов будет половой процесс, встречающийся у голосумчатых грибов (пор. Taphrinales). Все голосумчатые грибы без исключения представлены ти-

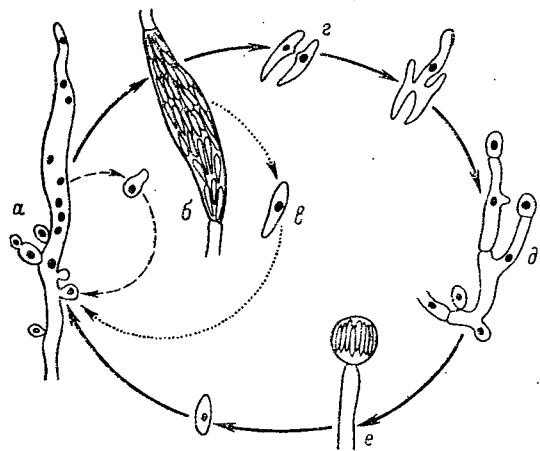


Рис. 50. Цикл развития *Spermophthora gossypii*.
а — мицелий; б — спорангий; в — спорангиоспоры; з — копуляция спор; д — мицелий; е — сумка с 8 аскоспорами.

пичными паразитами высших растений. Многие из них являются возбудителями болезней культурных растений, они вызывают курчавость листьев персика, кармашки слив, ведьмины метлы вишен, берез и т. д.

Важной особенностью пор. Taphrinales является то, что, в отличие от других сумчатых грибов, вегетативный мицелий у них дикариотитный (дикариотический), в каждой клетке гифы содержатся два ядра (дикарион). На таком мицелии, каждая клетка которого содержит по два раздельнополюх ядра, непосредственно из отдельных его клеток, предварительно обособляющихся в виде гемм, вырастают сумки. При этом в гемме (или ее еще называют аскогенной клеткой) происходит карiogамия, образуется диплоидное ядро, которое претерпевает митоз, формируется два диплоидных ядра. Одновременно с этим аскогенная клетка сильно вытягивается и разделяется перегородкой на две диплоидные клетки: одна из них (большая) пред-

ставляет собой материнскую клетку сумки, а другая (меньшая) — подсумочную клетку (клетку-ножку). В материнской клетке сумки диплоидное ядро претерпевает мейоз, затем митоз и, таким образом, формируется 8 гаплоидных ядер и далее 8 аскоспор. В это время ядро подсумочной клетки дегенерирует, и она становится безъядерной.

Несколько позже количество аскоспор в сумках может многократно увеличиваться за счет почкования первоначально сформировавшихся аскоспор. В конце концов внутри сумок у

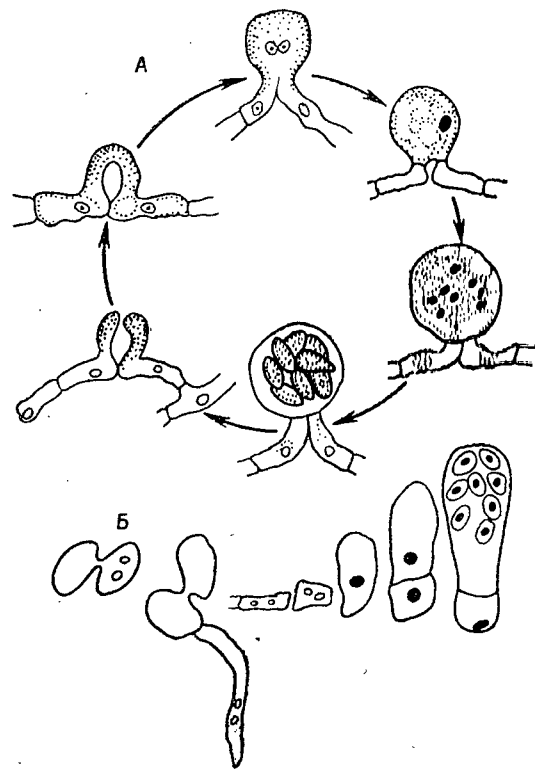


Рис. 51. Половой процесс у *Eremascus* (А) и *Taphrina* (Б).

некоторых представителей пор. Taphrinales мы наблюдаем несколько десятков аскоспор вторичного происхождения, являющихся результатом почкования 8 первичных аскоспор. В последующем сумка на вершине лопается, и аскоспоры высыпаются: в отдельных случаях две аскоспоры, несущие разные половые гены (поскольку они могут происходить от разных ядер), при соприкосновении копулируют друг с другом, превращаясь в одну диплоидную спору, которая прорастает с образованием веге-

тативного ростка, способного проникать в молодые ткани растений и развиваться там диплоидный мицелий.

Восстановление гаплоидной стадии у этих грибов совершается при редукционном делении диплоидного ядра внутри молодой сумки в процессе формирования аскоспор. Гаплоидное состояние здесь очень короткое, так как сейчас же после слияния двух гаплоидных аскоспор образуется дикариотный мицелий.

Исключительно разнообразен половой процесс у представителей сем. *Saccharomycetaceae*. В этом семействе, объединяющем дрожжевые грибы, вегетативная часть сильно редуцирована, и в большинстве случаев его представители развиваются в

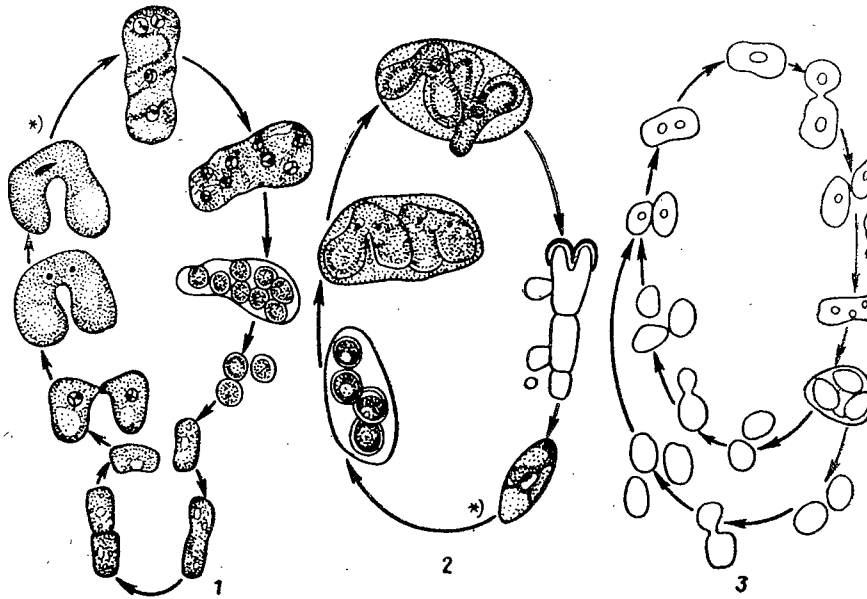


Рис. 52. Образование сумок у *Saccharomycetaceae*.

1 — *Schizosaccharomyces octosporus*; 2 — *Saccharomycodes ludwigii*; 3 — *Saccharomycodes cerevisiae*.

виде свободно живущих клеток, размножающихся бесполом путем, — почкованием или делением. Несмотря на сильно редуцированный мицелий, у них существует половой процесс (рис. 52). В типичном случае он заключается в непосредственном слиянии двух свободно живущих клеток, т. е. в копуляции двух соматических клеток. Содержимое их сливается или из одной клетки переливается в другую, в результате чего оплодотворенная клетка превращается в зачаточную сумку. Внутри оплодотворенной клетки, как и внутри всякой другой сумки, воз-

никает 8 гаплоидных спор. От этого типичного случая есть отклонения. У некоторых из этих форм (*Nadsonia*) в процессе размножения на материнской свободно живущей клетке образуется новая клетка-почка, которая, несколько разрастаясь, вытягивается. Ядро материнской клетки делится пополам, и половина ядра отходит в формирующуюся клетку-почку. Клетка-почка не отделяется от материнской клетки, а ее ядро перекачивается обратно в материнскую клетку. Вслед за этим у противоположного конца материнской клетки развивается довольно массивный вырост, куда затем переходят оба ядра: одно ядро материнской клетки и другое ядро клетки-почки. Здесь они сливаются и образуют одно диплоидное ядро. В этом случае происходит своеобразное оплодотворение материнской клетки клеткой-почкой.

У представителей *Debaryomyces*, например, при половом процессе имеет место слияние содержимого материнской и дочерней клеток в клетке-почке, т. е. в дочерней клетке, куда переходит и ядро материнской клетки.

В рассмотренных выше случаях дрожжевые грибы характеризовались преобладанием гаплоидной фазы, диплоидной являлась только зигота — зачаточная сумка. Однако среди *Saccharomycetaceae* есть представители, у которых в цикле развития преобладает диплоидная фаза, т. е. диплоидные дрожжи. Так, у *Saccharomycodes ludwigii*, например, гаплоидная стадия очень кратковременна и представлена аскоспорами, находящимися только в сумке; перед разрушением сумки внутри ее происходит копуляция прорастающих аскоспор, которые развиваются в диплоидную соматическую клетку. Эта диплоидная клетка в дальнейшем сама превращается в сумку; при формировании аскоспор происходит мейоз диплоидного ядра.

Большой интерес представляет *Rodotorula*, у которого наблюдается некоторая сходство с базидиальными грибами; его вегетативное тело представлено гаплоидными клетками, которые копулируют между собой, при этом происходит плазмогамия, а ядра ассоциируются в дикарион. Дикариотная зигота тотчас прорастает в дикариотный мицелий, на котором можно заметить формирование прядек. Затем на таком мицелии образуются покоящиеся споры (телиоспоры), в них и происходит карпогамия. Покоящиеся споры прорастают в мицелиальный росток (промицелий), при этом наблюдается мейоз и на образовавшемся гаплоидном мицелии отчленяются споры (споридии). Сейчас подобный цикл обнаружен и у других дрожжей (рис. 53).

Рассмотрим некоторые примеры типичных случаев полового процесса, характерных для высших аскомицетов (подкласс *Uvascomycetidae*). Этот подкласс объединяет наиболее высокоорганизованные формы из числа аскомицетов.

Имеется довольно много сумчатых грибов, у которых половой

процесс изучен очень хорошо и во всех подробностях. К таким хорошо изученным видам можно отнести грибы р. *Pyronema*. Например *Pyronema confluens*, *Pyronema ophthalodes* и др. Грибы этого рода относятся к почвенным дискомицетам, они часто встречаются на почвах, особенно после пожарниц, после того как уничтожены антагонисты этих грибов. Половые органы у них устроены довольно сложно. Женский половой орган имеет вид массивной клетки, которая носит название аскогона. Аскогон расположен на ножке, состоящей обычно из одной-двух, реже из нескольких клеток. Клетки ножки участвуют в половом процессе не принимают. На вершине этой массивной клетки, по форме близкой к шаровидной, располагается еще одна клетка нитевидной формы, которая носит название трихогины. В совокупности такой сложно устроенный женский орган носит название архикарп. Таким образом, архикарп состоит из аскогона, трихогины и короткой ветви-ножки. На

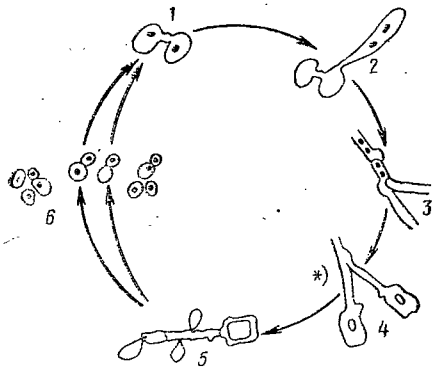


Рис. 53. Цикл развития *Rodotorula*. 1 — копуляция клеток, плазмогамия; 2 — развитие гиф; 3 — дикариотический митоз; 4 — кариогамия и образование телиоспор; 5 — прорастание телиоспор, мейоз; 6 — гаплоидные дрожжи.

той же самой грибнице (реже на соседних ветвях грибницы или на другой грибнице) развивается мужской орган в виде обособленной клетки, которая носит название антеридия. Все перечисленные выше клетки — аскогон, трихогина, антеридий — многоядерные. Мужские и женские органы на грибнице возникают чаще всего попарно, в виде сближенных клеток с образованием множества своеобразных розеток.

Половой процесс протекает следующим образом. Антеридий дорастает до трихогины, и кончик его соприкасается с вершиной трихогины. К этому времени содержимое трихогины, где было заключено значительное количество ядер, уничтожается, ядра разрушаются, протоплазмное содержимое исчезает, от трихогины остается только одна оболочка, и в эту опустевшую клетку переливается содержимое антеридия. В этот период трихогина заполняется антеридиальным содержимым. Вслед за этим в перегородке, которая отделяет трихогину от аскогона, на очень короткий промежуток времени образуется отверстие, антеридиальное содержимое, находящееся в трихогине, устремляется в аскогон. На этом роль трихогины и антеридия заканчивается. В аскогоне происходит первый этап полового процесса — плазмогамия. Поведение ядер в аскогоне очень своеобразно и довольно любопытно. Ядра антеридия, перешедшие в аскогон через трихогину, становятся рядом с ядрами аскогона. Во всех случаях отмечается парное расположение ядер: ядро мужское и ядро женское расположены друг около друга, и каждая пара обособлена от соседних пар. Такое своеобразное перераспределение ядер с образованием других многочисленных пар ядер (причем в эту пару обязательно входит одно мужское ядро, другое женское) называют дикарионом или синкарионом. Дикарионы ведут себя в последующем, не сливаясь, как единое целое, несмотря на то, что эти ядра различного происхождения (одно принадлежит аскогону, другое — антеридию).

Вслед за этим начинается деление ядер (митоз). Каждая пара ядер делится одновременно и согласованно. Внутри аскогона, таким образом, сосредоточено большое количество дикарионов, так как в процессе деления вновь образующиеся пары ядер также будут располагаться друг около друга и вести себя как единое целое. После деления дикарионов в оболочке аскогона формируются выросты, которые называются аскогенными гифами, куда тотчас же устремляются молодые дикарионы, которые продолжают делиться и внутри аскогенных гиф. Отошедшие от аскогона ответвления в свою очередь разветвляются с образованием большого количества ветвей вторичного порядка, куда все время переходят дикарионы, получившиеся в процессе непрерывного их размножения.

Аскогенные гифы делятся поперечными перегородками, при этом наблюдается одна особенность, а именно: в клетках, расположенных ближе к аскогону, всегда сосредоточено по несколько дикарионов, а самые молодые верхушечные клетки аскогенных гиф содержат только по одному дикариону, т. е. только два раздельнополюх ядра. Из верхушечных клеток аскогенных гиф развиваются сумки. Происходит это следующим образом. Самая молодая конечная клетка аскогенной гифы содержит один дикарион. Перед последним делением дикариона конец аскогенной гифы своеобразно загибается в виде крючка. Верхний конец аскогенной гифы направляется книзу. Два ядра, расположенные здесь рядом, одновременно делятся, получается четыре ядра, располагающиеся согласно рисунку (рис. 54). Одна пара ядер из образовавшихся четырех одного пола, другая пара — другого пола. На месте перегиба крючка лежат два молодых ядра, принадлежащих разному полу. Третье ядро перешло к основанию клетки и, наконец, четвертое ядро отошло в загнущийся конец крючка. Вслед за таким перераспределением ядер происходит образование двух перегородок. Одна перегородка образуется у перегиба крючка, и при этом отделяется самая верхняя часть гифы с одним ядром. Вторая перегородка отделяет основание аскогенной гифы. Получаются три клетки. На месте перегиба крючка выделяется двухъядерная клетка, в которой располагаются два молодых раздельнополюх ядра, т. е.

новый молодой дикарион, кроме того, обособляются еще две одноядерные клетки, причем в этих клетках ядра разного происхождения и разного пола.

Верхушечная клетка, содержащая дикарион, вырастает в сумку. В молодой зачаточной сумке находится дикарион, но самый молодой из всех существующих. Именно здесь, в этой зачаточной сумке, происходит слияние двух ядер — кариогамия. На этом заканчивается половой процесс с образованием одного диплоидного ядра, в состав которого входят оба ядра дикариона — и мужское и женское.

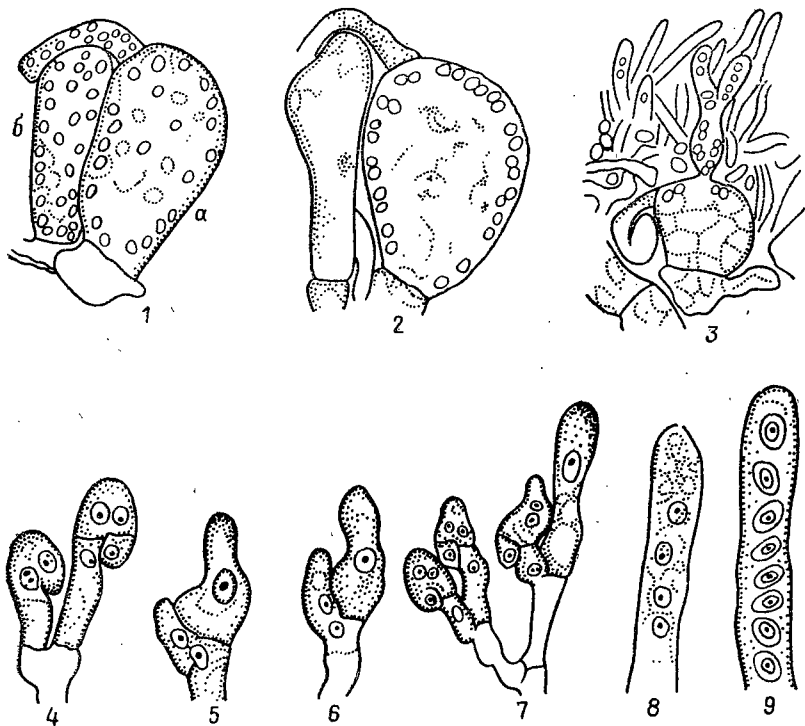


Рис. 54. Половой процесс у *Pyronema omphalodes*.

1 — архикарп (а) и антеридий (б); 2 — плазмогамия, образование дикарионов; 3 — формирование аскогенных гиф; 4 — стадия крючка, распределение ядер и отделение перегородкой верхней двухъядерной клетки; 5 — зигота; 6, 7, 8 — молодые сумки; 9 — сумка с 8 аскоспорами.

В рассмотренном случае полового процесса можно отметить следующие характерные черты. Прежде всего в половом процессе участвуют две недифференцированные на гаметы многоядерные клетки, поэтому можно охарактеризовать рассмотренный тип полового процесса как гаметангиогамия, а именно гетерогамная гаметангиогамия с ясно расчлененными мужскими и женскими гаметангиями. Далее, характерным является также

и то, что оба этапа полового процесса (плазмогамия и кариогамия) происходят одновременно и между ними наблюдаются новообразования в виде генераций аскогенных гиф и длительной дикариотической фазы, а также стадии крючка. Наконец, важнейшей особенностью полового процесса сумчатых грибов является возникновение аскогенных гиф, что имеет большое биологическое значение, так как при этом происходит усиление энергии размножения, увеличение половой продукции при оплодотворении только одного аскогона.

Итак, после того как произошло оплодотворение и завершился половой процесс кариогамией, копуляционное диплоидное ядро в зачаточной сумке сейчас же делится редукционным путем, и образовавшиеся после первого деления ядра являются уже гаплоидными. Гаплоидные ядра делятся еще два раза (митоз), и внутри будущей сумки формируются 8 ядер, из них 4 ядра будут иметь один половой знак и 4 ядра — противоположный половой знак. После этого происходит образование аскоспор, при их прорастании развивается новый гаплоидный мицелий.

Рассмотрим поведение двух одноядерных клеток, обособившихся в результате формирования сумки. Эти клетки, как было подчеркнуто, содержат только по одному ядру; в одной клетке содержится ядро одного пола, в другой — другого пола. Верхняя часть крючка, продолжая расти, дорастает до соседней клетки, в которую и перейдет ядро противоположного знака. Таким образом, восстановится двухъядерное состояние этой клетки, т. е. вновь сформируется дикарион. В последующем эта клетка, содержащая также два раздельнополюх ядра, может вести себя как верхушечная клетка. Здесь также произойдет образование крючка, аналогично рассмотренному поделится ядра, вновь сформируются перегородки, и из этой клетки возникает новая сумка.

Благодаря наличию большого количества ответвлений аскогенных гиф, на относительно ограниченном пространстве вегетативного мицелия может развиваться очень большое количество сумок. Половой процесс в сильной степени стимулирует рост вегетативной грибницы, на которой возникли половые клетки. Уже в самом начале половой процесс сказывается на разрастании вегетативных гиф, лежащих у основания этих половых органов. В результате такой стимуляции грибница формирует оболочку плодового тела, закрывающую половые клетки и молодые сумки, которые в конце концов оказываются внутри плодового тела и тем самым защищены от внешних воздействий. Таким образом, плодовые тела сумчатых грибов по своему происхождению являются двойственными. Плодущая часть, представленная аскогенными гифами и молодыми сумками, является диплоидной, тогда как оболочка плодового тела, развивающаяся из вегетативных гиф, является гаплоидной. Именно в

этом и состоит двойственность плодовых тел аскомицетов, образованных одновременно и из диплоидной и гаплоидной структур.

Среди аскомицетов наряду с организмами, имеющими половой процесс, есть представители, у которых половой процесс отсутствует и развитие сумок происходит апогамно. У многих сумчатых грибов можно наблюдать редукцию половых клеток. Рассмотрим несколько примеров. Так, у *Venturia inaequalis* (возбудителя парши яблони) архикарп развивается в виде спирально закрученной гифы. Антеридий часто вовсе не формируется. Оплодотворение совершается путем перехода содержимого одной клетки архикарпа в соседнюю. Таким путем здесь образуется первый дикарион (при полном отсутствии антеридия). Первая двухъядерная клетка затем разрастается, развивая аскогенные гифы, на концах которых и формируются сумки.

У целого ряда сумчатых грибов отсутствуют типичные половые органы. Перегруппировка ядер осуществляется внутри обычных вегетативных клеток. При этом внутри многоядерной клетки может происходить отмирание всех ядер, за исключением одной пары. Эти два ядра и создают первый дикарион без участия типичных половых клеток. Затем из такой первичной диплоидной клетки происходит развитие аскогенных гиф, с повторением процесса, который мы рассмотрели.

Не выполняет своей функции антеридий у сумчатого гриба *Lachnea stercorea*, развивающегося на экскрементах различных животных. Аскогенные гифы этого гриба образуются из аскогона, в котором ядра ассоциируются попарно. Они получают в результате перехода ядра из вегетативных гиф или из соседних клеток архикарпа, или же при соответствующей группировке ядер внутри самой клетки аскогона.

У другого сумчатого гриба — *Polystigma rubrum*, — возбудителя ожога листьев слив, образование первого дикариона происходит при переходе через отверстие в перегородке ядра из многоядерной клетки в одноядерный аскогон.

У *Rhizina undulata* и видов рода *Ascobolus* аскогенные гифы развиваются из нескольких друг над другом лежащих клеток аскогона, в них переходят ядра как из верхних, так и из нижних клеток. У *Ascobolus magnificus*, например, архикарп представляет собой многоклеточную изогнутую нить, конец которой, состоящий из узких клеток, играет роль трихогины. К ней примыкает крупная многоядерная клетка — аскогон, из которого после оплодотворения выходят аскогенные гифы. Антеридий прирастает к концу трихогины (рис. 55).

У другого вида *Ascobolus citrinus* на мицелии вырастает аскогон, представляющий собой участок в виде толстой дугообразно изогнутой гифы, состоящей из шести многоядерных клеток. Средняя клетка, находящаяся на вершине дуги, выделяется крупными размерами. Затем перегородки, отделяющие клетки аскогона, разрушаются и ядра направляются в центральную

клетку. Здесь ядра ассоциируются в дикарионы. Аскогон развивает аскогенные гифы, формирующие аски, и оплетается гифами, дающими затем начало плодовому телу. У *Humaria granulata*, *Humaria anceps* и других наблюдается парная ассоциация ядер в пределах одной многоядерной клетки аскогона.

Известны случаи, когда и женская половая клетка не развивается или, если и развивается, то не функционирует. Так, у *Ophiobolus graminis* на молодых стадиях закладывается архикарп, но затем он отмирает. На его месте вырастают недифференцированные специальные одноядерные клетки, которые попарно сливаются, давая двухъядерные клетки, и из них вырастают аскогенные гифы.

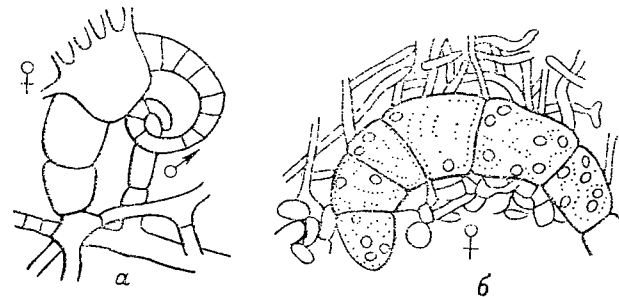


Рис. 55. Строение половых клеток у видов *Ascobolus*.
а — *Ascobolus magnificus*; б — *Ascobolus citrinus*.

У *Humaria rutilans* и многих видов сем. Helvellaceae архикарп совсем не закладывается, а наблюдается переход ядер из одной вегетативной клетки в другую. Из двухъядерных клеток затем развиваются аскогенные гифы.

Как уже отмечалось, еще у представителей низших грибов (класс Oomycetes) наблюдались случаи формирования ооспор без оплодотворения. У сумчатых грибов процесс утраты половыми клетками своих функций становится еще более выраженным, и у многих форм наблюдается полное отсутствие самих половых клеток, которые вовсе не формируются. В этих случаях соматические клетки, клетки вегетативного тела, принимают на себя функции половых клеток.

У сумчатых грибов имеются и другие своеобразные отклонения от типичного полового процесса. У некоторых представителей из группы пиреномицетов и дискомицетов функцию половых клеток принимают на себя органы, сходные с конидиями. В частности, у некоторых видов *Mycosphaerella*, *Pleospora*, *Leptosphaeria* и других одновременно с конидиальными стадиями типа гифомицетов (конидиеносцы с конидиями) или позже этих конидиальных стадий развиваются пикниды, представляющие собой почти шаровидные образования с толстыми оболочками

из вегетативных гиф. В полости таких пикнид находятся мелкие конидии, развивающиеся из клеток, составляющих внутренний слой оболочек таких пикнид. Такие спороношения относят к несовершенным грибам, считая их органами размножения. Опыт показывает, что попытки прорастить эти мелкие конидии ни к чему не приводят, они не прорастают. В процессе наблюдений и прямых экспериментов установлено, что эти образования представляют собой типичные спермации. Они разносятся насекомыми либо иным путем и попадают на пикниды другого полового знака или вступают в контакт с архикарпом, участвуя в его оплодотворении. Таким образом, роль половых клеток принима-

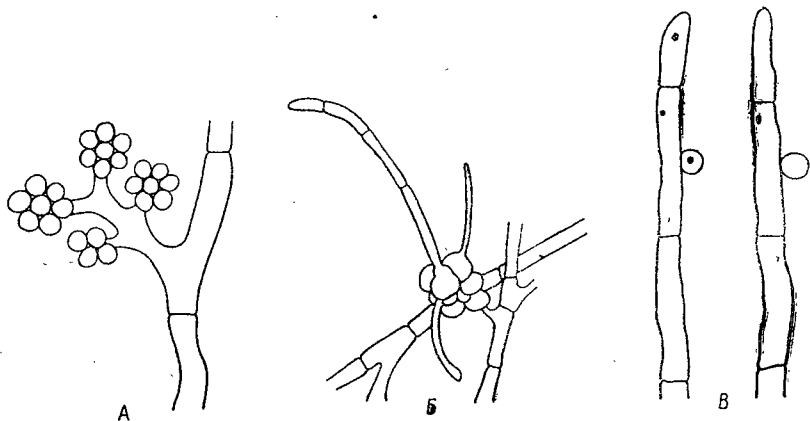


Рис. 56. Сперматогамия у *Podospora anserina*.

А — спермации на соматической гифе; Б — архикарп (аскогон и трихогина); В — оплодотворение (через трихогину).

ют на себя конидии (пикноспоры), утратившие значение как органы размножения в связи с редукцией половых клеток. Контакт архикарпа со спермациями некоторые авторы называют сперматогамией (рис. 56). Этот же процесс можно наблюдать также и у некоторых базидиальных грибов.

КЛАСС BASIDIOMYCETES

Для базидиальных грибов характерна полная утрата специализированных половых клеток, и половой процесс у них осуществляется по типу соматогамии. В этом случае функцию половых клеток выполняют клетки вегетативного тела, т. е. соматические клетки.

Основным органом спорообразования у базидиомицетов, возникшим в результате полового процесса, является базидия, на поверхности которой экзогенно возникают базидиоспоры. Базидии всегда формируются на диплоидном (дикариотическом,

дикариотитном) мицелии. Гаплоидный мицелий у многих базидиальных грибов сильно редуцирован, тогда как у других форм имеет место развитие как гаплоидного, так и диплоидного мицелия, при этом оба типа мицелия могут иметь самостоятельное значение и развиваться изолированно друг от друга, часто даже на разных растениях-хозяевах.

Рассмотрим смену ядерных фаз у базидиомицетов и типичный случай формирования базидии с базидиоспорами.

Базидиоспора, попадая в соответствующие условия при наличии достаточной влажности, температуры и пр., прорастает и дает начало гаплоидному мицелию, который у большинства базидиомицетов существует очень короткий промежуток времени и заменяется диплоидным (дикариотическим) мицелием. Переход от гаплоидного состояния к дикариотическому совершается здесь исключительно просто. Происходит это так. Развивающийся из базидиоспоры мицелий ветвится, причем рано или поздно ветви двух различных по половому знаку гаплоидных мицелиев могут сплетаться. Между отдельными ветвями разных мицелиев (у гетероталлических форм) или одного и того же мицелия (у гомоталлических форм) могут образовываться анастомозы, через которые происходит переливание содержимого из одной мицелиальной клетки в другую. Из первых клеток, в которых формируются дикарионы, образовавшиеся во время анастомозов, и начинается развитие нового дикариотического мицелия, в каждой клетке которого содержится два раздельно-половых ядра. Половой процесс, следовательно, здесь происходит при слиянии соматических клеток, принявших на себя функцию половых клеток. В виде дикариотического мицелия грибы существуют длительный период. Такой мицелий гораздо жизнеспособнее гаплоидного, превалирует над ним; именно на нем происходит образование базидий, развитие плодовых тел, и только лишь дикариотический мицелий способен (у паразитных форм) заражать растения.

Выше мы рассмотрели наиболее частый случай перехода от гаплоидного мицелия к дикариотическому. Однако в некоторых случаях при образовании анастомозов между гифами наблюдается следующая картина: ядро, формирующее первый дикарион, переходя из мицелия с одним половым знаком в мицелий с противоположным знаком, не всегда ассоциируется с ядром той клетки, где произошло слияние двух мицелиев. Это диплоидизирующее ядро может переходить из клетки в клетку и в конце концов образовать первый дикарион на очень далеком расстоянии от места слияния мицелиев. И затем уже из этой клетки, где произошло ассоциирование двух ядер (образование дикариона), начинается развитие типичного дикариотического мицелия. Известны случаи, когда диплоидизирующее ядро, переходя по мицелию из клетки в клетку, может делиться, оставляя в каждой клетке половину своего ядра. Таким

путем целая система клеток сразу становится дикариотитной.

Переход ядра из одной клетки в другую и образование дикариона с ядром противоположного пола на значительном расстоянии от места соприкосновения двух мицелиев следует рассматривать как проявление общебиологической закономерности избирательного оплодотворения в мире живых организмов, в частности у грибов.

Рассмотрим процесс формирования базидий у базидиальных грибов. Базидии всегда возникают только на дикариотической грибнице. Грибница эта многоклеточная, каждая ее клетка содержит два раздельнополюх ядра, ассоциированных в дикарион. На концах такой грибницы (в верхушечных ее клетках) и происходит формирование базидии. Это совершается следующим образом. От оболочки верхней молодой клетки, в непосредственной близости от двух лежащих здесь ядер отходит отросток в виде так называемой пражки. Этот вырост в оболочке развивается сначала несколько в сторону, а затем книзу, по направлению к основанию самой гифы. В это же время происходит деление двух ядер. Поскольку эти два ядра представляют собой дикарион (синкарион), то естественно, что они делятся одновременно и параллельно. В результате деления двух ядер образуются четыре ядра, которые располагаются следующим образом: два ядра несестринские, которые произошли при делении разных ядер (следовательно, они будут разнополюе), отходят к вершине гифы; третье ядро передвигается к основанию клетки, а четвертое ядро заходит в вырост пражки. Затем появляются две перегородки, одна из них отделяет пражку, а вторая делит клетку пополам. При образовании этих двух перегородок получается три клетки: из них самая верхняя содержит два раздельнополюх ядра, нижняя клетка содержит одно ядро, и клетка-вырост (пражка) также содержит одно ядро противоположного полового знака. Затем вырост пражки дорастает до стенки клетки, и через образовавшийся проток (завершившаяся стадия пражки) ядро передается в соседнюю клетку, и, таким образом, восстанавливается дикариотическое состояние нижней клетки (рис. 57).

Из верхушечной клетки, где сформировались два раздельнополюх ядра, и образуется базидия. При ее формировании происходит разрастание этой клетки, затем наступает кариогамия, оба раздельнополюх ядра сливаются с образованием одного уже диплоидного ядра. Диплоидное состояние этой клетки очень кратковременно. Вслед за кариогамией наступает мейоз. Ядро делится два раза; первое деление будет редукционным, в процессе которого формируются два гаплоидных ядра. Далее, эти два гаплоидных ядра делятся (митоз) с образованием уже четырех ядер. Затем в оболочке будущей базидии образуются выросты — стеригмы, куда переходят сформировавшиеся в процессе последнего деления четыре ядра и сосредоточиваются в

их вершине. Постепенно разрастаясь, вершины стеригм вздуваются, превращаясь в базидиоспоры. Как уже было подчеркнуто, базидиоспоры формируются на поверхности базидии, отличаясь этим от аскоспор сумчатых грибов, образующихся внутри сумки.

В процессе формирования базидий есть очень много общего с процессом, который наблюдается у сумчатых грибов при формировании сумок. Так, начальная фаза формирования пражки на верхушечной клетке гифы очень сходна с тем процессом образования перегиба аскогенной гифы в виде крючка, который был рассмотрен у аскомицетов. Далее, аналогичными являются

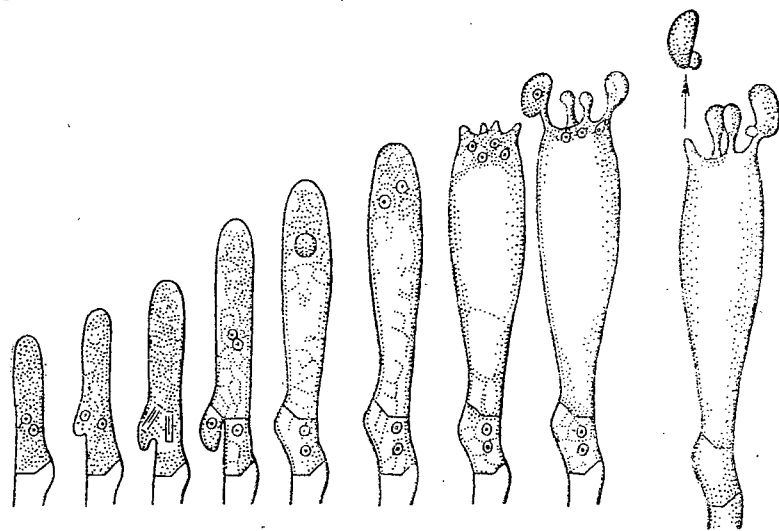


Рис. 57. Формирование базидии у базидиомицетов.

также поведения ядер — процесс деления ядер, процесс их размножения и формирования дикарионов. Точно так же в молодой сформировавшейся дикариотической (дикариотитной) клетке происходит кариогамия с последующим делением копуляционного диплоидного ядра. Разница только в том, что внутри сумки происходит трехкратное деление диплоидного ядра с образованием 8 ядер, тогда как в базидии происходит, как правило, двукратное деление диплоидного ядра с образованием 4 ядер. В соответствии с этим внутри сумки образуется 8 аскоспор, на базидии — 4 базидиоспоры. Однако это — общее правило, из которого есть целый ряд исключений. Существенное отличие этих двух процессов заключается в способе формирования спор: в сумке они образуются эндогенно и внутри протоплазменной массы приобретают свои собственные оболочки, обособляясь друг от друга; у базидиальных же грибов споры воз-

никают экзогенно, на поверхности базидии на вершинах ее выростов — стеригм.

Перейдем к рассмотрению частных случаев полового процесса у базидиальных грибов. Эти случаи представляют особый интерес, поскольку они касаются в основном паразитных форм,

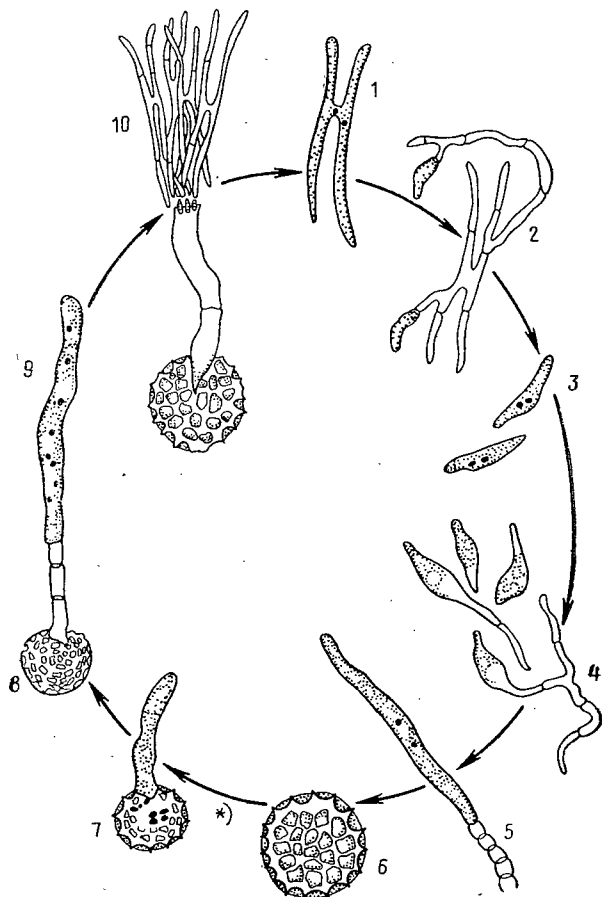


Рис. 58. Цикл развития *Tilletia caries*.

1 — копуляция базидиоспор; 2 — образование гиф и конидий; 3 — конидии; 4 — прорастание конидий; 5 — двухъядерная гифа; 6 — хламидоспора; 7, 8, 9 — прорастание хламидоспоры в росток (промицелий); 10 — формирование базидиоспор.

имеющих значение в сельском хозяйстве. В качестве примера возьмем головневые и ржавчинные грибы.

Головневые грибы (пор. *Ustilaginales*) поражают различные органы растений (листья, стебли, плоды, семена, цветки и т. д.),

вызывая разрушения тканей, в результате чего зараженные участки выглядят обугленными. У головневых грибов встречаются различные случаи полового процесса, отличающиеся некоторыми деталями. Остановимся на некоторых из них (рис. 58).

У *Tilletia caries* — возбудителя твердой (мокрой) головни пшеницы базидии возникают при прорастании покоящейся споры — хламидоспоры (головневой споры). Такая хламидоспора, сформировавшаяся из дикариотического мицелия, является двухъядерной. Перед прорастанием хламидоспоры оба ее ядра сливаются в одно диплоидное ядро, оболочка хламидоспоры лопается; и изнутри вырастает массивная ростковая гифа или промицелий.* Далее наступает процесс деления копуляционного ядра: первое деление будет редукционным, последующие два деления — простыми. Внутри формирующегося промицелия возникают 8 гаплоидных ядер. Затем на вершине этой ростковой гифы возникают соответственно числу ядер 8 стеригм, в каждую из которых устремляется по одному ядру. В конечном итоге на вершине ростковой гифы (промицелия) на стеригмах вырастает 8 продолговатых веретеновидных базидиоспор. Каждая такая базидиоспора содержит по одному гаплоидному ядру. Дальнейший процесс протекает довольно своеобразно: две рядом расположенные базидиоспоры, содержащие раздельнополюсые ядра, дают выросты в виде мостиков, направляющихся навстречу друг другу, и содержимое одной базидиоспоры вместе с ядром переливается в другую. Иногда базидиоспоры копулируют, находясь еще на стеригмах до их опадения. Такие прокопулировавшие клетки могут опадать с базидий, и образовавшаяся таким путем дикариотическая клетка прорастает затем в вегетативный многоклеточный росток, содержащий в каждой клетке по два раздельнополюсые ядра. Так формируется типичный дикариотический мицелий, который и заражает новое питающее растение. В данном случае заражение происходит при прорастании зерна пшеницы во влажной почве, где росток грибка проникает в молодые формирующиеся ткани растения-хозяина.

У другого вида головневых грибов — *Ustilago tritici*, возбудителя пыльной головни пшеницы, двухъядерная хламидоспора прорастает четырехклеточной ростковой гифой. Перед образованием такой гифы два раздельнополюсые ядра хламидоспоры копулируют с образованием диплоидного копуляционного ядра. Диплоидное ядро переходит в образовавшийся вырост (промицелий) и здесь делится два раза (первое деление редукционное), в результате чего получаются четыре гаплоидных ядра. Затем промицелий делится тремя поперечными перегородками с образованием четырех клеток. После этого между соседними клетками, где сосредоточены разные ядра, образуются пряжки,

* Головневую спору (хламидоспору) вместе с промицелием (ростковой гифой) рассматривают как базидию.

и ядро с протоплазмой из одной клетки переливается в соседнюю, в результате чего формируются две дикариотические клетки, содержащие по одному дикариону. Как известно, пыльная головня пшеницы заражает цветки, проникая внутрь завязи. Произвести такое заражение способен только диплоидный росток мицелия.

В некоторых случаях у головневых грибов, паразитирующих на диких злаках, процесс формирования промицелия может несколько отличаться от рассмотренного выше. Иногда можно наблюдать следующее. Два ядра, представляющие собой дикарион, находящиеся внутри хламидоспоры, еще до образования ростковой гифы копулируют. После этого копуляционное ядро делится пополам простым делением, и одно из диплоидных ядер переходит в формирующуюся ростковую гифу, а второе диплоидное ядро остается внутри хламидоспоры. Оно вновь делится пополам, и вновь образуются два диплоидных ядра, одно из которых переходит в образовавшуюся новую ростковую гифу, и так может повторяться несколько раз с образованием нескольких ростковых гиф из одной и той же хламидоспоры.

У некоторых головневых грибов, встречающихся на диких растениях, каждая клетка четырехклеточной ростковой гифы может дать несколько поколений базидиоспор. Это происходит следующим образом. Ядро в каждой клетке четырехклеточной ростковой гифы делится пополам (митоз), одна половина гаплоидного ядра остается в клетке, вторая — переходит в стеригму и идет на образование базидиоспоры. Такая базидиоспора, вызревая, опадает. Оставшееся в промицелии ядро может делиться вновь, и новая половина ядра идет на формирование новой базидиоспоры. Этот процесс может протекать в течение продолжительного времени, что приводит к образованию нескольких поколений базидиоспор, поэтому их еще называют споридиями.

Половой процесс у головневых грибов отличается тем, что плазмोगамия, т. е. слияние цитоплазмы двух раздельнополюх клеток, у них происходит на покровных тканях растения-хозяина, а второй этап полового процесса — кариогамия — происходит в созревающих головневых спорах (хламидоспорах) при их прорастании (рис. 59).

Рассмотрим особенности полового процесса и смену ядерных фаз у ржавчинных грибов (пор. Uredinales). Грибы этого порядка вызывают при поражении растений пятна или полосы ржаво-бурого цвета. В качестве примера можно взять один из наиболее часто встречающихся видов *Puccinia graminis* — возбудителя стеблевой (линейной) ржавчины культурных и дикорастущих злаков. *Puccinia graminis* является видом, полный цикл развития которого осуществляется на двух растениях-хозяевах (барбарис и злаки). Раней весной при заражении листьев барбариса базидиоспорами в тканях листа развивается гап-

лоидный мицелий, на котором формируются спермогонии, сходные по форме с пикнидами, внутри которых развиваются особые споры, называемые пикноспорами, или спермациями, играющие роль в оплодотворении. Спермации возникают на гаплоидном мицелии и являются гаплоидной стадией гриба. Разные спермогонии и спермации будут нести разные половые знаки: одни — женские, другие — мужские.

Несколько позже на тех же листьях барбариса и на том же гаплоидном мицелии, на котором развивались спермогонии со спермациями, возникает следующая стадия спороношения (эцидии). В эцидиях образуются эцидиоспоры, являющиеся уже дикариотическими, и каждая эцидиоспора содержит один дика-

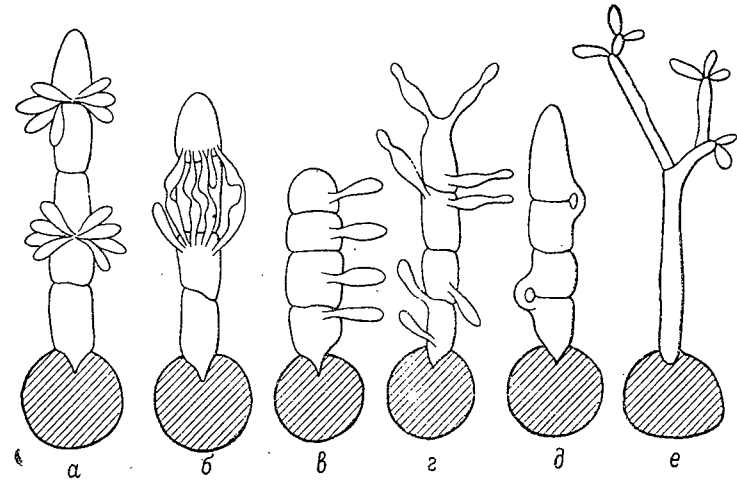


Рис. 59. Пути прорастания хламидоспор (телиоспор) головневых грибов.

a — *Ustilago domestica*; б — *U. holostei*; в — *U. marginalis*; г — *U. scorzonerae*; д — *U. nuda*; e — *Anthracoidea carleis*.

рион. Эцидиоспоры, образующиеся на барбарисе, разносятся потоками воздуха и попадают на листья злака. Прорастающие эцидиоспоры способны заразить только злаки. Эцидиоспоры, попав на злак, прорастают и развивают диплоидный (дикариотический) мицелий, на котором через некоторый промежуток времени возникает новое спороношение в виде одноклеточных уредоспор. Уредоспоры, возникшие на дикариотическом мицелии, также являются дикариотическими, каждая уредоспора содержит один дикарион.

Наконец, несколько позже, к концу вегетационного периода, на тех же листьях, где развивались уредоспоры, образуются новые двухклеточные споры, которые называются телейтоспорами. В каждой клетке телейтоспоры содержится по одному дикариону. Телейтоспоры являются покоящейся стадией и слу-

жат для перезимовки гриба. Следующей весной перезимовавшие телейтоспоры прорастают, находясь на мертвых перезимовавших листьях.

Каждая клетка телейтоспоры при прорастании развивает четырехклеточную базидию. Перед ее прорастанием два ядра, находящиеся в каждой клетке телейтоспоры, сливаются в одно диплоидное ядро, которое переходит внутрь базидии, где сразу же делится два раза. Первое деление является редукционным. Возникают четыре гаплоидных ядра. Участки базидии с одним ядром отделяются друг от друга поперечными перегородками, в результате чего образуется четырехклеточная базидия. На каждой клетке такой базидии затем образуются стеригмы, и на концах стеригм развиваются базидиоспоры, куда и переходят ядра из клеток базидии; при этом каждая базидиоспора содержит только одно гаплоидное ядро.

Следовательно, в формирующейся из каждой клетки телейтоспоры базидии наблюдается переход из диплоидного состояния в гаплоидное и далее формирование гаплоидных раздельнополых базидиоспор: две из них одного полового знака, две — другого.

Базидиоспоры, для того чтобы продолжить существование организма, обязательно должны попасть на листья барбариса. Каждая базидиоспора, попав на лист барбариса, прорастает, как уже было отмечено, в гаплоидный мицелий, на котором развиваются спермогонии со спермациями. Как же осуществляется у этого гриба переход из гаплоидного состояния в диплоидное?

Переход от гаплоидного состояния организма к диплоидному здесь может осуществляться разными путями. Прежде всего это может произойти в основании эцидия, где располагаются полисахидным слоем базальные клетки. При этом у двух соседних базальных клеток в определенный период развития растворяются их оболочки в местах соприкосновения, и содержащее одной из них переходит в другую, — так возникает первая дикариотическая клетка, которая в дальнейшем отчленяет цепочку двухъядерных эцидиоспор. Эцидиоспоры начинают уже диплоидную (а точнее дикариотическую) генерацию в цикле развития гриба (рис. 60).

Кроме того, образование дикариотической стадии может происходить и при участии спермациев. У вершины спермогониев, как правило, развиваются отдельные гифоподобные выросты, выходящие изнутри наружу и торчащие в виде хохолка вокруг отверстия спермогония. Они называются перифизами. Спермации, образующиеся внутри спермогониев, выходят наружу, при этом выделяется клейкая жидкость, специфический запах которой привлекает насекомых, они охотно лакомятся этой жидкостью, а на поверхности своего тела переносят спермации одного полового знака на перифизы другого полового знака. Затем протоплазмное и ядерное содержимое спермация по-

клеткам перифиз переходит в полисахидные клетки основания эцидия, где и осуществляется формирование первого дикариона с последующим развитием в эцидиях дикариотических эцидиоспор. Оказалось, что если изолировать от посещения насекомых отдельные спермогонии, образовавшиеся при заражении листьев барбариса одиночными базидиоспорами, то развитие эцидиев не происходит. Таким путем была доказана оплодотворяющая роль спермациев. Сами спермации мицелия не образуют.

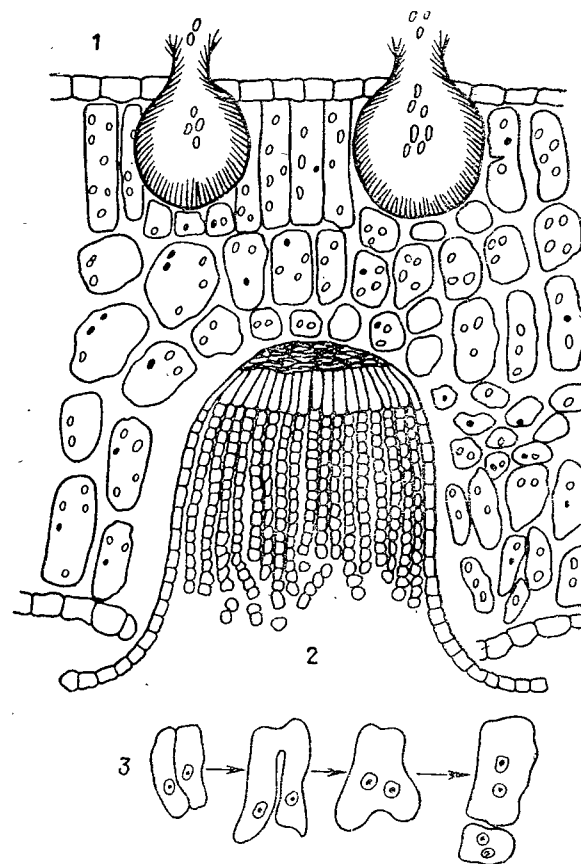


Рис. 60. Смена ядерных фаз у *Puccinia graminis*.
1 — спермогонии со спермациями; 2 — эцидий с эцидиоспорами; 3 — плазмогамия базальных клеток и образование дикариотической клетки, отчленяющей эцидиоспору.

Возможны и другие случаи, когда развивающиеся в тканях листа барбариса мицелии, имеющие разные половые знаки, переплетаются друг с другом, ветви мицелия одного полового знака соприкасаются с ветвями мицелия другого полового знака и две рядом лежащие клетки разных мицелиев передают

содержимое одна другой, обусловив, таким образом, переход одной из них в дикариотическое состояние. Это и будет первый момент формирования дикариона с последующим развитием в эцидиях эцидиоспор, начинающих уже диплоидный (дикариотический) цикл развития гриба.

Итак, у базидиальных грибов, как мы видим, истинные половые клетки полностью отсутствуют, они неизвестны ни у одного из грибов из этой большой таксономической группы. Между тем половой процесс у базидиомицетов осуществляется, но он совершается у подавляющего большинства представителей при участии вегетативных клеток, которые и принимают на себя роль половых клеток. Это либо клетки гаплоидного мицелия, либо базидиоспоры.

Заканчивая рассмотрение различных типов полового процесса у грибов, следует подчеркнуть, что у грибов даже на самых ранних уровнях организации (класс *Chytridiomycetes*) обнаруживается половой процесс как закономерное явление. В различных группах грибов, как мы видели, половой процесс осуществляется по-разному. Отчетливо проявляется у грибов общая тенденция к его затуханию, что связано с редукцией половых клеток. Однако надо при этом подчеркнуть, что половой процесс как один из биологических способов возобновления организмов у грибов не исчезает, а лишь приобретает различную форму реализации.

Типы полового процесса у грибов весьма разнообразны. Наиболее встречающийся способ полового воспроизведения — гаметогамия. Он протекает в различных формах — изогамии, анизогамии (гетерогамии) и, пожалуй, наибольшее разнообразие встречается при оогамном половом процессе (пор. *Monophlepharidales*, пор. *Saprolegniales*, пор. *Peronosporales* и т. д.).

Нередкой формой полового процесса у грибов является также гаметангиогамия, характеризующаяся отсутствием дифференциации содержимого гаметангиев на гаметы. Классическим примером гаметангиогамии является зигогамия (класс *Zygomycetes*) и протекает по типу изогаметангиогамии или гетеро(анизо-) гаметангиогамии. К этому же типу полового процесса можно отнести половой процесс у типичных аскомицетов (подкласс *Euascomycetidae*), у которых архикарп и антеридий недифференцированы на гаметы, а половой процесс протекает по типу контакта недифференцированного антеридия с трихогиной архикарпа.

Частным случаем гаметангиогамии можно рассматривать также и сперматогамию у базидиомицетов, в частности у ржавчинных грибов, где роль мужских элементов принимают на себя пикноспоры (спермации). Но если у аскомицетов осуществляется контакт спермация с женской клеткой через трихогину, то у ржавчинных грибов (класс *Basidiomycetes*) происходит контакт спермация с соматической клеткой.

При полном отсутствии половых клеток осуществляется половой процесс по типу соматогамии, протекающий у разных грибов в различных формах. Наиболее частый случай соматогамии это — хологамия, при котором происходит слияние двух вегетативных клеток. Не менее часто мы встречаемся и с другой его формой — гигогамией, т. е. образованием анастомозов между параллельно расположенными клетками мицелия. В отдельных случаях имеет место так называемая автогамия, т. е. слияние ядер в одной многоядерной клетке (например, *Thelebolus stercoreus* и др.).

КЛАСС DEUTEROMYCETES

Несовершенные грибы являются самостоятельным классом грибов полифилетического происхождения, у большинства из них окончательно утеряна высшая форма спороношения, т. е. сумки и базидии. Однако, несмотря на отсутствие типично протекающего полового процесса, в их цикле развития происходит смена ядерных фаз, имеет место обмен генетической информацией.

Половой процесс у этой группы грибов заменен парасексуальным циклом. Парасексуальный цикл представляет собой процесс, при котором плазмोगамия, кариогамия и мейоз происходят в любой вегетативной гифе мицелия, а не в специфическом, определенном месте таллома или в определенной стадии жизненного цикла. Явление парасексуального цикла было открыто у *Aspergillus nidulans*. Основными этапами парасексуального цикла являются гетерокариоз, слияние разнокачественных ядер и последующая рекомбинация участков хромосом при митозе.

Под гетерокариозом понимают существование в вегетативных клетках мицелия многих генетически различных ядер. Первые гетерокариоз был обнаружен еще в 1932 г. у гриба *Botrytis cinerea*. Явление гетерокариоза обнаружено также у *Fusarium oxysporum*. Гетерокарионы получены и у *Verticillium albo-atrum*, *Colletotrichum lagenarium*, *Colletotrichum gloeosporioides*, *Ascochyta imperfecta* и некоторых др. Возникновение в природных условиях гетерокарионов можно объяснить миграцией ядер из гиф одного мицелия в гифы другого при помощи анастомозов. Образование гетерокарионов может быть вызвано также посредством мутаций в одном из ядер многоядерной клетки.

Мицелий, содержащий гетерокарионы, является гетерокариотическим. Такой мицелий отличается от исходных форм по ряду признаков, в частности окраской конидий, способностью расти на синтетических средах, скоростью роста и пр. В таком мицелии может происходить, во-первых, слияние гаплоидных ядер разных генотипов с образованием гетерозиготного диплоида. Во-вторых, возможно слияние гаплоидных ядер одинаковых генотипов, в этом случае образуется гомозиготный диплоид. В после-

дующем размножении диплоидных ядер имеет место митотический кроссинговер, обмен гомологическими участками хромосом, в результате чего происходит перераспределение признаков во вновь образующихся ядрах. Это важная фаза парасексуального цикла.

Парасексуальный цикл исследован и у некоторых аскомицетов, например *Cochliobolus sativus*. Имеются сведения о парасексуальном процессе у *Claviceps purpurea*, *Leptosphaeria maculans*. Из числа базидиомицетов образование гетерокарионов отмечено, например, у *Puccinia graminis* при искусственном заражении пшеницы смесью уредоспор, *Puccinia coronata* и др.

Таким образом, гетерокариоз и парасексуальный цикл имеют место не только у несовершенных грибов, у которых таким путем обеспечивается широкая их изменчивость, но этот процесс обнаружен и у грибов других классов (*Ascomycetes*, *Basidiomycetes*). Это приводит к большой вариабельности грибов как по морфолого-культурным признакам, так (если речь идет о фитопатогенных грибах) и по степени их вирулентности и агрессивности.

§ 3. ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ У ГРИБОВ

Как известно, тот или иной жизненный цикл составляет одну из характерных черт любого вида, в том числе и у грибов. В понятие жизненный цикл у грибов входят как сменяющие друг друга морфологические различные типы спороношений, так и цитологически различные смены ядерных фаз.

Если охарактеризовать жизненный цикл любого грибного организма, имеющего и бесполое и половое размножение, то он будет сведен к следующему: весной и в течение длительного летнего периода на вегетативном теле гриба развиваются органы бесполого размножения. Затем к концу вегетации организм приступает к половому размножению. Бесполое размножение, часто повторяющееся многократно в течение вегетационного периода, выполняет функцию увеличения числа особей и их расселение, а половой процесс, протекающий в конце вегетационного периода и завершающий цикл развития, обеспечивает переживание неблагоприятных условий и сохранение особей, а значит, и вида.

Последовательную смену типов спороношений у грибов (бесполого и полового) называют плеоморфизмом. Явление плеоморфизма очень широко представлено у грибов в разных систематических группах, но наибольшее развитие оно получило у сумчатых грибов.

Рассмотрим жизненный цикл *Venturia inaequalis* — возбудителя парши яблони. Развитие парши яблони начинается весной, как только появляются первые молодые, еще очень маленькие личоточки. Заражение этих молодых личоточков яблони происхо-

дит аскоспорами, развивающимися весной в сумках, находящихся внутри плодового тела. Весной аскоспоры активно выбрасываются из плодового тела и затем распространяются воздушными токами. Попав на поверхность молодых личоточков яблони, споры прорастают, и образующийся росток грибницы внедряется внутрь тканей. Результатом заражения является образование на листьях вначале очень мелких, затем постепенно разрастающихся пятен, хорошо видных с верхней стороны. На этих пятнах вскоре образуется оливкового цвета бархатистый налет, представляющий собой конидиальную стадию гриба.

Просматривая срез через зараженную часть листа под микроскопом, можно увидеть следующую картину. Через разрывы покровных тканей листа на поверхность выступают простые, темно-оливковые конидиеносцы, сидящие друг около друга. На каждом конидиеносце развивается грушевидная конидия с одной поперечной перегородкой, также окрашенная в темно-оливковый цвет. Созревающие конидии вскоре опадают и, распространяясь воздушными течениями, могут попасть на поверхность новых здоровых листьев или плодов и вызвать заражение этих органов растения.

В течение вегетационного периода конидиальные спороношения могут повторяться примерно через каждые 10—15 дней, таким образом, за этот период может быть 5—6, а иногда и больше поколений конидий. Конидиальное спороношение на гаплоидной грибнице имеет название — *Fusicladium dendriticum*. По сумчатой стадии гриб называется *Venturia inaequalis*.

Осенью листья отмирают и опадают с дерева. Развитие гриба с отмиранием листьев не прекращается. Внутри мертвых листьев в течение первой половины осени, когда еще сохраняется достаточно высокая температура, благоприятная для роста грибов, грибница продолжает расти внутри ткани листа и образует типичный по структуре склероций. Склероциальная стадия здесь является стадией покоя. В таком состоянии гриб зимует. Весной происходит дальнейшее развитие гриба. Внутренняя часть склероция используется в качестве источника питания, и на месте внутреннего мицелиального сплетения, после полового процесса внутри оболочки развиваются сумки, т. е. образуется плодовое тело. На вершине такого плодового тела формируется отверстие, которое через разрывы покровных тканей листа открывается наружу. Аскоспоры с силой выбрасываются («выстреливают») через отверстие и служат источником заражения молодых личоточков. Созревание плодового тела приурочено к моменту созревания первых личоточков.

Таким образом, при смене конидиальных спороношений сумчатый гриб меняет не только внешний облик, но изменяются и его физиологические свойства. Так, конидиальная стадия развивалась на живых листьях и вела паразитический образ жизни, используя живые ткани листа; в сумчатой же стадии гриб раз-

вивается на мертвом опавшем листе, питаясь мертвыми органическими веществами, т. е. является сапрофитом.

Следует отметить, что в цикле развития грибов бесполое спороношение могут повторяться в течение вегетативного периода многократно (в ряде случаев мы можем иметь до десятка и более генераций бесполой спор); половая же стадия, как правило, возникает в течение вегетационного периода только однажды. Кроме того, бесполое спороношение у грибов могут не только повторяться, но и быть различными у одного и того же вида, в то время как половые стадии, в частности сумчатые спороношения, у определенного вида будут всегда одного типа.

Для некоторых сумчатых грибов установлено до 3—4 разных типов конидиальных спороношений. Особенностью грибов является наличие еще одного состояния организма — дикариотической фазы. Отсюда следует большое разнообразие жизненных циклов.

У большинства грибов цикл развития характеризуется двумя ядерными фазами — гаплоидной и диплоидной, при этом преобладает гаплоидная фаза, диплоидная — только зигота. Это так называемый гаплоидный (гаплофазный) цикл. Он впервые отмечается у самых примитивных низших грибов, у которых функции бесполого и полового размножения выполняет одна и та же особь. Вероятно, гаплофазный цикл следует считать наиболее примитивным жизненным циклом, характеризующимся зиготической редукцией, которая также является первичной. Так, происходит развитие у большинства Chytridiomycetes (у которых известен половой процесс), у большинства Oomycetes, Zygomycetes, некоторых примитивных Ascomycetes. Однако уже здесь мы встречаемся с такими случаями, когда зигота уходит в покой не в виде диплоидной, а в виде дикариотической клетки (у некоторых Chytridiales, например, это стадия цисты, у отдельных представителей Oomycetes — стадия ооспор и т. д.).

У очень многих грибов их жизненный цикл характеризуется сменой трех ядерных фаз: гаплоидной, дикариотической (дикариотической) и диплоидной. Дикариотическая фаза возникает в результате ассоциации ядер в дикарионы или синкарионы без их слияния, при этом они ведут себя как единое целое. И хотя впервые дикариотическая фаза отмечается уже у низших грибов, далее она присутствует у Ascomycetes, в аскогоне, а затем и в аскогенных гифах (и лишь у некоторых сумчатых мы отмечаем дикариотический мицелий, например у пор. Taphrinales), но наибольшего развития дикариотическая фаза достигает у представителей класса Basidiomycetes, преобладая над гаплоидной и диплоидной стадиями.

У грибов диплофазный цикл развития, когда организм всегда диплоидный, встречается довольно редко; однако такие случаи известны, например, у *Saccharomyces*, а также у некоторых форм *Pythium debaryanum*. В первом случае диплоидная

вегетативная клетка превращается в результате мейоза в сумку с гаплоидными аскоспорами, которые копулируют между собой, находясь еще в сумке и образуя при этом диплоидные аскоспоры, которые, выходя из сумки, развиваются в вегетативную клетку.

В случае *Pythium debaryanum* есть сведения, свидетельствующие о том, что редукция в цикле развития одной из форм этого вида смещается на период формирования гамет при оогамном процессе (а не происходит при прорастании зиготы, как у большинства грибов этой группы), отсюда цикл становится диплофазным. Гаметическая редукция имеет явно вторичное происхождение.

У грибов гораздо более редки случаи, когда часть особей одного и того же вида начинает формировать только гаметы, тогда как другие особи этого же вида специализируются на образовании только органов бесполого размножения. В этом случае мы можем говорить о чередовании поколений в цикле развития — гаметофита и спорофита. Такой тип жизненного цикла называют гаплодиплофазным, он характеризуется тем, что одно из поколений является диплоидным, а другое — гаплоидным.

Примером гаплодиплофазного цикла с изоморфной сменой генераций может служить *Allomyces javanicus*, *Allomyces arbuscula*. Гаплоидные зооспоры этих видов, развивающиеся на диплоидном спорофите, одеваются оболочкой и прорастают в гаметофит (гаплоидное поколение), на котором формируются микро- и макрогаметангии. Половой процесс здесь гетерогамный. Образующаяся после копуляции гамет планозигота через некоторое время окружается оболочкой и без периода покоя развивается в диплоидный спорофит. На спорофите формируются тонкостенные зооспорангии, дающие диплоидные зооспоры (формирующие новые диплоидные спорофиты) и толстостенные покоящиеся цисты, которые обычно прорастают после периода покоя. При этом происходит редукционное деление диплоидного ядра, в результате чего образуются гаплоидные зооспоры, развивающиеся в гаплоидный гаметофит (рис. 61, 62). У других видов *Allomyces* (*A. cystogenus*, *A. macrogynus*) встречается гапло-диплофазный цикл с гетероморфным чередованием поколений. Преобладает в цикле развития диплоидный спорофит, тогда как гаплоидный гаметофит у них сильно редуцирован. Гетероморфное чередование поколений отмечается у *Physotherma*, *Spermophthora*, *Protomyces* и др.

У многих грибов цикл развития может осуществляться как гапло-дикариотический, т. е. организм имеет более или менее длительную гаплоидную фазу и продолжительный период существует как дикариот. Диплоидная стадия в этом цикле очень кратковременная, и мейоз происходит сразу же за карiogамией. Примером такого жизненного цикла может служить, в частности, *Puccinia graminis*. Ее гаплоидная фаза начинается со

стадии базидиоспор, затем представлена гаплоидным мицелием, развивающимся в межклетниках листьев барбариса. В базальных клетках эцидиев, сформированных гаплоидным мицелием, происходит образование первых дикариотических клеток, которые отчленивают дикариотические эцидиоспоры. Дикариотическая стадия в развитии этого гриба весьма продолжительна. Она представлена дикариотическим мицелием, развивающимся в межклетниках второго хозяина — злака (листья, стебли), а также уредоспорами и телейтоспорами.

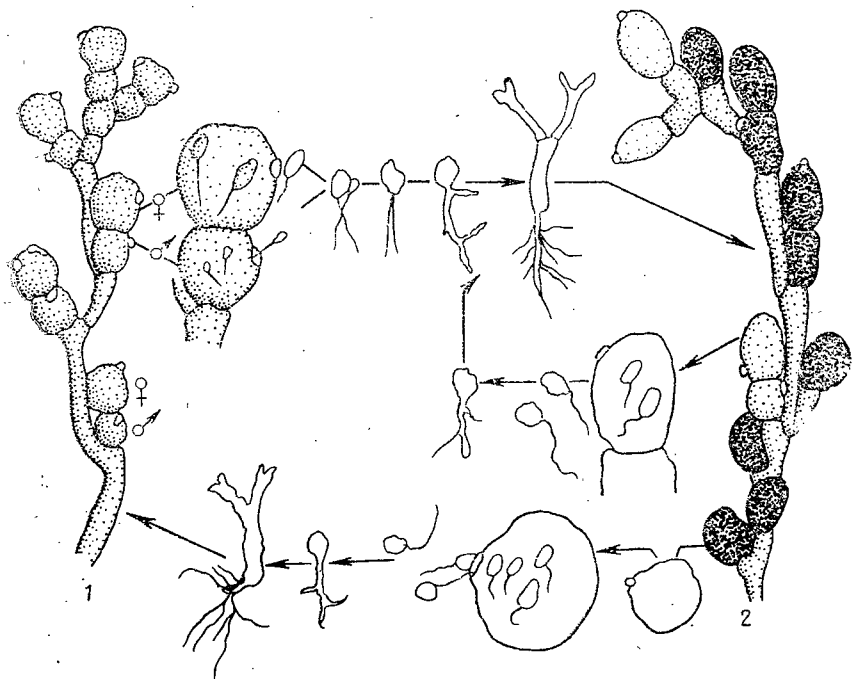


Рис. 61. Цикл развития *Allomyces arbuscula*.
1 — гаметофит; 2 — спорофит.

При прорастании телейтоспор после зимовки два ядра в каждой клетке сливаются, образуя диплоидное ядро, которое сразу же претерпевает мейоз, и формирующиеся при прорастании телейтоспор на базидиях базидиоспоры начинают вновь гаплоидную генерацию гриба. В этом случае гаплоидная и дикариотическая стадии этого цикла существует самостоятельно и разрозненно, каждая на своем растении-хозяине. По такому же типу осуществляется развитие *Puccinia coronifera*, *P. poa-git* и др.

Дикариофазный цикл характеризуется тем, что гриб, как правило, существует в стадии дикариотической, при этом как

гаплоидное, так и диплоидное состояния в этом цикле доведены до минимума и очень кратковременны. Так, у большинства *Tilletia*, *Ustilago tritici* и др. мы встречаемся именно с таким случаем. Мицелий и хламидоспоры представляют дикариотическую фазу; например, у *Tilletia caries* нитевидные гаплоидные бази-

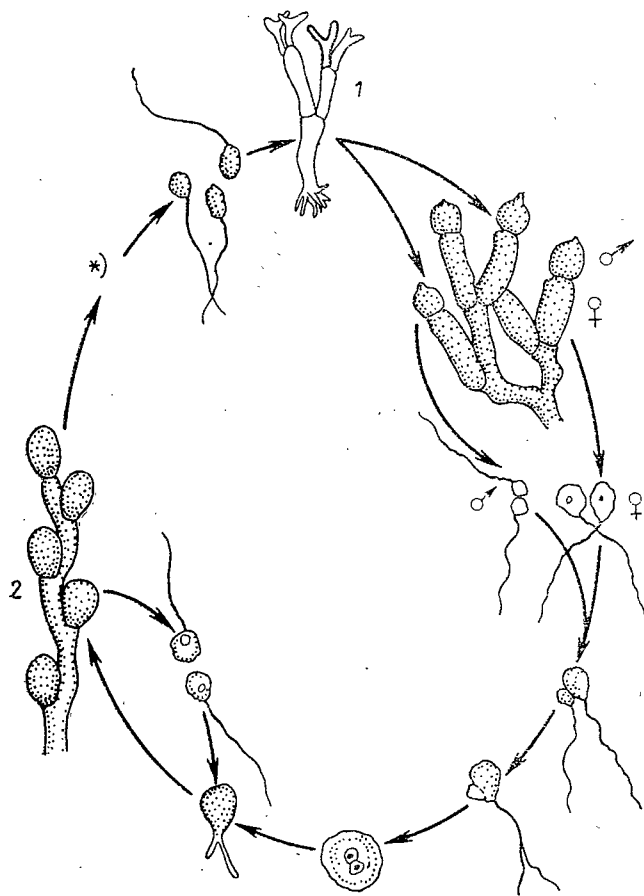


Рис. 62. Цикл развития *Allomyces macrogynus*.
1 — гаметофит; 2 — спорофит.

диоспоры сразу же после своего образования анастомозируют, в результате чего формируется дикариотическая фаза. Гаплоидная фаза в случае *Ustilago tritici* еще более сокращена, так как здесь не формируется даже базидиоспор, а клетка промицелия сразу же образуют пряжки (анастомозы), передающие ядра из одной клетки в другую, образуя первую дикарио-

тическую клетку, развивающую дикариотический мицелий. Диплоидная фаза здесь также кратковременна, так как диплоидное ядро сразу же после своего образования претерпевает мейоз.

Таким образом, при рассмотрении циклов развития у грибов можно видеть все типы редукции — зиготическая, спорическая, гаметическая и соматическая. Перемещение редукционного деления диплоидного ядра с зиготы на другие стадии и привело к возникновению различных типов жизненных циклов грибов. Когда редукционное деление происходит при образовании гамет, зигота прорастает в диплоидное растение, гаплоидными будут только гаметы. Удлинение диплоидной фазы и разделение между особями функций полового и бесполого размножения привели к возникновению гапло-диплофазного типа жизненного цикла, а разъединение во времени двух этапов полового процесса — плазмо- и кариогамии — обусловило возникновение длительной дикариотической фазы, что привело к возникновению гапло-дикариотического, дикариотического и гапло-дикарио-диплофазного цикла.

Глава III

СТРОЕНИЕ ПЛОДОВЫХ ТЕЛ

У самых примитивных грибов, в частности у видов *Olpidium* и других, спороносящие органы развиваются непосредственно из вегетативного тела, которое превращается в один зооспорангий; вегетативная часть при этом не сохраняется. В последующем у более развитых форм при образовании спороносящих органов сохраняется часть вегетативного тела, которая питает спороносящие органы. При этом на одном и том же вегетативном теле сначала последовательно, а затем одновременно может возникать несколько спороносящих органов.

Вначале спороносящие органы разбросаны в беспорядке относительно мицелия, развиваясь на концах различных его ветвей. У грибов-паразитов на внутреннем эндогенном мицелии спороносящие органы возникают на концах молодых частей гиф, выходя на поверхность субстрата. Нередко на одном и том же мицелии можно наблюдать образование почти одновременно или с некоторой последовательностью органов как бесполого, так и полового размножения. Они могут возникать рядом вперемежку друг с другом, являясь конечными ответвлениями того же самого вегетативного мицелия.

В процессе эволюции у грибов отмечается уже определенное концентрирование спороносящих органов, которые закладываются и развиваются на ограниченном участке вегетативного мицелия и в определенных его частях. Так, у низших грибов подобную концентрацию спороносящих органов можно наблюдать, в частности, у представителей сем. *Albuginaceae*. Толстые гифы мицелия у рода *Albugo* развиваются в межклетниках пораженных листьев, на определенных участках такой грибницы образуются группы коротких спорангиеносцев, тесно расположенных друг с другом в виде полисадного слоя.

Вначале группа спорангиеносцев развивается под покровом эпидермиса. Затем на таких спорангиеносцах формируются це-

почки зооспорангиев. В процессе образования и развития зооспорангиев под их давлением покровные ткани листа разрываются, и зооспорангии оказываются обнаженными и могут разноситься ветром. Таким образом, у видов *Albugo* развивается ложе спорангиеносцев, которое сконцентрировано на определенном участке вегетативного мицелия. Вместе с тем в этом случае ткани растения защищают молодые формирующиеся спорангиеносцы и зооспорангии.

Формирование таких групп спорангиеносцев оказалось для организма очень выгодным, и в дальнейшем в процессе эволюции мы наблюдаем подобные группы споронносящих органов у очень большого количества грибов; они встречаются у разных представителей. Так, у энтомофторовых грибов пор. *Entomophthogales*, поражающих различных насекомых, на эндофитной грибнице, пронизывающей тело насекомого, образуется группа коротких конидиеносцев, которые выступают на поверхность через те или другие поврежденные части уже мертвых насекомых.

У более высокоорганизованных форм, например у представителей сумчатых грибов, мы видим образование коремии (группы сросшихся в виде столбика конидиеносцев) или образования ложа конидиеносцев. Таким путем происходит концентрация споронносящих органов бесполого размножения. Подобная концентрация споронносящих органов имеет место и при половом размножении. Особенно отчетливо это проявляется у сумчатых грибов.

Так, например, грибы пор. *Taphrinales* характеризуются тем, что здесь сумки, выступая через разрыв покровных тканей субстрата, располагаются не беспорядочно, а сконцентрированы в определенные группы — с образованием ложа из сумок. Совершенно аналогичное явление можно наблюдать и у базидиальных грибов пор. *Exobasidiales*.

При концентрации споронносящих органов наблюдается и развитие некоторых приспособлений для защиты еще незрелых спор. У более высокоорганизованных грибов мы наблюдаем формирование так называемых плодовых тел, являющихся наиболее совершенной защитой для споронносящих органов.

Уже у представителей пор. *Mucorales*, у представителей рода *Absidia*, после того как сформировались половые клетки и произошло их слияние, на границе между двумя раздельнополюми клетками от так называемых суспензоров, несущих половые клетки, вырастают гиफоподобные отростки, направленные к созревающей зигоспоре. Они прикрывают формирующуюся зигоспору со всех сторон, образуя нечто вроде зачаточного плодового тела.

У других представителей *Mucorales*, например у видов *Mortierella*, такие же отростки суспензоров дают плотные переплетения, причем зигоспора оказывается внутри этого многослойного сплетения мицелия.

У представителей пор. *Endogonales* в таком сплетении мицелия находится не одна зигоспора, а несколько. Следовательно, здесь налицо и концентрация споронносящих органов (в данном случае зигоспор) и вместе с тем защита этих зигоспор от влияния внешних условий в виде мицелиального сплетения.

Таким образом, уже у низших грибов, в частности у представителей зигомицетов, мы наблюдаем формирование вначале зачаточных «плодовых тел». У более высокоорганизованных грибов мы наблюдаем формирование плодовых тел, являющихся наиболее совершенной защитой споронносящих органов. Высокой степени совершенства плодовые тела достигли у высших грибов, в частности у сумчатых и базидиальных.

КЛАСС ASCOMYCETES

У сумчатых грибов мы различаем следующего типа плодовые тела: клейстотеции, перитеции, псевдотеции, апотеции (рис. 63). Клейстотеции представляют собой замкнутые плодовые тела, внутри которых формируются сумки. Клейстотеции могут быть двух типов — плектасциновые и истинные, настоящие.

Плектасциновые клейстотеции характерны для наиболее просто организованных сумчатых грибов. В молодом, незрелом состоянии такие клейстотеции построены по типу склероциев, т. е. снаружи покрыты корковым слоем, состоящим из более или менее плотного сплетения мицелия, а внутри имеются рыхло расположенные гифы в виде крупных клеток. В толще такого клейстотеция формируются многочисленные сумки, беспорядочно разбросанные в ткани, являющейся основной внутренней структурой клейстотеция. При таком формировании сумки хорошо защищены от влияния неблагоприятных условий внешней среды — от высыхания, вымокания, механических повреждений и т. д. Но при такой структуре клейстотеция освобождение аскоспор при их вызревании затруднено. Оно происходит пассивно и лишь после сгнивания и разрушения оболочек и внутренних тканей таких плодовых тел. После того как склероциальная масса плодового тела подвергается разрушению, аскоспоры освобождаются из полости сумки.

Это неудобство было преодолено в процессе эволюции при формировании так называемых настоящих клейстотециев.

Настоящие клейстотеции построены следующим образом: шаровидное или иной формы плодовое тело окружено оболочкой (перидием), состоящей из 2—3 или более слоев клеток, внутри которой, в отличие от плектасциновых клейстотециев, имеется полость, замкнутая со всех сторон. Внутри полости у основания такого клейстотеция на сплетении мицелия развиваются сумки. Сумки в полости клейстотеция расположены не беспорядоч-

но, а веерообразно. Будучи связаны основанием, которым они прикреплены к подстилающему слою мицелля, сумки ориентированы своими верхними концами к верхушечной части клейстотеция. Таким образом, здесь сумки располагаются в строго определенном порядке, в виде плодущего или гимениального слоя. Освобождение аскоспор здесь происходит при разрыве

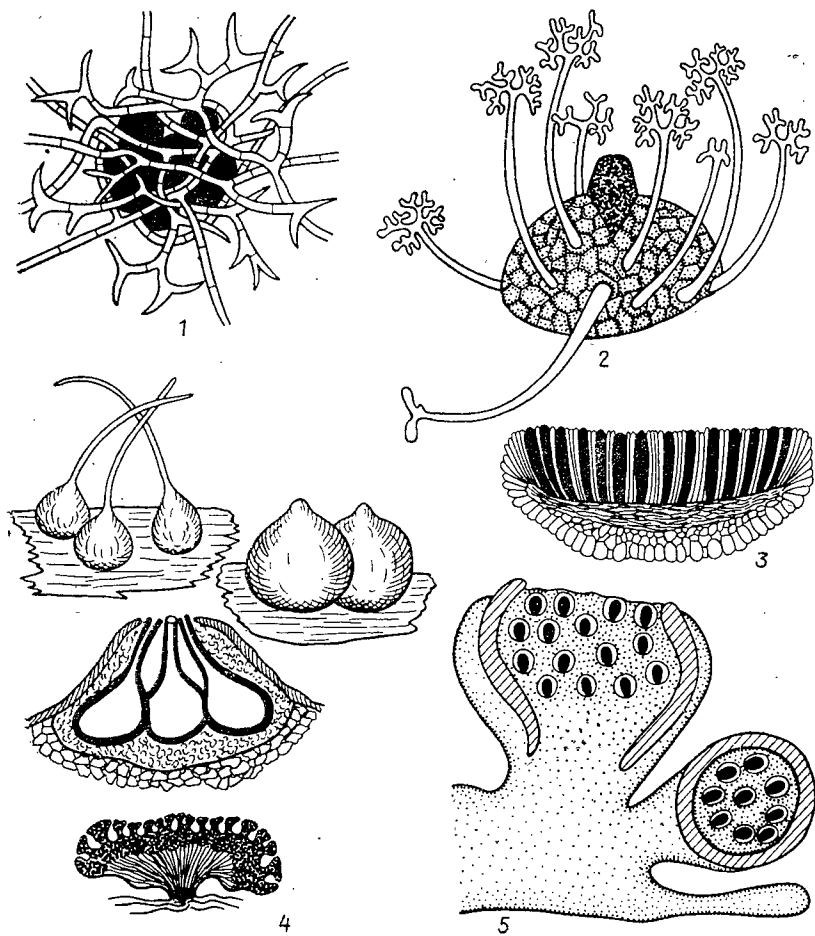


Рис. 63. Плодовые тела сумчатых грибов.

1 — прототеций; 2 — клейстотеций; 3 — апотеций; 4 — перитеции; 5 — псевдотеции.

оболочки клейстотеций. Разрыв оболочки осуществляется обычно по экватору и верхняя часть клейстотеция, отрываясь от нижней, отбрасывается в сторону. Сумки оказываются обнаженными и, будучи ориентированы своими верхними концами кверху, «выстреливают» аскоспоры в окружающее простран-

ство. Они попадают в воздушную среду, а затем подхватываются токами воздуха и разносятся в разные стороны.

Следующий тип плодового тела, который встречается у большого количества сумчатых грибов, носит название перитеций. Он построен следующим образом. Здесь, так же как и у настоящих клейстотециев, имеется обособленная оболочка, состоящая из нескольких слоев клеток. Она может быть либо параплектенхиматической, либо прозоплектенхиматической. Такая оболочка окружает внутреннюю полость, как и у клейстотециев, однако, в отличие от них, на вершине перитециев всегда имеется отверстие, которое носит название устьица или поры, с помощью которого внутренняя полость плодового тела перитеция сообщается с внешней средой.

Расположение сумок в плодовых телах типа перитециев может быть довольно разнообразным. Сумки располагаются в одних случаях постенным слоем, т. е. внутренние стенки такого шаровидного или кувшиновидного плодового тела сплошь покрыты сумками, вершины которых ориентированы внутрь плодового тела. В других случаях сумки могут располагаться также веерообразно, как и у клейстотециев, когда основания сумок находятся на сплетении мицелля. У перитециев несколько иных форм сумки могут располагаться по экватору, прикрепляясь ножками к стенкам плодового тела, и отходят радиально к центру полости, будучи ориентированы своими вершинами по направлению друг к другу.

Освобождение аскоспор из сумок, находящихся в перитециях, осуществляется следующим образом: в процессе созревания сумок, которое происходит не одновременно, а последовательно, одна из зрелых сумок достигает отверстия перитеция и, несколько высовываясь через устьице, выстреливает свои аскоспоры наружу. Эта опустевшая сумка падает, а на ее место становится соседняя и т. д. Так происходит последовательное освобождение аскоспор из многочисленных сумок, имеющих в перитециях. Процесс освобождения аскоспор осуществляется в течение нескольких недель, а иногда — в течение месяцев. Такого типа плодовые тела хорошо защищают незрелые сумки, вместе с тем имеют приспособление в виде устьица к активному освобождению аскоспор в окружающую среду.

Перитеции наиболее характерны для большой группы грибов — пиреномицетов. Перитеции могут развиваться одиночно либо скученными группами; по отношению к субстрату перитеции могут быть поверхностными или быть погруженными в ткань растения-хозяина. В иных случаях перитеции могут быть погружены в стromу или в ложе. При полном погружении перитециев в стromу каждый перитеций сохраняет свою собственную оболочку.

Структура стromы не отличается от обычных структур — склероциев — это типичное склероциальное образование с кор-

ковым слоем и более рыхлой тканью, расположенной между перитециями. Каждый перитеций при его развитии в строге имеет свой выводной проток, и освобождение спор из перитеция происходит через особое устье. Такие сложные образования встречаются у очень многих грибов, и среди пиреномицетов они могут считаться наиболее высокоорганизованными.

Наиболее совершенным плодовым телом у сумчатых грибов является так называемый апотеций. По форме апотеции представляют собой бокаловидные или блюдцевидные плодовые тела и при полном созревании сумок являются широко открытыми. Оболочка такого плодового тела в большинстве случаев многослойная, также состоящая из различного типа тканей. Сумки здесь располагаются в виде правильного гимениального слоя, параллельно друг другу, сидящими рядом, являясь прикрепленными своими основаниями, и ориентированы вершинами вверх.

В начальной стадии развития такие плодовые тела очень часто бывают более или менее замкнутыми. В таком состоянии незрелые апотеции очень близки по своему строению к перитециям и только при созревании оказываются вполне открытыми. Дело в том, что полному открыванию апотеция в какой-то мере способствует последующее увеличение числа сумок в таком плодном теле. Вначале здесь закладывается немного сумок, а затем количество сумок непрерывно увеличивается.

В апотециях слой молодых сумок может быть на ранних стадиях прикрыт снаружи особым сплетением, состоящим из вегетативных гиф в виде специальной кроющей ткани.

В молодом апотеции до образования сумок развиваются плотным слоем вегетативные гифы, так называемые парафизы. Парафизы могут быть простыми или булавовидными или, наконец, могут представлять собой разветвленные на вершине нити. А затем между парафизами вырастают сумки, которые раздвигают эти парафизы. Парафизы перемежают сумки, предохраняя их от взаимного давления и вместе с тем предохраняют сумки от повреждений их с поверхности. При полном созревании гимениального слоя (состоящего из сумок и парафиз) кроющий слой разрушается, и зрелые сумки оказываются обнаженными, после чего они выбрасывают свое содержимое (аскоспоры). Таким образом, апотеции — наиболее сложные образования и вместе с тем самые совершенные плодовые тела из числа сумчатых грибов. Апотеции, как и перитеции, могут развиваться одиночно или быть погруженными в строгу.

Среди сумчатых грибов известны также плодовые тела типа псевдотеций. В зрелом состоянии они напоминают перитеции, но их формирование происходит иначе. Закладываются такие тела вначале в виде стромы, внутри которой в результате полового процесса формируются полости или локулы. Формирование таких полостей происходит за счет вытеснения и частичного разрушения ткани стромы. В образовавшихся таким путем

локулах и развиваются сумки. Различают однолокулярные и многолокулярные псевдотеции. Внутри таких локул может формироваться много сумок (многоасковые локулы) или по одной сумке (одноасковые локулы). Во всех случаях плодовые тела не имеют собственной оболочки; стенкой локул служит ткань стромы. Кроме сумок в локулах могут находиться остатки ткани стромы, расположенные между сумками, — это парафизонды, напоминающие парафизы перитециев.

КЛАСС BASIDIOMYCETES

У наиболее примитивных форм базидиальных грибов базидии беспорядочно разбросаны на мицелии или на некоторых его сплетениях, и плодовых тел у них еще нет. Однако большинство базидиомицетов имеют хорошо выраженные плодовые тела. У некоторых базидиальных грибов плодовые тела распростерты по субстрату (на древесине) в виде более или менее плотной пленки, состоящей из вегетативного мицелия. Гифы, входящие в состав такой пленки, более или менее однородны. На поверхности такого сплетения вегетативных гиф развиваются группы базидий, покрывая это плодовое тело сплошным слоем. Такие плодовые тела называются ресупинатными или распростертыми плодовыми телами. Ресупинатные плодовые тела при развитии нарастают своими краями и не имеют определенной формы и постоянной величины.

У более совершенных форм базидиомицетов проявляется некоторое усложнение в строении их плодовых тел, ведущее прежде всего к увеличению числа базидий (без увеличения объема плодового тела). Достигается это у базидиальных грибов своеобразным путем. На поверхности такого же распростертого плодового тела возникают выросты в виде конусовидных или продолговатых шипов и других образований (у более совершенных форм — в виде коротких трубочек).

На поверхности этих выростов формируются базидии с базидиоспорами. Таким образом значительно увеличивается поверхность, несущая базидии.

При дальнейшем развитии ресупинатных плодовых тел можно наблюдать, что края их приподнимаются вверх и загигаются затем в стороны, следствием чего является перенесение спороносящего слоя на нижнюю поверхность.

В образовании плодовых тел трутовых грибов участвуют три категории гиф, отличающиеся по своей структуре и функциям, а именно: генеративные, скелетные и связывающие гифы.

Генеративные гифы дают начало скелетным гифам, они тонкостенные, ветвящиеся, с перегородками, часто с пряжками или без них. Скелетные гифы придают прочность плодovому телу, они толстостенные, неветвящиеся и без перегородок. Связывающие гифы развиваются вне зоны роста плодовых тел, они

сильно ветвятся, узкие, редко с перегородками, толстостенные, перепутанные, с ограниченным ростом. В зависимости от того, участвуют ли в образовании плодового тела одна, две, три группы гиф, различают в структуре следующие гифальные системы: мономитическую (только генеративные гифы), димитическую (генеративные и скелетные или генеративные и связывающие) и тримитическую (при наличии генеративных, скелетных и связывающих гиф).

Наиболее совершенные плодовые тела базидиальных грибов имеют более или менее постоянную форму, к ним относятся копытообразные и черепитчатые плодовые тела, плодовые тела с центральной ножкой. Разнообразие форм плодовых тел трутовых показано на рис. 64. На нижней стороне таких плодовых

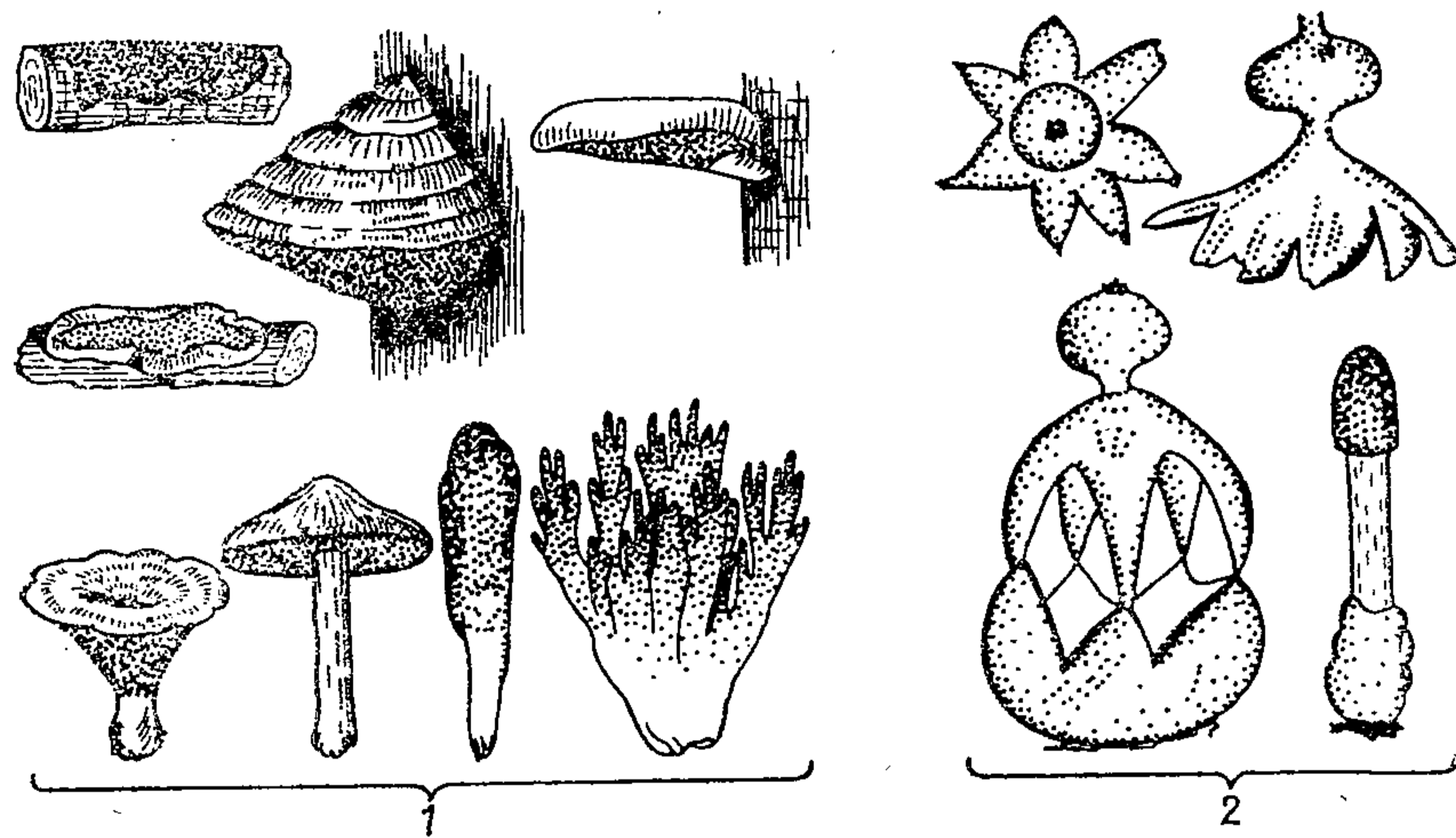


Рис. 64. Плодовые тела базидиальных грибов.
1 — гименомицеты; 2 — гастеромицеты.

тел расположен гименофор (поверхность, несущая гимений). У агариковых грибов плодовые тела состоят из шляпки с пластинчатым или трубчатым гименофором и центральной ножки, которая поднимает гименофор над почвой.

Гимений агариковых состоит из базидий и цистид, которые различаются по строению, местоположению и происхождению. Гимений многих базидиомицетов (в частности, трутовых) состоит из базидий с базидиоспорами и других структур (цистидиол, цистид, парафиз и т. д.). Часть базидий остается бесплодной, и в этом случае они носят название цистидиол. Цистидиолы ни по размерам, ни по строению не отличаются от базидий. Их роль — придать упругость всему гимению, а также предохранить базидии от взаимного надавливания. В состав гимения входят также нитевидные парафизы и цистиды, которые отли-

чаются величиной, формой и утолщенной и инкрустированной оболочкой (из щавелевокислого кальция).

Базидии базидиальных грибов имеют различное строение. При образовании плодовых тел помимо приспособлений, направленных на увеличение количества базидий и, следовательно, спор, у базидиальных грибов формируются приспособления для защиты еще не сформировавшихся базидий. Особенно четко это приспособление выражено у шляпочных грибов, куда относятся съедобные и ядовитые грибы (пор. Agaricales). Существует двоякого характера защита. С одной стороны, у очень многих грибов формируется общее покрывало. В молодом состоянии общее покрывало полностью защищает плодовое тело со всех сторон в виде оболочки. По мере роста такого плодового тела ткань общего покрывала разрывается, остатки покрывала сохраняются на поверхности шляпки и у основания ножки плодового тела.

Общее покрывало присутствует у многих грибов, в частности у мухомора. Кроме общего покрывала у многих грибов образуется частное покрывало для защиты гименофора. Эта вторичная защита встречается у агариковых грибов, например, у шампиньонов и у целого ряда других. Частное покрывало в молодом состоянии полностью закрывает шляпку с нижней стороны. По мере роста шляпки частное покрывало разрывается, сохраняясь в виде кольца на ножке плодового тела.

Рассмотрим строение плодовых тел гастеромицетов. Они чаще всего имеют округлую яйцевидную и клубневидную форму и состоят из оболочки (перидия) и глебы (внутренняя часть плодового тела). Перидий у многих форм дифференцирован на несколько слоев. Каждый слой слагается из сплетения гиф.

Глеба в зрелом состоянии имеет камеры, внутренняя поверхность которых покрыта гимением. Ткань между камерами называется трамой. Часто трама при полном созревании плодового тела разрушается, и вместо нее остается только лишь капиллий, представляющий собой остатки гиф трамы. У гастеромицетов отмечают различие в расположении базидий в глебе. В случае изодиаметрических камер они расположены беспорядочно, а в случае щелевидных камер — в виде гимения.

У многих гастеромицетов существуют приспособления для облегчения выбрасывания зрелых базидиоспор. Так, например, у некоторых видов *Astraeus* (*Astraeus stellaris*) при созревании плодового тела экзоперидий (наружный слой перидия) звездчато разрывается от вершины к основанию. Лопастии перидия отгибаются книзу, а внутренний слой перидия (эндоперидий) получает на вершине отверстие, через которое высыпаются базидиоспоры. Лопастии экзоперидия обладают способностью к гигроскопическому движению, в зависимости от степени влажности воздуха они либо отгибаются вниз, либо загибаются кверху.

У *Geastrum* (*Geastrum marchicum*) экзоперидий разрывается звездообразно на 4 лопасти и, кроме того, расслаивается на 2 слоя, при этом внутренний слой выворачивается, и глеба поднимается кверху. Эндоперидий приобретает отверстие, через которое выбрасываются базидиоспоры.

Наиболее сложного строения достигают плодовые тела рода *Phallus*. Его плодовые тела закладываются на мицелиальных тяжах под землей. При созревании они становятся поверхностными и вначале имеют вид крупных яйцевидных тел, одетых плотной белой оболочкой (вольвой). Позднее вольва разрывается, из ее разрывов вытягивается рецептакул — стерильная часть плодового тела, которая выносит вверх плодущую часть с базидиями (глебу). Эта плодущая часть быстро ослизняется. Плодовые тела у *Phallus* обладают резким неприятным запахом, который привлекает насекомых, способствующих распространению базидиоспор.

У близкого к нему р. *Dictyophora* образуется, кроме того, еще дополнительно сетчатый воротничок (индузий), прикрепленный к верхней части рецептакула, находящийся под глебой и спускающийся вниз. Его яркая окраска привлекает насекомых, с помощью которых осуществляется распространение базидиоспор.

Глава IV

СПОРЫ ГРИБОВ

Споры грибов, как правило, являются наименее изменяющимися структурами гриба. Споры по форме, размерам и целому ряду других признаков оказываются для каждого вида относительно постоянными, поэтому при классификации грибных организмов постоянно обращается внимание на строение спор. Известно много различных видов спор. К их числу относятся зооспоры, спорангиоспоры, конидии, хламидоспоры, цисты, зигоспоры, ооспоры, аскоспоры, уредоспоры, эцидиоспоры, телейтоспоры, базидиоспоры и др. Не все споры служат для размножения. Некоторые из них являются покоящимися, с их помощью грибы переносят неблагоприятные условия, например зиму. К ним относятся цисты, зигоспоры, ооспоры, телейтоспоры и др. Однако споры некоторых видов головневых грибов служат как для распространения, так и для перезимовки (например, хламидоспоры пыльной головни овса — *Ustilago avenae*).

Грибы образуют огромное количество спор. Проводилось много подсчетов количества спор, образующихся разными видами грибов. Так, один экземпляр гигантского дождевика *Calvatia gigantea* содержит 7×10^{12} спор. Трутовый гриб *Ganoderma applanatum* может освобождать до 30×10^9 спор в день, причем такая продуктивность спор может сохраняться в течение всего периода спорообразования, длившегося до 6 месяцев. Колония плесневого гриба *Penicillium*, с диаметром в 2,5 см, может образовывать до 400×10^6 конидий. Но это, однако, не означает, что все образующиеся споры грибов воспроизводят потомство. При наличии огромного количества спор у грибов потери репродуктивных элементов также достигают огромных размеров, ибо только отдельным спорам одного экземпляра гриба удается выполнить свою функцию, т. е. прорасти и дать новое потомство.

Споры грибов по строению и внешнему облику можно разделить на две большие группы — подвижные и неподвижные споры. Подвижные споры — зооспоры — имеют вид голых комочков протоплазмы, лишенных оболочки, снабженных двигательным аппаратом, жгутиками. Зооспоры встречаются преимущественно у водных организмов, что вполне естественно, имея в виду приспособленность этих спор к передвижению в водной среде.

В силу этих обстоятельств и в силу того, что зооспоры встречаются у наименее организованных представителей грибов, они относительно мало разнообразны. Различия могут заключаться в форме зооспор, либо симметричных, обычно грушевидных, снабженных одним или двумя жгутиками, либо не симметричных — бобовидных. Как правило, жгутики грушевидных зооспор располагаются у заднего конца, передний закругленный конец у некоторых представителей может быть не закругленным, а амебообразным. У несимметричных (бобовидных) зооспор жгутики располагаются сбоку на вогнутой стороне. К этому и сводится все разнообразие подвижных спор — зооспор. Однако указанные в строении зооспор признаки являются более или менее постоянными и именно по наличию одного или двух жгутиков выделяют у низших грибов различные эволюционные ряды (одножгутиковый и двужгутиковый).

Неподвижные споры с самого начала их возникновения имеют оболочку и лишены двигательного аппарата. По форме, структуре и целому ряду других признаков неподвижные споры очень разнообразны. Любая неподвижная спора закладывается в самом начале как одноклеточное образование. Это простая клетка, в большинстве случаев либо правильно шаровидная, либо яйцевидная или эллипсоидальная. Очень часто такая форма споры сохраняется вплоть до ее вызревания. В процессе роста спора увеличивается в своих размерах, нередко сохраняя ту форму, которую она получила в самый момент возникновения. Однако во многих случаях в процессе роста форма споры может резко изменяться: будучи в самом начале эллипсоидальной или шаровидной, при полном вызревании спора может становиться цилиндрической или нитевидной, игловидной.

В ряде случаев споры приобретают сложную структуру. У некоторых несовершенных грибов мы наблюдаем споры — типичные трехлучевые или иногда четырех-пятилучевые. В других случаях споры грибов закручиваются в крутую спираль в несколько завитков. Такая спираль может быть с приподнятой вершиной и т. д.

Будучи вначале одноклеточным образованием, споры грибов в процессе созревания могут оказаться более сложными в своем строении. Так, вначале в спорах появляются поперечные перегородки, делящие споры на отдельные клетки. Таким образом,

кроме одноклеточных спор имеются двухклеточные и многоклеточные с наличием поперечных и продольных перегородок.

Для целого ряда спор характерно образование только поперечных перегородок. Однако в последующем у многих грибов как сумчатых, так и несовершенных появляются и продольные перегородки. В этих случаях получается структура, очень сходная с кирпичной кладкой, почему такие споры и носят название муральных спор.

Многоклеточные споры характерны только для сумчатых грибов и связанных с ними несовершенных грибов, а также наблюдаются у небольшой группы базидиомицетов. У всех остальных представителей грибов, — как правило, одноклеточные споры. Размеры спор различны — от 1—2 мкм в диаметре до 100 мкм и более. Однако огромное большинство спор имеет размеры в пределах от 5 до 50 мкм.

По химическому составу оболочка спор, по крайней мере у некоторых, но далеко не у всех низших грибов, представляет собой целлюлозу. Однако в последующем у более высокоорганизованных грибов к этой целлюлозе примешиваются и жироподобные вещества. У очень многих спор на поверхности оболочки имеется воск, что обуславливает несмачиваемость таких спор и т. д. В этом случае споровые оболочки довольно прочны по своему химическому составу и даже более или менее крепкие кислоты и щелочи с трудом воздействуют на споровую оболочку.

Как правило, споровые оболочки являются по меньшей мере двухслойными. Здесь мы различаем так называемый эндоспорий, т. е. внутреннюю оболочку, и экзоспорий — поверхностную оболочку. В большинстве случаев они неясно отграничены друг от друга, и экзоспорий при обычном наблюдении сливается с эндоспорием. Однако при проращивании спор грибов или при воздействии на оболочку слабым раствором кислоты или щелочи можно обнаружить расслоение их на эндоспорию и экзоспорию.

Эндоспорий — в большинстве случаев тонкий, чаще всего бесцветный, экзоспорий может быть различным. У ряда грибов, имеющих бесцветные и тонкие оболочки спор, экзоспорий почти такого же строения, как и эндоспорий. В окрашенных спорах эта окраска сосредоточена в наружных слоях оболочки, что вполне естественно, если иметь в виду защитную роль таких окрасок: темные пигменты поглощают короткие лучи света и, таким образом, предохраняют споры от проникновения этих лучей внутрь протоплазмы живой клетки. На поверхности экзоспория часто наблюдаются различного рода щетинки, покрывающие всю поверхность споры, либо расположенные в отдельных местах споры; на поверхности споры могут возникать шипы, бугорки, бородавочки и т. д. В ряде случаев мы наблюдаем очень

сложную скульптуру на поверхности спор. У некоторых представителей сумчатых грибов, и особенно часто у головневых грибов, имеется так называемая сетчатая скульптура поверхности оболочки, когда на оптическом разрезе такой споры видны ребра, довольно высоко выступающие за пределы споры, и углубленные ячейки, ограниченные по краям выступающими ребрами. Как форма, так и строение поверхности спор у разных представителей является чрезвычайно пестрой и разнообразной, однако для определенного вида грибов форма и строение спор являются постоянными.

В двухслойной оболочке спор иногда обнаруживаются утонченные места в виде ростковых пор. Ростковые поры особенно хорошо видны в уредоспорах и в телейтоспорах ржавчинных грибов, в спорах некоторых сумчатых грибов. Ростковые поры могут образоваться как за счет эндоспория, что особенно характерно для уредоспор ржавчинных грибов, так и за счет экзоспория. Количество ростковых пор в ряде случаев бывает совершенно определенным. Нередко близкие виды ржавчинных грибов отличаются друг от друга по уредоспорам, если учитывать количество ростковых пор и характер их распределения в оболочке. В телейтоспорах ржавчинных грибов в большинстве случаев ростковые споры располагаются за счет утонченных мест экзоспория. Утонченные места или поры иногда сверху прикрыты легко взбухающими веществами.

Внутреннее содержимое споры представлено протоплазменной массой. В молодом состоянии протоплазма заполняет всю полость споры, в более зрелом состоянии в протоплазменной массе мы обнаруживаем вакуоли — отдельные пустоты, заполненные клеточным соком. Внутри споры имеется запас питательных веществ. Из них наиболее часто в споре бывает гликоген, углевод, очень близкий по составу к крахмалу. Гликоген очень мелко распылен в протоплазменной массе. Кроме гликогена в спорах содержатся жиры, в одних случаях рассеянные мелкими каплями, в других — сосредоточенные в виде более или менее крупных капель. Расположение жира в спорах нередко более или менее постоянно: в эллипсоидальных спорах часто наблюдаются две капельки жира у полюсов споры.

Запас питательных веществ в разных спорах может быть очень разнообразным. Наиболее богаты запасными питательными веществами споры, претерпевшие покой. В хламидоспорах внутренняя полость заполнена жировыми включениями наиболее обильно. Капельки жира в спорах либо совершенно бесцветны, либо в ряде случаев ярко окрашены, как, например, в спорах ржавчинных грибов.

Количество ядер в спорах также может быть очень различным. В большинстве случаев споры закладываются одноядерными. В спорангиях зигомицентов, которые развиваются на ве-

гетативном мицелии, спорангиоспоры всегда закладываются вокруг нескольких ядер. В то же время в спорангиях, вырастающих из зигоспор, споры закладываются как одноядерные и затем при созревании бывают многоядерными.

В сумках споры закладываются, как правило, вокруг одного ядра. Однако известны сумчатые грибы, у которых споры с самого начала развития бывают двухъядерными (*Neurospora*). В таком случае спора формируется вокруг двух ядер и является диплоидной.

У базидиальных грибов базидиоспоры, как правило, одноядерные; повторно они становятся иногда многоядерными. Что касается большинства сумчатых и связанных с ними несовершенных грибов, то здесь количество ядер в клетках может быть самым неопределенным — от одного до очень многих (иногда в одной клетке содержится до нескольких десятков ядер).

По биологическому значению мы различаем два типа спор: так называемые пропативные, т. е. споры, предназначенные для массового размножения, и покоящиеся. К первой группе спор относятся зооспоры, спорангиоспоры, конидии, аскоспоры, базидиоспоры и др. Покоящимися спорами являются цисты, ооспоры, зигоспоры, телейтоспоры, хламидоспоры многих грибов и др. Эти две группы спор отличаются друг от друга рядом признаков. Прежде всего споры, предназначенные для размножения, характеризуются тем, что они всегда возникают в очень большом количестве. Кроме того, пропативные споры при прорастании могут вновь давать споры. Это часто наблюдается у представителей рода *Fusarium*, когда многоклеточная спора, вырастая в вегетативный росток, затем сейчас же дает начало такой же конидии. Такая же картина наблюдается и при прорастании аскоспор *Claviceps purpurea*.

Для такого спорообразования необходим запас питательных веществ внутри самой споры. Как правило, пропативные споры являются спорами гаплоидными. Они начинают гаплоидную генерацию и повторяются несколько раз в течение вегетационного периода.

Покоящиеся споры обладают, как правило, прямо противоположными свойствами: они образуются в малом количестве, в большинстве случаев возникают внутри субстрата и не имеют каких-либо приспособлений для распространения. Покоящиеся споры имеют назначение сохранения вида в неблагоприятный период (период перезимовки и т. п.). Для них характерна способность сохраняться в покое довольно длительный промежуток времени. Так, некоторые хламидоспоры головневых грибов могут храниться десятки лет в условиях лаборатории. Мало того, для подавляющего большинства таких спор покой является необходимым, обязательным, и без него они, как правило, не прорастают.

Хорошим примером являются телейтоспоры ржавчинных грибов. Собранные осенью вполне зрелые на вид телейтоспоры не удается прорастить, даже создав этим спорам благоприятные условия. Для телейтоспор ржавчинных грибов состояние покоя в естественной обстановке является обязательным. При этом на них воздействуют смены температур и влажности, которые в течение осени, зимы и весны мы наблюдаем в природе. При этих условиях телейтоспоры следующей весной оказываются способными прорасти.

Покоящиеся споры в силу этих особенностей заключают внутри себя, как правило, большой запас питательных веществ. Кроме того, покоящиеся споры являются диплоидными или иногда дикариотическими.

Одним из свойств пропативных спор является способность прорасти сейчас же после образования. Для этих спор состояние покоя не требуется, они способны прорасти непосредственно вслед за созреванием. В ряде случаев у многих сумчатых грибов и у ряда несовершенных грибов пропативные споры способны прорасти еще до полного созревания.

Пропативные споры, как правило, не способны к длительному хранению. В большинстве случаев их способность прорасти сохраняется в течение небольшого промежутка времени. Это связано с запасом питательных веществ, с наличием более или менее плотной оболочки и с рядом других свойств. Споры, имеющие тонкую, прозрачную оболочку и не имеющие достаточного запаса питательных веществ, обычно способны сохраняться в течение нескольких дней. Например, зооспоры при отсутствии влаги погибают уже через несколько часов, неподвижные споры сохраняются до 10—12 дней.

Для пропативных спор характерно, что их способность к прорастанию возрастает по мере созревания спор, достигает кульминационного пункта в период полной зрелости и затем постепенно падает. Зооспоры *Phytophthora infestans*, например, через 4—5 дней после их возникновения прорастают наиболее интенсивно, но уже через 8—10 дней способность их к прорастанию резко снижается.

Пропативные споры, как правило, прорастают путем образования ростков грибницы, т. е. вегетативно. Однако здесь имеются исключения. Так, споры *Plasmopara* или *Phytophthora* и других грибов прорастают с образованием зооспор.

В отличие от пропативных спор, прорастающих вегетативно, покоящиеся споры, как правило, прорастают с образованием органов спороношений, т. е. фруктификативно. Покоящиеся споры в виде зиготы у низших грибов прорастают с образованием зооспорангия (например, циста) или спорангия (например, зигоспора мукоровых грибов).

У ржавчинных грибов покоящиеся споры типа телейтоспор прорастают с образованием базидии. Многие хламидоспоры, покоящиеся споры несовершенных, сумчатых грибов прорастают с образованием конидиальных спороношений.

У большинства грибов распространение спор в природе распадается на 2 фазы: освобождение спор от непосредственного контакта с материнской тканью, их образовавшей, и распространение уже освободившихся спор.

У большинства грибов споры отбрасываются, т. е. освобождаются от спорообразующих элементов активно. Однако у некоторых грибов отделение спор происходит пассивно при помощи ветра, дождя, животных. И чаще всего эти факторы способствуют как освобождению спор, так и их распространению. Примером пассивного освобождения спор могут служить дождевики (*Bovista*, *Lycoperdon*). Пассивным, т. е. с помощью ветра, является распространение спор у так называемых сухоспоровых грибов (*Aspergillus*, *Penicillium*, *Cladosporium* и др.). У некоторых грибов сам по себе ветер не может отделить споры, но в присутствии воды они легко отделяются от конидиеносцев, и их распространение происходит при порывах ветра с дождем. К ним относятся, например, *Fusicladium dendriticum*, *Tubercularia vulgaris* и т. д. Но все же у грибов чаще мы встречаем различные приспособления и способы освобождения спор. На отдельных примерах из различных систематических групп рассмотрим, как это происходит.

Среди класса *Zygomycetes* очень интересно осуществляется активное выбрасывание спор у одного из представителей мукоровых грибов — *Pilobolus*. Виды его развиваются в большом количестве на навозе во влажных условиях, для этого свежий конский навоз нужно поместить на свет под стеклянный колпак. Спорангиеносец *Pilobolus* состоит из базальной расширенной части, переходящей в собственно спорангиеносец, и подспорангиального вздутия, расположенного непосредственно под спорангием, причем верхняя часть подспорангиального вздутия (колюмелла) вдаётся в спорангий. В протоплазменном слое спорангиального вздутия спорангиеносца находится вакуоль, заполненная клеточным соком, осмотическое давление которого достигает 5 атм. Оболочка спорангия этого гриба утолщена неравномерно — верхняя часть спорангия имеет более толстую оболочку, а его нижняя часть (непосредственно примыкающая к подспорангиальному вздутию) имеет очень тонкую оболочку. Благодаря большому давлению происходит разрыв оболочки спорангия, и наружу выбрасывается капля клеточного сока, которая выносит спорангий на высоту 0,5—2 см. Спорангий ударяется о новый субстрат, прикрепляется к нему наружной оболочкой. В этом случае мы встречаемся с «летательным снарядом», обеспечивающим активное отделение спорангиоспор от спорангиеносца.

У многих представителей класса Oomycetes (*Peronospora*, *Plasmopara*, *Bremia* и др.) конидии освобождаются вследствие гигроскопических движений основной ветви конидиеносцев. Дихотомически разветвленные конидиеносцы, в частности *Bremia* и *Peronospora*, во влажных условиях имеют вид цилиндрических нитей, которые при высыхании теряют тургор и приобретают вид плоской ленты. И чем больше они высыхают, тем сильнее закручиваются вокруг своей продольной оси. Эти конидиеносцы обладают высокой гигроскопичностью, и поэтому даже при незначительном изменении влажности окружающего воздуха их тургор изменяется. При этом конидиеносец приобретает вращательное движение, и в результате такого движения зрелые конидии разбрасываются во все стороны.

Освобождение спор у класса Ascomycetes может происходить в различных группах по-разному. У клейстотетов, характеризующихся замкнутыми плодовыми телами типа клейстотетиев, внутри этих плодовых тел развивается одна или несколько сумок. Так, у *Sphaerotheca mors-uae*, в клейстотетиях которого находится одна сумка, разрыв плодового тела и разбрасывание аскоспор происходят благодаря ферментативному процессу, ведущему к сильному разбуханию сумки, что в свою очередь приводит к разрыву оболочки клейстотетия в виде щели. Через образовавшуюся щель высовывается сумка, которая продолжает разбухать, что приводит к тому, что оболочка сумки лопается и споры разбрасываются на некоторое расстояние.

У других видов мучнисто-росяных грибов (*Podosphaera leucotricha*) выбрасывание аскоспор осуществляется в два этапа. Из образовавшегося аналогичным образом разрыва клейстотетия высовывается сумка, которая благодаря увеличивающемуся давлению внутри клейстотетия выбрасывается в воздух на расстояние в несколько сантиметров. Далее, попав во влажные условия, сумка продолжает разбухать, через некоторое время (1—2 мин) ее оболочка разрывается, и аскоспоры разбрасываются во всех направлениях.

У пиреномицетов — наиболее крупной группы сумчатых грибов — сумки находятся в перитециях, снабженных узким отверстием, через которое и осуществляется выход сумок и аскоспор. При этом у некоторых видов это отверстие находится на вершине вытянутого хоботка, имеющего в зависимости от вида гриба различную длину. Для успешного выбрасывания спор верхушка сумки должна высунуться из отверстия прежде, чем ее оболочка лопнет. Среди пиреномицетов различают несколько наиболее изученных типов выбрасывания спор.

Для изучения процесса выбрасывания спор особенно удобны пиреномицеты с одиночными перитециями. Большой интерес в этом плане представляют виды *Sordaria*, оболочка перитециев у которых полупрозрачна, что и позволяет легко наблюдать весь этот процесс.

Виды *Sordaria* относятся к числу копрофилов, развивающихся на навозе травоядных животных, а также на растительных остатках, и имеют перитеции грушевидной формы. Перед выходом аскоспор, одна из созревших сумок обычно удлиняется, верхушка ее достигает отверстия перитеция, и сумка высовывается из него. Затем она лопается, выбрасывая аскоспоры с некоторым количеством клеточного сока на расстояние до 20 см. После выбрасывания спор эластичная оболочка сумки втягивается в перитеций, поскольку сумка оставалась прикрепленной к основанию перитеция, и только после этого она вскоре ослизняется. Как только первая сумка выбросила находящиеся в ней аскоспоры, начинает удлиняться следующая сумка, и этот процесс повторяется и т. д.

Особенность выхода аскоспор у видов *Sporormia* заключается в том, что сумка имеет двойную оболочку и состоит из наружной (более толстой и жесткой) и внутренней (более тонкой и эластичной). Сумки обычно прикреплены ножками нижней частью к ткани основания перитеция. Незадолго до выбрасывания аскоспор наружная оболочка сумки разрывается в верхней части, и сумка, окруженная внутренней тонкой оболочкой, начинает быстро удлиняться в направлении к устью и вскоре высовывается через отверстие, выстреливая аскоспоры. После этого сумка занимает свое прежнее положение и разрушается.

У видов *Gnotonia* и других мы встречаем иной способ освобождения аскоспор. Перитеции у этой группы видов погружены в гниющую древесину, а над субстратом виден только выводной канал с отверстием на его вершине. Внутри перитеция развиваются многочисленные сумки, которые при созревании отделяются от ткани перитеция и лежат свободно в его полости (тип отделяющихся сумок). Ко времени созревания сумок внутри перитеция создается высокое давление, благодаря которому сумки продвигаются в канал по одной друг за другом. Сумка высовывается через отверстие, затем оболочка ее лопается, и споры разбрасываются. Сразу же опустевшая сумка выталкивается нижележащей сумкой, которая занимает ее место и т. д. Этот процесс осуществляется очень быстро, и от одного выбрасывания аскоспор до другого проходит всего несколько секунд.

У ряда пиреномицетов сумки не лопаются, а их оболочка ослизняется внутри перитеция, и освобожденные аскоспоры образуют массу, смешанную со слизью. Эта масса поглощает воду, набухает и выдавливается через отверстие перитеция, подобно зубной пасте из тюбика, часто образуя или нити, или облако из спор. Этот тип освобождения спор характерен для видов *Chaetomium* и назван типом ослизняющихся сумок.

У дискомицетов, как известно, созревание сумок в апотециях происходит не одновременно, а периодами, примерно по 20—40 штук в день, при этом все зрелые сумки отстреливают зре-

лые споры один раз в день. У разных представителей этой группы аскомицетов имеются и различные приспособления для выхода аскоспор из сумок. Например, у широко распространенного копрофильного гриба из числа дискомицетов р. *Ascobolus*, апотеций которого функционирует в течение нескольких дней, при освобождении аскоспор сумка на вершине открывается маленькой крышечкой, растянутая оболочка сумки сокращается в продольном и поперечном направлениях, и споры с некоторым количеством клеточного сока выбрасываются в воздух на несколько сантиметров.

Очень своеобразен выбрасывающий споры аппарат у видов *Coprinus* (класс Basidiomycetes). Его виды встречаются на гнилой древесине, находящейся в почве. Гименофор его пластинчатый, пластинки очень тонкие, многочисленные и расположены близко друг к другу. Созревание базидий обычно начинается от свободного края каждой пластинки, и постепенно этот процесс продвигается по направлению к ткани шляпки. Молодые, еще незрелые базидиоспоры вначале бесцветные. По мере созревания они становятся черно-коричневого или даже черного цвета. Зона возле края пластинки вскоре начинает подвергаться автолизу (саморастворению под влиянием ферментов), превращаясь в жидкость. Эта жидкость при обилии черных базидиоспор чернеет и стекает вниз по наклонному краю пластинки в виде чернильных капель на краю шляпки (отсюда название этих грибов — «чернильные» грибы).

Вторая фаза расселения спор грибов представляет собой непосредственное распространение уже освободившихся спор. Освобожденные тем или иным путем споры могут распространяться воздушными течениями, насекомыми, водой, семенами растений, животными и человеком.

Как известно, перенесение пыльцы покрытосеменных растений с цветка на цветок насекомыми — одно из самых любопытных и поразительных явлений в ботанике. Однако и среди грибов мы находим удивительные приспособления к распространению их спор с помощью насекомых. Так, у базидиальных грибов пор. Phallales строение плодовых тел таково, что они привлекают насекомых. Эта группа в основном тропических видов, но отдельные его представители встречаются и в наших широтах. Так, например, некоторые виды родов *Mutinus*, *Dicthyophora* и другие известны и у нас. Плодовые тела их вначале замкнутые, яйцевидные, затем наружная оболочка их разрывается, и из ее разрывов вырастает губчатая ткань в виде ножки (рецептакула), выносящей на вершине плодоносящую ткань — глебу, которая у одних ярко-оранжевого, у других зеленоватого цвета. Одновременно в результате ослизнения трамы образуется стекающая сахаристая жидкость, сопровождающаяся трупным запахом. Мухи и другие насекомые, привлеченные запахом и окраской, поедают слизь, в которой содержится мас-

са базидиоспор. Базидиоспоры переносятся на теле и лапках насекомых, а часто проходят через их пищеварительный тракт, не теряя при этом своей жизнеспособности.

С помощью насекомых переносятся конидии возбудителя спорыньи злаков — *Claviceps purpurea*. Насекомые, привлеченные медвяной росой, сладковатой жидкостью, выделяемой конидиями гриба, переносят споры на поверхности своего тела и заражают новые растения злаков. Очень многие грибы распространяются также семенами растения-хозяина. К их числу относятся многие фитопатогенные грибы — возбудители болезней растений (*Helminthosporium avenae*, *Tilletia tritici*, *Ustilago tritici*, *Ustilago nuda* и многие другие).

ПРИЛОЖЕНИЕ:
ОСНОВНЫЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ
ГРУППЫ ГРИБОВ

Отдел Mycota

Одножгутиковый эволюционный ряд — Uniflagellatae

Класс Hyphochytridiomycetes
Порядок Hyphochytriales

Класс Chytridiomycetes
Порядок Chytridiales
Порядок Blastocladales
Порядок Monoblepharidales

Двужгутиковый эволюционный ряд — Biflagellatae

Класс Oomycetes
Порядок Woroninales
Порядок Saprolegniales
Порядок Leptomitales
Порядок Lagenidiales
Порядок Peronosporales

Безжгутиковый эволюционный ряд — Aflagellatae

Класс Zygomycetes
Порядок Mucorales
Порядок Endogonales
Порядок Entomophthorales
Порядок Zoopagales

Класс Ascomycetes

Подкласс Hemiascomycetidae
Порядок Spermophthorales
Порядок Endomycetales
Порядок Saccharomycetales
Порядок Taphrinales

Подкласс Euascomycetidae

Группа порядков Cleistomycetes
Порядок Eurotiales
Порядок Onygenales
Порядок Microascales
Порядок Erysiphales

Группа порядков Pyrenomycetes
Порядок Chaetomiales
Порядок Sphaeriales
Порядок Xylariales
Порядок Diaporthales
Порядок Hypocreales
Порядок Clavicipitales
Порядок Laboulbeniales

Группа порядков Discomycetes
Порядок Phacidiales
Порядок Helotiales
Порядок Pezizales
Порядок Tuberales

Подкласс Loculoascomycetidae

Порядок Myriangiales
Порядок Dothideales
Порядок Pleosporales
Порядок Hemisphaeriales
Порядок Hysteriales

Класс Basidiomycetes

Подкласс Holobasidiomycetidae

Порядок Exobasidiales

Группа порядков Hymenomycetes

Порядок Aphyllophorales

Порядок Agaricales

Группа порядков Gasteromycetes

Порядок Sclerodermatales

Порядок Lycoperdales

Порядок Melanogastrales

Порядок Nidulariales

Порядок Hymenogastrales

Порядок Phallales

Подкласс Heterobasidiomycetidae

Порядок Auriculariales

Порядок Tremellales

Порядок Dacrymycetales

Порядок Tulasnellales

Подкласс Teliobasidiomycetidae

Порядок Ustilaginales

Порядок Uredinales

Класс Deuteromycetes

Порядок Hyphales

Порядок Coremiales

Порядок Acervulales

Порядок Pseudopycnidiales

Порядок Pycnidiales

Указатель латинских названий родов и видов

- Absidia* 61
Absidia coerulica 42
Achlya 37
Achlya colorata 38
Albugo 16, 93
Albugo blitii 59
Albugo candida 59
Albugo tragopogonis 59
Allomyces abruscula 89, 90
Allomyces macrogynus 89, 91
Allomyces javanicus 51, 52, 89
Alternaria 8, 19
Alternaria tenuis 35
Anthracoidea caricis 19
Aplanes 38
Arthrotrichum oligospora 17
Armillariella mellea 23
Ascobolus 72, 111
Ascobolus citrinus 72
Ascobolus magnificus 72
Aspergillus 8, 85, 109
Aspergillus niger
- Basidiobolus* 11, 61
Botrytis cinerea 9, 85
Bovista 109
Bremia 40, 41, 109
- Calvatia gigantea* 103
Chaetocladium 42
Chaetomium 111
Cladosporium 109
Claviceps 24
Claviceps purpurea 26, 27, 112
Colletotrichum 85
Coprinus 112
Cordyceps 26
Cunninghamella 43
Cunninghamella echinulata 42
- Dactylella bembicodes* 17
Dactylella lobata 17
Debaryomyces 67
Dictyophora 102, 112
Dictyuchus 37
Dictyuchus sterile 38
- Endogone* 61
Erysiphe 15, 16
Erysiphe communis 13
Erysiphe galeopsidis 13
Entomophthora sepulchralis 61
Eremascus 63, 65
- Gnomonia* 111
Ganoderma applanatum 103
Graphium ulmi 46
- Fomes* 22
Fusarium 8, 19, 20, 22, 85
Fusicladium dendriticum 87, 109
- Helminthosporium* 19
Helminthosporium avenae 112
Helminthosporium sativum 21
Humaria anceps 73
Humaria granulata 73
Humaria rutilans 73
- Lachnea stercorea* 72
Leptosphaeria maculans 73
Lycoperdon 28, 109
- Macrosporium* 8
Monilia 18
Monilia fructigena 8
Monoblepharella taylori 35
Monoblepharis 52
Monoblepharis macrandra 35

- Monoblepharis polymorpha* 35
Monoblepharis regignens 34, 35
Monoblepharis sphaerica 52
Mortierella 94
Mycosphaerella 73
Mucor hiemalis 42
Mutinus 112

- Nadsonia* 67
Neurospora cracca 11

- Oidium* 18
Olpidium 50
Olpidium brassicae 31, 32, 49, 52
Olpidium gregarium 33
Olpidium viciae 50
Ophiobolus graminis 73

- Penicillium* 8, 102, 109
Peronospora 15, 16, 40, 41, 109
Peronospora alsinearum 58
Peronospora alta 8
Peronospora arborencens 7, 58
Peronospora calotheca 58
Peronospora corydalis 58
Peronospora holosei 58
Peronospora myosotidis 58
Peronospora valerianellae 58
Phallus 102
Phoma herbarum 48
Phoma pirina 48
Physoderma 89
Phytophthora 39, 108
Phytophthora cinnamomi 20, 21
Phytophthora infestans 8, 38, 40, 41, 44, 108
Phytophthora nicotianae 21
Pilobolus 109
Piptocephalis 43
Plasmopara 16, 39, 40, 41, 108
Plasmopara viticola 57, 59
Polyphagus euglenae 54
Polyporus 25
Polystictus 28
Polystigma rubrum 72
Pyronema confluens 68
Pyronema omphalodes 68, 70
Pythiopsis 37,
Pythiopsis cymosa 38
Pythium 40
Pseudoperonospora 40
Puccinia 90
Puccinia graminis 80, 83, 89
Puccinia violae 16

- Rhizina undulata* 72

- Rhizophidium* 54, 55
Rhizophidium couchii 54, 55
Rhizopus nigricans 13
Rhizopus oryzae 42
Rodotorula 67

- Saccharomyces cerevisiae* 66
Saccharomycodes ludwigii 66, 67
Saprolegnia 34, 36, 37, 55, 56
Sarsenaea vasiformis 12
Schizosaccharomyces octosporus 66
Sclerotinia 22, 24
Sclerotinia sclerotiorum 13, 24, 25
Serpula 22
Serpula lacrymans 22, 23, 28
Sordaria 110
Spermophthora gossypii 62, 63, 64, 89
Sporormia 111
Stereum hirsutum 17
Stereum subtomentosum 17
Stromatinia fructigena 25, 26, 27
Syncephalastrum racemosum 42
Syncephalis 43
Synchytrium endobioticum 32, 50
Synchytrium mercurialis 33
Synchytrium myosotidis 33
Synchytrium stellariae 33
Synchytrium taraxaci 33

- Thamnidium* 42, 44
Thelebolus stercoreus 85
Tilletia caries 78, 79
Traustotheca 38
Triphragmium 8
Tubercularia vulgaris 109
Typhula 25
Typhula variabilis 25

- Ustilago* 19
Ustilago avenae 102
Ustilago domestica 81
Ustilago holostei 81
Ustilago marginalis 81
Ustilago nuda 81, 112
Ustilago parlatorei 19
Ustilago scorzonerae 81
Ustilago tritici 79, 91, 112
Urocystis anemone 19
Urocystis ficariae 19
Urocystis tritici 19

- Verticillium* 27, 47
Verticillium albo-atrum 85
Venturia inaequalis 72, 86, 87

- Zygorynchus* 61
Zythia fragariae 48

Указатель латинских названий надродовых таксонов

- Acervulales 114
 Agaricaceae 114
 Agaricales 24, 114
 Albuginaceae 41, 59; 93
 Aphylliphorales 114
 Ascomycetes 5, 7, 11, 12, 62, 86, 88, 95, 113
 Auriculariales 114
 Basidiomycetes 5, 7, 11, 74, 84, 86, 99, 112
 Blastocladales 113
 Chaetomiales 113
 Chytridiales 31, 88, 114
 Chytridiomycetes 5, 49, 51, 53, 62, 84, 88, 113
 Clavicipitales 113
 Cleistomycetes 113
 Coremiales 114
 Dacryomycetales 114
 Deuteromycetes 5, 7, 12, 85
 Diaporthales 113
 Discomycetes 113
 Dothideales 113
 Endogonales 113
 Endomycetales 63, 113
 Entomophthorales 61, 94, 113
 Erysiphales 8, 10, 13, 113
 Euascomycetidae 84, 113
 Eurotiales 113
 Exobasidiales 94, 114
 Gasteromycetes 114
 Helotiales 113
 Helvellaceae 73
 Hemiascomycetidae 62, 113
 Hemisphaeriales 113
 Heterobasidiomycetidae 114
 Holobasidiomycetidae 114
 Hymenogastrales 114
 Hymenomycetes 114
 Hyphales 114
 Hyphochytridiales 31, 113
 Hyphochytridiomycetes 5, 9, 113
 Hypocreales 113
 Hysteriales 113
 Lagenidiales 113
 Laboulbeniales 113
 Leptomyetales 113
 Loculoascomycetidae 113
 Lycoperdales 114
 Melanogastrales 114
 Microascales 113
 Monoblepharidales 34, 84
 Mucorales 7, 9, 41, 42, 60, 94, 113
 Mycota 113
 Myriangiales 113
 Niduraliales 114
 Oomycetes 5, 9, 55, 62, 109, 113
 Perisporiales 8, 13
 Peronosporales 7, 9, 41, 57, 59, 84, 113
 Pezizales 113
 Phacidiales 113
 Phallales 112
 Plasmodiophorales 31
 Pleosporales 113
 Pseudopycnidiales 114
 Pycnidiales 114
 Pyrenomycetes 113
 Pythiaceae 39
 Polyporaceae 12
 Saccharomycetaceae 66, 67, 113
 Saccharomycetales 113
 Saprolegniales 34, 38, 84
 Sclerodermatales 114
 Spermophthorales 113
 Sphaeriales 113
 Taphrinales 64, 65, 88, 94
 Teliobasidiomycetidae 114
 Tremellales 114
 Tuberales 113
 Tulasnelliales 114
 Uredinales 12, 80
 Ustilaginales 12, 78
 Woroninales 113
 Zoopagales 113
 Zygomycetes 5, 9, 59, 62, 84, 88
 Xylariales 113

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Жизнь растений. Грибы.* 2. М., 1976.
 Мейер К. И. Размножение растений. М., 1937.
 Воденичаров Д. Ботаника. Систематика на растенията. София, 1975.
 Alexopoulos C. J. Einführung in die Mycologie. Jena, 1966.
 Gäumann E. Die Pilze, Grundzuge ihrer Entwicklungsgeschichte und Morphologie. Zurich, 1964.
 Kreisel H. Grundzuge eines natürlichen System der Pilze. Jena, 1969.
 Webster J. Introduction to Fungi. Cambridge, 1970.
 Urantia Pflanzenreich. Niedere Pflanzen. Leipzig, Jena, Berlin, 1974.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Введение	4
Глава I. Строение вегетативного тела грибов	6
§ 1. Мицелий и его особенности	7
§ 2. Строение грибной клетки	9
§ 3. Видоизменения мицелия	12
§ 4. Ткани у грибов	27
Глава II. Размножение грибов	29
§ 1. Бесполое размножение	30
§ 2. Половое размножение	49
§ 3. Особенности жизненных циклов у грибов	86
Глава III. Строение плодовых тел	93
Глава IV. Споры грибов	103
Приложение: Основные таксономические группы грибов	114
Указатель латинских названий родов и видов	116
Указатель латинских названий надродовых таксонов	118
Рекомендуемая литература	119

ИБ № 1265

Нина Петровна Черепанова

**Морфология
и размножение
грибов**

Учебное пособие

Редактор *Т. И. Петровская*

Обложка художника *А. Н. Гришина*

Технический редактор *А. В. Борщева*

Корректоры *М. В. Унковская, Г. Н. Гуляева*

Сдано в набор 19.03.81. Подписано в печать 29.06.81. М-12935 Гарнитура литературная.
Печать высокая. Формат 60×90¹/₁₆. Уч.-изд. л. 7,54. Печ. л. 7,5. Бум. тип. № 1:
Тираж 3000 экз. Заказ № 154. Цена 25 коп.

Издательство ЛГУ им. А. А. Жданова, 199164, Ленинград, Университетская наб., 7/9.

Типография Изд-ва ЛГУ им. А. А. Жданова, 199164, Ленинград,
Университетская наб., 7/9.