

Министерство образования Российской Федерации
Томский государственный университет
Кафедра защиты растений

Чикин Ю.А.

Общая фитопатология

(часть 1)

Учебное пособие

Томск – 2001

Ю.А. Чикин Общая фитопатология (часть 1): учебное пособие. – Томский госуниверситет – Томск, 2001 – 170 с.

Утверждено методической комиссией МФСХ ТГУ

Данное учебное пособие предназначено для студентов специальности "Защита растений" 2-го курса МФСХ, изучающих курс "Общая фитопатология". Этот курс для студентов данной специальности является одним из основных, он служит базой для усвоения большинства разделов программы сельскохозяйственной фитопатологии и тематически связан с другими курсами. В пособии рассматриваются: история развития фитопатологии как науки, основные понятия фитопатологии, классификации болезней растений, неинфекционные и инфекционные болезни растений, основы биологии и систематики фитопатогенных грибов.

Основной раздел пособия посвящён биологии фитопатогенных грибов. В первой части пособия представлены сведения о фитопатогенных слизевиках, оомицетах и частично - о настоящих грибах (хитридиевых, зигомицетах и сумчатых). Материалы о базидиальных и несовершенных грибах, а также о других фитопатогенных организмах планируется разместить в следующих выпусках пособия. По сравнению с существующими учебниками по фитопатологии больше внимания уделено биологии некоторых, более важных с точки зрения автора, фитопатогенов. Менее детально написаны разделы, по которым имеется достаточное количество специальной литературы и разделы, имеющие меньшее практическое значение. Пособие может быть полезно также студентам других биологических специальностей в рамках курсов "Лесная фитопатология", "Низшие растения" и "Микробиология".

Предисловие

Данное учебное пособие задумано как дополнение лекций, читаемых автором в рамках курса "Общая фитопатология" для студентов специальности "Защита растений" в течение трёх лет. Написание современного учебника по фитопатологии – непростая задача, требующая не только значительного преподавательского опыта и широкой эрудиции, но и доступа к источникам свежей научной информации, таланта к популярному изложению современных достижений науки. Предлагаемое учебное пособие – только первый шаг в подготовке такого учебника.

В пособии рассматриваются: история развития фитопатологии как науки, основные понятия фитопатологии, классификации болезней растений, неинфекционные и инфекционные болезни растений, основы биологии и систематики фитопатогенных грибов.

При написании пособия автор исходил из того, что усвоение общих вопросов, связанных с болезнями растений и защитой растений, должно основываться на глубоком понимании биологии возбудителей болезней. Объем информации о фитопатогенах представлен пропорционально их практическому значению как возбудителей болезней растений: для наиболее вредоносных фитопатогенов детально описаны особенности морфологии, систематическое положение и этапы жизненного цикла, менее важные группы грибов описаны фрагментарно.

Информация о грибах излагается в систематическом порядке, согласно принятой большинством российских микологов системе Олайва (1975) в модификации Л.В. Гарибовой (1980). В первой части пособия представлены сведения о фитопатогенных слизевиках, оомицетах и частично – о настоящих грибах (хитридиевых, зигомицетах и сумчатых). Материалы о базидиальных и несовершенных грибах, а также о других фитопатогенных организмах планируется разместить в следующих выпусках пособия. По сравнению с имеющимися учебниками по фитопатологии больше внимания уделено биологии некоторых фитопатогенов, более важных с точки зрения автора. Пособие может быть полезно также студентам других биологических специальностей в рамках курсов "Лесная фитопатология", "Низшие растения" и "Микробиология".

Введение. Предмет фитопатологии

Фитопатология – это наука о болезнях растений (название происходит от греческих слов: *phyton* – растение, *pathos* – болезнь, *logos* – учение). Предметом фитопатологии является больное растение в связи с факторами, вызывающими болезнь и условиями, влияющими на ее развитие.

Фитопатологию можно рассматривать и как фундаментальную науку, и как прикладную дисциплину. Занимаясь выяснением причин снижения урожая, исследованием биологии больного растения и изучением биологических процессов взаимодействия растения с патогеном и внешней средой – фитопатология выступает как фундаментальная наука. А на этапе применения сведений о влиянии известных процессов на снижение урожая – фитопатология занимается технологическими, прикладными вопросами. Значение фитопатологии в том, что она обосновывает меры борьбы с болезнями растений. По своей сути фитопатология – это реакция общества на ущерб, причиняемый ему болезнями растений. А ущерб это немалый. Образно выражаясь, каждый третий земледелец работает впустую. Общие мировые потери от вредителей, болезней и сорняков составляют: для зерновых – 35%, для картофеля – 32,3% потенциально возможного урожая, что составляет в денежном выражении (очень приблизительно) около 75 млрд. \$ ежегодно. Только в США, например, сумма убытков, приносимых болезнями растений, составляла три миллиарда долларов ежегодно (по данным фитопатологической службы министерства земледелия США на 1953 г.).

При массовых заболеваниях растений – эпифитотиях – потери бывают огромные. Например, эпифитотия фитофтороза – “картофельной чумы” – в 1845–1847 гг. вызвала сильнейший голод в Ирландии, где население питалось почти одним картофелем. В результате около миллиона ирландцев умерло от голода, а два миллиона эмигрировало за океан, в Америку. В конце 19 века страны Латинской Америки выращивали 85 % мирового объёма бобов какао. Однако в 1964 г. его производство упало до 20 % из-за поражения этой культуры болезнями (гнилью плодов и ведьмиными мётлами). В 1970 г. в США эпифитотия южного гельминтоспориоза кукурузы привела к потере 20 млн. т зерна, а цена на него возросла на 20 %. В 1979 г. из-за поражения табака пероноспорозом в США потери урожая оценивались в 240 млн долларов.

Чтобы бороться с болезнями растений, приходится принимать дорогостоящие меры – профилактическое опрыскивание растений пестицидами. Большие средства тратятся на разработку химических средств защиты растений. Мировой ассортимент пестицидов (только по действующим веществам) насчитывает около 1000 наименований, а их использование обходится человечеству в 15,32 млрд. долларов в год (на 1990 г.). Расходы на защиту растений велики, но если бы их не было, то потери урожая увеличились бы, по меньшей мере, в 2 раза (без учета возможных эпифитотий). Во многих случаях знание биологии возбудителей болезни позволяет проводить профилактические мероприятия и сохранять урожай с меньшими затратами.

Раздел 1. Общие понятия фитопатологии

История науки о болезнях растений

Фитопатология возникла и существует как следствие необходимости искать способы спасения урожая. Эта задача – сохранение растений, дающих пищу – стояла перед людьми с самых древних времен. Занимаясь сельским хозяйством, человек не мог не обращать внимания на те неблагоприятные явления, которые препятствуют развитию разводимых растений. В соответствии с изменениями в отношении земледельцев к болезням растений историки науки выделяют несколько этапов развития фитопатологии. Первый, или старый, период в истории фитопатологии продолжался от древности до середины 19 века. Сообщения о болезнях растений и способах борьбы с ними доходят до нас с литературными памятниками Древней Греции и Рима. Известно, что древнегреческие земледельцы страдали от поражения злаков ржавчиной, а винограда – мучнистой росой. У древних греческих и римских философов (Аристотеля, Теофраста, Плиния, Диаскорида, Демокрита и других) находят указания на такие болезни растений, как ржавчина, головня, мучнистая роса, рак деревьев.

Теофраст (372-287 гг. до н.э.), ученик Аристотеля, был крупнейшим ботаником древности, автором книг “История растений” и “О причинах растений”, в которых были приведены описания ржавчины злаков, мучнисторосяных грибов и раковых опухолей деревьев.

Также с древнейших времен известны некоторые приемы предотвращения болезней растений. Например, Демокрит – автор атомистического учения о строении вещества – советовал от головни протравливать семена злаков в соке травы “исоп”(*issop*), а для борьбы с саранчой – опрыскивать растения отваром горького люпина. Долго не удавалось установить, что же имел в виду Демокрит под названием “исоп”. Оказалось, что это заячья капуста (*Sedum purpureum*) из семейства *Crassulaceae*, богатая дубильными веществами. Дубильные вещества действовали на возбудителей болезней, не давая им развиваться.

Несмотря на некоторые практические успехи в защите растений, древние греки и римляне не догадывались о паразитарной природе болезней растений. Они считали, что болезни – это изменения самого растения в результате перерождения растительных тканей под влиянием определенных условий. А причиной таких изменений был, по их убеждению, божий гнев. Поскольку древние земледельцы считали, что все земное во власти богов, то для защиты растений устраивали жертвоприношения.

Древние римляне считали, что распространением ржавчины растений ведаёт бог Рубигос, который насылаёт болезнь на поля “неугодных” ему людей. Чтобы умиловить “бога ржавчины”, римляне учредили праздник “рубигалии”, во время которого приносили жертвы богу Рубигосу. А ещё раньше – у древних греков – существовал храм “Эризобе”, где устраивались жертвоприношения для защиты растений от заболеваний. Возможно, в связи с этим ритуалом Теофраст назвал мучнисторосяные грибы “*Erisibi*”, которые позже – в латинской транскрипции – стали называться “*Erysiphe*”.

Но со временем взгляды на болезни растений менялись. Например, в проповедях Василия Великого (329-397 г. н.э.) есть утверждения, что при появлении “чёрных зерен” на злаках (т.е. головни) происходит не превращение одного растения в другое, а произрастание одного на другом. Это мнение уже близко к современным представлениям о паразитизме. Отдельные указания на то, что грибы являются причиной болезней растений, встречались в литературе с конца 15-го века. Однако почти до конца 18-го столетия грибы и сами болезни истолковывались неверно. Формированию научной фитопатологии предшествовало развитие микологии – науки о грибах.

В создании микологии большую роль сыграли средневековые ученые – Андреа Цезальпиниус (1519-1603), описавший 16 родов

грибов, и Карл Клузиус (1525-1609), который описал 47 родов и 104 вида грибов. Карла Клузиуса считают “отцом микологии”, потому что он издал первую книгу о грибах – *Fungi pannonici* (1601) и создал *Codex Clusianus* – собрание акварельных рисунков грибов, которое многими позже использовалось в качестве определителя. В 1644 году Франциск Стербек (1631-1693) опубликовал труд под названием “*Theatrum Fungorum*”, где были точные описания грибов. В 1729 г. известный итальянский ботаник Микели (Micheli), воспользовавшись имевшимся уже тогда микроскопом, установил, что грибы размножаются “мелкими зернами”. В 1784 г. ученый Гедиг переименовал эти т.н. “семена” в споры. В 18-м веке в области микологии работало много исследователей. Вот самые известные из них: голландский энциклопедист Герман Бургава (1668-1738) – профессор медицины, ботаники, и химии Лейденского университета; французский ботаник и путешественник Жозеф Питон Турнефор (*Tournefort*, 1656-1708) – член Парижской академии наук; и, конечно, шведский естествоиспытатель Карл Линней (1707-1778).

Поворотным пунктом в развитии микологии стали труды Персона и Фриза, которые систематизировали накопленные к тому времени разрозненные сведения о грибах. Христиан Генрих Персон (*Persoon*, 1755-1863) – написал книгу “*Synopsis methodica fungorum*”, которая вышла из печати 31 декабря 1801 года. Элиас Магнус Фриз (*Fries*, 1794-1878) – шведский миколог, выпустил свою книгу “*Systema mycologicum*” 1 января 1821 года. И сейчас для многих видов грибов, известных с более давних времён, но впервые подробно описанных в этих книгах, – сохраняются данные Персоном и Фризом названия.

В 18-м и начале 19-го века микологические исследования были, в основном, флористическими. Шло накопление сведений о грибах, так сказать, их “каталогизация”.

В начале 19-го века, как это ни странно, возникла “теория экзантем” (*Exanthemum*), или сыпей. Автор этой теории – Унгер – утверждал, что все новообразования растений и паразитирующие на них грибы – это выделения (экссудат) растений, а грибы – это не самостоятельные организмы, а видоизменения субстрата, на котором они выросли.

Только с 50-60-х годов 19-го века природа паразитных грибов была установлена. Выяснилось, что паразитные грибы являются не следствием, а причиной болезней растений. Утверждению такого взгляда на грибы способствовали французские ботаники, братья

Тюлян; а также немецкий миколог Антонио де Бари и русский ученый Михаил Воронин. Луи Рене Тюлян, профессор Парижской академии наук, изучал жизненные циклы (иначе говоря – циклы развития) головневых, ржавчинных, мучнисторосяных и других грибов. Он установил явление плеоморфизма – образования одним и тем же грибом разных типов спороношений. До открытия плеоморфизма каждую форму спороношения рассматривали в качестве самостоятельного вида гриба, а когда формы спороношения грибов резко отличались – их относили к разным родам. В историю вошли оба брата, поскольку Шарль Тюлян помогал брату делать рисунки, без которых понять смысл работы было бы трудно. Все рисунки в совместных работах выполнил Шарль. Генрих Антуан де Бари (1831-1888) опубликовал в 1853 г. работу “Об исследовании головневых грибов”, посвященную установлению цикла развития грибов от споры до споры, в которой доказал происхождение спор головневых и других фитопатогенных грибов из мицелия, а не из тканей растения. В 1861 году де Бари опубликовал работу о картофельной болезни – фитофторозе – которая в 1845 и 1847 гг. поразила почти все поля картофеля в Западной Европе. Де Бари выявил возбудителя болезни – гриб *Phytophthora infestans* – и изучил его биологию, применив при этом искусственное заражение живого растения спорами гриба. Пользуясь тем же методом (экспериментальным заражением), де Бари показал, что у ржавчинных грибов существует сложный жизненный цикл, в котором одни стадии развития гриба-возбудителя ржавчины проходят на злаковом растении, а другие – на барбарисе. Де Бари также ввел в науку понятия “грибы-паразиты” и “грибы-сапротрофы”. Антуана де Бари считают основоположником современной фитопатологии.

А русского ученого Михаила Степановича Воронина (1838-1903) считают основоположником российской микологии и фитопатологии. Михаил Воронин учился в Петербургском университете. Окончив в 1858 г. университет, он получил степень кандидата наук и отправился за границу. Около 2 лет он работал в ряде западноевропейских микологических и альгологических лабораторий, занимаясь исследованиями в трёх разных направлениях – изучением анатомии высших цветковых растений, наблюдениями за водорослями и микологическими исследованиями. Воронин работал под руководством самых известных ботаников того времени. Среди его учителей был и де Бари, с которым он сотрудничал затем долгие годы. Мировым научным сообществом исследования Воронина признаны

классикой фитопатологии. В частности, американской фитопатологическое общество включило исследования Воронина по киле крестоцветных в список классических фитопатологических работ. Ученник Воронина, С.Г. Навашин, занимавшийся под его руководством изучением склеротиниоза березы, позже открыл двойное оплодотворение у цветковых растений.

Развитие фитопатологии в XX-м веке

В 20-м веке фитопатология стала развиваться как комплексная наука. Наиболее стремительно развивалась эпифитотииология – учение о закономерностях возникновения, течения и затухания болезней в популяциях растений. Первоначально как в России, так и в других странах преобладало лишь одно направление – изучение возбудителей болезней. Единственной научной основой для разработки защитных мероприятий от болезней была паразитарная теория. Практика защиты растений сводилась к подавлению возбудителя болезни химическим путём. В изучении возбудителей болезней сложились два научных направления – онтогенетическое (т.е. прослеживание в эксперименте полного цикла развития паразита от споры до споры) и морфолого-систематическое. В первом направлении активно работал М.С. Воронин и его последователи, а во втором – Артур Артурович Ячевский (1863-1932). Ячевский очень много сделал для развития фитопатологии в России. Он получил европейское образование и в молодости работал в Швейцарии, занимаясь изучением микрофлоры Италии, Швейцарии, Южной Франции и Алжира. Его первая работа (1893), изданная на французском языке, была посвящена описанию нового вида сумчатого гриба (*Laestadia ilicis* Jacz.). С 1894 по 1896 гг. Ячевский выпустил несколько монографий по разным группам сумчатых грибов. Одна из этих работ – по пиреномицетам (*Pyrenomyces*) Швейцарии – была удостоена премии Швейцарского общества естествоиспытателей. В 1894 г. Ячевский вернулся в Россию и углубился в изучение микрофлоры России. В общем, к моменту возвращения на родину Ячевский уже завоевал своими трудами мировое признание. Свои работы в России он начал с изучения микрофлоры Смоленской губернии. Списки грибов Смоленской губернии были изданы в 1896 г. на французском языке (как это было принято в дворянских кругах), эта работа была высоко оценена в Европе (удостоена премии). Однако Артур Артурович не остановился на сугубо микологических исследованиях, а

заялся организацией службы защиты растений. Ещё в 1896 г. Ячевский ходатайствовал перед Министерством земледелия об организации лаборатории по исследованию болезней растений. Не дожидаясь официального разрешения, Ячевский организовал при Ботаническом саду фитопатологическую лабораторию и нашёл на местах добровольцев, которые собирали и доставляли ему материалы по болезням растений. Официальное разрешение на открытие фитопатологической станции было дано лишь в 1901 г. С 1902 г. по инициативе Ячевского начал издаваться “Листок для борьбы с болезнями и повреждениями растений”, с 1903 г. – “Ежегодник сведений о болезнях растений”, а с 1915 по 1931 г. Ячевский издавал “Материалы по микологии и фитопатологии”. В 1907 г. Ячевский организовал “Бюро по микологии и фитопатологии сельскохозяйственного Учёного Комитета”. При этом “Бюро...” были созданы крупный гербарий грибов и специализированная библиотека. В дальнейшем бюро было преобразовано в отдел микологии и фитопатологии Всесоюзного института защиты растений. Кроме издания ежегодника и “Материалов...” Ячевский опубликовал более 500 работ по микологии и фитопатологии, в том числе монографии и определители, популярные статьи и плакаты. У Ячевского было множество учеников, в их числе наиболее известны Николай Николаевич Наумов (1888-1959) и Аполлинарий Семёнович Бондарцев (1877-1969).

Исследования Ячевского и его последователей имели в большей степени морфолого-систематический характер. Несколько другой взгляд на болезни растений внёс в фитопатологию Исаак Григорьевич Бейлин (1883-1965). В его представлении болезнь растения – это результат взаимодействия многих составляющих, в числе которых не только возбудитель болезни и растение-хозяин, но и комплекс факторов окружающей среды. В 1918 г. Бейлин выдвинул идею, что в развитии эпифитотий существуют общие закономерности. Чтобы эти закономерности выявить, Бейлин разработал и ввёл в практику (в 1919 г.) количественный метод учёта болезней сельскохозяйственных культур. Этот метод позволил планомерно исследовать влияние различных факторов на эпифитотический процесс и выявить общие закономерности массовых заболеваний растений. В частности, было доказано, что центральное звено эпифитотического процесса – очаг заболевания.

Другое важное направление фитопатологической науки – фитоиммунология – было возглавлено в России Николаем Ивановичем Вавиловым (1887-1943). Он издал в 1919 г. монографию “Иммунитет

тет растений к инфекционным заболеваниям". Вавилов показал связь иммунитета растений с их генетическими особенностями. Основной задачей в селекции растений на устойчивость растений к болезням Вавилов считал поиск и выявление видовых различий между растениями по признаку иммунитета. Он предложил искать устойчивые к болезням формы и виды растений в местах происхождения культурных растений. Идею Вавилова развил Пётр Михайлович Жуковский, который создал теорию сопряжённой эволюции хозяина и паразита на их совместной родине.

В рамках фитопатологии обособились направления, которые сейчас представляют собой крупные научные течения, например:

- Симптоматика – учение о внешних признаках болезней растений;
- Диагностика – учение о методах распознавания болезней растений;
- Этиология – учение о причинах болезней растений;
- Патоанатомия растений – дисциплина, рассматривающая патологические изменения внутреннего строения растений, происходящие в ходе различных болезней;
- Патофизиология растений – учение о вызываемых болезнями нарушениях физиологических процессов у растений;
- Фитоиммунология – учение об устойчивости растений к болезням;
- Фитопатогенез – учение о развитии болезней растений;
- Эпифитотииология – учение о закономерностях возникновения, течения и затухания болезней в популяциях растений;
- Прогноз болезней растений – предсказание сроков отдельных заражений, вспышек болезней, общей интенсивности их распространения и развития, а также размеров причиняемых болезнями потерь;
- Защита растений от болезней – прикладная дисциплина, включающая фитопрофилактику (систему мер, предотвращающих заражение растений) и фитотерапию (систему мер, направленных на излечение растений от болезней);
- Карантин растений – учение о системе мероприятий, направленных на защиту растительных ресурсов страны от привнесения с территорий других государств опасных (карантинных) возбудителей болезней растений.

В учебных заведениях стали традиционными такие курсы, как общая фитопатология, частная (сельскохозяйственная) и лесная фитопатология, физиология больного растения.

Из фитопатологии вычленились такие, теперь уже самостоятельные, науки как бактериология и вирусология. В истории их развития существенную роль сыграло изучение болезней растений. Первые сведения о бактериальных болезнях растений были опубликованы в 1866 г. М.С. Ворониным, который, исследуя клубеньки на корнях чёрной ольхи (*Alnus glutinosa*) и люпина (*Lupinus mutabilis*), обнаружил в них бактерии и высказал мнение, что бактерии (как и грибы) могут заражать растения и вызывать у них болезни. В то время бытовало мнение, что бактерии не могут паразитировать на живых растениях. Мощный толчок изучению бактериозов растений дал американский фитопатолог Томас Джон Баррил (Burgill, 1839-1916), который в 1882 году доказал, что так называемый ожог груши (pear-blight) вызывается бактериями. Главную роль в развитии учения о бактериозах растений сыграл ученик Баррилла, тоже американец, – Эрвин Смит (Erwin Smith, 1854-1927). Он разработал методики бактериологических исследований в фитопатологии и в 1891 г. издал критический обзор известных к тому времени бактериальных болезней растений.

Открытие новой группы патогенов растений – вирусов – произошло в конце 19 века. В 1886 г. голландский ученый Майер установил инфекционный характер заболевания растений табака, у которых на живых зеленых листьях появлялся своеобразный мозаичный рисунок, состоявший из беспорядочно чередующихся более светлых и темных участков. Фильтруя через двойной слой фильтровальной бумаги сок из таких больных листьев табака, Майер обнаружил, что сок теряет инфекционные свойства, в то время как не фильтрованный сок при нанесении его на механически поврежденную поверхность листовой пластинки здоровых растений табака вызывал мозаику. Майер предположил, что возбудителем мозаики табака является бактерия, хотя ему и не удалось выделить возбудителя в чистую культуру. Русский ученый Дмитрий Иосифович Ивановский (1864-1920) в 1892 году, изучая мозаику табака в Крыму, экспериментально доказал, что болезнь табака вызывает возбудитель, содержащийся в соке больного растения и способный проходить через тонкопористые фильтры, задерживающие самые маленькие бактерии. За такую способность гипотетический организм был назван Ивановским “фильтрующий вирус”. Опубликованные

Ивановским работы – это статья “О двух болезнях табака”, вышедшая в 1892 г., и работа 1902 года “Мозаичная болезнь табака” – положили начало науке вирусологии. В 1898 г. опыты Ивановского повторил голландский микробиолог М. Бейеринк (Beijerinck), он опубликовал статью, в которой назвал возбудителя мозаики табака “жидким, живым, заразным началом”, отказавшись видеть в нем обычного микроба. Поэтому некоторые считают основателем вирусологии Бейеринка. Так, например, в 1999 г. Американское вирусологическое общество торжественно отмечало 100 лет открытия Бейеринком вирусов. В 1935 г. вирусные частицы были очищены и получены в кристаллическом виде американским биохимиком У. Стенли (Stanley). Стенли считал, что имя Д.И. Ивановского в науке о вирусах следует рассматривать в том же свете, что и имена Пастера и Коха в бактериологии.

Болезнь растения и патологический процесс

Существует множество определений понятия “болезнь растения”, но исчерпывающего определения нет. Академик Тимофей Данилович Страхов (1890-1960) писал, что трудности определения понятия “больное растение” вытекают из существа определяемого явления, поскольку понятия “больной” и “здоровый” – относительны, их содержание исчерпывается объёмом человеческих знаний в тот или иной период развития науки. Наиболее известны следующие формулировки этого понятия:

- Болезнь растения – это то, что уничтожает урожай (Франк, 1812 г.).
- Болезнь растения – это отклонение от нормального физиологического состояния (Декандоль, 1832).
- Болезнь растения – это расстройство нормальных жизненных процессов, затрагивающее отдельные органы или всё растение и иногда приводящее растение к преждевременной гибели (F.T. Brooks, 1953).
- Заболевание растений является одним из возможных следствий нарушения сложившихся в филогенезе отношений между растительным организмом и средой (Наумов, 1926).

Наиболее современное общепринятое определение болезни растений приведено в ГОСТ 24507-81: “Болезнь – это нарушение

нормального обмена веществ клеток, органов и целого растения под влиянием фитопатогена или неблагоприятных условий”

Как можно заметить, все приведённые выше определения понятия “болезнь растения” имеют ряд недостатков. Например, определения Декандоля и Брукса не уточняют – что такое “нормальное состояние” и не отражают динамичности, изменчивости состояния растения. По мнению некоторых авторов (Беляев А.А., 1999) определение болезни растения должно отражать специфику явления и его отличительные качества, причину возникновения болезни, а также количественные и качественные критерии, по которым можно распознать больное растение, отличить его от нормально функционирующего. Такому подходу соответствует следующее определение (по Беляеву А.А.):

Болезнь растения – это нарушение функций и структуры организма растения (1), в результате взаимодействия с патогеном (2) (или патогенным фактором), которое ведёт к снижению биологической продуктивности (3) (по биомассе, количеству и жизнеспособности потомства) или гибели растения (4). В этом определении последовательно приведены: (1) – специфика процесса, (2) – причина процесса, его движущая сила, а также критерии – количественный (3) и качественный (4).

Ряд учёных считают особенно важным учесть изменчивость взаимосвязей в единой системе растение-паразит-среда, подчеркнуть такую характеристику болезни растения, как динамичность. Так, Т.Д. Страхов считал, что “болезнь – это состояние организма, возникающее и изменчиво развивающееся под влиянием неблагоприятно складывающихся для растения взаимосвязей с патогенными факторами и окружающей средой и обычно характеризующееся расстройством физиологии, структуры и продуктивности растения”. Для более правильного понимания сущности болезни растения Т.Д. Страховым было сформулировано понятие *патологического процесса*. *Патологический процесс* – это все изменения внутренних тканей и клеток растений под влиянием возбудителей болезней и условий окружающей среды, сопровождающиеся нарушением их физиологических функций. В основе патологического процесса лежит нарушение обмена веществ. Патологический процесс можно охарактеризовать глубиной и продолжительностью. С этой точки зрения болезнь растения можно определить как сложное динамическое состояние, характеризующееся патологическим процессом, сопровождающееся нарушением физиологических функций,

изменением структуры и снижением продуктивности растения. Болезненное состояние растения зависит: 1) от свойств самого растения; 2) от особенностей возбудителя болезни и 3) от условий окружающей среды. Каждая из этих трёх составляющих может повлиять как на течение болезни, так и на её исход – выздоровление или гибель растения.

Классификации болезней растений

Существует несколько классификаций болезней растений. Сначала будет приведена общая схема классификации, а ниже – примеры классификации наиболее распространенных болезней.

По причинам возникновения (этиологии) болезни можно разделить на: 1) неинфекционные и 2) инфекционные.

По внешнему виду больных растений выделяют такие типы поражений: 1) вилт (увядание); 2) пустулы и язвы; 3) некрозы; 4) налеты; 5) гниль; 6) деформация; 7) мумификация; 8) разрушение органов; 9) новообразования; 10) камедетечение; 11) появление на растении посторонних организмов.

По питающему растению болезни растений можно разделить, например, на болезни овощных, кормовых, зерновых, плодовых, ягодных культур и т.п. – это простейшая классификация, используемая в сельском хозяйстве.

По локализации болезни делят на: 1) местные (локальные) – это, например, пятнистости и налеты; и 2) системные (диффузные) – это, например, увядание.

По продолжительности выделяют болезни: 1) острые – развиваются в течение 1 вегетационного периода; 2) многолетние (хронические) – которые могут тянуться годами.

По возрасту питающего растения различают: 1) болезни молодого возраста (растение считают молодым, пока у него не сомкнулась крона); 2) болезни взрослых растений; 3) болезни старческого возраста (например, гнили древесины, млечный блеск на яблоне).

В работах Новосибирской школы фитопатологов (Чулкина В.А.) получила развитие эпифитотиологическая (экологическая) классификация, призванная существенно облегчить разработку мер профилактики эпифитотий. В этой классификации значительную роль играют понятия "источник возбудителя инфекции" и "фактор передачи возбудителя".

Источником возбудителя инфекции здесь считается больное растение, а *фактором передачи* – участок окружающей среды, куда возбудитель болезни попадает из источника инфекции и откуда он попадает в нового хозяина. По факторам передачи инфекции бывают: 1) почвенные (корневые) – болезни распространяются через почву, заражая корни растения; 2) семенные (матрично-дочерние) – такие инфекции передаются минуя окружающую среду, от материнского растения к дочернему; 3) воздушно-капельные (листо-стеблевые) – болезни распространяются через воздушную среду (ветром) с каплями дождя и заражают листья или стебли растения; 4) трансмиссивные – такие инфекции передаются от растения к растению другими организмами, переносчиками. Например, махровость черной смородины передается почковым клещом.

Традиционно в руководствах по фитопатологии приводится этиологическая классификация болезней растений. Вот как классифицируют причины болезней растений Э. Стэкмен и Дж. Харрар (1959) в своей книге “Основы патологии растений”:

А. Факторы неживой природы

1. Почвенные условия:

а) влажность почвы – недостаток, избыток, неустойчивое снабжение; б) структура почвы – помехи проникновению корней, вододерживающая способность, аэрация; в) снабжение кислородом; г) химический состав – недостаток, избыток, нарушение правильного баланса макро- и микроэлементов, вредные соли, реакция почвы.

2. Метеорологические условия: а) свет – недостаток, длина дня; б) температура – отклонение в любую сторону от оптимальной, крайне низкие или крайне высокие температуры, колебания температур; в) относительная влажность – недостаток, периодический избыток; г) ветер – механические повреждения, высушивание; д) проливные дожди, снег, изморозь – механические повреждения, особенно в сочетании с ветром; е) град – механические повреждения; ж) молнии.

3. Вредные производственные воздействия – механические повреждения; вред химического характера от фунгицидов, инсектицидов и гербицидов.

4. Отходы промышленного производства – газообразные отходы металлургических предприятий и другие дымы, копоть; газы; пыль от цементных заводов.

5. Продукты обмена веществ у растений – особенно при хранении и перевозках.

Б. Факторы живой природы

1. Животный мир: а) насекомые; б) нематоды; в) клещи; г) высшие животные (случайные косвенные причины – вытаптывание, подгрызание).

2. Растительный мир: а) слизевики; б) бактерии; в) грибы; г) водоросли; д) семенные растения.

В. Вирусы.

Неинфекционные болезни растений

Неинфекционные болезни растений – это заболевания, которые вызываются абиотическими факторами, характеризуются патологическим процессом и не передаются от больного растения к здоровому. Рассмотрим некоторые из них подробнее.

Болезни, вызываемые нарушением водного режима почвы. Как известно, растения различаются по своему отношению к влаге и делятся на 3 группы: гигрофиты (например, рис), мезофиты и ксерофиты (например, дикорастущие злаки, сорго). Большинство сельскохозяйственных растений относятся к мезофитам, для них благоприятна средняя влажность почвы. Однако насыщенность почвы влагой не является самым важным фактором. Для обеспечения растения влагой важно то, какое количество влаги могут взять корни из почвы. А это зависит от вида растения и характера почвы. Вот несколько примеров болезней, вызванных *недостатком* влаги:

- 1) Карликовый рост травянистых растений;
- 2) Излишнее образование механических тканей в корнях моркови, свеклы;
- 3) Суховершинность у древесных пород (дуб, сосна, пихта);
- 4) Запал (захват) хлебов – нарушение созревания зерна в засушливых условиях. Запал хлебов происходит оттого, что при засухе происходит превышение отдачи воды наземными частями растений над её поступлением из почвы. Это ведёт к оттягиванию листьями воды от созревающего колоса, что нарушает его питание и рост. В колосьях образуются мелкие, преждевременно созревающие зёрна (или не образуются совсем). Чаще всего запал хлебов вызывается недостатком почвенной влаги ко времени начала налива зерна.
- 5) Череззерница и пустоколосица (или белоколосица) у зерновых культур – это заболевания, при которых в колосе образуется меньше зерновок, чем обычно, или они совсем не образуются. Нормальный по внешнему виду колос белеет и быстро засыхает. Одна из причин

таких поражений – нарушение процесса оплодотворения, происходящее при сочетании в период цветения воздушной засухи с высокой температурой воздуха.

б) Бель початков кукурузы (кукурузная бель). Внешне болезнь проявляется в виде трещин на зернах с выступающим на них эндоспермом мучнисто-белого цвета. Зерна с трещинами располагаются по початку беспорядочно. Пораженные зерна теряют всхожесть, на треснувших зёрнах при повышенной влажности развиваются плесневые грибы. Причина болезни – неравномерное снабжение растений влагой.

Примеры болезней, вызванных *избытком* влаги:

1) Ослабление роста, пожелтение листьев, искривление ствола – встречаются у древесных пород на заболоченных участках леса.

2) Растрескивание плодов (у томатов, вишни, сливы, яблони).

3) Растрескивание корнеплодов моркови и свёклы, клубней картофеля – часто происходит из-за избыточного увлажнения после продолжительного недостатка влаги.

4) Вымокание озимых хлебов. Причина вымокания – застой воды (на глинистых почвах), который приводит к недостатку кислорода в почве и повышенному расходу растением сахаров для выживания в анаэробных условиях. В результате запасы углеводов быстро тратятся. Попадая под воду, озимь через 7 дней желтеет от распада хлорофилла, а через 15 – обесцвечивается и погибает.

5) Истекание зерна, т.е. формирование щуплых неполновесных зерновок в условиях повышенной влажности воздуха – происходит, когда зерно покрыто пленкой воды. Если зерно впитывает воду, то активизируются гидролитические ферменты – и в результате вместо синтеза и накопления запасных продуктов идет их гидролиз (крахмал превращается в сахар), повышается осмотическое давление клеточного сока, зерновки лопаются, на их поверхности выделяется сладкая жидкость, благоприятная для развития патогенных микробов. Чаще всего на поражённых зерновках развиваются плесневые грибы, поэтому заболевание называют ещё “энзимо-микозное истекание”, сокращённо – ЭМИ.

Болезни, вызываемые низкими температурами. Суть патологического процесса состоит в том, что при низких температурах вода выходит из растительных клеток в межклетные пространства ткани, где она замерзает с образованием кристаллического льда. При этом клетка обезвоживается, теряется тургор. А растущие кристаллы льда производят механическое сжатие и ранение клеток. В результате

действия двух факторов – обезвоживания и сжатия – происходит необратимое свертывание коллоидных веществ клеточной плазмы. На процесс замерзания растений решающее влияние оказывают количество свободной воды и сахаров, содержащееся в клетках: чем больше в органе растения воды – тем больше он подвержен замерзанию. Более стойки к замерзанию части растения, которые находятся в покое состоянии или имеют более концентрированный клеточный сок, насыщенный растворимыми углеводами.

Примеры болезней, вызванных низкими температурами:

1) Вымерзание озимых культур – случается при внезапном переходе от осени к зиме, при малоснежных суровых зимах на возвышенных оголяющихся местах, на переувлажнённых с осени глинистых почвах, при образовании ледяной корки. Меры борьбы с вымерзанием – это снегозадержание, правильная агротехника, включающая своевременный посев, удобрение осенью фосфорно-калийными, а весной – азотными удобрениями, а также возделывание морозостойких сортов.

2) Выпревание – происходит при выпадении снега осенью на непромерзшую почву. В этих условиях озимые хлеба продолжают жизнедеятельность, исчерпывают запасы сахаров за счёт более интенсивного дыхания. Поскольку воды и света недостаточно, то растение голодает и в итоге – отмирает. Отмирание особенно интенсивно при густых, переросших с осени и слабо закалённых озимых, покрытых толстым слоем снега или ледяной коркой. Чаще выпревание происходит: 1) на пониженных местах поля, где скапливается вода; 2) на влажных глинистых почвах, которые неглубоко промерзают и 3) на загущенных посевах при избыточном удобрении азотом. Профилактика выпревания включает: 1) своевременный посев (не слишком рано); 2) ускорение таяния снега весной – путём рыхления или посыпанием снега золой; 3) возделывание сортов, устойчивых к выпреванию.

3) Выпирание – это обнажение узлов кущения и корней озимых посевов, ведущее к гибели растений. Причина выпирания – образование ледяной корки на почве. При этом растения вмерзают в нее, а слой льда, постепенно нарастая снизу, подпирает верхний слой с вмерзшими в него растениями. Лёд приподнимает почву вместе с растениями, а их корни, сидящие в глубоких неоттаявших слоях, нередко отрываются. Выпирание случается зимой или весной на переувлажнённых в верхних слоях бесструктурных почвах, на взрыхленных и неосевших почвах вследствие оседания и

попеременного замерзания и оттаивания. Предложены следующие меры борьбы с выпиранием: 1) посев сортов, у которых закладывается более глубокий узел кущения, и которые выдерживают более глубокую заделку зерна при посеве; 2) своевременный посев в осевшей почве; 3) предпосевное прикатывание; 4) внесение органических удобрений в пар и хорошая его обработка; 5) прикатывание озимых кольчатыми или рубчатыми катками; 6) снегозадержание.

4) Морозобоины (морозобойные трещины) – наблюдаются у деревьев в покоящемся состоянии. Морозобоина – это наружная, идущая вдоль ствола трещина, более широкая по краю (снаружи) и сужающаяся к середине. Морозобоины образуются зимой из-за неравномерного охлаждения наружной и внутренней частей ствола при резком понижении температуры. Наружные слои древесины охлаждаются больше, чем внутренние. Возникающее в связи с этим в стволе напряжение часто вызывает разрыв коры и древесины, а затем – появление продольной трещины.

5) Отлуп – это внутренняя трещина в стволе дерева, возникающая между годичными слоями древесины. Он образуется при внезапном и быстром повышении температуры после больших морозов, когда внутренние части ствола, не успевшие сравняться по температуре с наружными, отстают от них в расширении. Это приводит к разрыву по кругу между годичными слоями древесины или между древесиной и корой. Отлуп происходит, в основном, в нижней части ствола.

7) Морозные “ожоги” коры и раковые опухоли. Солнечно-морозный ожог образуется из-за сильного нагревания солнцем коры и наступающего вслед за этим резкого падения температуры. Вследствие нагрева клетки коры и камбия, расположенные на освещенной стороне ствола, рано пробуждаются и начинают жизнедеятельность, а ночью температура падает, и мороз убивает кору и камбий. Кора в пораженных местах темнеет, подсыхает и отпадает, обнажая древесину. Ожоги наносят большой вред плодовым деревьям, например, зимой – на Дальнем Востоке, а летом – в Средней Азии.

Раковые опухоли образуются в результате такого же повреждения коры и камбия на стволах, но вокруг пораженного места образуется наплыв, состоящий из сочной ткани, богатой водой и пластическими веществами. Если этот наплыв не успеет до зимы одревеснеть, то рана уже не заживает, остается открытой и окружается утолщенными краями, состоящими из ряда новых наплывов. Для предотвращения появления раковых опухолей рекомендуется во

время заморозков разводить костры в садах из торфа, листьев и т.п. Раковые опухоли также могут быть вызваны механическими повреждениями коры.

Болезни, вызываемые действием проникающих излучений. Проникающая радиация – это излучения, появляющиеся при радиоактивном распаде, которые проникают через толщи вещества и оказывают вредное влияние на живые организмы. В их числе: рентгеновские, космические, γ -лучи, α - и β -частицы. Действие проникающих излучений зависит от дозы. Для большинства растений летальная доза облучения около 2000-3000 рентген. При продолжительном облучении большими дозами в растениях развивается патологический процесс, называемый *лучевой болезнью*.

У пораженных лучевой болезнью растений проявляются следующие признаки: 1) задержка в росте или, реже, ускорение роста – следствие изменения синтеза ростовых веществ; 2) хлорозы – в результате повреждения хлоропластов; 3) исчезновение зоны меристемных клеток в корнях, рост корневых волосков осуществляется только растяжением; 4) разного рода деформации. Степень поражения растения при лучевой болезни зависит от типа излучения, его дозы, окружающих условий, а также от морфологических и физиологических особенностей растений. Доза облучения, получаемая растением, нередко зависит от способности растения накапливать в своих тканях радиоактивные вещества. Чем больше накапливается в растении радионуклидов – тем выше доза облучения. Поэтому наиболее чувствительны к радиоактивному загрязнению хвойные растения, поскольку в их вечнозелёных кронах задерживается много радионуклидов, выпадающих из атмосферы с осадками. Признаки лучевой болезни зависят от вида растения. Например, при действии высоких доз облучения у пшеницы подавляется рост, листья становятся тёмно-зелёными, корни покрываются массой корневых волосков. Затем кончики молодых листьев синеют, позже антоциановая окраска распространяется на большую часть листовой пластинки. Одновременно на листьях появляются капли сахаристой жидкости – сначала прозрачной, а затем беловатой. В месте появления капель ткань листа буреет и образуется некротичное пятно. У растений фасоли симптомы лучевой болезни другие: останавливается рост, быстро опадают листья – сначала верхушечные, затем все остальные. Природа лучевых болезней изучена недостаточно. Для их профилактики рекомендуют вносить оптимальные дозы минеральных и

органических удобрений, совместно с органикой вносят повышенные дозы извести.

Болезни, вызываемые нарушением питания. Для нормального существования растений необходимо, чтобы в почве присутствовал определённый набор минеральных и органических веществ, причём в оптимальных для растения количествах. Если поступление тех или иных питательных веществ нарушено – растение болеет. Для растений вреден и недостаток в почве отдельных элементов питания, и избыток их, и несбалансированность. Питательные вещества хорошо усваиваются корнями только в определённой форме, поэтому симптомы недостаточности могут проявиться на растении и при наличии необходимого элемента в почве, если он находится в форме, недоступной растению (например, в виде нерастворимых солей). Как же проявляются внешне нарушения минерального питания? Это зависит от той роли, которую играет в растении химический элемент.

Азот входит в состав белков, аминокислот, алкалоидов и хлорофилла. Некоторые соединения азота постоянно перемещаются из старых растительных тканей в молодые. Поэтому недостаток азота проявляется сначала на старых органах растения, а затем распространяется на всё растение. *Недостаток азота* в почве приводит к замедлению роста растений, преждевременному опаданию листьев, снижению урожая семян и плодов. Растения, испытывающие недостаток азота, становятся хлоротичными, приобретают желтоватый, красноватый или пурпурный оттенок. *Избыток азота*, напротив, может вызвать интенсивный рост, увеличить содержание воды в растениях, замедлить созревание. При избытке азота зерновые культуры склонны к полеганию, более чувствительны к жаре и засухе.

Фосфор входит в состав нуклеиновых кислот, нуклеопротеидов, фосфолипидов, ферментов. Функции фосфора и азота в растении взаимосвязаны, поэтому симптомы недостаточности этих двух элементов питания могут быть схожи. *Недостаток фосфора* ведет к замедлению роста корней, побегов и листьев, слабому цветению, преждевременному опаданию листьев и снижению урожая (как и недостаток азота). Листья становятся тусклыми, синевато- или серозелёными, мельчают, отходят от стебля под более острым углом. Симптомы недостаточности фосфора не всегда характерны, их нелегко распознать. Часто бывает, что соединения фосфора присутствуют в почве, но в растворимую форму, доступную для поглощения растениями, переходят медленно, поэтому растения страдают от

фосфорной недостаточности. Особенно ярко это проявляется на кислых и тяжелых глинистых почвах, а также почвах с высоким содержанием железа.

Калий имеет большое значение в процессах синтеза белка, в фотосинтезе, в ферментативных реакциях. *Калийное голодание* вызывает у растений пожелтение листьев, а затем – отмирание участков листовой пластинки. Края и верхушки листьев выглядят обожженными, листья могут стать крапчатыми. У многих растений недостаток калия может вызвать угнетение роста, слабое развитие побегов, укорочение междоузлий, верхушки стеблей иногда засыхают. У древесных пород недостаток калия вызывает отмирание побегов. От недостатка калия растения сильнее страдают на песчаных почвах. Последствия калийного голодания усиливаются при избыточном внесении в почву кальция и магния, при известковании кислых почв.

Кальций входит в состав клеточных стенок растения. При *недостатке кальция* в первую очередь страдают активно растущие ткани конусов нарастания. Сначала заболевание проявляется на верхушках побегов. Молодые листья часто деформируются, на них образуются пятна, затем листья буреют. Нарушается нормальный рост корней, отмирают их концы, и начинается усиленное ветвление. Недостаток кальция чаще бывает на кислых почвах, восполнить его можно путём известкования почвы.

Магний входит в состав хлорофилла, активизирует работу ряда ферментов, участвует в обмене фосфора. *Недостаток магния* у многих растений приводит к хлорозу листовой пластинки между жилками, при остром недостатке листья опадают. У разных видов растений симптомы магниевое голодания сильно варьируют, это затрудняет диагностику. Магниевое голодание часто наблюдается при использовании физиологически кислых минеральных удобрений, так как под их действием усиливается вымывание магния, особенно на лёгких песчаных почвах.

Определить степень снабжения растений элементами минерального питания можно, в некоторой степени, по ряду внешних признаков. Однако точное определение минерального голодания растений требует специальных биохимических исследований.

Инфекционные болезни растений

Инфекционные болезни растений – это болезни, которые протекают под воздействием болезнетворных микроорганизмов и для которых общим признаком является передача от зараженного организма к здоровому. Характерная особенность инфекционных болезней – обязательное наличие чужеродного болезнетворного организма, который развивается на поверхности или внутри растения, извлекает из его клеток питательные вещества и приводит растение к заболеванию. Такой организм называют паразитом.

Паразитизм – это форма межвидовых взаимоотношений двух организмов, принадлежащих к разным видам и носящая антагонистический характер, при которой один организм (*паразит*) использует другого (*хозяина*) в качестве среды обитания (среда 1-го порядка) и/или источника пищи, возлагая на него регуляцию своих отношений с внешней средой (среда 2-го порядка). Короче: паразитизм – это антагонистический симбиоз. Иногда трудно бывает отличить паразитизм от других форм межвидовых взаимодействий – комменсализма и аменсализма.

Таблица 1. Типы взаимоотношений организмов

Типы взаимоотношений	Взаимовлияние организмов	
	1-го на 2-й	2-го на 1-й
нейтрализм	0	0
аменсализм	-	0
комменсализм	+	0
конкуренция	-	-
паразитизм, хищничество	+	-
мутуализм	+	+

Примечание: (+) - положительное влияние, (-) - отрицательное влияние, (0) - отсутствие влияния.

Аменсализм – такое взаимодействие, при котором один организм осуществляет своё вредное воздействие (например, выделяет токсин) независимо от того, присутствует потенциально угнетаемый организм или нет. **Комменсализм** – это такая форма симбиоза, при которой один организм (*комменсал*) извлекает из образа жизни или

строения другого (хозяина) одностороннюю пользу, оставаясь для него безразличным.

Граница между паразитизмом и комменсализмом бывает весьма расплывчата. Главные отличия паразитизма – это:

- 1) *Хемотропизм* – привлечение паразита выделениями хозяина;
- 2) *Агрессивность* – способность патогена переходить на питание за счет хозяина;
- 3) *Патогенность* – способность паразита вызывать болезнь хозяина, приносить ему вред.

Патогенность – это общая характеристика паразитических свойств. Качественная мера патогенности – *вирулентность*, т.е. способность данного паразита заражать данного хозяина. Количественная мера патогенности – *агрессивность*.

Агрессивность характеризуется такими показателями, как:

- 1) *инфекционная нагрузка* – количество пропагул паразита, необходимое для заражения хозяина;
- 2) *скорость* установления паразитических отношений;
- 3) *быстрота* появления симптомов (инкубационный период);
- 4) *количество* растений, заражаемых паразитом за период времени, которое часто определяется обилием образования потомства у фитопатогена.

Количественные показатели агрессивности могут существенно различаться у разных фитопатогенов. Например, период установления паразитических отношений у грибов с растениями может быть 2-3 часа, как у возбудителя мильды винограда (*Plasmopara viticola*), а может длиться несколько недель, как у паразита ветвей яблони (*Cytospora capitata*). Паразитизм связан с особенностями питания микроорганизмов. Последние, в отличие от растений, не имеют хлорофилла и используют для своего питания готовые органические вещества. Значительная часть микроорганизмов – *сапротрофы*, т.е. организмы, использующие для питания органические вещества растительных и животных остатков. Среди сапротрофов встречаются формы, способные не только питаться мёртвыми тканями ослабленных растений, но и убивать ещё живые, но ослабленные близлежащие клетки, выделяя токсины. Такие организмы называют *факультативными паразитами* (или полусапротрофами). Некоторые микроорганизмы ведут паразитический образ жизни, но в определённых условиях могут развиваться и на мёртвом органическом субстрате. Их называют *полупаразитами* или *факультативными сапротрофами*. К ним, например, относится возбудитель парши яблони – грибок

Venturia inaequalis. Паразиты, которые могут питаться только за счёт живого хозяина, называются *облигатными* (или *биотрофами*), если умирает хозяин – то погибает и облигатный паразит. К биотрофным паразитам относятся, например, ржавчинные грибы. Приведённая выше классификация микроорганизмов была предложена ещё в 19 веке А. де Бари. С тех пор взгляды учёных на особенности питания микроорганизмов изменились. Например, известно деление микроорганизмов на *сапротрофов*, *некротрофов* и *биотрофов* (по Дьякову Ю.Т., 2001). Первые извлекают питательные вещества из мертвых тканей, вторые и третьи – паразиты. Однако, некротрофы прежде чем заселить участок растения, убивают его своими токсичными выделениями, питаются содержимым мертвых клеток, а биотрофы извлекают питательные вещества непосредственно из живых клеток. Различия между ними заключаются в соотношении скоростей гибели зараженной ткани (некроза) и развития паразита в растении. Если некроз опережает распространение паразита, следовательно, тип питания некротрофный, если же распространение паразита опережает некроз, – питание биотрофное. Существуют переходные формы между некротрофами и биотрофами - *гембиотрофы*, которые имеют смешанное питание. Сначала они питаются биотрофно, затем, после гибели зараженной ткани, продолжают развиваться в ней, питаясь некротрофно. Например, возбудитель парши яблони *Venturia inaequalis* сначала развивается биотрофно (образует внутритканевую мицелий между мезофиллом и эпидермисом, не повреждая клеток), затем, после гибели клеток, распространяется в них некротрофно, а после отмирания и опадения листьев – продолжает развиваться в них сапротрофно.

Паразитическая специализация

Фитопатогенные организмы характеризуются специализацией. Специализация патогенов – это приуроченность их к определённому питательному субстрату и способность заражать определённый круг растений. Для того чтобы фитопатоген мог паразитировать на растении, – т.е. получать от него необходимые питательные вещества – 1) эти вещества должны присутствовать в тканях растения в доступной для патогена форме; 2) должны отсутствовать токсичные для патогена соединения. Круг растений, поражаемых данным патогеном, определяется тем, насколько широк круг питательных веществ, которые он может преобразовать в доступную форму, и

способностью фитопатогена к нейтрализации имеющихся в тканях растения токсичных веществ.

Различают разные типы специализации:

1) *Филогенетическая* специализация – приуроченность паразита к некоторому набору хозяев определённой таксономической принадлежности, проще говоря - это специализация по таксонам растений-хозяев. По филогенетическому принципу паразитов подразделяют на *полифагов* (поражающих растения из многих семейств, порядков и даже классов, существенно различающихся по происхождению), *монофагов* (паразитирующих на растениях одной таксономической группы – одного рода, нескольких близких родов или одного семейства) и *олигофагов* (паразитирующих на растениях в пределах семейства или филогенетически близких семейств).

2) *Онтогенетическая* или стадийно-возрастная (возрастно-физиологическая) – приспособление фитопатогена к поражению растений в определённый период их развития. Например, гриб *Rhizoctonia solani* вызывает корневую гниль и гибель сеянцев у многих видов растений, в том числе и древесных пород, но не способен преодолевать одревесневшие клеточные стенки взрослых деревьев.

3) *Органотропная* специализация – приуроченность фитопатогенов к определённым органам растений. Например, развитие одних паразитов происходит на корнях, других – на стеблях, третьих – преимущественно на плодах.

4) *Гистотропная* или тканевая – приуроченность к определённым тканям. Например, некоторые виды *Fusarium* и *Verticillium* развиваются в сосудистой системе растений и вызывают увядание.

5) *Физиологическая* специализация – это способность патогена заражать определённые роды, виды или жизненные формы растений, различающиеся особенностями обмена веществ.

Нередко специализация бывает связана со способом питания. Так, биотрофы обычно встречаются среди моно- и олигофагов, некротрофы - среди олиго- и полифагов. Не всегда специализацию можно определить однозначно. Например, при изучении органотропной специализации необходимо различать такие понятия, как зона заражения (части растения, в которых находится паразит) и зона заболевания (на которой проявляются внешние симптомы болезни). Эти зоны могут совпадать и не совпадать.

Знание специализации того или иного паразита культурных растений часто необходимо для разработки эффективных мер борьбы с ним. Вопросы специализации фитопатогенов тесно связаны с их

генетикой. Для описания специализации часто недостаточно бывает знать вид фитопатогена, для этого введены термины “специализированная форма”, “физиологическая раса”, “биотип”. Биотипом называют популяцию генетически тождественных форм. Путём вегетативного размножения в чистой культуре отдельной, генетически однородной клетки можно получить так называемый *клон*, по своей сути это – биотип. Клоны микроорганизмов, у которых описаны некоторые морфологические и физиологические свойства, называют *штаммами*. *Физиологические расы* – это биотипы, которые различаются между собой только по способности вызывать заражение определённых сортов одного вида растения-хозяина.

Специализированные формы (сокращённо – *f.sp.*) – это морфологически схожие биотипы, которые различаются по способности заражать разные виды или роды растений-хозяев. При описании фитопатогенных бактерий получил распространение термин *патологический вариант* (патовар – *p.v.*), который обозначает различия биотипов по способности поражать определённые виды растения-хозяина. Большинство видов фитопатогенных микроорганизмов (грибов, бактерий) представляет собой сложный комплекс, состоящий из биотипов с различной патогенностью. Ученые пытаются сгруппировать наиболее близкородственные биотипы в расы, близкородственные расы – в специализированные формы, а специализированные формы в свою очередь – в разновидности и виды. Сложность выполнения этой задачи – чисто методическая. Исторически сложилось так, что сначала распознавали крупные группы, а потом, когда появлялись более точные методы – устанавливали более мелкие подразделения. В общем, способность одной и неспособность другой расы вызывать заражение одного и того же сорта объясняется различиями в качественном составе веществ, выделяемых расами в клетки растения.

Экологическая роль фитопатогенов

Как бы нам не хотелось избавиться от паразитов растений, они никогда окончательно не исчезнут. В естественных биоценозах присутствие фитопаразитов – обычное, необходимое явление. Экологическая роль фитопатогенов заключается в том, что они ограничивают разрастание доминантных видов растений, способствуют уменьшению конкуренции хозяев между собой, поддерживая таким образом видовое разнообразие в фитоценозах.

Более того, фитопатогены поддерживают генетическое разнообразие в фитоценозах, потому что как только в популяции хозяина начинает преобладать какой-то один клон растения-хозяина, то происходит резкое увеличение численности фитопатогенов, приспособленных к этому генотипу хозяина. Таким образом, фитопатогены способствуют формированию и смене фитоценозов.

В ходе длительного совместного существования растения-хозяина и паразита, их коэволюции, формируется устойчивый комплекс – *патосистема*. Все патосистемы, существующие в природных биоценозах – умеренны и устойчивы. Эта стабильность естественных патосистем формируется в ходе совместного развития (коэволюции) паразита и хозяина, по двум причинам:

1) Невозможно длительное существование сверхагрессивных популяций паразитов, поскольку они быстро лишают себя источников пищи. Следовательно, у паразитов исчезают гены “сверхагрессивности”.

2) Повышенно чувствительные к паразитам хозяева гибнут, не успевая дать потомства. Следовательно, из популяции хозяев исчезают гены летальной чувствительности к паразиту. По этим двум причинам естественные патосистемы стабилизируются на умеренном уровне. Полное исчезновение фитопатогенов сначала привело бы к разрастанию видов-доминантов, в результате которого сначала обеднялся бы видовой состав фитоценоза, а затем началась бы внутривидовая конкуренция в популяции доминантов. В результате в популяции растения стал бы преобладать какой-то один клон, снизилось бы генетическое разнообразие популяции, что в итоге привело бы к деградации фитоценоза.

Происхождение и эволюция паразитизма

Как же возник паразитизм? На этот счет существует множество мнений, которые можно объединить в две точки зрения:

1) Паразитизм возник у сапротрофных организмов как защитная реакция на возрастающую конкуренцию за источники питания: первоначально существовали сапротрофные организмы, затем их круга выделились некротрофы, от некротрофов произошли биотрофные паразиты, а от последних – симбиотрофы. То есть, развитие способа питания микроорганизмов шло по цепочке "сапротрофы – некротрофы – биотрофы – симбиотрофы". Это традиционная точка

зрения, её придерживался ещё де Бари, а в 70-е годы её развил и дополнительно обосновал Д. Льюис.

2) Согласно другой точке зрения, первоначально микроорганизмы существовали в симбиозе с высшими растениями, а позже, когда растения стали осваивать поверхность суши, микробы-симбиотрофы стали переходить к паразитизму. Так появились биотрофные паразиты, затем – некротрофы, затем – сапротрофы. Иначе говоря, паразитизм у микроорганизмов развивался по цепочке "симбиотрофы – биотрофы – некротрофы – сапротрофы". Этой точки зрения придерживаются учёные Сейвил, Рейпер, Пирозинский и Маргелис.

У сторонников каждой точки зрения есть свои аргументы. Первая теория подтверждается результатами исследования ферментов, используемых грибами для переработки питательных веществ растительного происхождения. Оказывается, у биотрофных грибов ферментативная активность ниже, чем у некротрофных, да и состав ферментов значительно беднее. Биотрофные грибы не могут соперничать с сапротрофными в борьбе за питательные вещества растительных остатков, и поэтому переходят на питание за счёт живых растений. При таком питании им нужно меньшее количество ферментов, и часть ферментов, необходимых для сапротрофного питания, у них утрачивается. Эволюция паразитизма, таким образом, направлена: 1) на снижение токсического действия паразита на хозяина; 2) на интенсификацию обмена веществ хозяина – с целью улучшения снабжения паразита пищей, что может привести и к симбиозу.

Аргументы сторонников второй теории происхождения паразитизма (от симбиоза – к некротрофии) следующие: 1) среди примитивных водных грибов (хитридиомицетов) большинство – это паразиты водорослей; 2) найдены окаменелые отпечатки лишайников и микоризы (в Девоне – 350 млн. лет назад); 3) симбиотрофия старше и примитивнее, чем паразитизм, потому что грибы-симбиотрофы, в общем, имеют более широкую специализацию, чем паразиты, а сужение пищевой специализации в ходе эволюции – более вероятно, чем её расширение.

Эволюция фитопаразитов продолжается и в настоящее время. В немалой степени этому процессу способствуют усилия растениеводов, которые получают новые сорта культурных растений, начинают выращивать растения в новых для них местах, где нет типичных для этих растений паразитов. Есть экспериментальные данные, что

эволюции фитопаразитов способствует применение в сельском хозяйстве химических веществ – пестицидов, минеральных удобрений. Методами искусственного заражения удалось выяснить, что многие виды фитопатогенов с широким кругом растений-хозяев имеют в своём составе по несколько разновидностей (патотипов, физиологических рас), которые могут поражать какой-то более узкий круг хозяев, хотя морфологически они достоверно не различаются. В земледельческих условиях могут идти одновременно процессы расширения и сужения специализации. В каждом отдельном случае этот процесс развивается неодинаково в зависимости от паразита, его хозяина и окружающей среды. С появлением новых сортов культурных растений обнаруживаются новые расы фитопатогенов, более узко специализированные. Американский фитопатолог Х.Г. Флор (Flor, 1955), который исследовал заболевание льна ржавчиной (*Melampsora lini*), чтобы объяснить разную наследственную вирулентность разных биотипов паразита к разным сортам хозяина, выдвинул теорию “ген-на-ген”. Согласно этой теории, для каждого гена хозяина, определяющего устойчивость к паразиту, существует соответствующий специфический ген вирулентности, определяющий его патогенность. Механизм эволюции взаимоотношений в системе хозяин-паразит заключается в постоянном появлении при мутациях и отборе растением-хозяином новых генов устойчивости и генов вирулентности в популяциях паразита. Примером такой эволюции может быть появление физиологических рас у стеблевой ржавчины пшеницы (*Puccinia graminis*).

С другой стороны, известны случаи, когда впервые высаженное в данной местности растение сильно поражалось паразитом, с которым оно раньше никогда не встречалось, а потом этот паразит оставался основным на протяжении многих лет. Например, в 1937 г. в Полтавской области на поле из-под конопли, сильно зараженной заразихой (*Orobanchе ramosa* L.), была впервые высажена перилла (*Perilla frutescens*, эфиромасличное и овощное растение из сем. яснотковых). К концу лета все посевы периллы были полностью поражены заразихой.

Таким образом, для лучшего понимания причин болезней растений и поиска путей защиты растений от инфекционных болезней необходимо знать биологию возбудителей и уметь точно идентифицировать паразитические организмы.

Ниже будут описаны основные принципы систематики, некоторые наиболее важные особенности строения и жизнедеятельности

фитопатогенных организмов из разных групп – грибов, бактерий, вирусов и паразитических цветковых растений.

Раздел 2. Грибы – возбудители болезней растений. Общая характеристика грибов

Грибы – это эукариотные гетеротрофные организмы, отличающиеся слабо дифференцированными тканями, адсорбтивным (осмотрофным) питанием и спорами как покоящимися и служащими для распространения структурами. Короче: грибы – это гетеротрофные эукариоты, питающиеся осмотически.

Некоторые особенности биологии грибов сближают их с растениями, а некоторые – с животными. На животных грибы похожи тем, что у них: 1) в состав клеточной стенки входит хитин; 2) часть аминокислот (лизин) синтезируется тем же путем, что и животных; 3) многие продукты метаболизма, встречающиеся у животных, есть у грибов, но отсутствуют у растений (например, гликоген, мочеви́на, сератонин).

С растениями грибы сближают следующие черты: 1) питаются они адсорбционно; 2) размножаются спорами; 3) для них характерен непрерывный рост грибницы; 4) их вегетативные структуры неподвижны.

До недавнего времени грибы относили к растительному миру. В последнее время большинство ученых выделяют грибы в отдельное царство (*Fungi*), наряду с ранее выделенными царствами Растения (*Plantae*) и Животные (*Animalia*). Выдвигались различные гипотезы о происхождении грибов. Вот некоторые наиболее известные из них:

1) Грибы произошли от каких-то древних одноклеточных жгутиконосцев (Курсанов, 1940; Головин, 1964), т.е. имели монофилетическое происхождение.

2) Грибы произошли монофилетически от зеленых водорослей (Брефельд, де Бари). Эта гипотеза была выдвинута, поскольку некоторые зелёные водоросли внешне очень похожи по характеру своего роста (длинные ветвистые нити) на грибы.

3) Грибы произошли от различных групп жгутиконосцев и водорослей, т.е. имели полифилетическое происхождение (Гойман, Hawker, 1966; Spargow, 1958).

4) Грибы имели полифилетическое происхождение от различных групп жгутиконосцев (Моро, 1953).

5) Грибы – исходная группа организмов, от которых произошли все эукариотные организмы (Васильев, 1983). Автор опирается в своих рассуждениях на простоту строения грибной клетки. По мнению большинства микологов, это довольно оригинальная, но необоснованная гипотеза. Наиболее правдоподобно, по мнению большинства современных ученых, что грибы выделились в самостоятельный эволюционный ствол еще до разделения организмов на растения и животных, они произошли от первично бесцветных жгутиконосцев, а эволюционировали в направлении от водного образа жизни – к наземному.

Косвенное подтверждение этому – жгутиковые стадии у грибов (см. табл. 1 и рис. 1).

Таблица 2. Типы жгутиков у грибов.

Группа грибов	Тип жгутиков
Хитридиомицеты	Гладкий задний
Гифохитридиомицеты	Перистый передний
Оомицеты	Гладкий задний и перистый передний, или боковые – гладкий и перистый жгутики
Миксомицеты	два гладких апикальных
Зигомицеты	жгутиков нет
Аскомицеты	жгутиков нет
Базидиомицеты	жгутиков нет

Поскольку у зигомицетов, аскомицетов и базидиомицетов отсутствуют в жизненном цикле жгутиковые стадии – предполагается, что они произошли от амeboидных жгутиконосцев, теряющих жгутики при вегетативном росте.

Вегетативное тело грибов

Основа вегетативного тела грибов – *мицелий* (грибница). Мицелий представляет собой систему тонких ветвящихся нитей – *гиф*, обладающих вершинным ростом. Гифы растут только в длину, у всех грибов они имеют нитевидную форму.

По форме гифы всех грибов похожи, но по внутреннему строению они могут различаться. Гифы могут быть несептированные и септированные. Несептированные гифы – не имеют перегородок между ядрами и представляют собой

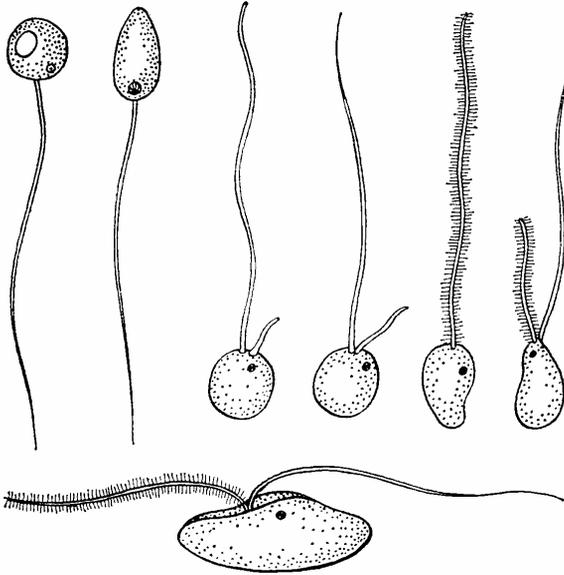


Рис 1. Типы жгутиков у зооспор грибов.

многоядерную клетку (*ценоцит*). Септированные гифы – имеют поперечные перегородки, разделяющие гифу на отдельные клетки. В септах (поперечных перегородках) есть поры, через которые протопласты соседних клеток сообщаются. У грибов бывают различные типы септ: 1) с многочисленными микропорами, 2) с одной центральной порой.

Септы с одной центральной порой бывают простые и долипоровые. Долипоровыми называют септы с сопутствующими структурами, регулирующими ток цитоплазмы через пору. Известны разные типы регулирующих структур: парентосомы (или поровые колпачки), тельца Воронина, полосатые тельца, поровые пробки разного строения (см. рис.2).

Видоизменения вегетативных гиф.

Гифы могут существенно различаться по своему строению, они могут быть разной формы и строения, выполнять различные функции. Наиболее известны следующие видоизменения гиф:

1) *Пряжка* – маленькая клетка, расположенная сбоку гифы, напротив поперечной перегородки (септы). Пряжки – это признак дикариотичности мицелия.

2) *Гаусторий* – видоизменение гифы, служащее для питания биотрофным грибом.

3) *Аппрессорий* – специализированный орган прикрепления (присоска) гриба к поверхности питающего субстрата (в частности, к поверхности листа).

4) *Гифоподий* – вздутая боковая ветвь гифы, играющая роль запасающего органа. Гифоподии похожи на аппрессории, но имеют постоянную форму. Они регулярно образуются у эпифитных (т.е. живущих на поверхности растений) грибов.

5) *Анастомоз* – отросток гифы, соединяющий две гифы мицелия. Через анастомоз происходит перемещение цитоплазмы и ядер из одной клетки в другую.

6) *Столон* – это дуговидно изогнутая гифа, способствующая распространению гриба по поверхности субстрата.

7) *Ризоид* – корнеподобное образование, выполняющее функцию прикрепления к субстрату и извлечения из него питательных веществ.

8) *Ловчие структуры* – кольца, сети, состоящие из гиф. Они встречаются у грибов, которые питаются нематодами (т.н. хищные грибы). Одним из первооткрывателей ловчих структур у грибов был М.С. Воронин.

9) *Эндотрофная микориза* – плотное переплетение гиф гриба с корневыми волосками растения, сопровождающееся внедрением в клетки растения отростков гиф гриба. Внедрившиеся в клетки растения гифы преобразуются в своеобразные структуры – везикулы, арбускулы и пелотоны. *Везикул* – это пузыревидное вздутие, содержащее капли жира. *Арбускул* – гифальная структура, напоминающая по форме деревце. *Пелотон*, или клубок – это клубковидное сплетение гиф, предположительно – фрагмент арбускулы, переваренного ферментами растения-хозяина.

10) *Склероций* – плотное сплетение гиф, предназначенное для перенесения грибом неблагоприятных условий.

11) *Псевдосклероций* – сплетение гиф гриба с кусочками субстрата или с фрагментами тканей растения-хозяина, на котором гриб растет.

12) *Строма* – сплетение гиф, на котором образуется спороношение.

13) *Синнема* – это округлый в сечении пучок гиф (от 3-5 и больше), в котором гифы идут параллельно друг другу.

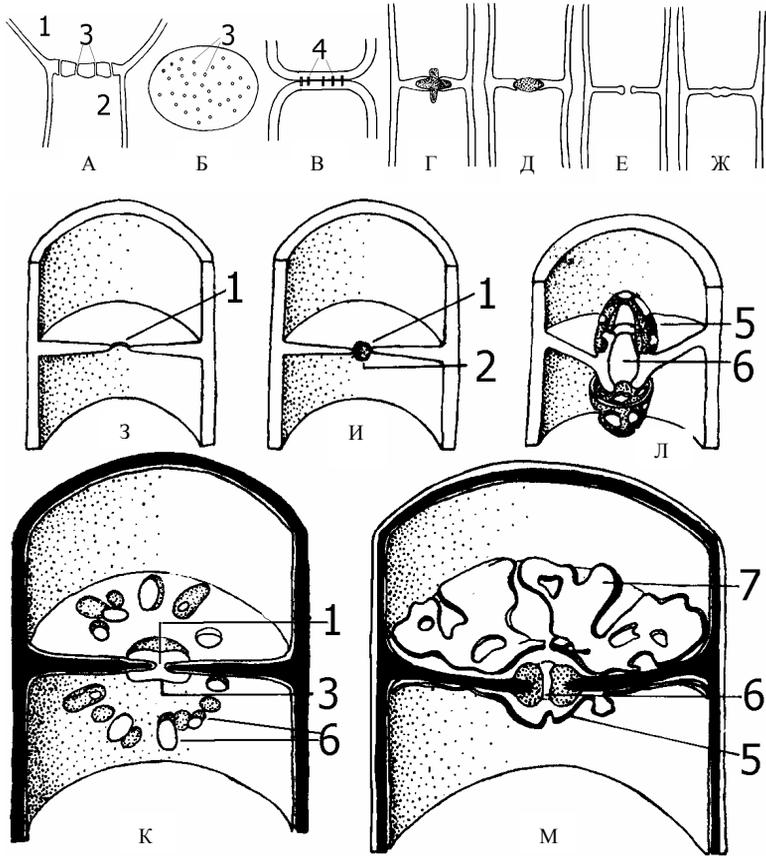


Рис. 2. Типы септ в мицелии у грибов (продольные срезы, схема):
 Септы грибов с микропорами (3): А - септа между спорангием (1) и ризиоидом (2); Б - септа в месте прикрепления конидии; В - клеточные стенки с уже замкнувшимися микропорами (4) между прилегающими друг к другу клетками в цепочке спор. Долиповые септы у зигомицетов: Г - с крестообразной поровой пробкой; Д - с простой поровой пробкой; Е - открытая пора в молодой септе; Ж - закрытая пора в стенке между более старыми клетками гифы.
 Септы высших грибов: И-К - простые септы: З - септа с порой (1); И - с порой (1) и тельцем Воронина (2); К - с порой (1), закрытой оптически плотной цитоплазмой (3) и окружённой вакуолями (6); Л и М - долиповые септы с долипорой (6) и пористой парентосомой (5), которая связана с эндоплазматическим ретикулумом (7).

14) *Тяж* – более толстый пучок, образованный переплетающимися гифами.

15) *Ризоморфа* – это пучок гиф большого диаметра (до 0,5-1 см) с более или менее выраженной дифференцировкой на прочные внешние гифы, которые играют защитную роль, и внутренние гифы обычного строения, служащие для накопления и транспорта веществ.

16) *Оидии* – клетки, на которые распадается мицелий при неблагоприятных условиях.

17) *Хламидоспоры* – толстостенные покоящиеся клетки определенной формы (чаще округлые), служащие для перенесения неблагоприятных условий.

18) *Геммы* – толстостенные покоящиеся клетки разнообразной формы, которые образуются в тканях растения-хозяина и служат грибу для перенесения неблагоприятных условий.

19) *Пленки* – слой переплетенных гиф, расположенных в разных направлениях. В природе такие вегетативные структуры часто бывают у трутовых грибов.

Репродуктивные структуры грибов

Разнообразные репродуктивные структуры, встречающиеся у грибов, подразделяют на вегетативные, бесполое и половые. Вегетативные и бесполое – формируются без смены ядерных фаз, за счет простого преобразования колонии или ее частей. Половые репродуктивные структуры формируются после слияния гамет, они имеют специфическую структуру. В общем случае жизнеспособная единица размножения называется *диаспорой*, *пропагулой* или *зародышем*. Пропагула – это единица, способная воспроизвести новый грибной организм.

При вегетативном размножении пропагулы образуются непосредственно из гиф мицелия, без формирования специфических структур. При бесполом размножении пропагулы возникают на специфических структурах, которые могут быть использованы для идентификации гриба.

Примеры вегетативного размножения: 1) деление мицелия (клонирование); 2) почкование у дрожжей; 3) артрспоры (артроконидии) – образуются путем отделения перегородками участка гифы и распадением его на споры (как, например, у *Geotrichum*); 4) другие видоизменения вегетативного мицелия, предназначенные также и

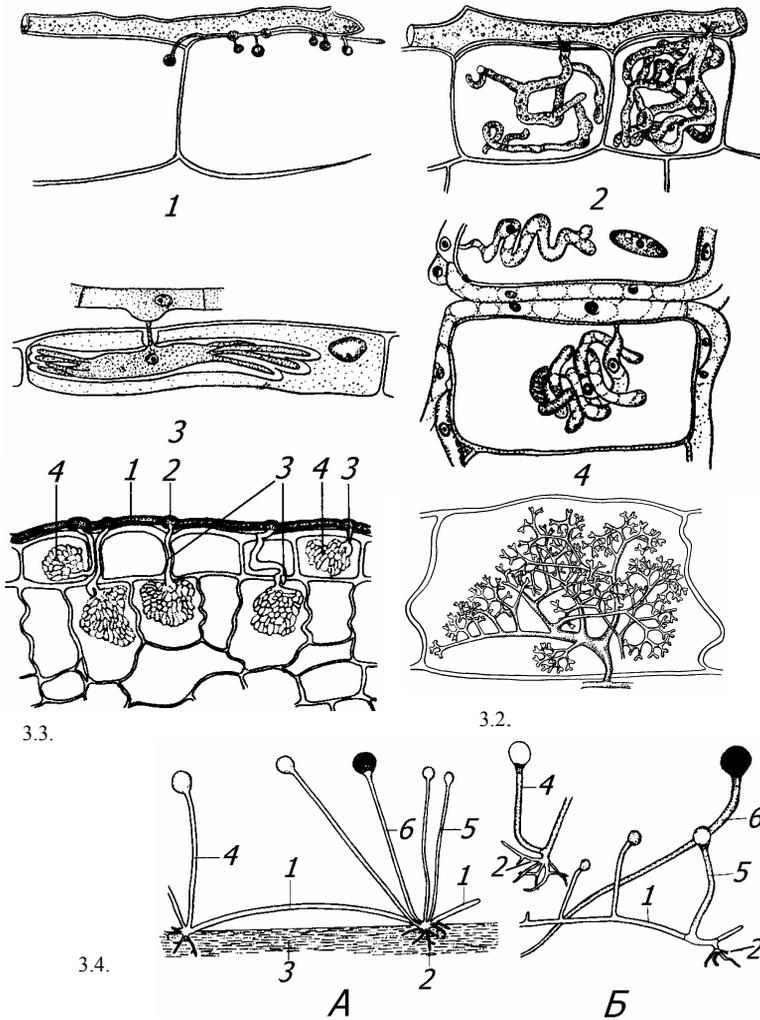


Рис. 3. Видоизменения грибных гиф:

3.1. – гаустории различной формы (1- *Albugo*, 2 – *Peronospora*, 3 – *Erysiphe*, 4 – *Puccinia*); 3.2. – арбускул; 3.3. – поверхностная (экстратрикулярная) гифа (1) с гифоподиями (2), инфекционными гифами (3) и гаусториями (4) в клетках растения-хозяина; 3.4. – видоизменения гиф у грибов рода *Rhizopus* (А – *Rh. nigricans*, Б – *Rh. oryzae*): в субстрат (3) погружены ризоиды (2), над субстратом – столоны (1), спорангиеносцы (4), молодые спорангии (5), зрелые спорангии (6).

для перенесения неблагоприятных условий – хламидоспоры, геммы, склероции, бульбиллы.

Бесполое размножение может быть эндогенное и экзогенное. При эндогенном размножении споры образуются в специализированных споровместилищах – спорангиях. При экзогенном – споры образуются на поверхности спороносцев. Споры, образующиеся в спорангиях, подразделяют по способности к движению на зооспоры (подвижные споры) и спорангиоспоры (или апланоспоры – не способные к активному передвижению).

Считают, что наиболее древнее бесполое размножение – зооспорами, а размножение апланоспорами развивалось у грибов по мере освоения суши. При выходе грибов из водной среды на сушу, эволюция шла двумя путями: 1) Развитие спорангиального спороношения путем увеличения количества образуемых спор; 2) Развитие экзогенного спороношения, переход к размножению конидиями.

У современных грибов конидии очень разнообразны. Чтобы систематизировать это разнообразие, схожие конидии подразделяют на группы по следующим принципам:

1) по количеству клеток – одно-, двух-, трех- и многоклеточные (или муральные) споры;

2) По окраске – бесцветные (гиалоспоры) и окрашенные (феоспоры);

3) По форме – сфероспоры (округлые), геликоспоры (спирально закрученные), алантоспоры (червеобразно изогнутые), стауроспоры (звездчатые), скалекоспоры (длинные, червеобразные).

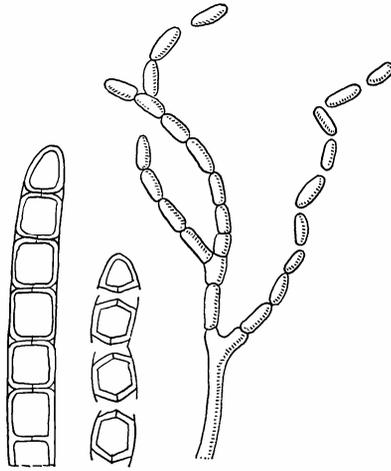
4) По способу образования конидий из конидиогенных клеток. При образовании конидий отмечены 2 пути их формирования: таллический и бластический.

Таллический путь (или талломный) – это дифференциация конидии после ее отделения от мицелия, когда конидия образуется из целой клетки (т.е. конидии формируются из уже существующих гиф).

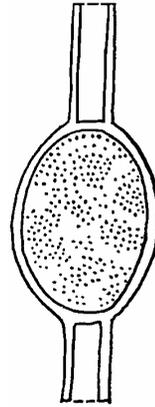
Бластический способ – дифференциация конидий происходит до отделения ее перегородкой от конидиогенной клетки, конидия образуется из части клетки, а затем отделяется.

Таллические конидии бывают:

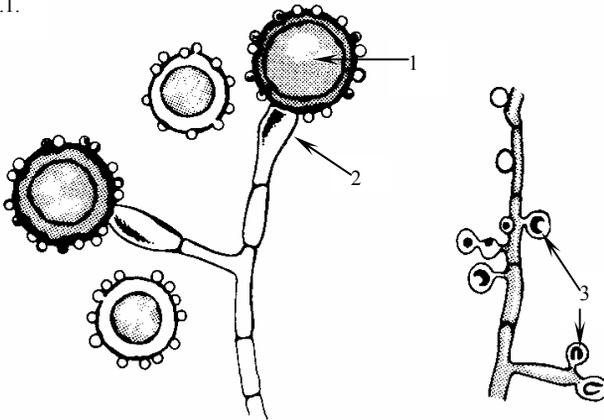
1) *Артроспоры* – споры, образующиеся путем фрагментации гифы. 2) *Алевриоспоры* – споры, образующиеся одиночно на верхушке гиф, формируясь из части конидиогенной клетки, отделившейся



4.1.



4.2.



4.3.

Рис. 4. Типы вегетативного размножения грибов.

4.1. Схема образования артроспор;

4.2. Вставочное (интеркалярное) образование хламидоспоры;

4.3. Спороношения дейтеромицета *Histioplasma capsulatum*: терминальные хламидоспоры (1), возникающие на прохламидоспорах (2); 3 – микроконидии.

перегородкой. Алевриоспоры иногда образуют короткие цепочки. К этому же типу относят и *антелоспоры*, которые образуются

на верхушке гиф последовательно, часто формируя длинные цепочки. Первая конидия такой цепочки развивается как концевая алевриоспора, а затем конидиеносец прорастает через рубец от споры, и его конец превращается в следующую алевриоспору. При многократном прорастании конидиеносца через рубцы спор образуется цепочка алевриоспор, в основании которой заметна удлинившаяся конидиогенная клетка (*аннелофор*) с заметными кольцевыми рубцами, оставшимися после отделения алевриоспор.

Бластические конидии бывают:

1) *Бластоспоры* – образуются при отшнуровке перегородкой вздувшегося конца конидиеносца, при этом в образовании стенки конидии участвуют все слои стенки конидиогенной клетки.

2) *Пороспоры* – образуются путем “просачивания” цитоплазмы через поры в стенках конидиеносца. В их формировании участвуют только внутренние слои стенки конидиогенной клетки.

3) *Фиалоспоры* – клеточная стенка конидии формируется заново, стенки конидиогенной клетки не участвуют в их формировании. Конидия “выдавливается” из фиалиды (см. рис.5.2). При этом в образовании первой конидии участвуют оба слоя клеточной стенки, остатки наружной стенки образуют “воротничок” (1). При отчленении последующих конидий внутри “воротничка” могут оставаться следы их наружных стенок (2). Образовавшиеся фиалоконидии могут отделяться друг от друга (5.2.) либо оставаться связанными в цепочки (5.3.).

Конидиальные спороношения также различают по способу группировки конидиеносцев:

1) Одиночные конидиеносцы различной степени ветвления;

2) Коремии – сросшиеся боками конидиеносцы, образующие столбик или колонку (“веник” конидиеносцев).

3) Различные типы конидиальных лож.

Ложе – это скопление конидиеносцев, растущих рядом друг с другом на плотном сплетении гиф. Наиболее распространены следующие типы лож:

1) Спородохий – скопление коротких конидиеносцев на сплетении гиф, покрытое слизью;

2) Пионнота – сплошной слой спородохийев на поверхности мицелия;

3) Пикнида – замкнутая “сумка” с конидиями, имеющая выводное отверстие. Пикниды различаются по количеству полостей и числу выводных отверстий.

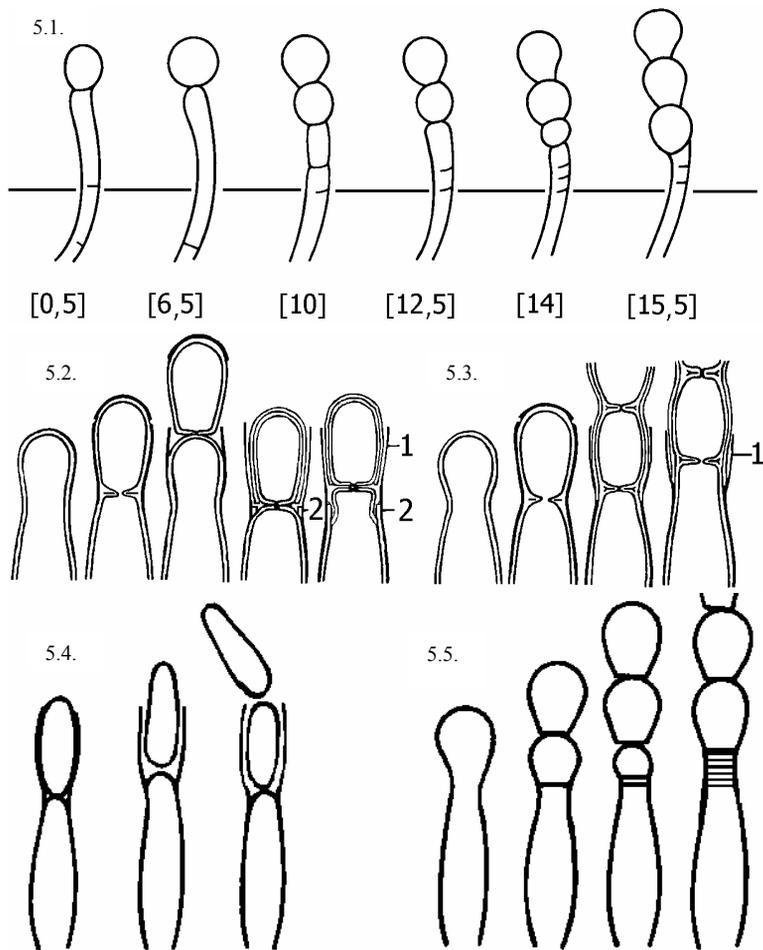


Рис. 5. Способы отчленения конидий у грибов:
 5.1. – возникновение бластоконидий при укорачивании конидиеносца, "ретрогрессивно" (в скобках - время в часах с начала замедленной съёмки);
 5.2. и 5.3. – разные способы образования фиалоконидий (см. пояснения в тексте);
 сравнение фиалиды (5.4.) и аннелиды (5.5.). При аннелидном конидиогенезе шейка материнской клетки окружена кольцевидными "бокальчиками", остающиеся после отчленения каждой конидии.

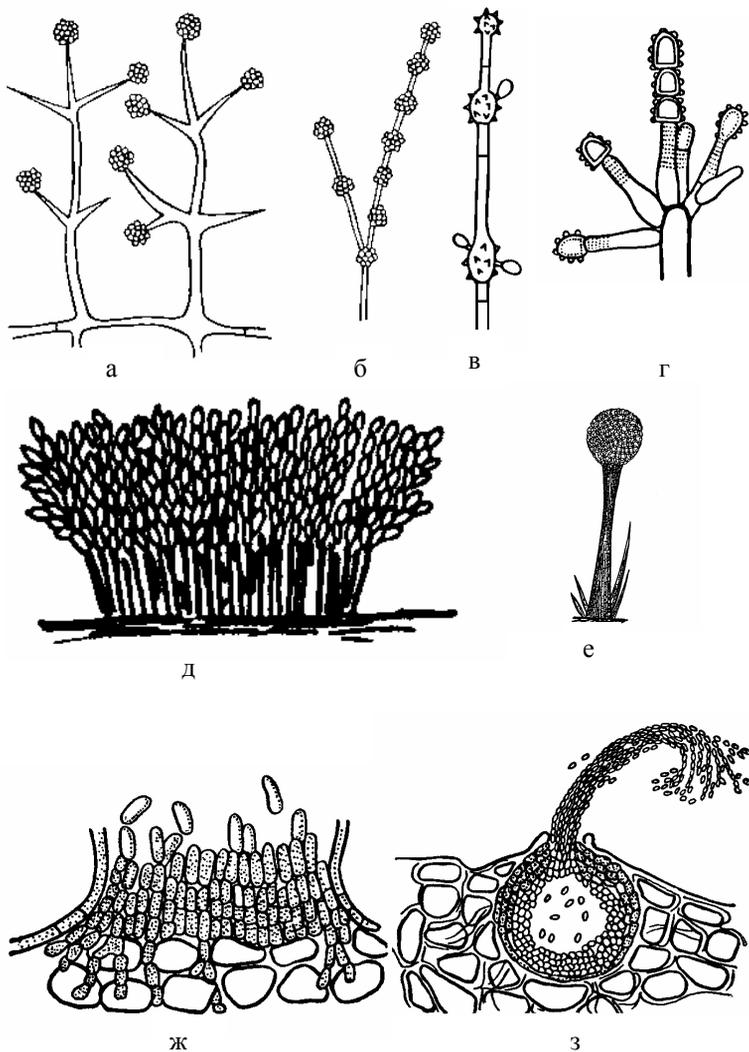


Рис.6. Типы конидиального спороношения грибов:
 а, б, в, г – одиночные конидиеносцы;
 д – спородохии; е – коремия; ж – ложе; з – пикнида.

Кроме вегетативного и бесполого размножения, у большинства

грибов (около 70% известных видов) существует половое размножение.

Половой процесс у грибов

Сущность полового процесса – слияние содержимого двух клеток, в результате которого возникает новый организм, получивший наследственный материал от обоих родителей. В половом процессе различают 3 основные фазы: это плазмोगамия (П), кариогамия (К) и мейоз (М) или редукция (Р!).

Плазмोगамия – это слияние мужской и женской клеток, объединение их протоплазмы.

Кариогамия – это слияние ядер, приводящее к образованию диплоидного ядра (т.е. ядра с двойным набором хромосом).

Мейоз – это деление диплоидного ядра, приводящее к восстановлению гаплоидного набора хромосом.

Фазы ядерного цикла у одних организмов протекают очень быстро одна за другой, у других – иногда растягиваются на период, охватывающий почти всю жизнь данного организма. У ряда грибов кариогамия не происходит сразу после плазмогамии, а в клетке сохраняется два ядра, которые синхронно делятся и дают начало новому мицелию. Такой мицелий называется *дикариотичным*.

Таким образом, для каждого гриба, имеющего половой процесс, характерно чередование в цикле развития гаплоидного (n), дикариотичного ($n+n$) и диплоидного состояния ($2n$). Цикл развития гриба можно рассматривать как смену ядерных фаз: 1) диплоидной – от кариогамии до редукции; 2) гаплоидной – от редукции до плазмогамии; 3) дикариотичной (дикариофитной) – от плазмогамии до кариогамии.

На каком-то этапе между плазмогамией, кариогамией и мейозом гриб растет вегетативно, увеличивает свою биомассу, накапливает энергию и размножается вегетативным путем. Циклы развития – отличительные признаки крупных таксонов грибов – *отделов* и *классов*, а морфологические особенности проявления процессов П, К, и М – используют для разграничения грибов на *классы* и *порядки*.

У грибов обнаружены следующие типы полового процесса:

1) *Гаметогамия* (мерогамия) – это слияние дифференцированных гаплоидных клеток – гамет. Гаметогамия обычна для так называемых *низших* грибов. На основании морфологических различий между мужскими и женскими гаметами

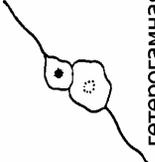
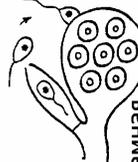
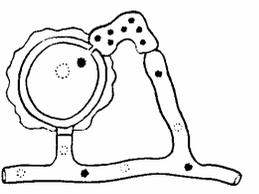
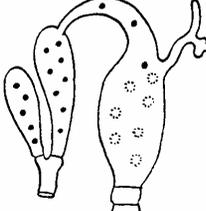
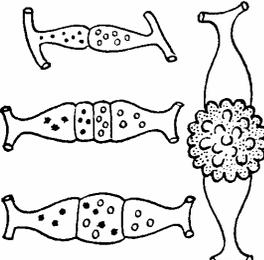
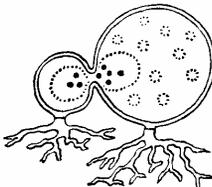
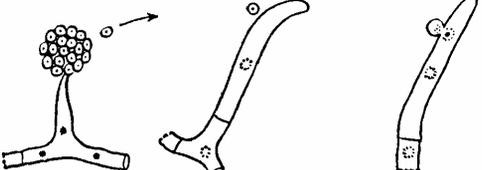
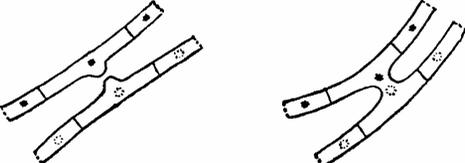
Конъюгация планогамет	 <p>изогамная</p>	 <p>гетерогамная</p>	 <p>оогамная</p>
Контакт гаметангиев			
Конъюгация гаметангиев			
Сперматизация			
Соматогамия			

Рис. 7. Типы полового процесса у грибов.

выделяют несколько типов гаметангиогамии. Это изогамия, гетерогамия и оогамия. *Изогамия* – это слияние одинаковых по форме планогамет. *Гетерогамия* – это слияние морфологически разных гамет. *Оогамия* – слияние крупных яйцеклеток с мелкими сперматозоидами или оплодотворение яйцеклетки отростком антеридия. Последний тип оогамии ближе к другому способу полового процесса – гаметангиогамии.

2) *Гаметангиогамия* – слияние гаметангиев с недифференцированным на гаметы содержимым. К гаметангиогамии относят такие типы полового процесса, как оогамия и зигогамия. При *оогамии* происходит слияние оогония, содержащего несколько дифференцированных яйцеклеток, с антеридием. Каждая яйцеклетка оплодотворяется отдельным отростком антеридия, а у более примитивных грибов – выходящими из антеридия сперматозоидами.

Зигогамия – это слияние недифференцированных гаметангиев с образованием дикариотичной покоящейся споры с толстой оболочкой (*зигоспоры*).

3) Гаметангиогамия с образованием дикариона (без покоящихся зигот). Такой половой процесс происходит у аскомицетов.

4) *Соматогамия* – половой процесс без формирования каких-либо специальных структур, он обычен для базидиомицетов.

5) *Сперматизация* – оплодотворение недифференцированных женских гиф отдельными мужскими спорами – спермациями. Женские гифы могут иметь специальные структуры для улавливания спермациев, а могут и не иметь определенных воспринимающих структур. Этот тип полового процесса характерен для лабульбениевых грибов.

6) *Парасексуальный процесс* – это слияние двух гаплоидных ядер в диплоидное ядро, которое затем гаплоидизируется. Парасексуальный процесс может происходить в вегетативном мицелии с частотой около 10^{-6} .

Генеративные органы грибов обычно менее изменчивы, чем вегетативные, поэтому для распознавания и систематики грибов чаще всего используют особенности строения их половых структур. Вегетативные структуры грибов очень изменчивы. Изменчивость грибов под влиянием окружающей среды называют *полиморфизмом*. Кроме того, в жизненном цикле грибов может быть несколько типов спороношения, которые последовательно сменяются. Способность

грибов образовывать спороношение разных типов называют *плетоморфизмом*.

В своем развитии грибы проходят ряд стадий, характеризующихся определенными морфологическими и цитологическими особенностями. Последовательное прохождение в течение жизни различных стадий и спороношений, завершающееся образованием исходных спор, – называют *циклом развития*.

Систематика грибов

Систематика грибов, т.е. разделение этих организмов на отделы, классы, порядки, семейства, роды и виды, основана на особенностях их морфологии, физиологии, цитологии, экологии и других биологических свойствах. По мере накопления новых данных о грибах принципы их систематики периодически пересматривались. Вероятно, и в будущем система грибов будет обновляться. Современная систематика строится с учётом эволюционных связей между отдельными группами грибов. В основе её стоит вид. Для характеристики вида используют комплекс морфолого-физиологических признаков, учитывая в первую очередь специализацию грибов по способу питания. Для фитопатогенных грибов пищевая специализация включает характеристику паразитизма и круг растений-хозяев. Названия даются грибам согласно международным номенклатурным правилам. Эти правила периодически обновляются в ходе обсуждения на международных ботанических конгрессах и публикуются в составе Международного кодекса ботанической номенклатуры (МКБН). В настоящее время действуют правила ботанической номенклатуры, принятые Пятнадцатым Международным ботаническим конгрессом, прошедшим в Иокогаме в 1993 г. (Токийский кодекс). Каждому виду грибов даётся бинарное (двучленное) название: первый компонент обозначает род, в который помещён данный вид, а второе представляет собой *видовой эпитет*. Для обеспечения взаимопонимания специалистов, для преодоления языковых барьеров грамматически все научные названия (*биномены*) подчиняются правилам латинского языка. На принадлежность к таксону того или иного ранга указывают соответствующие окончания названий. Наиболее разнообразны окончания родовых названия, среди них чаще встречаются *-a*, *-um*, *-us*, реже встречаются *-tusces*, *-on* и другие. У таксонов рангом от семейства и выше используются стандартные окончания (см. табл.3).

Как и в других отделах растительного царства, новые таксоны грибов должны быть не только названы в соответствии с правилами, но и получить описание (диагноз) на латинском языке, после чего признаются "действительно обнародованными". Кроме того, новые таксоны должны быть опубликованы в широкодоступных научных изданиях. Для ясности к названиям требуется добавлять ссылку на автора. Если к описанию данного вида имели отношение несколько учёных, то они указываются в строго определённом порядке. В скобках указывается автор, который ввёл для данного гриба употребляемый видовой эпитет. Затем, после скобок, приводится автор, предложивший использовать родовое и видовое название вместе. Согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры, законным считается самое раннее из использованных названий. Действие этого "принципа приоритета" подчиняется ряду ограничений, одно из которых – исходные даты: названия, опубликованные раньше исходной даты, не учитываются. Для большинства грибов такой датой является 1 мая 1753 г. (дата выхода книги Линнея – *Species plantarum*). Однако считается, что названия некоторых групп грибов, опубликованные в книгах Персона (*Persoon, Synopsis methodica fungorum*, 31 декабря 1801 г.) и Фриза (*E.Fries, Systema mycologicum*, 1 января 1821 г.) – имеют преимущество перед всеми более ранними, это так называемые "санкционированные названия". Они сохраняются, потому что в указанных книгах эти грибы были впервые описаны подробно.

Таблица 3. Стандартизированные окончания названий таксонов

Ранги таксонов		окончания	Примеры названий
Русские	Латинские		
Царство	Regnum		Mycetalia, Fungi
Отдел	Divisio	<i>-mycota</i>	Oomycota
Подотдел	Subdivisio	<i>-mycotina</i>	Мухомycotina
Класс	Classis	<i>-mycetes</i>	Hyphomycetes
Подкласс	Subclassis	<i>-mycetidae</i>	Loculoascomycetidae
группа порядков		<i>-mycetiidae</i>	Hymenomycetiidae
Порядок	Ordo	<i>-ales</i>	Agaricales
Семейство	Familia	<i>-aceae</i>	Agaricaceae

Большинство современных микологов подразделяют грибы (царство *Fungi*) на три отдела:

- 1) *Mухомycota* – миксомицеты, или слизевики.
- 2) *Оомycota* – оомицеты.
- 3) *Еумycota* – настоящие грибы

Отдел *Мухомycota* (слизевики)

В отделе объединены грибоподобные организмы, вегетативные тела которых представлены плазменной массой с большим количеством ядер. Такие не одетые оболочкой тела называют плазмодиями. Плазмодий не имеет постоянной формы и способен к амёбообразному движению (со скоростью 0,1 – 0,4 мм/мин), передвигаясь в направлении источников пищи (такое движение носит название “положительный трофотаксис”), в направлении более влажных мест и навстречу току воды (положительные гидро- и реотаксисы). Плазмодий почти всех слизевиков в течение жизни увеличивается в размерах. Особенно быстро – при благоприятных условиях. Например, плазмодий слизевика многоголового (*Physarum polycephalum*) размером 1 см³ за неделю достигает размера 25 см³. При неблагоприятных условиях плазмодий превращается в склероций (твёрдую массу), которая может долго сохраняться в жизнеспособном состоянии (до 20 лет). Из-за амёбообразного движения и голозойного питания слизевики иногда относят к животным, а из-за способности образовывать склероции и размножаться спорами – к грибам. Де Бари в 1887 году выделил слизевики в царство “*Mycetozoa*”, Ячевский относил их к грибам. Спор о систематическом положении слизевиков продолжается и в настоящее время. В 8-м издании “Словаря грибов” (1995 г.) Дж. Эйнсворта и Х. Бисби миксомицеты вынесены в царство *Protozoa*, а большинство российских учёных рассматривают слизевики как отдел в царстве *Fungi*.

Сейчас известно около 500 видов и 56 родов слизевиков. В основном это сапротрофные виды. По степени организации и особенностям циклов развития слизевики группируют в 4 класса:

- 1) *Protosteliomycetes* (Протостелиевые);
- 2) *Mухогастеромycetes* (Миксогастеровые или собственно слизевики);
- 3) *Плазмодиофоромycetes* (Плазмодиофоровые);
- 4) *Акрасиомycetes* (Акразиевые, или клеточные слизевики).

В систематике миксомицетов используют такие признаки, как строение плазмодия, форма, окраска, особенности развития и строения спорофора.

Плазмодий свободноживущих миксогастровых слизевиков бывает разного строения, различают три типа плазмодиев:

1) *Фанероплазмодий* – имеет крупные размеры и яркую окраску, у него есть развитый слизевой чехол и веерообразное расширение на переднем конце.

2) *Афаноплазмодий* – отличается тем, что перед началом формирования спорофоров проходит особую стадию "коралла" – когда на поверхности плазмодия образуются многочисленные выпячивания и инвагинации. Этот тип плазмодия менее устойчив к обезвоживанию, чем другие, не имеет развитого слизевого чехла и веерообразного расширения на переднем конце.

3) *Протоплазмодий* – обычно неокрашен, имеет микроскопические размеры, в нём отсутствуют циркулирующие токи цитоплазмы, поверхность без слизевого чехла.

Спорофоры также могут быть разного строения: сидячие или на ножке, шаровидные, цилиндрические, подушковидные, яйцевидные, дисковидные, многолопастные, конусовидные и др. Ножка спорофора может быть полая, а может быть заполнена фибриллярным либо аморфным материалом. Выделяют следующие типы спорофоров:

1) *Плазмодиокарп* – наиболее простой тип спороношения, при формировании которого весь плазмодий покрывается оболочкой и, не меняя формы, целиком преобразуется в спорофор. Это спороношение выглядит как подушечка или лепёшка, покрытая перепончатой или хрящеватой оболочкой.

2) *Спорангий* – спорофор, который формируется в результате дробления плазмодия на заключительных этапах его перехода к спороношению. Спорангии бывают очень разнообразны по форме, могут быть сидячие или на ножке, часто очень красивы.

3) *Эталий* – подушковидное образование, формирующееся из ветвящихся плазмодиев, у которых внутренние ответвления образуют спорангии, а протоплазма внешних (наружных ответвлений) разрушается и преобразуется в кортекс, окружающий весь комплекс спорофоров. Иногда остатки боковых стенок спорангиев сохраняются и образуют т.н. псевдокапиллиций. По существу, эталий – это несколько спороношений, которые на ранних стадиях развития слились вместе и оказались под одной общей оболочкой.

4) *Псевдоэталлий* – состоит из множества спорангиев, которые плотно прилегают друг к другу, но не теряют индивидуальности благодаря сохранению боковых стенок.

При созревании спорофора растрескивается, и из него высыпаются споры. Растрескивание спорофора может быть беспорядочным, может происходить только в апикальной части в виде щели (продольной, кольцевой или даже кольцевой щелью с образованием крышечки), а у некоторых видов слизевиков спорофор растрескивается вдоль специальных швов на перидии. У многих слизевиков в спорофоре имеются особые нити – капиллиций. Они имеют различное строение: могут быть неветвистые или ветвистые, в виде полых трубочек, сплошные, похожие на сеть. У большинства слизевиков они упруго свёрнуты внутри спороношения, а при вскрытии спорофора – выпрямляются, как пружина. На поверхности нитей капиллиция обычно имеются утолщения в виде колец, спиралей, шипиков или бородавок, поэтому нити способны к гигроскопическим движениям: при изменении влажности воздуха они меняют положение и таким образом разрыхляют споровую массу, способствуя рассеиванию спор. По своему происхождению нити разделяют на два типа: настоящий капиллиций и псевдокапиллиций. Настоящий капиллиций образуется как система вакуолей различной формы в протоплазме плазмодия во время его превращения в спорофор, а псевдокапиллиций – является остатком боковых стенок редуцированных спорангиев, входящих в состав эталия.

Паразитические слизевики объединены в классе *Plasmodiophoromycetes*.

Наиболее известный пример паразитического слизевика – *Plasmodiophora brassicae* – возбудитель “кылы капусты” и болезней других крестоцветных (около 200 видов). Патологический процесс сопровождается образованием опухолей на корнях пораженных растений. На срезах корней в клетках коровой паренхимы видны плазмодии, иногда заполняющие всю клетку. На более поздних стадиях развития болезни плазмодий распадается на массу мелких круглых спор. Зараженные клетки паренхимы корня по размеру значительно больше здоровых клеток.

Паразит вызывает не только разрастание (*гипертрофию*) клеток, но и усиленное их деление (*гиперплазию*). В результате развиваются опухолевые наросты на корнях – “кыла”. Впоследствии наросты загнивают, и споры из них попадают в почву, где могут сохраняться несколько лет. Каждая покоящаяся спора, прорастая, дает начало

одной зооспоре (или миксамебе). Миксамёбы передвигаются с помощью двух апикальных гладких жгутиков разной длины, из которых длинный - направлен вперёд (в сторону движения), а короткий – назад. Достигая корневого волоска подходящего хозяина, миксамёба прикрепляется к нему, втягивает жгутики и затем образует своеобразную клеточную органеллу (*адгезорий*), похожую на изогнутый шланг (рис. 8.5.). В направленной к растению “трубке” находится “шип” из плотной плазмы, который под давлением увеличивающейся внутри зооспоры вакуоли вонзается в клеточную стенку хозяина, продавливая ее (рис.8.5., В). Затем через проделанный шипом канал цитоплазма паразита переливается в клетку эпидермиса (рис.8.5., Г). В клетке эпидермиса гаплоидные одноядерные миксамебы сливаются в *гаплоидный плазмодий*. После этого плазмодий растёт, делится, распространяется из клетки в клетку (рис.8.6). Позже он распадается на одноядерные фрагменты. Они округляются, окружаются тонкой стенкой и превращаются в *летние спорангии*. Во время формирования летних спорангиев ядра в них 2-3 раза делятся. Сформировавшийся летний спорангий распадается соответственно числу ядер на 4-8 частей, которые становятся инфекционными двужутиковыми зооспорами или гаметамы. Гаметы выходят из корневого волоска в почву. Они попарно сливаются (без слияния ядер). Образовавшаяся двухъядерная клетка заражает корень растения (клетки коры). Проникнув в клетку паренхимы корня, эта планозигота дает начало вторичному плазмодию. В нём после ряда митотических делений образуются многочисленные ядра, которые затем попарно сливаются. После этого диплоидные ядра редукционно делятся, и плазмодий распадается на фрагменты, содержащие по одному гаплоидному ядру. Такие фрагменты называют энергидами.

Эти энергиды округляются, окружаются клеточными стенками и становятся покоящимися спорами. В описанном цикле развития иногда наблюдались отклонения. Например, покоящиеся споры часто прорастают в гаплоидную миксамёбу, а миксамёбы сливаются в гаплоидный плазмодий, который может оставаться не только в корневых волосках, но и в почве; кариогамия может происходить не только во вторичном плазмодии, но и в планозиготе (т.е. до заражения ею коры корня растения).

У *Plasmodiophora brassicae* обнаружено 16 физиологических рас, различающихся по патогенности. Наиболее патогенны изоляты *Plasmodiophora brassicae*, выделенные из диких крестоцветных.

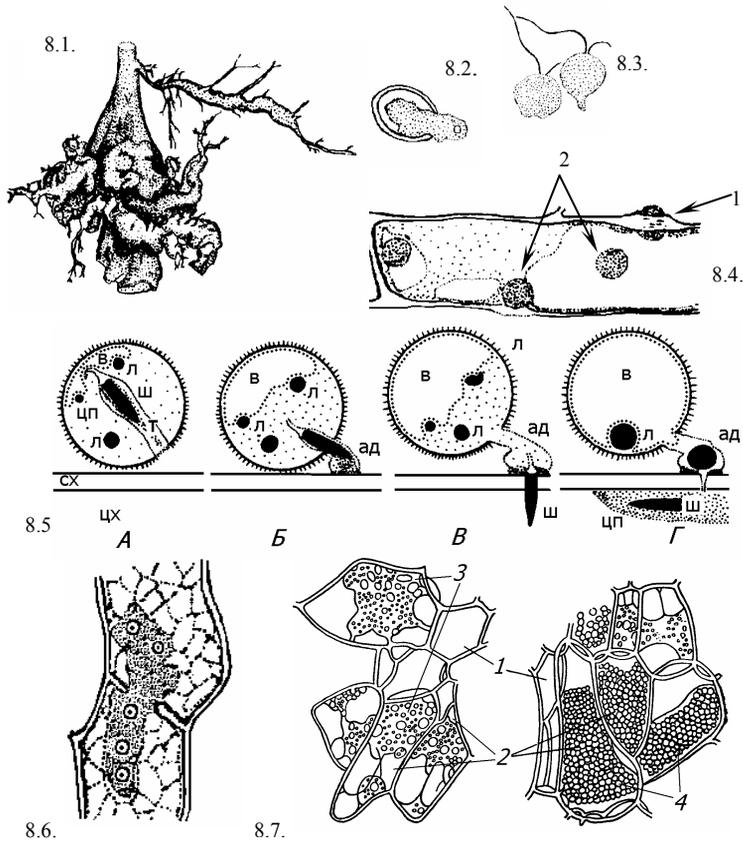


Рис 8. Этапы жизненного цикла *Plasmodiophora brassicae*:

- 8.1. - внешний вид большой корневой системы капусты; 8.2. - прорастание покоящейся споры с выходом зооспоры; 8.3. - две зооспоры; 8.4. - заражение клетки корневого волоска: внедряющаяся зооспора (1) и миксамёбы (2); 8.5. - схема внедрения в корневой волосок: А - инцистированная зооспора с трубкой (Т), шипом (Ш) и вакуолью перед внедрением заполнена цитоплазмой (ЦП), в которой содержатся липидные зёрна (Л); Б - увеличение вакуоли и образование адгезория (АД); В - шип продавливается через клеточную стенку хозяина (СХ); Г - цитоплазма паразита внедряется в цитоплазму хозяина (ЦХ); 8.6. - перемещение плазмодия из клетки в клетку; 8.7. - *Plasmodiophora brassicae* в клетках поражённого корня: 1 - здоровые клетки; 2 - поражённые (гипертрофированные) клетки, заполненные плазмодиями (3) и покоящимися спорами (4).

Другой известный фитопатогенный слизевик – *Spongospora subterranea* – возбудитель порошистой парши картофеля, этот слизевик поражает клубни и корни картофеля. Многоядерные плазмодии паразита находятся в покровных клетках клубня, образуя там губчатые комочки плотно спаянных спор. Пораженные клетки отделяются от ниже расположенных тканей клубня слоем пробки. Вначале пораженный участок имеет вид бугорка на клубне. Потом на этом месте кожица клубня звездчато разрывается и образуется язвочка с коричневым порошистым содержимым, состоящим из скопленных губчатых комочков спор. Если спонгоспора поражает корни картофеля, то на них формируются небольшие белые желваки, которые потом темнеют и распадаются. Споры из язв и желваков попадают в почву и могут сохраняться там довольно долго (более 5 лет). При прорастании спор образуются зооспоры, которые проникают в корневые волоски или в клетки эпидермиса, где вновь развиваются многоядерные плазмодии. Наросты сначала белые, твердые, а по мере развития – темнеют и сгнивают. Заболевание порошистой паршой обычно проявляется в условиях повышенной влажности почвы, при прохладной и дождливой погоде в июне. Особенно вредоносна порошистая парша на тяжелых почвах.

Класс *Chytridiomycetes* (хитридиомицеты)

В этот класс объединяют организмы, вегетативное тело которых представлено одной клеткой (плазмодием) или зачаточным мицелием (*ризомицелием*). Бесполое размножение у них осуществляется при помощи зооспор с 1 гладким жгутиком, а половое – гаметангиогамия разных типов (изо-, гетеро- и оогамия). В клеточных стенках хитридиомицетов содержатся хитин и глюканы, поэтому хитридиевые и включают, несмотря на примитивное строение, в отдел *Eumycota*. Класс объединяет 3 порядка, которые различаются между собой уровнем развития вегетативного тела и формой полового процесса: *Chytridiales*, *Blastocladales* и *Monoblepharidales*.

Фитопатогенные виды в основном представлены в порядке хитридиевые. Порядок *Chytridiales* включает грибы, у которых вегетативное тело имеет самое простое строение: это или голая плазменная масса, или тело, дифференцированное на основную клетку и тонкий зачаточный мицелий. Большинство этих грибов – внутриклеточные паразиты водорослей, водных грибов, растений и обитающих в воде животных. Многие паразитируют на высших наземных растениях, однако их успешное развитие происходит лишь при

избыточном увлажнении почвы. Важнейшие в фитопатологическом плане роды *Olpidium* и *Synchytrium*. *Olpidium brassicae* – возбудитель “чёрной ножки” капустной рассады. Цикл развития этого гриба включает следующие фазы (см. рис.9.1.):

1) *Зооспора* гриба, имеющая длинный гладкий жгутик, попадает на поверхность корня, одевается оболочкой, растворяет покровы хозяина и переливает своё содержимое в эпидермальную клетку;

2) Ядро протопласта паразита многократно делится, в результате образуется многоядерный *плазмодий*;

3) Плазмодий одевается оболочкой и целиком превращается в *зооспорангий*. Зооспорангий образует длинное горлышко, которое прободает перегородки клеток хозяина и высовывается наружу.

4) Через горлышко зооспорангия наружу, в почву выходят зооспоры, которые либо заражают новые растения (и тогда цикл повторяется с начала), либо могут играть роль *гамет*. В последнем случае они могут попарно сливаться с зооспорами из других зооспорангиев (гетероталлизм), образуя одну двужутиковую зиготу (*планозиготу*).

5) *Планозигота* садится на поверхность клетки хозяина, покрывается оболочкой и заражает клетку.

6) Протопласт паразита разрастается внутри клетки хозяина, одевается толстой звёздчатой оболочкой и превращается в *цисту*.

7) *Циста* находится в покое до следующей весны, а весной – прорастает многочисленными зооспорами.

Всего известно около 30 видов рода *Olpidium*, они все между собой сходны по морфологии. Их различают чаще всего по тому субстрату, на котором они развиваются. У зооспор грибов р. *Olpidium* обнаружен *хемотаксис*, т.е. движение по направлению к выделениям корней возможного растения-хозяина.

Очень важное практическое значение имеет другой хитридиевый гриб – *Synchytrium endobioticum* – возбудитель рака картофеля. Он относится к семейству *Synchytriaceae*, у которых вместо одного зооспорангия циста прорастает несколькими зооспорангиями (от 5 до 9), которые переплетаясь, образуют компактную группу – *сорус*. Цикл развития гриба включает следующие этапы (см. рис.9.2.):

1) При прорастании цисты образуются зооспоры.

2) Зооспора заражает клетку хозяина, при этом протопласт гриба, переходя из оболочки зооспоры в клетку хозяина, превращается в амёбид (однойядерный плазмодий).

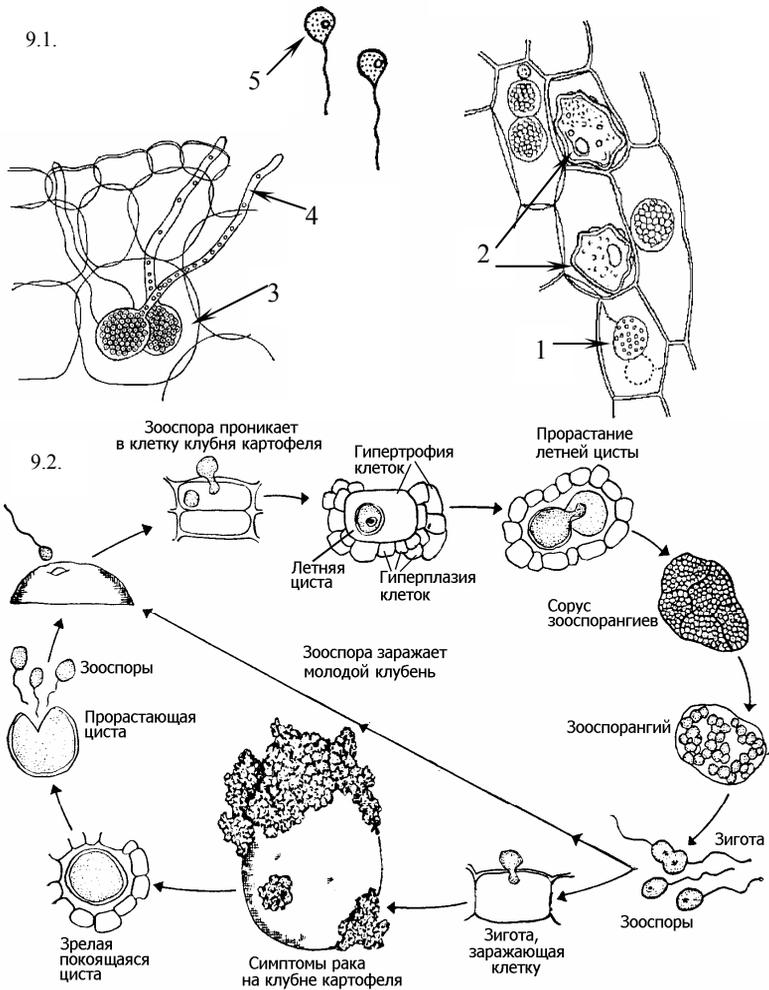


Рис. 9. Фитопатогенные хитридиевые грибы.

9.1. - возбудитель "чёрной ножки" капусты (*Olpidium brassicae*): протопласты (1), цисты (2) и зооспорангии (3) в клетках хозяина, наружу высовывается выводной каналец (4) зооспорангия, по которому выходят зооспоры (5).

9.2. - цикл развития *Synchytrium endobioticum*.

3) Плазмодий делится, растёт и заполняет собой всю пораженную клетку, затем – покрывается оболочкой, образуя так называемую *летнюю цисту*.

4) Содержимое летней цисты делится на несколько зооспорангиев (от 5-7 до 9), составляющих сорус.

5) Из зооспорангиев выходят зооспоры, которые либо заражают растения (и тогда цикл повторяется сначала), либо могут копулировать.

6) При копуляции зооспор образуется покоящаяся циста с толстой желто-коричневой оболочкой. Цисты могут храниться в почве очень долго (до 20 лет), и при благоприятных условиях прорастают, образуя зооспоры (без образования соруса).

Характерные симптомы рака картофеля следующие: разрастание тканей, образование наростов на клубнях, столонах, а иногда – на нижних листьях, лежащих на земле. Образование наростов чаще начинается с глазков клубней. По мере разрастания раковые наросты увеличиваются до размеров, превышающих величину самих клубней, постепенно буреют, чернеют и разрушаются. При поражении листьев, черешков и стеблей – на них образуются галлы – небольшие коричневые бородавочки, представляющие собой вздутия клеток эпидермиса, внутри которых находится паразит. Всего известно около 200 видов рода *Synchytrium*, все они – паразиты высших наземных растений. Зооспоры видов ольпидиума и синхитриума могут быть переносчиками вирусов растений.

Отдел Oomycota

Отдел включает два класса – *Oomycetes* (оомицеты) и *Hyphochytridiomycetes* (гифохитридиомицеты). Общее для этих организмов – наличие перистого жгутика у подвижных стадий, присутствие в клеточных стенках целлюлозы. В класс *Hyphochytridiomycetes* объединены грибы, у которых подвижные стадии с одним перистым жгутиком, в клеточных стенках содержится целлюлоза и хитин. Гифохитридиевые грибы в основном паразитируют на пресноводных и (реже) морских водных растениях и простейших. Имеющие экономическое значение фитопатогенные грибы присутствуют в классе *Oomycetes*.

Класс *Oomycetes*

Вегетативное тело оомицетов представлено хорошо развитым неклеточным мицелием. Оболочка клеток содержит целлюлозу и глюканы, хитин в клеточных стенках у большинства оомицетов отсутствует. Основные запасные вещества – β -глюкан и миколаминарин. Половой процесс – *оогамия* – представляет собой слияние морфологически различных половых клеток (оогония и антеридия). В результате полового процесса образуются ооспоры, предназначенные для сохранения гриба в зимний период. При прорастании ооспоры образуют органы бесполого размножения, чаще всего – зооспорангии с зооспорами. Зооспоры имеют по 2 жгутика разной формы (перистый и гладкий) и разной длины. Бесполое размножение может осуществляться зооспорами и конидиями. В последнем случае зооспорангий прорастает гифой, по типу конидии. В классе *Oomycetes* выделяют 6 порядков, различающихся особенностями строения мицелия, зооспорангиев и ооспор: *Woroninales* (ворониновые), *Thraustochytriales* (траустохитриевые), *Saprolegniales* (сапролегниевые), *Leptomitales* (лептомитовые), *Lagenidiales* (лагенидиевые), *Peronosporales* (пероноспоровые).

Возбудители болезней растений есть в двух порядках – пероноспоровые и сапролегниевые.

Порядок Saprolegniales

Порядок включает одно семейство – *Saprolegniaceae*. Представители его встречаются чаще всего в качестве сапротрофов в воде (чаще – в пресной) или во влажной почве, реже они паразитируют – на водорослях, некоторых водных грибах, рыбной молоди, икре рыб и лягушек. Мицелий у них слабоветвящийся, неклеточный, имеет вид нежного, белого, хорошо заметного пушка и прикрепляется к субстрату короткими ризоидами. На концах гиф мицелия образуются зооспорангии. Половые органы – оогоний и антеридий – образуются на концах боковых ответвлений гиф.

Ооспора, образующаяся после полового процесса, прорастает после периода покоя либо в зооспорангий, либо в короткую гифу с зооспорангием на конце.

Для некоторых сапролегниевых грибов характерно существование двух стадий зооспор. Явление, когда одна стадия зооспор сменяет другую, называется *дипланетизмом*. Дипланетизм обычно сопровождается *диморфизмом* – заметными морфологическими

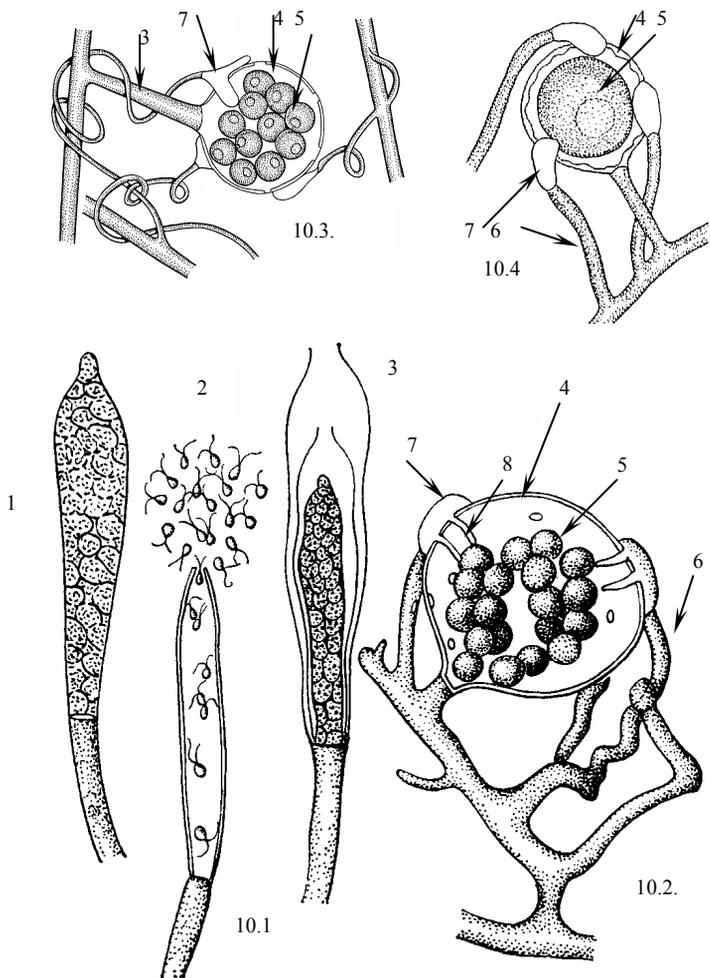


Рис. 10. Споронии оомицетов из пор. *Saprolegniales*:

- 10.1. – бесполое размножение *Saprolegnia*: зооспорангий (1), выход из зооспорангия зооспор (2), пролиферация (3) зооспорангия;
- 10.2. – половой процесс *Saprolegnia*: оогоний (4) с яйцеклетками (5) внутри; уна anterидиальной ветви (6) антеридий (7) с оплодотворяющим отростком (8);
- 10.3. – половое спороношение *Achlya prolifera*: оогоний (4) на оогонииальной ножке (3), ооспоры (5), антеридиальная ветвь (6), антеридий (7);
- 10.4. – половое спороношение *Aphanomyces cladogamus*: оогоний (4), ооспора (5), антеридиальная ветвь (6), антеридий (7).

различиями зооспор обеих стадий. Например, зооспоры сапролегнии, выходящие из зооспорангия, имеют грушевидную форму и 2 жгутика на переднем конце. После примерно получаса плавания они останавливаются, покрываются оболочкой и переходят в состояние покоя. Затем из этой оболочки выходит зооспора почковидной формы со жгутиками, прикреплёнными сбоку. У этих зооспор период плавания может быть более длительный. Зооспоры двигаются по градиенту веществ, которые исходят из субстрата, подходящего для питания гриба. Добираясь до подходящего субстрата, зооспоры оседают на него, втягивают жгутики, одеваются оболочкой и прорастают гифой мицелия, которая внедряется в субстрат. В пустую оболочку старого зооспорангия может затем вращать снизу новый зооспорангий.

При половом процессе на мицелии формируются оогонии и антеридии. В оогонии формируется несколько круглых яйцеклеток. Антеридий представляет собой конечную клетку тонкой антеридиальной ветви. Он плотно прикладывается к обложке оогония, в которой имеются более тонкие места – поры, и пускает внутрь оогония через поры оплодотворяющие отростки. При этом антеридий может оплодотворить несколько яйцеклеток, пререливая в каждую некоторое количество содержимого с одним ядром. У сапролегнии есть как гомоталлические виды, так и гетероталлические. У гомоталлических – половой процесс происходит между оогониями и антеридиями, образовавшимися на одном и том же мицелии. У гетероталлических – между гаметангиями, образовавшимися на разных талломах.

В порядок сапролегниевые входит род *Aphanomyces*, виды которого паразитируют на корнях высших растений, на ракообразных и водорослях. Например, *Aphanomyces cochlioides* – один из возбудителей корнееда сахарной свёклы. Это факультативный паразит, обитающий в почве. Он заражает преимущественно ослабленные всходы сахарной свёклы. Заражение обычно начинается в надземной части подсемядольного колена, а затем иногда охватывает черешки и семядоли. Развитию болезни способствуют высокая влажность (около 80%) и температура 20-25°C. Пораженная ткань сначала приобретает водянистую серо-зеленую окраску, затем утончается, в ней образуется перетяжка тёмно-бурого или чёрного цвета. Растения теряют тургор и погибают.

Порядок *Peronosporales*

Представители этого порядка имеют хорошо развитый неклочный мицелий, на котором у большинства видов образуются обособленные зооспорангиеносцы. По мнению большинства учёных, эволюция внутри порядка *Peronosporales* связана с постепенным переходом от подвижных зооспор, приспособленных к передвижению в воде, к неподвижным конидиям, предназначенным для сухопутного расселения, а также от сапротрофного питания к паразитизму. У грибов этого порядка чётко прослеживаются две тенденции эволюционного развития:

- 1) Постепенная замена у некоторых из них зооспор на конидии;
- 2) Совершенствование их как паразитов и переход, в конечном счёте, к облигатному паразитизму.

По характеру развития пероноспорные грибы – эфемеры. Они требуют короткого времени для образования спороношения и затем относительно быстро отмирают. Но при помощи своих спор, попавших на подходящие субстраты, развиваются заново – и так многократно в течение вегетационного периода. Мицелий пероноспорных грибов в начале развития несептированный, но впоследствии образует перегородки. Перегородки чаще всего возникают при отделении старых участков гиф от нарастающих новых и при вычлениении органов спороношения. Помимо однолетнего мицелия у пероноспорных грибов имеется мицелий многолетний, способный сохраняться в латентном состоянии внутри некоторых органов растений (например, в луковицах, семенах).

У большинства пероноспорных грибов в оогонии после оплодотворения возникает лишь одна ооспора. Ооспоры обычно не менее года пребывают в состоянии покоя и выходят из него только после полного разложения субстрата, внутри которого они сформировались.

В порядке *Peronosporales* выделяют ряд семейств:

- 1) *Pythiaceae* (питиевые);
- 2) *Phytophthoraceae* (фитофторовые);
- 3) *Peronosporaceae* (пероноспоровые);
- 4) *Albuginaceae* (альбуговые).

Семейство питиевые (*Pythiaceae*) занимает промежуточное положение между водными сапротрофами из порядка сапролегниевых и высокоспециализированными паразитами из семейства пероноспорных. Большинство питиевых грибов – сапротрофы, а часть – факультативные паразиты, способные нападать на ослабленные

растения. Питиевые грибы широко распространены в почвах, встречаются в морской и пресной воде.

Наиболее часто отмечались грибы рода *Pythium*, их находили на многих видах растений, в почве и воде во всех частях света и во многих районах России. Они могут поселяться на корнях сеянцев многих высших растений и вызывает утоньшение и почернение основания стеблей и гибель растений, эта болезнь называется “чёрная ножка” или “корнеед”. В России *Pythium* особенно вредит сахарной свёкле, описан в качестве фитопатогена на кукурузе, разных видах сорго, на просе, горохе, фасоли, бобах, люпине, клевере, конопле, горчице, табаке, томатах, стручковом перце, салате, огурцах, дыне, арбузе и других растениях. Как правило, в качестве возбудителя болезней растений называют вид *P. debaryanum*. Однако при внимательном анализе описания и рисунков, характеризующих вид, специалисты (Пыстина, 1998; Plaats-Niterink, 1981) установили, что автор вида имел дело не с чистой культурой, а с комплексом *P. intermedium* и какого-то другого гриба, идентифицировать который не удалось. Под названием *P. debaryanum* были опубликованы многие ошибочные определения *P. ultimum*, *P. irregulare*, *P. dissotocum* и особенно часто - *P. sylvaticum*. Поэтому сейчас вид *P. debaryanum* признаётся не всеми миклогами. Однако фитопатологи-практики это название используют, оно упоминается во многих учебниках фитопатологии.

Семейство фитофторовые многие систематики объединяют с семейством питиевые, поскольку у питиевых и фитофторовых грибов очень схожи морфология и жизненные циклы. Но у питиевых зооспорангиеносцы всегда похожи по строению на гифы, а у фитофторовых, в отличие от питиевых, зооспорангиеносцы изменчивы по форме. Если зооспорангиеносцы фитофторового гриба образуются, например, на корнях или клубнях растения – то они неотличимы от гиф; а если они образуются на листьях – то имеют характерное симподиальное ветвление, заметно отличаясь от гиф вегетативного мицелия. Зооспорангии по форме бывают лимоновидные, шаровидные, яйцевидные. Созревшие зооспорангии опадают и либо прорастают гифой, либо из них выходят зооспоры.

Половые органы представлены цилиндрическим многоядерным антеридием и шаровидным оогонием с яйцеклеткой, которые располагаются на одной или на разных гифах мицелия. Взаимное расположение оогония и антеридия у разных видов фитофторы бывает двух типов. У одних видов (например, у *P. cactorum*, *P. citricola*,

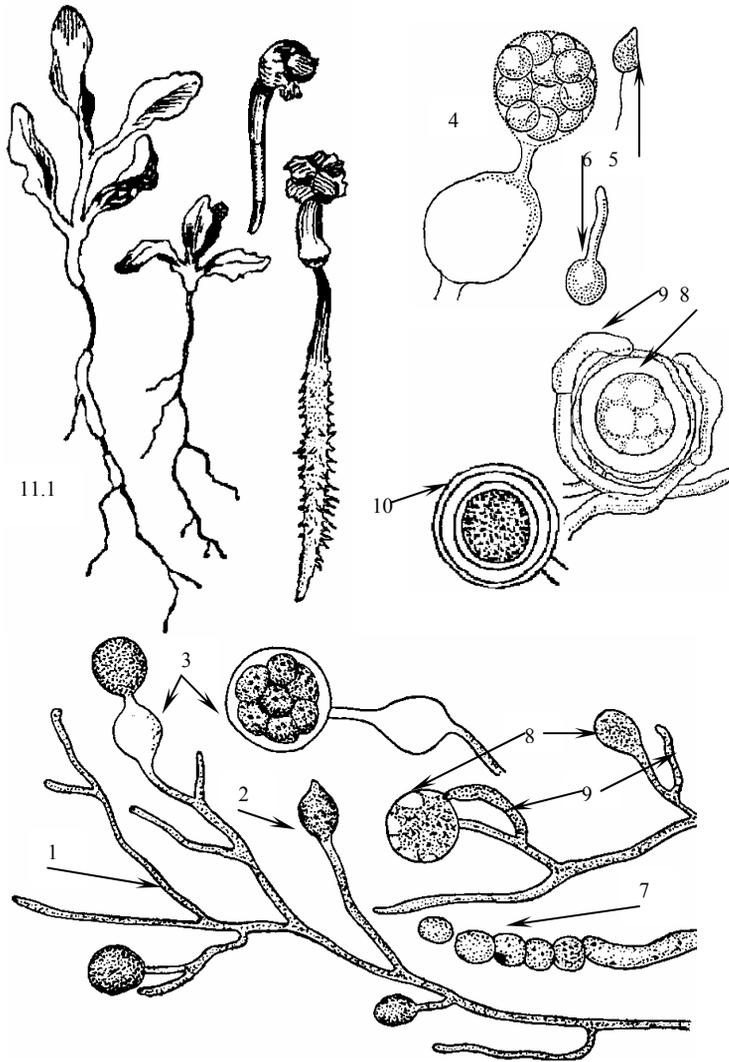


Рис. 11. *Pythium debarianum*.

11.1. – поражение проростков и всходов сахарной свёклы корневой гнилью;

11.2. – этапы жизненного цикла *Pythium debarianum*:

1 – мицелий; 2 – молодой зооспорангий; 3 – зрелый зооспорангий; 4 – выход зооспор из зооспорангия в пузырь; 5 – зооспора; 6 – прорастающая зооспора; 7 – оидии; 8 – оогоний; 9 – антеридий; 10 – ооспора.

P. megasperma) антеридии тесно прилегают боком к оогонию, такие антеридии называются *парагинными*. У других видов (например, *P. infestans*, *P. capsici*, *P. drechsleri*) антеридии окружают оогоний у основания, они носят название *амфигинных*. Хотя мужские и женские половые органы – антеридии и оогонии – обычно формируются на одном и том же мицелии, всё же половой процесс не всегда может происходить между антеридием и оогонием, образовавшимися рядом, на одном мицелии. У одних видов возможно слияние гаметангиев, образовавшихся на одном мицелии, такие виды называют *гомоталличными*. У других видов – *гетероталличных* – половой процесс происходит только между оогонием и антеридием, образовавшимися на разных мицелиях. Оплодотворение происходит в результате внедрения антеридия в оогоний. После оплодотворения образуются покоящиеся зиготы – *ооспоры*, способные длительно сохраняться в почве и растительных остатках. После периода покоя ооспоры прорастают ростком, на конце которого образуется зооспорангий, либо типичный – симподиально ветвящийся – спорангионосец. Среди фитопфоровых грибов есть как сапротрофные виды, способные при благоприятных условиях переходить к паразитизму, так и паразитные виды с узкой специализацией. Всего насчитывается около 70 видов рода *Phytophthora*. Наиболее известен из них – гриб *Phytophthora infestans*, поражающий картофель, томаты и некоторые другие паслёновые. Мицелий *Phytophthora infestans* распространяется по межклетникам листьев картофеля, в клетки проникают гаустории гриба. Питаясь тканями листа, гриб вызывает образование тёмных пятен, которые во влажную погоду чернеют и загнивают. При сильном поражении – отмирает весь лист. На зараженных клубнях гриб образует свинцово-серые пятна, под которыми ткань буреет, но не размягчается. Во влажную погоду на мицелии образуются спорангионосцы, которые высвываются наружу через устьица, образуя с нижней стороны листьев белый налёт вокруг пятен. На концах спорангионосцев формируются лимонovidные спорангии, которые отрываются и разносятся ветром или каплями дождя. Попадая в каплю воды на поверхности листа картофеля, спорангии прорастают 6-8 зооспорами, которые после периода движения округляются, покрываются оболочкой и прорастают ростковой трубкой. Росток через устьице проникает в ткань листа. При благоприятных условиях время от заражения до нового спороношения составляет всего 3-4 суток. Таким образом, за счёт бесполого размножения фитопфоров может распространяться очень быстро. Кроме бесполого

размножения, у *Phytophthora infestans* возможен половой процесс, в результате которого образуются ооспоры, способные длительно сохраняться в почве и растительных остатках. Половой процесс у *Phytophthora infestans* протекает так: женская ветвь гифы прорастает через мужской гаметангий (антеридий) и формирует над ним оогоний. Внутри оогония плазма дифференцируется на центральную *оосферу* (всегда одноядерную) и постенную *периплазму* с многочисленными ядрами, которые по мере созревания оогония постепенно дегенерируют. Ядро *оосферы* делится, и одно из двух дочерних ядер отмирает. Затем происходит плазмогамия и кариогамия (слияние ядер). После этого оосфера окружается стенкой (*эндоспорием*), которая сверху покрывается внешней оболочкой, образующейся из периплазмы (т. н. эписпорий). После периода покоя диплоидная ооспора при благоприятных условиях прорастает. Через ножку оогония выходит проростковая гифа, которая образует первичный спорангий. *Phytophthora infestans* – гетероталлический вид с амфигинными антеридиями. Для того чтобы у *P. infestans* образовались ооспоры, необходим контакт двух типов мицелия. Иначе говоря, должны встретиться и провзаимодействовать мицелии двух разных типов спаривания, которые условно назвали – А1 и А2. Множество исследований, проведенных в последние 20 лет, показали, что в разных странах соотношение штаммов разных типов спаривания неодинаково. Штаммы типа А2 в большинстве стран встречаются реже, чем типа А1, только в Мексике – на родине картофеля (и *P. infestans* тоже) типы А1 и А2 встречаются одинаково часто. Следовательно, и вероятность образования ооспор – различна. Например, в России штаммы типа А2 до недавнего времени встречались редко. Но в последнее время участились случаи обнаружения штаммов типа А2 и даже ооспор на больных фитофторозом картофеле и томатах. Это заставляет пересматривать меры борьбы с фитофторозом, поскольку ооспоры могут длительно сохраняться в почве и служить источником инфекции.

Семейство пероноспоровые (*Peronosporaceae*) – самое крупное в порядке пероноспоровые (около 250 видов), оно объединяет облигатных паразитов наземных растений. Болезнь, вызываемую грибами этого семейства, называют ложной мучнистой росой. Мицелий этих грибов всегда развивается внутри тканей растения – эндогенно, распространяясь по межклетникам. В клетки проникают гаустории, которые обычно имеют шаровидную или ветвистую форму. Мицелий может быть однолетним и многолетним. Многолетний мицелий

сохраняется в луковичах – например, у паразитирующего на луке вида *Peronospora destructor*, – в корневищах или корневой шейке, а весной переходит в побеги растения. После разрастания мицелия в тканях растения на нём образуются клубки извилистых гиф, от которых на поверхность листа через устьица отходят конидиеносцы. Конидиеносцы имеют характерное строение, различное для каждого рода пероноспорных, однако форма и размеры конидиеносцев и их ветвей сильно варьируют в зависимости от влажности – в сухих условиях они мельче в 2-3 раза, чем в увлажнённых местах. На конечных ветвях конидиеносцев образуются одиночные одноклеточные конидии разной формы – шаровидные, эллипсоидальные, яйцевидные, лимоновидные, с вершинным бугорком. Интенсивность освобождения конидий зависит от влажности, температуры воздуха и степени освещения. Эти факторы вызывают резкие изменения тургора в конидиеносцах, что приводит их в движение. Конидиеносцы начинают вращаться вокруг своей оси, сбрасывая с ветвей созревшие споры, которые подхватываются воздушными потоками и переносятся на большие расстояния. Предполагается, что торзионное движение конидиеносцев происходит благодаря особой спиральной структуре их клеточных стенок и наличию в их составе целлюлозы.

Прорастание конидий у пероноспорных происходит только в присутствии капельножидкой влаги. Но требования к погруженности в воду у них разные. У части пероноспорных грибов (*Sclerospora*, *Plasmopara*, *Peronosplasmopara*) конидии (точнее говоря, зооспорангии) прорастают, только если они погружены в воду. В этом случае из них выходят и свободно плавают в воде зооспоры. Для других (*Bremia*, *Peronospora*), у которых конидии прорастают мицелиальным ростком, погружение в воду нежелательно (т.к. конидии этого типа требовательны к кислороду), вода здесь нужна только для увлажнения и набухания стенок споры. При прорастании конидии зооспорами, они либо сразу выходят из вершинного бугорка конидии, либо при выходе из конидии образуется протоплазматический шарик, состоящий из зооспор, окружённых тонкой бесцветной оболочкой. Через некоторое время зооспоры расплываются в разные стороны. Зооспоры почковидной или яйцевидной формы, с двумя боковыми жгутиками. Попав в подходящие для развития условия, зооспора отбрасывает жгутики и прорастает ростковой трубкой, которая внедряется в ткань растения и даёт начало мицелию. При благоприятных условиях (это повышенная влажность и умеренная температура) от заражения до начала бесполого

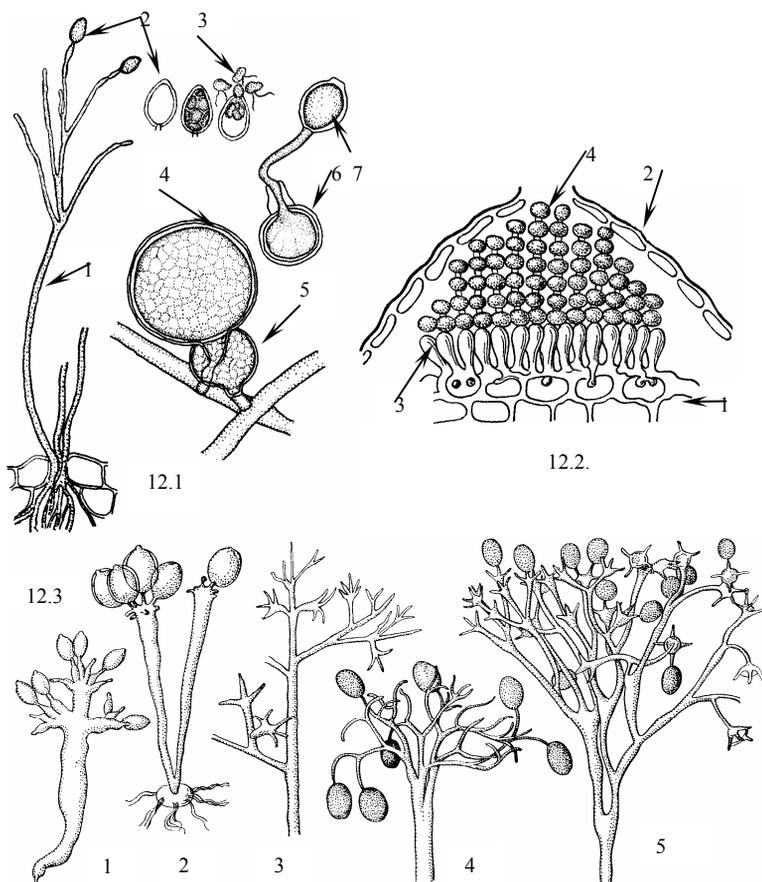


Рис. 12. Оомицеты из порядка *Peronosorales*.

12.1. - этапы жизненного цикла *Phytophthora infestans*:

из устьица листа картофеля пучком выходят зооспорангиеносцы (1) с зооспорангиями (2); выход зооспор (3) из зооспорангия (2); оогоний (4), ножка которого проросла через антеридий (5); прорастающая ооспора (6) с развивающимся зооспорангием (7).

12.2. - спороношение *Cystopus (Albugo)* в тканях поражённого растения: между эпидермисом (1) и кутикулой (2) растения-хозяина на клетках-спорангиеносцах (3) развиваются цепочки зооспорангиев (4) *Cystopus*;

12.3. - Зооспорангиеносцы пероноспорных грибов:

1 - *Sclerospora*, 2 - *Basidiophora*, 3 - *Plasmopara*, 4 - *Peronospora*, 5 - *Bremia*.

спороношения у большинства ложно-мучнисторосяных грибов проходит от 6 до 10 дней. Половое спороношение пероноспорных грибов связано с наступлением жаркого летнего периода, а осенью – с похолоданием. При этом на концах боковых ветвей мицелия образуются шаровидные вздутия, отделяющиеся перегородками – оогонии (женские половые органы). Их содержимое состоит из цитоплазмы и многочисленных (20-30) ядер. Рядом с оогониями на тех же или рядом расположенных ветвях образуются булавовидные или цилиндрические выросты, отделяющиеся перегородкой – антеридии, содержащие по 4-5 ядер. При созревании в половых органах происходят изменения. Внутри оогония протоплазма разделяется на центральную вакуолизованную ооплазму и периферическую густую плотную периплазму. Все ядра оогония одновременно делятся, их число иногда доходит до 60. Одно из этих ядер располагается в центре ооплазмы, остальные переходят в периплазму. Периплазма служит для питания яйцеклетки. В антеридии никаких обособлений протоплазмы не происходит. Ядра делятся один раз, и зрелый антеридий содержит 8-10 ядер, однако в оплодотворении яйцеклетки участвует только одно ядро. Содержимое зрелого антеридия мелкозернистое, бесцветное или желтоватое. По форме антеридии бывают чаще двух типов: 1) с яйцевидным основанием и длинным цилиндрическим хоботком со слегка расширенной головкой или с крючковидным выростом; 2) с округлым расширенным основанием, булавовидные или ланцетовидные. При половом процессе антеридий своей верхней частью плотно прилегает к основанию оогония и выпускает трубчатый отросток – поллинодий, который проникает в оосферу. По этому отростку одно из ядер антеридия переходит в оосферу и располагается рядом с женским ядром. После оплодотворения дифференцируется ооспора. Зрелая ооспора обычно двуядерная, она снабжена двумя оболочками, образующимися из периплазмы – внутренней тонкой бесцветной и наружной толстой темноокрашенной (перинием). Слияние ядер в ооспоре происходит после длительного периода покоя. Перед прорастанием ооспоры её диплоидное ядро редуционно делится, затем полученные ядра многократно делятся. Ооспора у пероноспорных прорастает либо ростком мицелия, либо конидиеносцем, либо зооспорами. Конидиеносцы, проросшие непосредственно из ооспоры, короче обычных и часто уродливые, неправильно разветвлённые.

Для разграничения родов и видов семейства *Peronosporaceae* используют особенности строения ооспор, конидиеносцев и способа прорастания конидий.

Семейство представлено пятью родами: *Basidiophora*, *Sclerospora*, *Plasmopara*, *Peronospora*, *Bremia*. Наиболее примитивный в этом семействе род *Sclerospora*, а наиболее совершенный – *Peronospora*. Зооспорангиеносцы у грибов семейства пероноспоры резко отличаются от вегетативных гиф по внешнему виду, они имеют характерное дихотомическое или моноподиальное ветвление. Они выходят на поверхность растения пучками из устьиц, поэтому на пораженных листьях концентрируются на нижней стороне листа, образуя заметный невооружённым глазом налёт. Размеры и цвет пятен и налёта спороношения изменяются в течение болезни, они обычно зависят от состояния растения-хозяина. В начале поражения пятна обычно мелкие, но при дальнейшем развитии болезни они постепенно разрастаются и вызывают пожелтение и позже побурение листьев и других органов растения. Образование налета спороношения у одного и того же вида гриба зависит от влажности, температуры и физиологического состояния растения. Если поражение слабое – налёт рассеянный, расположенный снизу листа. При сильном поражении образуется войлочный налёт, переходящий на верхнюю сторону листа

Рассмотрим подробнее наиболее вредоносные фитопатогенные грибы из этого семейства.

Род *Basidiophora* встречается наиболее редко. Характерные для рода спороносцы не разветвлены, на вершине булабовидно вздуты и по форме напоминают базидии гименомицетов. Род представлен только двумя видами – *B. entospora* и *B. kellermanii*, которые паразитируют на сложноцветных растениях. Первый поражает прикорневые листья мелколестника, золотарник и астры, а второй – цикламену. Споры базидиофоры являются типичными зооспорангиями, в воде они прорастают с образованием зооспор, которые выходят наружу через вершинный сосочек зооспорангия. Одновременно с бесполом спороношением у базидиофоры внутри тканей растения закладываются оогонии и антеридии, а затем формируются желтоватые ооспоры с толстой, многослойной складчатой оболочкой.

Род *Sclerospora* распространён более широко и включает около 20 видов, паразитирующих на злаковых. Склероспора поражает такие важные культуры, как пшеница, рожь, ячмень, кукуруза, сорго, просо и сахарный тростник. Спорангиеносцы (конидиеносцы)

склероспоры короткие, толстые у основания и к вершине постепенно суживающиеся, у них беспорядочно расположенные толстые ветви с вилкообразными разветвлениями на концах, несущие одиночные споры без сосочка. У многих видов склероспоры бесполое спороношение не развивается, преимущественное значение у них имеет половая стадия. Ооспоры гриба образуются внутри тканей хозяина в таком количестве, что заметны невооружённым глазом. Наиболее известен вид *ScL. graminicola*, паразитирующий на просе, сорго и щетиннике. На листьях проса этот гриб вызывает матовый беловатый нестирающийся налёт, не изменяя общего облика растения. В то же время на могоаре гриб развивается очень быстро, заполняя все органы растения ооспорами. Пораженные участки листьев высыхают и вываливаются, от листьев остаются мочаловидные пучки. При этом ооспоры высыпаются в виде золотистой пыли. Растения становятся кустистыми, образуют многочисленные пасынки и бесплодные метёлки. На ржи (*Secale cereale*) паразитирует *ScL. secalina*, на кукурузе – *ScL. maidis*, *ScL. macrospora* поражает хлебные и кормовые злаки.

Род *Plasmopara* содержит несколько десятков видов, паразитирующих на цветковых растениях разных семейств. Для рода характерно, что зооспорангиеносцы имеют моноподиальное ветвление, их ветви отходят от оси почти под прямым углом, на вершинах ветвей – по 3-4 небольших отроча, несущих овальные или бочонковидные споры с ножкой и сосочком на вершине. Споры прорастают с образованием зооспор.

Большой ущерб сельскому хозяйству приносит гриб *Plasmopara viticola*, вызывающий болезнь винограда, известную под названием "милдью". Этот гриб появился в Европе в 19 веке, его завезли из Северной Америки. Также из Северной Америки был завезён в 20 веке гриб *Plasmopara helianthi*, паразитирующий на подсолнечнике. Развиваясь на растении, гриб поселяется в точке роста и так воздействует на ростовые процессы, что растение остаётся карликовым, корзинка теряет свойство гелиотропизма, тесно прижата к стеблю и несёт пустые или щуплые семена. Внутри вида *Plasmopara helianthi* выявлены специализированные формы, приуроченные к разным видам подсолнечника.

Род *Peronospora* – самый крупный в семействе, он объединяет около 300 видов, поражающих только травянистые растения из многих семейств. Конидиеносцы грибов рода *Peronospora* ветвятся дихотомически, конечные ветви раздвоены под прямым или острым

углом, заострены на вершине и несут одиночные овальные споры без сосочка и ножки. Внутри тканей растения образует желтовато-коричневые ооспоры. Род *Peronospora* содержит два подрода, различающихся по характеру прорастания спор бесполого размножения. Подрод *Pseudoperonospora* включает виды, у которых споры являются настоящими спорангиями и прорастают с образованием зооспор.

Подрод *Euperonospora* морфологически не отличается от первого, но споры у него дают при прорастании мицелиальные ростки, выходящие наружу непосредственно через оболочку споры в любой части её поверхности. Зооспоры у этого гриба не образуются, а конидии, похожие по форме на зооспорангии *Plasmopara*, всегда прорастают гифой.

К этому подроду относятся такие важные паразиты культурных растений, как *P. tabacina* – возбудитель пероноспороза табака и махорки; *P. shachtii*, паразитирующий на свекле; *P. destructor*, поражающий репчатый лук.

У грибов подрода *Pseudoperonospora* (*Peronoplasmopara*) – спорангиеносцы дихотомически разветвлённые, симметричные, зооспорангии прорастают зооспорами. В сельском хозяйстве существенно вредит *Pseudoperonospora cubensis* – возбудитель ложной мучнистой росы огурца.

Род *Bremia* (бремия) по особенностям спороношения и образу жизни считается одним из наиболее эволюционно развитых и полностью наземным. Грибам рода *Bremia* свойственно также паразитирование на растениях наиболее высокоорганизованного семейства (сложноцветных) и наличие рас, приуроченных к растениям только одного рода или вида растения-хозяина. Отличительный признак рода *Bremia* – древовидно разветвлённые конидиеносцы с дважды и трижды дихотомически ветвящимися ветвями, конечные ветви спорангиеносцев расширены ладонеобразно, на кончиках ветвей – по 2-8 зубцов (отрогов) с тупыми концами. На каждом отроге образуется по одной конидии. Конидии шаровидные, прорастают гифой, причём гифа может внедряться в растение непосредственно через эпидермис. Из видов бремии наиболее распространён и вредоносен возбудитель ложной мучнистой росы сложноцветных – *Bremia lactucae*. В составе этого вида есть множество специализированных форм, поражающих свыше 125 видов диких растений, а также виды салата.

Семейство *Albuginaceae* (*Cystopaceae*) – альбуговые или цистоповые – включает облигатных паразитов высших растений и отличается от других семейств порядка пероноспоровых строением органов спороношения и характером паразитизма на растениях. В этом семействе известен только один род – *Albugo* (*Cystopus*). Грибы этого рода вызывают у растений болезнь, называемую "белой ржавчиной" или "белью". Больные растения деформируются, у них искривляются стебли, листья, части цветков, поражённые органы часто вздуваются, а на поверхности поражённых тканей образуются пустулы с высыпающей споровой массой. Мицелий цистоповых грибов – толстый, неклеточный, он пронизывает все органы и ткани растения-хозяина, разрастаясь в межклетниках. Питаются цистоповые грибы с помощью коротких пузыревидно-вздутых гаусторий, которые проникают внутрь растительных клеток. После того, как мицелий обильно распространится внутри тканей, он переходит от вегетативного роста к размножению. Беспольные споры образуются не на поверхности растения, как у других пероноспоровых, а между эпидермисом и кутикулой. В процессе спороношения гриб образует плотные слои бесцветных толстых булавовидных клеток (спорангиеносцев), которые упираются своими вершинами в кутикулу и отрывают её от эпидермиса. На концах спорангиеносцев цепочкой развиваются округлые бесцветные зооспорангии. Под давлением образующихся зооспорангиев альбуго кутикула поражённого органа растения разрывается, и зооспорангии выходят наружу в виде белой порошистой массы. Попадая в каплю воды, они прорастают, образуя по 4-12 зооспор, которые выходят из зооспорангия и заражают новые растения. После бесполого спороношения на том же мицелии формируются половые органы гриба – шаровидные оогонии и булавовидные антеридии. В каждой оогонии образуется по одной ооспоре. Ооспора зимует и при благоприятных условиях прорастает с образованием зооспор или толстой ростковой трубки с вздутием на вершине, в котором формируется 40-60 зооспор, либо ооспора прорастает мицелием. Известно около 10 видов цистоповых грибов. Самый распространенный вид – *Cystopus candidus* (*Albugo candida*) – паразитирует на крестоцветных. Он способен поражать около 240 видов растений, паразитируя как на дикорастущих, так и на культивируемых растениях (например, брюква, горчица, разные виды капусты, рапс). Гриб встречается на всех континентах и в самых разнообразных климатических условиях. В пределах вида

описаны морфологические разновидности и ряд специализированных форм, приуроченных к разным видам растений.

Отдел *Eumycota*

Характерные черты отдела – это отсутствие жгутиковых стадий в жизненном цикле у большинства видов, клеточная стенка состоит из хитина и различных углеводов, в числе которых: хитозан, β -глюканы, маннан и следовые количества целлюлозы. В некоторых системах отдел подразделяют на два подотдела – *Opisthomycotina* (с подвижными стадиями) и *Amastigomycotina* (без подвижных стадий). Подотдел *Opisthomycotina* включает один класс – *Chytridiomycetes*, в подотделе *Amastigomycotina* объединены классы: *Trichomycetes*, *Zygomycetes*, *Ascomycetes*, *Basidiomycetes*, *Deuteromycetes*.

Класс *Trichomycetes* объединяет грибы с неизвестными филогенетическими связями, обитающие в кишечнике, желудке или на хитиновом покрове членистоногих. Среди трихомицетов есть примитивные виды с неветвящимся несептированным талломом, есть и виды с ветвящимся многоклеточным мицелием. Бесполое размножение у них осуществляется конидиями, а в ходе полового процесса образуется толстостенная покоящаяся зигота. У некоторых трихомицетов в спорангиях вместо спор образуются клетки, способные передвигаться как амёбы.

Класс *Zygomycetes*

Класс объединяет около 500 видов грибов, у которых отсутствуют жгутиковые стадии, мицелий – ветвистый, неклеточный, многоядерный. Клеточные перегородки у зигомицетов возникают при старении мицелия, при появлении органов спороношения, но у некоторых специализированных паразитов – септы в мицелии присутствуют постоянно. В клеточной стенке зигомицетов содержатся хитин и хитозан. Половой процесс у этих грибов представляет собой слияние недифференцированных на гаметы клеток и называется – *зигогамия*. Бесполое размножение – спорангиоспорами или конидиями. По морфологии класс делится на порядки, которых выделяют от 4 до 8. Основные порядки – *Mucorales*, *Entomophthorales*, *Endogonales*, *Zoopagales*.

Порядок *Mucorales*

Порядок объединяет около 400 видов. Таллом у мукоровых грибов состоит из хорошо развитых ветвистых, неокрашенных гиф.

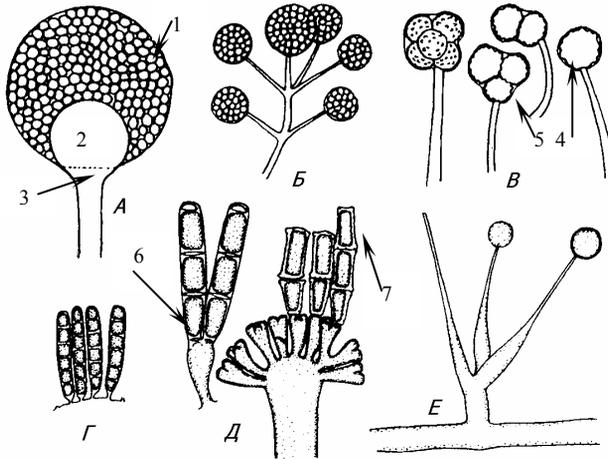


Рис. 13. – формы спорангиев у зигомизетов: А – спорангий с многочисленными спорангиоспорами (1), колонкой (2) и апофизой (3); Б – пучок спорангиев без колонки; В – спорангиолы с одной (4) или несколькими (5) спорами; Г – часть головчато расширенного спорангиеносца с многоспоровыми мероспорангиями; Д – мероспорангий перед отламыванием спор (6) и с отламывающимися спорами (7); Е – односпоровые спорангиолы.

Перегородки в гифах образуются при старении культуры. Особенность таллома – дифференциация его на воздушные и субстратные гифы. В систематике порядка используют признаки строения столонов, ризоидов, хламидоспор и других видоизменений мицелия. Особенно сложны, по сравнению с остальными частями таллома, органы бесполого спороношения – спорангиеносцы. Они представляют собой морфологически дифференцированные боковые ответвления вегетативных гиф. Спорангиеносцы бывают разнообразной формы – нитевидные, цилиндрические, шаровидные, булавовидные; простые или разветвлённые. Возникают они из недифференцированных участков гиф или их видоизменений, в виде почковидного выроста, нарастающего верхушкой. У многих мукоровых грибов спорангиеносцы в период своего роста обладают положительным фототропизмом, т.е. изгибаются в сторону источника света. Это

свойство объясняют тем, что в верхней части спорангиеносца есть утолщение, содержащее пигменты – β -каротин, рибофлавин, фла-
вин. Эти пигменты, поглощая свет определённой длины волны, раз-
дражают клетки кольца, которые начинают увеличиваться в разме-
рах и способствуют повороту спорангия в сторону источника света.
А у гриба из рода *Pilobolus* спорангии даже отбрасываются по на-
правлению к источнику света. Отбрасывание происходит при по-
мощи специального подспорангиального вздутия, которое содержит
пигмент (β -каротин), реагирующий на сине-фиолетовый свет. В мо-
мент отрыва спорангия создаётся давление 5 атмосфер, которое со-
общает спорангию начальную скорость от 4 до 27 м/сек, перенося
его на расстояние до двух метров. Такой способ распространения
играет важную роль в жизненном цикле гриба, поскольку пилобо-
ловые грибы – копротрофы, т.е. они обычно обитают на навозе. Фи-
топатогенов среди них нет. Отброшенные в сторону света споран-
гии попадают на листья растений и приклеиваются к ним. Травояд-
ные животные, питаясь листьями, проглатывают и споры пилоболу-
са, которые после прохождения через пищеварительную систему
животного выходят вместе с навозом наружу, прорастают, и гриб
продолжает своё развитие на навозе. Спорангиеносцы *Pilobolus* вы-
растают из особых клеток – *трофоцит*, которые образуются на
мицелии.

При бесполом размножении споры у муконовых грибов могут
образовываться как экзогенно, так и эндогенно. В зависимости от
способа образования спор и особенностей спороносного аппарата у
муконовых грибов различают спорангиальный (эндогенный) и ко-
нидиальный (экзогенный) типы бесполого спороношения. При экзо-
генном спороношении могут образовываться споры, которые не
высвобождаются из оболочек – стилоспоры, хламидоспоры. При
спорангиальном типе споры образуются в особых споровместили-
щах (спорангиях), которые формируются на верхушке спороносцев
и бывают разного строения: спорангиолы, стилоспорангии, мерос-
порангии.

Спорангиола – это мелкое (около 10-20 мкм в диаметре) шаро-
видное споровместилище в котором споры занимают всю внутрен-
нюю полость. Спорангиолы содержат одну спору, несколько (5-20)
или много (до 50-60) спор.

Стилоспорангий – спорангий, у которого имеется *колонка*.
Колонкой называют стерильную, ограниченную оболочкой часть в
полости спорангия, которая является как бы продолжением

спорангиеносца, вдающимся в полость спорангия. У стилоспорангиев, в отличие от спорангиол, не всё содержимое спорангия превращается в споры; часть цитоплазмы, ограниченная оболочкой колонки, на споры не распадается. Стилоспорангии более крупные (от 20-100 мкм до 1,5 мм в диаметре), обычно шаровидные. Они содержат много спор, от нескольких десятков до нескольких тысяч. Размер и форму колонки используют для разграничения видов мукоровых грибов. Когда спорангий созревает, он лопается или расплывается, освобождая споры. От разрушенной оболочки спорангия остаётся только часть – так называемый *воротничок*.

Мероспорангий – это спорангий цилиндрической формы, расчленяющийся поперечными перегородками (перетяжками) на “цепочку” спор – мероспорангиоспор. Мероспорангии обычно содержат мало спор и сохраняют оболочку. Оболочка спор сростается с оболочкой мероспорангия, созревшие мероспорангии разламываются на споры.

Половой процесс у большинства мукоровых грибов представляет собой гаметангиогамия. При этом происходит слияние (копуляция) двух особых клеток (гаметангиев) одного или разных талломов и образование т.н. зигоспоры. Рассмотрим этот процесс подробнее на примере *Mucor mucedo*. У этого гриба половое размножение происходит только при встрече (+) и (-) мицелиев, эту особенность называют гетероталлизмом или самостерильностью. По границе двух мицелиев образуются их особые боковые ветви – зигифоры, которые растут по направлению друг к другу, пока не соприкоснутся своими концами. В месте контакта они уплощаются и прижимаются друг к другу. Затем в каждом зигифоре с помощью поперечной стенки отделяется многоядерный гаметангий. Стенка между обоими гаметангиями разрушается, их плазмы сливаются, (+) и (-) ядра перемешиваются. Образовавшаяся в результате единая клетка окружается многослойной стенкой и созревает в покоящуюся спору, называемую зигоспорой или зигоспорангием. После длительного периода созревания (до нескольких месяцев) и покоя она прорастает. В это время часть ядер располагаются попарно, а другие дегенерируют. Несколько пар ядер (иногда – одна) сливаются, происходит карiogамия.

Если внутри готовой к прорастанию зигоспоры происходит несколько ядерных слияний, то обычно все ядра зиготы, кроме одного, погибают. Выжившее диплоидное ядро после мейоза даёт 4 гаплоидных ядра, из которых 3 дегенерируют, а четвёртое многократно

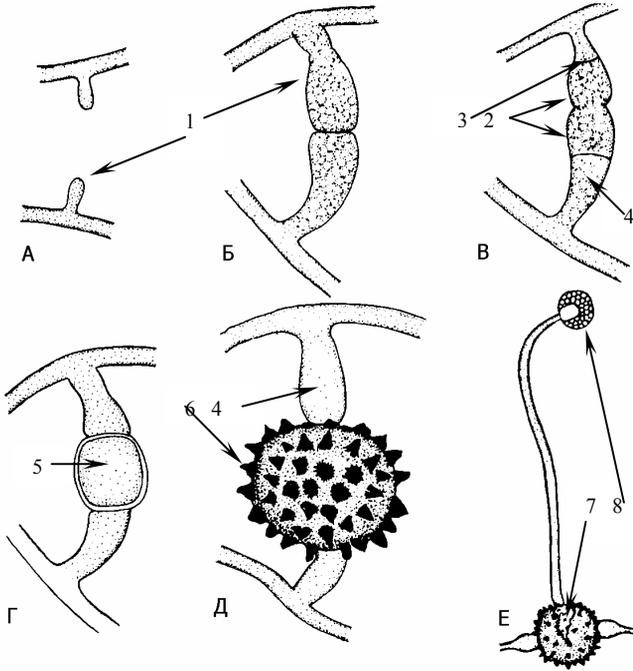


Рис. 14. – развитие зигоспорангия у *Mucor mucedo*: А – на мицелии появляются отростки – зигиферы (1); Б – зигиферы соприкасаются и утолщаются на вершинах; В – сливаются гаметангии (2), отделённые септами (3) от суспензоров (4); Г – возникший из клетки слияния молодой зигоспорангий (5); Д – зрелый зигоспорангий (6) с суспензорами (4); Е – разрывая стенку зигоспорангия, зигоспора (7) прорастает первичным зооспорангием (8).

делится митотически. Все дочерние ядра переходят в проростковую гифу, и затем – в образующийся из неё спорангий (т.н. первичный или проростковый, или зигоспорангий). Все развивающиеся в нём споры – генетически идентичны, т.к. ядра в них происходят от единственного гаплоидного ядра.

Этапы полового процесса регулируются химически. Для формирования зигиферов необходима триспорная кислота. Биосинтез триспорной кислоты происходит в несколько этапов, которые у гетероталлических видов протекают поочередно в (+) и (-) мицелиях, срастающихся друг с другом. Встреча зигиферов также регулируется химически. Сами зигиферы образуют специфические вещества – так называемые *зиготропные приманки*, которые на воздухе

неустойчивы и образуют вокруг зигифоров градиенты концентрации, в которых ориентируются гаметангии, чтобы встретиться своими вершинами.

Образующиеся при половом процессе зигоспору у многих муко-
ровых похожи между собой, незначительно различаясь по особен-
ностям развития подвесков (суспензоров) – участков гиф, отделив-
ших гаметангии. У одних видов суспензоры малозаметны, у других
(например, у *Mortierella*) из суспензоров развиваются покровные
гифы, окружающие зигоспору.

Систематику муко-
ровых грибов строят на основе отличий бес-
полого спороношения. В порядке *Mucorales* выделяют семейства:
Mucoraceae, *Pilobolaceae*, *Thamnidaceae*, *Chaetocladiaceae*,
Choanephoraceae, *Piptocephalidaceae*, *Dimargitaceae*, *Kickxellaceae*,
Mortierellaceae. Имеющие фитопатологическое значение виды есть
только в семействе *Mucoraceae*.

Это семейство объединяет грибы, у которых, в большинстве
случаев, шаровидные спорангии и реже – колбовидные (род саксе-
нея – *Saksenaea*) или сосисковидные (*Echinosporangium*). Освобож-
дение спорангиоспор происходит при разрыве или растворении
оболочки спорангия.

Грибы семейства муко-
ровые в большинстве – сапротрофы, неко-
торые из них – факультативные паразиты, вызывающие головчатую
плесень овощей и заболевания дыхательных путей у птиц, живот-
ных и человека. Это грибы из родов *Mucor*, *Absidia* и *Rhizopus*. Наи-
более вредоносен *Mucor racemosus*, патогенными свойствами обла-
дают также *Mucor pusillus* (муко-
р мелкий), *Absidia ramosa* (абсидия
ветвистая), виды рода *Rhizopus* – *R. cohnii*, *R. oryza* (р. рисовый), *R.*
nigricans, *R. nodosus*. *R. nodosus* вызывает сухую гниль корзинок
подсолнечника, гниль винограда и свеклы при хранении. *R. oryza*
вызывает плесневение зерна риса, *R. nigricans* встречается на плодах
и семенах многих растений, вызывая их плесневение при хранении.

Внешне сапротрофные и паразитические муко-
ровые трудно раз-
личить, но некоторые признаки легко заметны и с помощью лупы.
Для рода *Absidia*, объединяющего 25 видов, характерно то, что спо-
рангиеносец под спорангием имеет утолщение – *анофизу*, споран-
гиеносцы отходят пучком от верхушки дуги *столона*, а нижние
концы этой дуги удерживаются в субстрате с помощью *ризоидов*. У
рода *Rhizopus* тоже есть столоны, но тёмные спорангиеносцы ризо-
пуса растут от шейки ризоида, а не от дуги столона. Как правило,
патогенные муко-
ровые термофильны, хорошо растут при 30-40 °С.

Порядок *Entomophthorales*

Порядок включает 1 семейство, почти все члены которого – паразиты насекомых. Энтомофторовые грибы поражают большое количество видов насекомых из 15 отрядов. Кроме того, некоторые энтомофторовые грибы паразитируют на клещах, пауках, многоножках. Внутри тела насекомого мицелий энтомофторовых грибов распадается на т.н. гифальные тела различного размера, имеющие неправильную форму. Рост гриба продолжается до полного разрушения внутренностей насекомого, в итоге все тело насекомого заполняется гифальными телами. Из-за выделяемых грибом токсинов и нарушения циркуляции крови насекомое погибает. На брюшной стороне погибших насекомых вырастают ризоиды гриба, которыми гриб прикрепляет насекомое к какой-нибудь поверхности. Такое прикрепление насекомых характерно для грибов рода *Entomophthora*, у которых ветвистые конидиеносцы, у ряда других энтомофторовых грибов ризоиды не образуются. Когда насекомое умирает, гриб переходит к спороношению. На умершем насекомом образуются конидиеносцы гриба, которые активно отстреливают конидии на расстояние, в тысячи раз превышающее их размеры. Конидии остаются жизнеспособными недолго – около 72 часов, при отсутствии подходящего субстрата они могут прорасти во вторичную, затем в третичную конидии, пока не попадут на восприимчивого хозяина. У многих энтомофторовых грибов есть покоящиеся споры, которые обеспечивают сохранение вида в неблагоприятных условиях. Покоящиеся споры образуются из гифальных телец половым или бесполом путём. Содержимое спор богато жирами. Споры, возникшие половым путём, называют зигоспорами, а образовавшиеся бесполом путём – азигоспорами. Энтомофторовые грибы в природе способны вызывать спонтанные эпизоотии, резко сокращающие численность вредных видов насекомых. Поэтому их пытаются применять в качестве биологического средства борьбы с вредителями растений. Например, *Entomophthora muscae* паразитирует на мухах (домашней мухе, дрозофилах, капустных мухах), развиваясь во внутренних органах и вызывая их распад. Конидии гриба имеют характерную форму колокола, размером 20-30 × 18-25 мкм, многоядерные, с заострённой вершиной и окружены слизистым веществом. *E. aphidis* паразитирует на гороховой, капустной и свекловичной тле, вызывая их массовую гибель. *E. sphaerosperma* – имеет широкий круг хозяев, паразит капустной белянки, капустной моли,

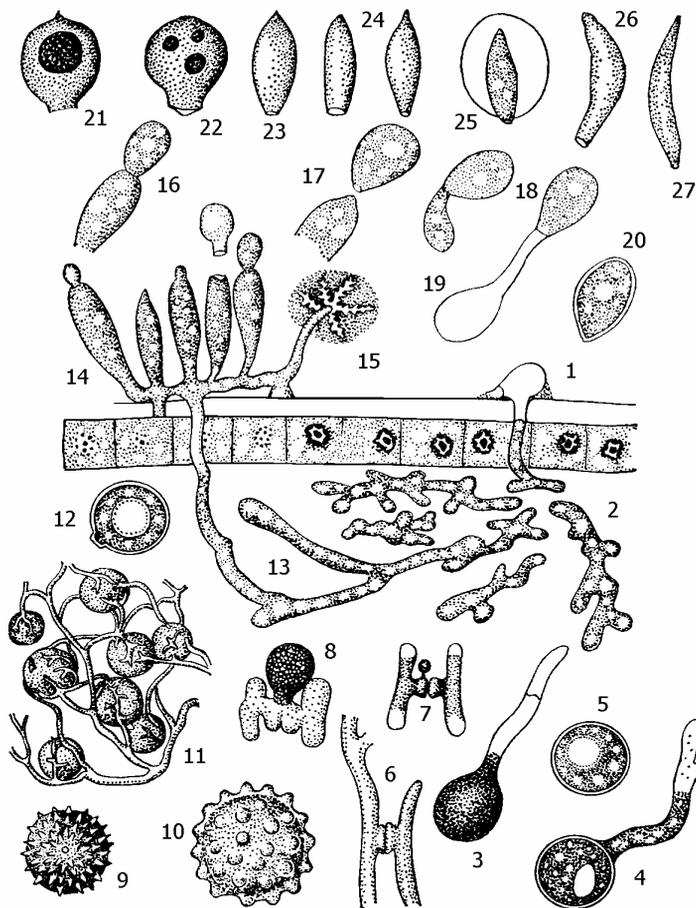


Рис. 15. Цикл развития и морфология энтомофторовых грибов:
 1 - прорастающая конидия; 2 - гифы и гифальные тела; 3, 4, 5 - образование покоящихся азигоспор; 6, 7, 8 - образование зигоспор у *Entomophthora sepulchralis*; 9 - покоящаяся спора (пок. спора) у *Entomophthora echinosperma*; 10 - пок. спора из мухи *Sarcophaga aldrichi*; 11 - пок. споры в сплетении гиф у *E. rhizospora*; 12 - образовавшаяся в культуре пок. спора (из бабочки); 13 - гифы в теле хозяина; 14 - конидиеносцы с образующимися конидиями; 15 - ризоид, прикрепляющий насекомое к субстрату; 16 - конец конидиеносца с конидией; 17 - отбрасывание конидии; 18 - конидиальный росток и образование вторичной конидии (19); 20 - отделившаяся конидия; 21-27 - разные типы конидий.

телей, щелкунов и их личинок. Конидии гриба одноядерные, удлинённо-эллиптические (20×5,5 мкм).

Конидии энтомофторовых грибов бывают разнообразной формы (см. рис.15): с плоским основанием и заострением на дистальном конце (*E. muscae*, рис.15-21); с заострённым сосочком (*E. apiculata*, рис. 15-22); яйцевидной (рис.15-23); веретеновидные (рис.15-24); конидии со слизистым ореолом (у *Zoophthora sepulchralis*, рис.15-25); серповидной (рис.15-26); корневидной (рис.15-27).

Суспензии культур гриба эффективно использовали в борьбе с бахчевыми тлями и паутинными клещами в тепличных условиях.

E. coronata способна вызывать микозы не только у насекомых, но и у животных и даже человека. Многие виды энтомофторовых грибов с целью получения биопрепаратов культивировали на питательных средах, но часто они медленно растут, и наладить массовое производство биопрепаратов из них трудно.

Порядок *Endogonales*

Порядок объединяет грибы, которые образуют особые подземные образования – *спорокарпы*. Это плотные, округлые сплетения гиф величиной от нескольких миллиметров до 2-3 см. Внутри такого сплетения находятся несколько округлых многоспоровых спорангиев, зиготы или хламидоспоры. Главный род порядка – *Endogone* – включает около 30 видов. Некоторые эндогоновые грибы образуют с высшими растениями микоризу. При этом мицелий гриба проникает в клетки корня растения, образуя в них древовидно ветвящиеся гифы (арбускулы) или округлые вздутия (везикулы), такую микоризу называют везикулярно-арбускулярной (сокращенно – ВАМ). При развитии ВАМ-грибов большое значение имеет влажность почвы. При 80% влажности почвы ВАМ-грибы паразитируют на растении и могут привести к его гибели. При 60% влажности – растение не угнетается грибом, налаживаются взаимовыгодные отношения симбиоза. При влажности менее 40 % растение получает преимущество, переваривая гифы гриба и пользуясь минеральными веществами, которые гриб добывает из почвы. По некоторым данным ВАМ-микоризу имеют 90% всех растений. Важнейшие роды ВАМ-грибов – *Glomus* и *Gigaspora*. В ряде стран на основе культуры гриба *Glomus mosseae* промышленным способом выпускаются микробиологические препараты для микоризации культурных растений, внесение таких препаратов в почву позволяет повысить продуктивность растений без использования минеральных удобрений.

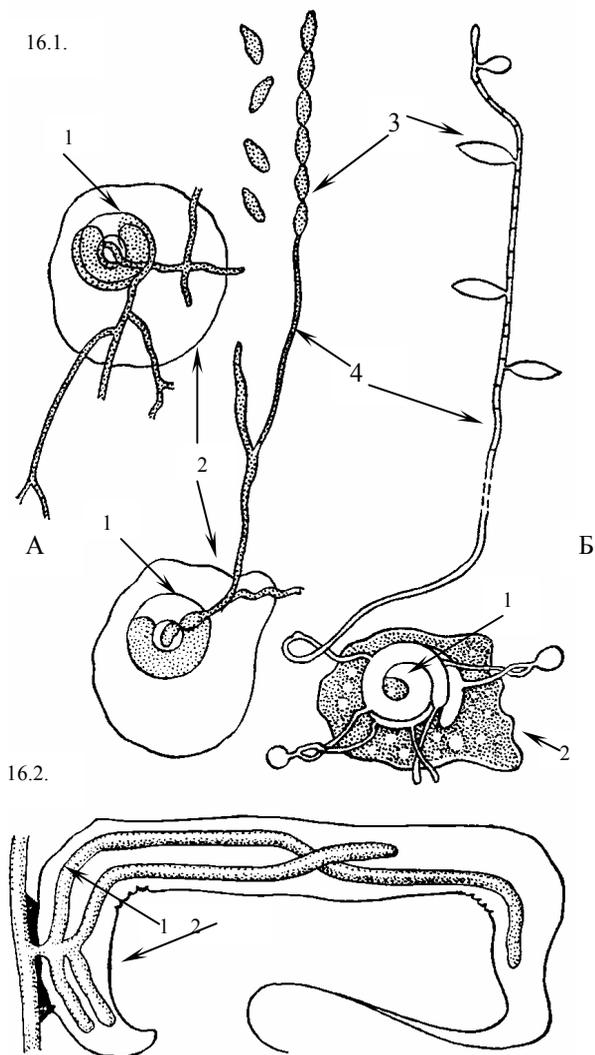


Рис. 16. Зоопаговые грибы (*Zoopagales*):
 16.1. – таллом (1) внутри амёбы (2) и конидии (3) на воздушных гифах (4) у грибов из родов *Cochlonema* (А) и *Endocochlus* (Б);
 16.2. – *Stylopage*: мицелий (1), внедрившийся в нематоду (2).

Порядок *Zoopagales*

Некоторые учёные объединяют его с пор. *Entomophthorales*, но между этими группами грибов есть ряд отличий. Зоопаговые грибы – облигатные паразиты, не встречающиеся в природе в сапротрофном состоянии. Некоторые из них – эктопаразиты – паразитируют на живущих в воде или в почве амёбах, проникая в них своими гаусториями. Другие – эндопаразиты – активно захватывают нематод, личинок насекомых и пронизывают всё тело жертвы мицелием. На амёбах паразитируют, например, грибы родов *Aculopage*, *Endocochlus*, *Bdellospora*. На нематодах – *Stylopage* и *Zoopage*. Особенно часто встречается на нематодах *Stylopage hadra*. Это облигатный хищный гриб с очень нежным клейким несептированным мицелием и одноклеточными конидиями. Мицелий у зоопаговых состоит из тонких (до 2 мкм) многоядерных гиф с клейкой поверхностью. При контакте с животным-хозяином гифа выделяет клейкую жидкость в ещё больших количествах, гифа крепко приклеивается к жертве, а затем мицелий или гаустории гриба проникают в неё. Строение гаустории различно, его используют в качестве диагностического признака при определении вида гриба.

Класс *Ascomycetes*

Аскомицеты – один из самых больших классов грибов, он объединяет около 30 тысяч видов (это около 30% всех грибов). Сумчатые грибы имеют многоклеточный (септированный) мицелий, клеточные стенки мицелия содержат хитин и глюканы. Основным признаком класса – формирование в результате полового процесса сумок – одноклеточных структур, содержащих фиксированное количество аскоспор, обычно 8. Сумки (или *аски*) образуются либо непосредственно из зиготы (у низших аскомицетов), либо на развивающихся из зиготы аскогенных гифах.

Вегетативное тело аскомицетов – разветвлённый гаплоидный мицелий, состоящий из многоядерных или одноядерных клеток. Перегородки (септы) образуются в мицелии аскомицетов упорядоченно, синхронно с делением ядер. В центре септы остаётся пора, через которую передвигается цитоплазма, мигрируют органеллы клетки и ядра. Скорость движения цитоплазмы у разных видов варьирует – от 1-2 до 25-40 см в час. У некоторых аскомицетов мицелий может распадаться на отдельные клетки или почковаться. Некоторые высокоспециализированные паразиты насекомых

(лабульбениевые грибы) не имеют мицелия, а их тело – т. н. *рецептакул* – состоит из настоящей ткани. В цикле развития аскомицетов есть следующие этапы: 1) телеоморфа – это стадия полового размножения (сумки с аскоспорами); 2) анаморфа – стадия бесполого размножения, конидиеносцы с конидиями, которые образуются на гаплоидном мицелии.

У аскомицетов, паразитирующих на растениях, конидиальные спороношения обычно образуются на живом хозяине, а сумчатые – чаще после отмирания растения или его частей, в конце вегетации или после перезимовки.

Типичный для аскомицетов половой процесс – гаметангиогамия. Сущность его состоит в слиянии гаметангиев – специализированных клеток, не дифференцированных на гаметы. По степени сложности строения гаметангиев и особенностям полового процесса аскомицеты условно делят на низшие и высшие. У низших аскомицетов половой процесс сходен с зигогамией у зигомицетов. Гаметангии разного пола морфологически сходны или малоразличимы – это выросты или веточки мицелия. После их слияния сразу происходит кариогамия, и непосредственно из зиготы развивается сумка. Но, в отличие от зигомицетов, в многоядерных гаметангиях сливаются только 2 ядра (множественной кариогамии нет), и зигота не переходит в состояние покоя, а сразу развивается в сумку. Для высших аскомицетов характерны дифференциация и усложнение гаметангиев. У них при половом процессе образуется одноклеточный мужской гаметангий – *антеридий*. Женский гаметангий обычно состоит из двух частей – *аскогона* и *трихогины* (воспринимающей гифы, которая развивается на вершине аскогона). При оплодотворении трихогина приклеивается к расположенному рядом антеридию, затем мужские ядра переходят в аскогон и перемешиваются там с женскими ядрами. Мужские и женские ядра не сливаются сразу, объединяются попарно, образуя дикарионы. Затем из вершины женского гаметангия вырастают многочисленные аскогенные гифы, в которых ядра дикариона синхронно делятся. Аскогенные гифы ветвятся и септируются (разделяются на двухъядерные клетки). На концах аскогенных гиф развиваются сумки. Происходит этот процесс в несколько этапов (см. рис. 17):

1) Конечная клетка аскогенной гифы загибается крючком, ядра дикариона располагаются в месте перегиба и одновременно делятся.

2) Пара ядер разного пола остаётся в месте перегиба крючка, одно ядро переходит в его кончик, а другое – в основание.

3) Затем образуются две перегородки, отделяющие одноядерные конечную и базальную клетки крючка. В результате слияния этих клеток восстанавливается дикарион, и может происходить повторное образование крючка.

4) Средняя двухъядерная клетка крючка развивается в сумку. Она увеличивается в размерах, ядра дикариона сливаются. Образовавшееся диплоидное ядро делится редукционно. После мейоза следует ещё одно – митотическое деление. Образуется 8 гаплоидных ядер, вокруг которых формируются аскоспоры. Аскоспоры образуются по способу так называемого “свободного образования клеток” – часть цитоплазмы сумки обособляется вокруг ядер и одевается оболочкой. Часть цитоплазмы, не использованная на формирование аскоспор, называется *эциплазмой*. К моменту созревания аскоспор в эциплазме происходит превращение гликогена в сахар, тургорное давление в сумке возрастает (у некоторых видов – до 10-13 атмосфер), и аскоспоры с силой выбрасываются.

Образование сумок по способу крючка типично для большинства аскомицетов, но встречаются также и другие способы полового процесса и образования сумок. Помимо гаметангиогамии (о которой речь шла выше) у аскомицетов могут быть другие способы оплодотворения, а именно:

1) Дейтерогамия – способ оплодотворения, при котором на трихогину попадают мужские клетки (фрагменты гиф, конидии или спермации), но специализированного мужского органа нет.

2) Соматогамия, при которой сливаются клетки гиф, аскоспоры, конидии или почкующиеся клетки; ни аскогона, ни антеридия нет.

3) Партеногамия – развитие сумок происходит без предварительного слияния мужской и женской клеток, но внутри аскогона происходит самооплодотворение, антеридия нет.

4) Апомиксис – аскоспоры образуются без слияния ядер, весь жизненный цикл проходит в гаплоидной фазе (как, например, у *Ascobolus equinus*).

Развитие сумки может не только крючком, как было описано выше, но и другими способами:

1) Пряжкой – когда деление клетки в аскогенной гифе сопровождается выпячиванием боковой стенки гифы (т.е. образованием пряжки). Затем одно ядро переходит в это выпячивание (пряжку) и делится – одновременно с оставшимся в клетке. Пряжка загибается назад и снова соединяется с основной гифой. Между дочерними ядрами – как в основной гифе, так и в пряжке – закладывается

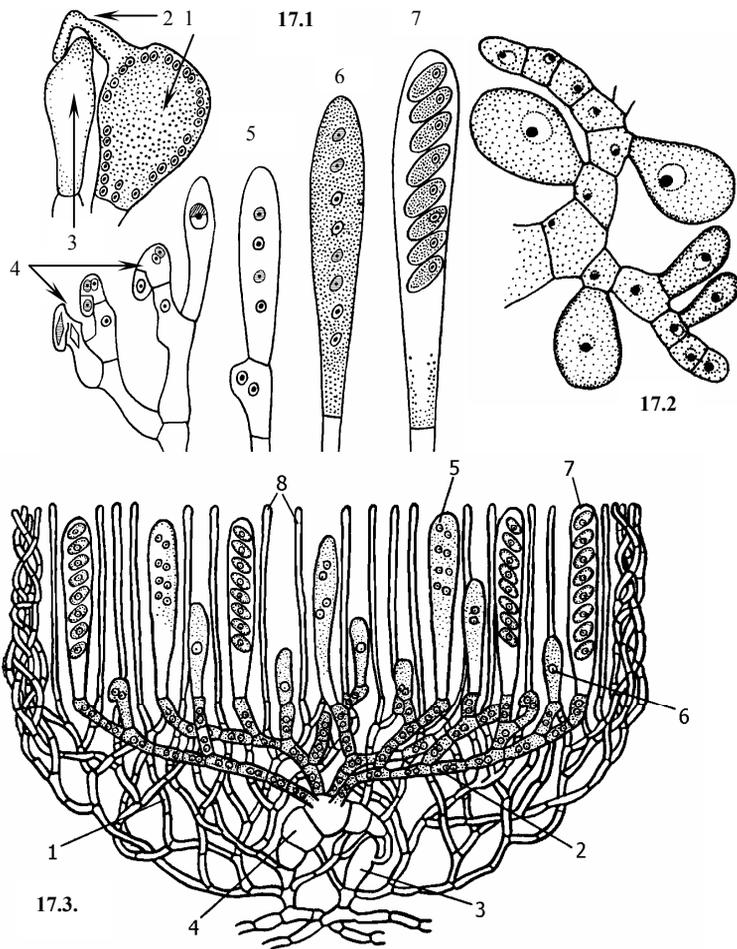


Рис. 17. Половой процесс у аскомицетов:

17.1. – этапы полового процесса: аскогон (1) с трихогиной (2) и антеридий (3); 4 – развитие сумок по способу крючка; 5 – молодая сумка после мейоза; 6 – молодая сумка с 8 гаплоидными ядрами; 7 – зрелая сумка с аскоспорами; 17.2. – образование сумок почкованием у *Thielavia sepedonium*; 17.3. – развитие сумок и плодовых тел у настоящих аскомицетов: 1 – стерильные гифы; 2 – аскогенные гифы; 3 – антеридий; 4 – аскогон; 5 – зачаточная сумка; 6 – формирование аскоспор; 7 – зрелая сумка; 8 – парафизы.

поперечная стенка. В результате получаются две дочерние клетки, каждая занимает половину исходной осевой клетки и половину пряжки. Обе образовавшиеся клетки – двухъядерные. Из апикальной клетки такой аскогенной гифы развивается первая сумка. При этом оба ядра субапикальной клетки переходят в пряжку, которая даёт либо тоже сумку, либо – после серии одновременных делений по тому же, (пряжковому) типу – целые пучки сумок.

3) Цепочкой – аскогенные гифы расчлняются на двухъядерные клетки, которые непосредственно преобразуются в сумки.

4) Почкованием – когда сумка вырастает прямо из аскогенной клетки.

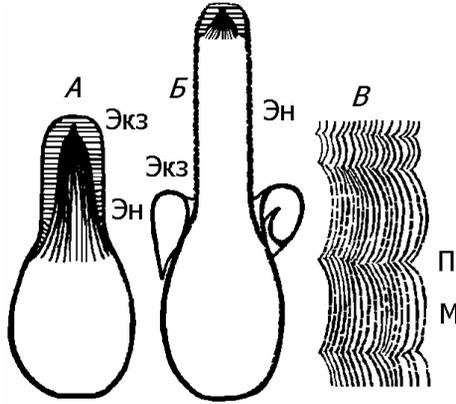
Обычно в сумках по 8 аскоспор, но может быть меньше или больше. Меньшее количество аскоспор образуется, если: 1) было меньше делений ядер; 2) если часть образовавшихся спор дегенерирует; 3) если в каждой аскоспоре по 2 ядра. Больше восьми аскоспор в сумке получается, если: 1) больше было делений ядер; 2) если аскоспоры почкуются (как, например, у *Taphrina*); 3) если образуются двухклеточные споры, которые потом распадаются (например, у гипокрейнных грибов из 8 двухклеточных спор образуется 16 одноклеточных).

Сумки у аскомицетов бывают разного строения – прототуникатные и эдутуникатные. *Прототуникатные* сумки имеют тонкую недифференцированную оболочку, из которой аскоспоры освобождаются пассивно при её разрушении. *Эдутуникатные* сумки – с более плотными оболочками и часто обладают специальными приспособлениями для освобождения аскоспор. Эдутуникатные сумки подразделяют на унитуникатные и битуникатные.

Унитуникатные сумки имеют однослойную оболочку, *битуникатные* – две оболочки: наружная оболочка (*экзоаск*) у них жёсткая, а внутренняя (*эндоаск*) – эластичная. При созревании аскоспор в битуникатной сумке повышается давление, экзоаск разрывается. Через разрыв эндоаск выпячивается наружу, и через его специальное выводное отверстие выбрасываются аскоспоры. Верхушка сумок бывает устроена по-разному. У одних аскомицетов вокруг вершины сумки закладывается бороздка, а примыкающая к бороздке стенка – утолщается. В результате на вершине сумки образуется так называемый *оперкулюм* – “крышечка”, которая при созревании спор открывается и выпускает споры наружу. Такие сумки называют “*оперкулятными*”. У других аскомицетов – *иноперкулятных* – в области вершины сумки, с её внутренней стороны, образуется

Рис. 18. Строение сумок аскомицетов.

18.1. Схема битуникатной сумки: А - зрелая сумка с экзоаском (Эк) и поперечно-полосатым эндоаском (Эн); Б - сумка непосредственно перед выбрасыванием спор. Экзоаск разорван и образовал воротничок вокруг вытянувшегося эндоаска, у которого исчезла поперечная исчерченность.



В - расположение пучков микрофибрилл (М) перед вытягиванием; они загнуты на концах, из-за чего возникают поперечные полосы (П).

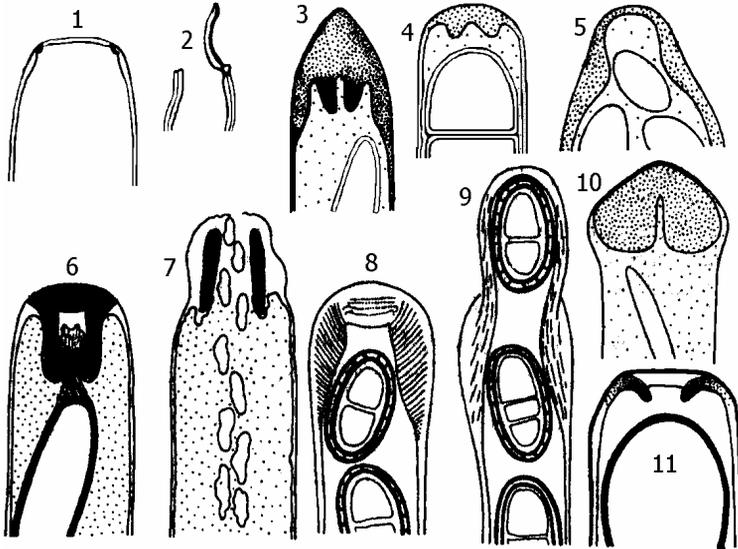


Рис.18.2. Формы унитуникатных сумок: оперкулятная сумка *Iodophanus carneus* - нераскрывшаяся (1) и с открытой крышечкой (2); сумки *Diaporthe eres* (3), *Nectria episphaeria* (4), *Uncinula aceris* (5), *Xylaria longipes* - до высвобождения аскоспор (6) и после него (7); *Physcia stellaris* - до высвобождения аскоспор (8) и после него (9); *Cordyceps nutans* (10), *Sordaria fimicola* (11).

кольцевой валик. Стенка сумки на верхушке становится неодинаковой толщины, и при созревании аскоспор под давлением разрывается в более тонком месте, через разрыв выбрасываются созревшие аскоспоры.

По характеру формирования и размещения сумок класс *Ascomycetes* делится на 4 подкласса:

1. *Hemiascomycetidae* (голосумчатые) – грибы, у которых примитивные прототуникатные сумки образуются непосредственно на гифах мицелия.

2. *Euascomycetidae* (настоящие сумчатые грибы) – образуют сумки в плодовых телах, сумки прото- или унитуникатные.

3. *Loculoascomycetidae* (локулоаскомицеты) – образуют битуникатные сумки в аскостромах.

4. *Laboulbeniomycetidae* (лабульбениевые) – специализированная группа грибов, паразитирующих на насекомых. Вегетативное тело лабульбениевых состоит из тканей, половой процесс – сперматизация, сумки – прототуникатные.

Подкласс *Hemiascomycetidae*

Подкласс объединяет в своём составе три порядка:

1) пор. *Endomycetales* – сумки образуются из зиготы без аскогенных гиф. У многих эндомицетов настоящий мицелий отсутствует, клетки размножаются почкованием или делением.

2) пор. *Taphrinales* – формально этот порядок относят к голосумчатым, поскольку сумки образуются плотным слоем на мицелии под кутикулой растения-хозяина. Однако у тафриновых есть ряд особенностей: 1) у них эутуникатные оперкулятные сумки и 2) в жизненном цикле тафриновых грибов преобладает дикариофаза. Из-за этих особенностей некоторые учёные считают, что тафриновые вернее было бы считать высшими сумчатыми грибами, строение которых упростилось из-за паразитического образа жизни.

3) пор. *Protomycetales* – аски развиваются из хламидоспор. Положение этого порядка в системе аскомицетов не ясно.

Порядок *Endomycetales*

Порядок включает 4 семейства:

1) сем. *Dipodascaceae* – образуют хорошо развитый, ветвящийся мицелий, а на нём – цилиндрические многоспоровые сумки.

2) сем. *Endomycetaceae* – мицелий может состоять из хорошо развитых гиф, частично распадаться на артроспоры либо почковаться; число спор в сумках строго фиксировано и равно восьми или меньше.

3) сем. *Saccharomycetaceae* – не имеют типичного мицелия, их вегетативные клетки почкуются или делятся.

4) сем. *Spermophthoraceae* – объединяет роды с настоящим мицелием и роды с почкующимися клетками, для которых характерны удлинённые, веретеновидные аскоспоры, образующиеся в сумках в количестве от 1 до 32. Паразиты растений.

Диподасковые грибы (*Dipodascaceae*) обычно обитают в слизистых истечениях растений, на древесине, в почве, в ассоциации с насекомыми и кольчатými червями. Практического значения они не имеют. Из представителей этого семейства чаще всего встречается *Dipodascus albidus* (диподаскус беловатый), который обитает в слизистых истечениях деревьев (в том числе – берёзы). Мицелий его состоит из крупных (до 100 мкм) многоядерных клеток. На мицелии сначала образуется бесполое спороношение – многоядерные артроспоры в цепочках, а затем – многоядерные гаметангии, различающиеся по размеру. Половой процесс – гаметангиогамия, в гаметангиях сливаются только два ядра (остальные – дегенерируют). В результате слияния гаметангиев образуется зигота, которая сразу же – без периода покоя – развивается в удлинённую, суженную на вершине сумку. В сумке образуются аскоспоры, их количество не фиксировано строго, оно может достигать нескольких десятков. Аскоспоры освобождаются из сумки пассивно. Они окружены слизистой обвёрткой, при её набухании сумка растягивается и разрывается на вершине. Аскоспоры выходят из сумки и собираются на её вершине в шарик, склеенный слизью. Если аскоспоры попадают в каплю воды или на подходящий субстрат, то через 24-36 часов они прорастают.

Эндомицетовые грибы (сем. *Endomycetaceae*), в отличие от диподасковых, образуют в сумках строго определённое количество аскоспор – 8 или меньше. Среди эндомицетовых грибов преобладают сапротрофы, живущие на богатых сахаром субстратах, но некоторые виды паразитируют на грибах и животных. Мицелий эндомицетовых грибов может состоять из хорошо развитых гиф (род *Eremascus*), может частично распадаться на артроспоры (род *Endomyces*) либо почковаться (род *Endomycopsis*). Гаметангиогамия у эндомицетовых может происходить по-разному. Например, у рода

Eremascus, как у диподасковых, происходит слияние одноядерных отростков мицелия (гаметангиев), затем зигота отделяется перегородками от оснований гаметангиев и превращается в восьмиспоровую сумку. У различных видов эндомицетов может встречаться гетерогамная гаметангиогамия (*Endomyces magnusii*), апомиктическое развитие сумок (например, у *Endomyces decipiens*, паразитирующего на пластинках осеннего опёнка), развитие примитивной аскогенной гифы и образование сумок по способу крючка. Некоторые виды эндомицетов вызывают гнили плодов при хранении. Например, *Endomyces geotrichum* может вызывать гниль плодов цитрусовых и томата. Его мицелий интенсивно развивается в ткани плодов и через 5 дней образует обильные артроспоры (*Geotrichum candidum*), а иногда, если встретятся мицелии разных половых знаков (этот гриб гомоталлически самостерилен), – и сумки с аскоспорами (в сумках по 1 споре). *Endomyces mali* вызывает гниль яблок.

Грибы из семейства *Saccharomycetaceae* не образуют мицелия, их вегетативные клетки почкуются или делятся. Такие организмы относят к особой группе – дрожжи. Дрожжи – это грибы, которые существуют на протяжении всего жизненного цикла или его большей части в виде отдельных одиночных клеток. Благодаря своему одноклеточному строению дрожжи имеют более высокую скорость обмена веществ, чем мицелиальные грибы, благодаря относительно большей площади поверхности клеток. Дрожжи растут и размножаются с большой скоростью, вызывая при этом существенные изменения в окружающей среде. Исторически дрожжи всегда рассматривали отдельно от других грибов, поскольку методы их изучения более сходны с бактериологическими, чем с микологическими. Дрожжеподобные стадии есть в разных группах грибов, не только в семействе *Saccharomycetaceae*. На основании способа полового размножения дрожжи подразделяют на группы, размещающиеся в разных классах грибов – сумчатые и базидиальные, а дрожжи, у которых половой цикл не обнаружен, относят к несовершенным грибам (дейтеромицетам). Таким образом, дрожжи – это не таксономический, а скорее, биотехнологический термин. Фитопатогенных видов в семействе *Saccharomycetaceae* нет, все дрожжи-сахаромицеты являются сапротрофами.

Семейство *Spermophthoraceae* объединяет роды, образующие настоящий мицелий (*Nematospora*, *Eremothecium* и *Spermophthora*), и роды с почкующимися клетками (*Metschnikowia*). Для семейства характерны удлинённые, веретеновидные, часто заострённые

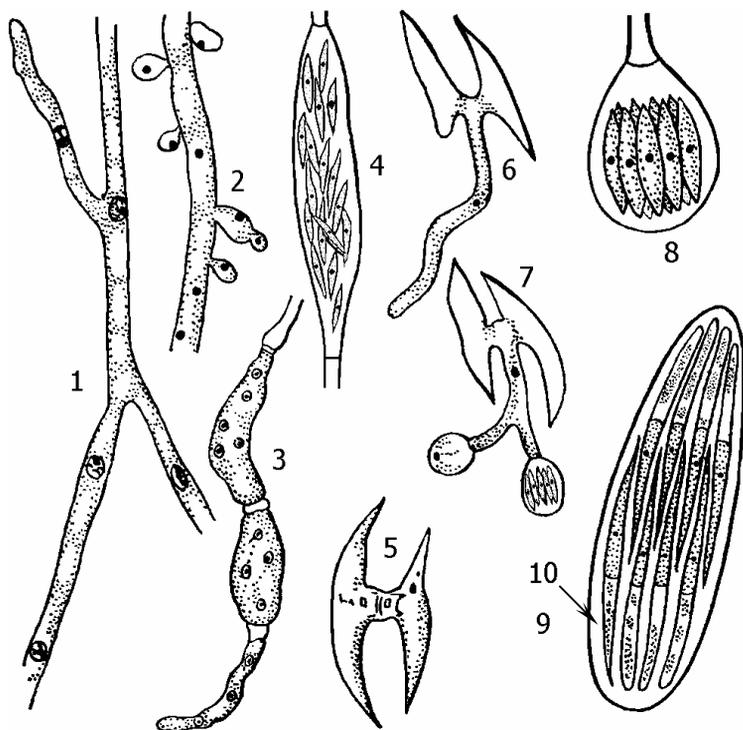


Рис. 19. Спермофторовые грибы.

19.1. - этапы жизненного цикла *Spermophthora gossypii*: 1 - гаплоидный мицелий; 2 - бластоспоры на гаплоидном мицелии; 3, 4 - развитие спорангиев; 5 - слияние спор; 6, 7 - прорастание зиготы; 8 - сумка;

19.2. - сумка (9) *Nematospora phaseoli* с аскоспорами (10) внутри.

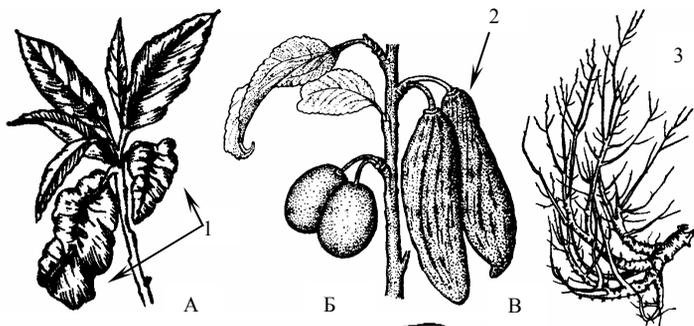
аскоспоры, образующиеся в сумках в количестве от 1 до 32. Спермофторовые грибы – паразиты растений, они развиваются на плодах, вызывая так называемые стигматомикозы. Инфекция распространяется насекомыми, и через сделанные ими проколы грибы проникают в растения. Большинство видов спермофторовых грибов обитают в районах с тёплым климатом, часто в субтропиках. Некоторые виды имеют практическое значение как паразиты культурных растений. В их числе – спермофтора хлопчатниковая (*Spermophthora gossypii*) – паразит в коробочках хлопчатника. В цикле развития этого гриба чередуются гаплоидное и диплоидное

поколения, различающиеся морфологически (т.н. гетероморфная смена поколений). Гаплоидный мицелий гриба обычно лишен перегородок, клетки его крупные, *многоядерные*. На мицелии интеркалярно (вставочно по ходу гифы) образуются удлинённые спорангии с многочисленными (до 40) веретеновидными спорами. Эти споры могут служить для бесполого размножения – тогда они просто прорастают в гаплоидный мицелий, либо они играют роль гамет – тогда они попарно копулируют и образуют зиготу. Из зиготы развивается ветвящийся диплоидный мицелий, состоящий из *одноядерных* клеток. На концах его гиф образуются шаровидные сумки, содержащие по восемь гаплоидных аскоспор. Прорастая, аскоспоры снова дают начало гаплоидному неклеточному мицелию.

Также на коробочках хлопчатника паразитирует *Eremothecium ashbyi* (эремотециум Эшби), который образует дихотомически ветвящийся мицелий ярко-жёлтого цвета, состоящий из многоядерных клеток. Желтая окраска обусловлена накоплением в мицелии рибофлавина. Гриб хорошо растёт на питательных средах, и его используют в микробиологической промышленности для получения рибофлавина. На фисташке и лещине паразитирует *Nematospora coryli*, вызывая гниль орехов. Гриб поражает семя, которое сначала темнеет, а затем сгнивает, покрываясь белым налётом аскоспор и почкующихся клеток гриба. Околоплодник при этом не поражается, и орехи внешне выглядят здоровыми. Известны виды нематоспоры, паразитирующие на других растениях: на фасоли паразитирует *Nematospora phaseoli*, на томатах – *N. lycopersici*.

Порядок *Taphrinales*

Порядок включает 1 семейство тафриновые (*Taphrinaceae*) с одним родом – тафрина (*Taphrina*), объединяющим около 100 видов. Все они – паразиты высших растений. Тафриновые грибы поражают папоротники и цветковые растения. На заражённых растениях грибы вызывают образование галлов, “ведьминых метел”, пятнистости и т.п. Мицелий у тафриновых либо многолетний, зимующий в стеблях, почках или трещинах коры, либо однолетний – разрастающийся в тканях растения весной, после заражения зимовавшими спорами. Рассмотрим жизненный цикл тафриновых грибов на примере *Taphrina deformans*. Этот гриб вызывает у персика болезнь “курчавость листьев”. Листья персика, зараженные грибом при распускании почек, морфологически недоразвиваются. У больных листьев жилки укорочены, а листовая пластинка увеличивается (из-за



20.1.

20.2.

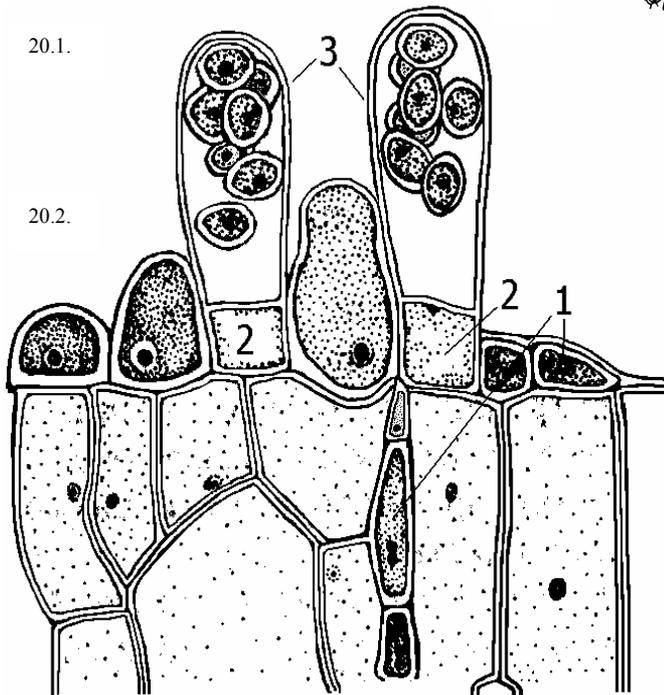


Рис. 20. Тафриновые грибы (*Taphrinales*).

20.1. Симптомы поражения растений тафриновыми грибами.

А - курчавость листьев персика, возбудитель - *T. deformans*; Б - кармашки сливы, возбудитель - *T. pruni*; В - ведьмина метла вишни, возбудитель - *T. cerasi*. Деформированные грибами листья (1), плоды (2) и побеги (3).

20.2. - образование сумок у *Taphrina deformans*: 1 - аскогенные гифы; 2 - клетки-ножки; 3 - сумки.

изгибов) почти вдвое, становится хрупкой, устьица не закрываются. Окраска листьев сначала жёлто-зелёная, а затем – розовая. Хлорофилл в листьях разрушается, буряющие листья быстро опадают. Но ещё до опадения, через 10-12 дней после появления первых симптомов, на нижней стороне листьев образуются сумки – цилиндрические, размером 30-45×8-12 мкм. Осень и зиму аскоспоры переживают в трещинах коры и под чешуйками почек. Весной гриб развивается, проходя следующие стадии жизненного цикла:

1) Гаплоидные аскоспоры прорастают, почкуются, копулируют, в результате образуется дикариотичный мицелий, который заражает растение и разрастается между клетками эпидермиса и кутикулой.

2) Гифы мицелия расчлениются на двухъядерные клетки, в каждой из которых происходит кариогамия, и образуется диплоидное ядро.

3) В верхней части диплоидной клетки формируется гифальный вырост, в который это диплоидное ядро и перемещается.

4) Вырост с диплоидным ядром прорывает кутикулу листа и преобразуется в сумку, которая оказывается на поверхности заражённого органа (листа).

5) Диплоидное ядро в сумке трижды делится, образуется 8 гаплоидных ядер, вокруг которых затем образуются 8 аскоспор. Аскоспоры почкуются, и в итоге их количество в сумке может достигать 64. Сформировавшиеся сумки плотно прилегают друг к другу, образуя более или менее правильный (палисадный) слой, похожий на гимений высших сумчатых грибов. Самые характерные признаки тафриновых грибов – это вызываемые ими симптомы поражений у растений. Установлено, что возникновение деформаций у заражённых растений связано со способностью тафриновых грибов выделять вещества с гормональной активностью, а также вещества, вызывающие усиление синтеза фитогормонов самим растением-хозяином. Тафриновые грибы выделяют такие фитогормоны, как β-индолилуксусная кислота и цитокинин. Это приводит к усиленному делению клеток, их гипертрофии и к торможению их дифференциации. Многие тафриновые грибы являются паразитами косточковых пород – вишни, черешни, персика, миндаля, абрикоса, а также боярышника, берёзы, тополя, дуба, ольхи и клёна. Кроме тафрины деформирующей, широко распространены виды: *Taphrina pruni* (тафрина сливовая) – вызывает т.н. “кармашки” слив, *T. wiesneri* (вызывает “ведьмину метлу” у вишни), *T. betulina* (вызывает “ведьмину метлу” у берёзы).

Порядок *Protomycetales*

Протомицетовые грибы (их 6 родов и 20 видов) паразитируют на зонтичных и сложноцветных растениях. Внедряясь в растение, они образуют в его тканях или под эпидермисом межклетный мицелий, состоящий из крупных многоядерных клеток. На нём формируются многочисленные аскогенные клетки, имеющие шаровидную форму. Число ядер в них колеблется от 50 до 100-300, а их диаметр – от 17 до 73 мкм. У одних видов аскогенные клетки прорастают после периода покоя (около 7 месяцев), у других – сразу после образования. При прорастании аскогенная клетка набухает, её цитоплазма дифференцируется на центральную и периферическую зоны.

Дальнейшее развитие бывает двух типов:

1) Наружный слой оболочки аскогенной клетки рвётся, а содержимое, одетое эластичным внутренним слоем оболочки, образует пузырь. В центре пузыря – вакуоль, а по краям – ядра. Цитоплазма постенного слоя раскалывается на одноядерные участки, в каждом из которых происходит мейоз и образуется 4 гаплоидных аскоспоры. Созревшие аскоспоры собираются на вершине пузыря. В эпиплазме, оставшейся после формирования аскоспор, происходит гидролиз гликогена. Это приводит к повышению тургора, пузырь под давлением рвётся, и аскоспоры выходят наружу.

2) Пузырь не образуется, и аскоспоры формируются внутри аскогенных клеток.

Первый способ образования аскоспор встречается у грибов из родов *Protomyces*, *Protomycopsis* и *Volkartia*. Второй способ (т.е. без образования пузыря) – у родов *Burenia* и *Taphridium*. После выхода из пузыря или аскогенной клетки аскоспоры копулируют попарно, из зиготы развивается диплоидный мицелий и заражает растение. Пузырь или аскогенную клетку протомицетовых называют *синаском* (сложной сумкой), считая каждый участок цитоплазмы с ядром за голую сумку, лишённую клеточной оболочки. Центральный род порядка – *Protomyces* – объединяет 15 видов, у которых образуются шаровидные аскогенные клетки (обычно в глубине ткани растения). Наиболее распространён *Protomyces macrosporus*. Он паразитирует на сныти, борщевике, тмине, кориандре, моркови и некоторых других зонтичных, вызывая болезнь типа стеблевой бородавчатости. На листовых жилках, черешках, а также на стеблях растений-хозяев образуются мелкие пузырьевидные галлы. На срезах галлов можно видеть мицелий гриба, проходящий по межклетникам растения-хозяина, и многочисленные крупные шаровидные аскогенные

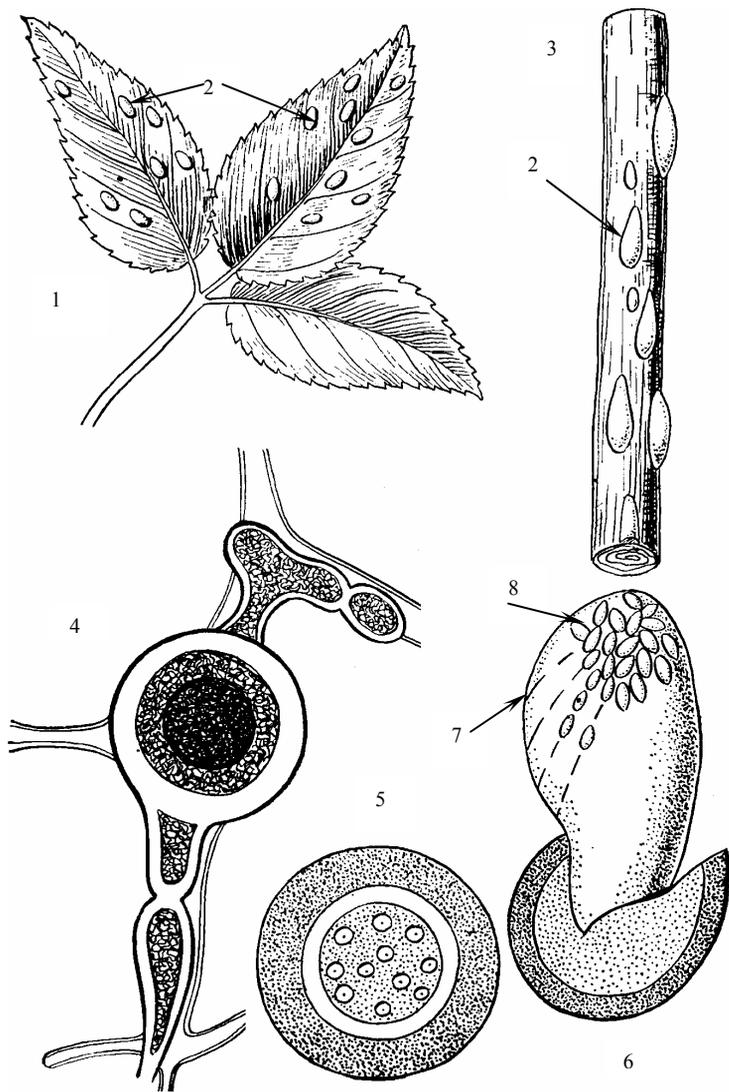


Рис. 21. Протомицес крупноспоровый (*Protomyces macrosporus*): поражённый лист (1) сняты с пузыревидными галлами (2); поражённый стебель (3) с галлами (2); 4 - образование хламидоспоры; 5 - зрелая аскогенная клетка (хламидоспора); 6 - прорастание аскогенной клетки, образуется синаск (7) с аскоспорами (8).

клетки. Оболочка аскогенных клеток состоит из трёх слоёв: толстого коричневого экзоспория и тонких – мезоспория и эндоспория. Другие распространённые виды протомицетовых грибов: *Protomyces pachydermus* (протомицес толстокожий) – паразитирует на одуванчике и других сложноцветных; *Taphridium umbelliferarum* – вызывает искривления и вздутия на листьях борщевика, напоминающие поражения тафриновых грибов. Аскогенные клетки этого вида формируются не в глубине ткани растения, а под эпидермисом, они прорастают без периода покоя. При прорастании аскогенных клеток синаски располагаются слоем, как сумки тафриновых.

Положение протомицетовых в системе грибов не совсем ясно. Большинство микологов относят их к аскомицетам на том основании, что у них клеточная стенка имеет такое же строение, как и у дрожжей, а в жизненном цикле есть продолжительная диплоидная фаза.

Подкласс *Euascomycetidae*

Подкласс объединяет аскомицеты, у которых сумки образуются в настоящих плодовых телах – *аскокарпах*. Перидий аскокарпа образуется только после плазмогамии. При этом гаплоидные вегетативные гифы оплетают развивающиеся аскогенные гифы и сумки, образуя плотную покрывную ткань. По строению различают 3 типа плодовых тел – клейстотетий, перитетий и апотетий.

Клейстотетии – это округлые, полностью замкнутые плодовые тела, в которых отсутствуют стерильные элементы. Сумки в клейстотетиях располагаются в беспорядке или образуют пучок (или слой). Созревшие аскоспоры освобождаются из клейстотетия или после разрушения перидия, или в результате его разрыва под давлением набухающих сумок.

Перитетии – полузамкнутые плодовые тела, большей частью округлые или кувшиновидные, с узким отверстием на вершине. Перидий у перитетиев обычно хорошо развитый, плотный. Со дна перитетия пучком или слоем поднимаются сумки. Между сумками развиваются стерильные элементы – *парафизы*. Кроме парафиз, в перитетии имеются *перифизы* – нитевидные короткие гифы, расположенные в носике перитетия и направленные к выходу.

Сумки, парафизы и внутренние ткани перитетия называют его центром. Особенности строения и развития центра перитетия (или *карпоцентра*) – важный систематический признак, используемый при разграничении порядков. Выбрасывание аскоспор из перитетия

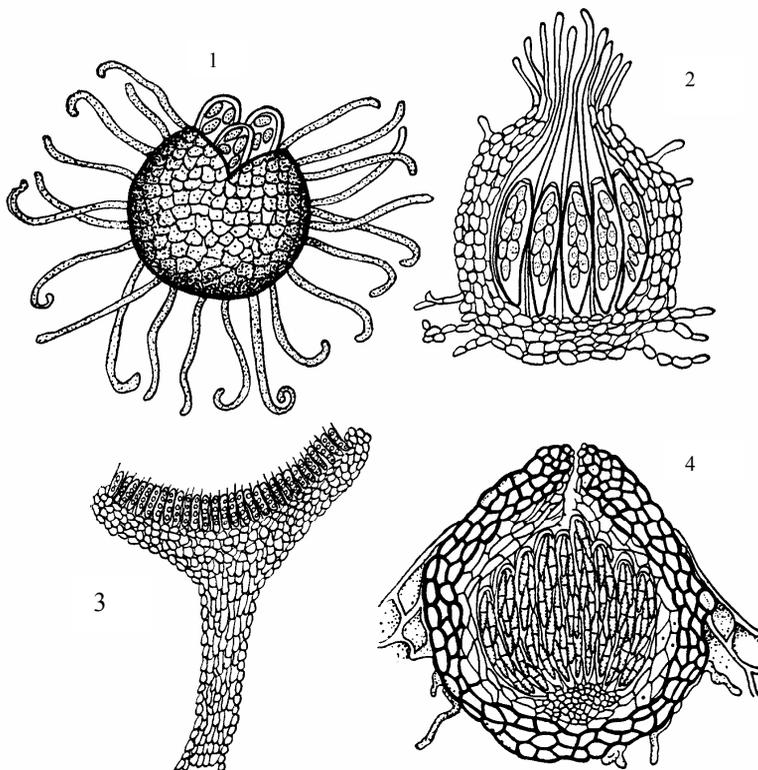


Рис. 22. Типы плодовых тел эуаскомицетов:
 1 - клейстотеций; 2 - перитеций; 3 - апотеций; 4 - псевдотеций.

обычно происходит активно, под давлением слизи, набухающей в перитеции при его созревании.

Апотеции – это широко открытые при созревании плодовые тела, обычно блюдцевидные, дисковидные или чашевидные. На их верхней стороне располагается слой сумок и парафиз, называемый *гимением*. Под гимением находится тонкий слой переплетающихся гиф – *субгимений* (или *гипотеций*). Часть парафиз, которая выступает из гимения и прикрывает сумки сверху, называется *эпитецием*. Мясистая стерильная часть апотеция – *эксципул* – состоит из двух

частей – внешнего эксципула (или т.н. *коровая часть*) и внутреннего (или *медуллярного*) эксципула.

У некоторых групп зуаскомицетов строение апотециев отличается от типичного. Они могут быть булавовидными (у видов *Geoglossum*), дифференцированными на шляпку и ножку (у сморчков и строчков). У трюфельевых грибов в связи с обитанием под землёй апотеции вторично замкнутые.

В современной системе зуаскомицеты часто для удобства делят на группы порядков – по типу плодовых тел и сумок:

1) группа порядков Плектомицеты – объединяет грибы, у которых плодовые тела – клейстотеции, реже – перитеции с беспорядочно расположенными сумками. Аскоспоры из таких плодовых тел всегда освобождаются пассивно.

2) Пиреномицеты – аскомицеты, у которых плодовые тела – перитеции, реже – клейстотеции, с унитарными сумками, расположенными пучком или слоём. Освобождение аскоспор – активное.

3) Дисломицеты – аскомицеты, у которых плодовые тела – апотеции, аскоспоры у большинства освобождаются активно (кроме трюфельевых грибов).

Плектомицеты

В группу Плектомицетов входит 5 порядков: *Ascospaeriales*, *Onygenales*, *Eurotiales*, *Elaphomycetales*, *Microascales*, но в качестве возбудителей болезней растений имеют значение грибы из порядков *Eurotiales* и *Microascales*. В других порядках есть виды, имеющие значение как паразиты животных и человека.

В порядке *Ascospaeriales* фитопатогенных видов нет, но некоторые виды паразитируют на насекомых. Например, гриб *Ascospaera apis* паразитирует на личинках медоносной пчелы, вызывая болезнь “известковая детка” (или “каменная детка”). Заражённые грибом личинки пчёл погибают и мумифицируются, становятся очень твёрдыми. У аскоферовых грибов описан гетероталлизм и половой диморфизм, мицелии разного пола различаются по окраске. В ходе полового процесса после слияния женского гаметангия (аскогона с трихогиной) и вегетативной мужской клетки образуется т.н. *спороцист*, в котором после разрушения сумок свободно лежат аскоспоры.

Порядок *Onygenales* объединяет около 100 видов, у которых клейстотеции имеют перидий, на котором развиваются

разнообразные придатки. Большинство видов – сапротрофы, многие – кератинофилы, часть – дерматофиты, вызывающие микозы человека и животных. Например, гриб *Emmonsia capsulata* вызывает глубокие микозы человека и животных.

Порядок *Eurotiales* включает 30 родов и 150 видов грибов, у которых плодовые тела – клейстотеции с беспорядочно расположенными внутри прототуникатными сумками. Образуются плодовые тела на поверхности субстрата или погружены в него, у некоторых – плодовые тела развиваются в стромах, напоминающих склероции. У некоторых – клейстотеции отсутствуют, сумки образуются группами на мицелии. У многих эвросциевых грибов развито конидиальное спороношение – обычно образуются фиалоконидии. В порядок эвросциевых входят два семейства – *Eurotiaceae* (эвросциевые) и *Pseudoeurotiaceae* (псевдоэвросциевые), в первое семейство входят 22 рода и около 120 видов, во второе – 10 родов.

В основном это широко распространённые сапротрофные грибы, но некоторые виды могут быть паразитами животных и растений. У большинства эвросциевых в цикле развития преобладает конидиальная стадия. У некоторых клейстотеции образуются очень редко. У большой группы грибов, связанных по происхождению с эвросциевыми, сумчатые стадии жизненного цикла утрачены полностью, и конидиальное спороношение – единственный способ размножения. Такие грибы относят к классу несовершенных грибов (дейтеромицетов). Преобладающий тип конидий – фиалоконидии. Они образуются на фиалидах, которые расположены на хорошо развитых конидиеносцах сложного строения. Конидиеносцы обычно одиночные, но у некоторых – объединяются в коремии. Половой процесс у эвросциевых грибов может происходить по-разному, обнаружено три способа оплодотворения:

1) Типичный для аскомицетов способ – когда женский гаметангий (аскогон) оплодотворяется мужским гаметангием (антеридием), и после их слияния формируются аскогенные гифы.

2) Половой процесс с морфологической редукцией антеридия. В этом случае в дикарионы объединяются ядра самого аскогона, антеридии образуются, но не функционируют (как у *Eurotium repens*), либо они вообще не образуются (как у *Neosartorya fischeri*).

3) Соматогамия: гаметангии не образуются, оплодотворение происходит путём слияния обычных клеток вегетативного мицелия.

Клейстотеции эвросциевых обычно заметны невооружённым глазом (100 – 500 мкм), часто они ярко окрашены – жёлтого или

оранжевого цвета. У большинства видов клейстотеции образуются на поверхности субстрата, на мицелии. Но у некоторых (например, у *Petromyces*) – они развиваются в небольших стромах, по твердости сравнимых со склероциями. У немногих (например, у *Byssochlamys nivea*) перидий отсутствует, и сумки образуются группами на мицелии. Аскоспоры эвросциевых всегда одноклеточные, бесцветные или разнообразно окрашенные, овальные или линзовидные, часто с разнообразной орнаментацией – шероховатые, с экваториальной бороздкой, рёбрами, крыловидными выростами.

Род *Eurotium* (включает 17 видов) имеет в цикле развития анаморфу типа *Aspergillus glaucus*, а при половом размножении образует мелкие (50 – 175 мкм) шаровидные клейстотеции жёлтого цвета, с однослойным перидием, которые покрыты рыхлой сетью гиф с желтоватыми или красноватыми гранулами. Оболочка сумок быстро разрывается, и зрелые клейстотеции содержат массу бесцветных или желтоватых линзовидных аскоспор с экваториальной бороздкой. У грибов рода *Eupenicillium* клейстотеции шаровидные, они развиваются из твёрдых, напоминающих склероции, стром. Созревание клейстотеция идёт от центра стромы, а его перидий состоит из толстостенных клеток стромы. Аскоспоры обычно линзовидные, бесцветные или желтоватые, часто с экваториальным гребнем или бороздкой. В этом роде около 30 видов, которые обитают в почве, но часто встречаются и на растительных субстратах. У наиболее распространённого вида из этого рода – *Eupenicillium brefeldianum* (конициальная стадия – *Penicillium brefeldianum*) клейстотеции кремовые или песочного цвета, диаметром 100-200 мкм, созревают через 10-14 суток после начала формирования. Из паразитных эвросциевых грибов чаще всего встречаются *Eurotium repens* (эвросциум ползучий) и *Emericella nidulans* (эмерицелла лежачая). *Eurotium repens* замечателен тем, что способен вызывать плесневение зерна при очень низкой влажности (13-15 %). В результате его развития из субстрата освобождается вода, и на зерне начинают расти другие плесневые грибы. *E. repens* очень быстро распространяется в зернохранилищах, поскольку обитающие там же долгоносики и клещи, питаясь его гифами и спорами, разносят их по всем помещениям. Кроме того, *E. repens* часто вызывает плесневение варенья, поскольку способен развиваться на средах с высоким содержанием сахара (20% и более). *Emericella nidulans* (конициальная стадия – *Aspergillus nidulans*) обычно обитает в почвах умеренной зоны, на

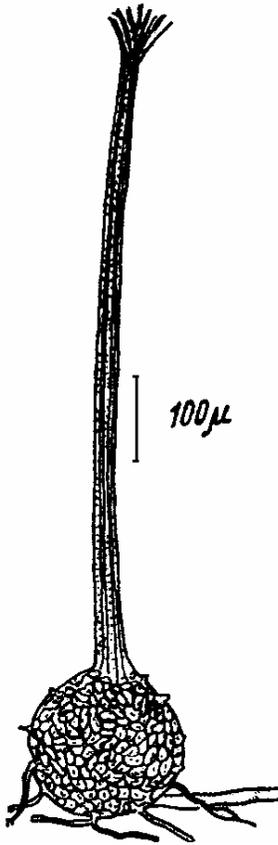


Рис. 23. Плодовое тело
Ophiostoma ulmi.

растительных субстратах, иногда паразитирует в дыхательных путях теплокровных животных.

Порядок *Elaphomycetales* включает 1 семейство с одним родом (*Elaphomyces*), в котором 30 видов. Все они обитают в почве и образуют крупные (1-5 см) подземные клейстотеции с толстым прочным перидием. Сверху перидий покрыт коркой, состоящей из гиф, в которую иногда вплетаются концы корней деревьев. Внутри клейстотециев беспорядочно расположены шаровидные или грушевидные восьмиспоровые сумки. После созревания сумок их оболочка разрушается, и аскоспоры заполняют клейстотеций в виде порошка. Плодовые тела этих грибов имеют очень острый запах, поэтому их легко находят и охотно поедают олени и кабаны (для человека они несъедобны). Многие виды *Elaphomyces* образуют микоризы с деревьями. Наиболее распространённый вид – *Elaphomyces granulatus* (элафомицес зернистый, или олений трюфель). Его мицелий – жёлтого цвета, а клейстотеции жёлто-

коричневые, шаровидные, диаметром 1-4 см, с мелкобугорчатой поверхностью. Он встречается осенью в хвойных лесах, особенно на песчаной почве и образует микоризу с елью, сосной и некоторыми лиственными деревьями.

Порядок *Microascales* объединяет грибы с тёмноокрашенными перитециями, содержащими беспорядочно расположенные прототунчатые сумки. Перитеции образуются на поверхности субстрата или частично в него погружены. Они мелкие, шаровидные или грушевидные, часто с длинным хоботком. Этот хоботок в несколько

раз превышает по длине диаметр перитеция. В устье перитеция расположены перифизы, а парафиз в плодовом теле нет совсем. Оболочки сумок быстро лизируются, и зрелые перитеции содержат массу аскоспор, погружённых в слизь. При её набухании аскоспоры вместе со слизью выходят из перитеция в виде слизистых капелек или длинных слизистых шнуров. Аскоспоры всегда одноклеточные, бесцветные или окрашенные. Порядок делят на 2 семейства: микроасковые (*Microascaceae*) и офиостомовые (*Ophiostomataceae*). Для рода *Microascus* из сем. микроасковых характерны чёрные перитеции с коротким носиком, из которых аскоспоры при созревании выходят в виде длинных слизистых красно-коричневых шнуров. У *M. trigonosporus* (микроаскуса треугольного) носик перитеция длинный (до 250 мкм), а в бутылковидных перитециях (размером 120-250 мкм) образуются характерные треугольные красно-коричневые споры. Этот гриб имеет очень широкую специализацию: обитает в почве, на навозе, на древесине, на растениях и их семенах, но может вызывать дерматомикозы (поражения кожи) у животных.

В семейство офиостомовых входят два очень важных рода фитопатогенных грибов – *Ophiostoma* и *Ceratocystis*. Эти роды похожи по морфологии и образу жизни. У них перитеции с длинным хоботком, расположенные на поверхности субстрата или погружены в него основаниями. Перитеции диаметром 80-600 мкм, а хоботок – от 150 до 900 мкм. Большинство видов цератоцистиса и офиостомы паразитирует на лиственных деревьях, реже – на травянистых растениях. Эти роды значительно отличаются по составу клеточной стенки. У рода офиостома клеточная стенка содержит целлюлозу, а бесполое спороношение – аннелоконидии. У цератоцистиса клеточные стенки – без целлюлозы, а бесполое спороношение – фиалоконидии. Некоторые учёные полагают, что эти два рода представляют собой две самостоятельные эволюционные линии. Наиболее важные фитопатогенные виды: *Ophiostoma ulmi* – возбудитель т.н. “голландской болезни” вязов, *Ceratocystis fagacearum* (ц. буковый) – вызывает увядание (вилт) дуба. *Ceratocystis fimbriata* (ц. бахромчатый) является возбудителем болезней многих растений – батата, гевеи, кофе, какао. Наиболее изученный вид из микроасковых грибов – *Ophiostoma ulmi*. Вызывая “голландскую болезнь вязов”, он наносит большой ущерб лесам и паркам. Болезнь эта начинается с внезапного пожелтения, увядания листьев и усыхания концов ветвей. При острой форме заболевания дерево усыхает за один вегетационный сезон, а иногда – за несколько дней. При хронической болезни

листья желтеют и частично опадают. Поражённые ветви хорошо выделяются на зелёном фоне кроны, поэтому такой симптом голландской болезни называют “жёлтым флагом”. На срезах поражённых ветвей хорошо заметно потемнение сосудов, часто захватывающее всю окружность среза. В развитии и распространении этой болезни большую роль играют жуки-короеды – ильмовые заболонники. Жуки заносят споры в свои ходы, где грибок довольно долго (8-10 месяцев) развивается сапротрофно. У этих жуков в конце апреля – начале мая начинается лёг. В это же время под оставшейся корой больных деревьев развивается массовое конидиальное спороношение гриба – чёрные коремии типа *Graphium*. Жуки заносят споры гриба в свои ходы, способствуя заражению дерева. И конидии, и аскоспоры гриба погружены в слизь, и это облегчает их перенос насекомыми. Конидии гриба в древесине сохраняют жизнеспособность более года. Уже через 20-24 часа после заражения дерева грибок размножается в сосудах ксилемы, образуя массу микроконидий типа бластоспор. Эти мелкие споры разносятся по сосудам дерева с восходящими токами (за час – на расстояние до 15 м). В поражённых клетках образуется тёмная густая масса, которая выделяется в сосуды ксилемы и закупоривает их (вместе со спорами, мицелием гриба и остатками клеточных стенок хозяина). Наряду с механической закупоркой сосудов на развитие болезни влияет выделяемый *O. ulmi* токсин (вилт-токсин) – церато-ульмин. Голландская болезнь вяза впервые появилась в 1917 – 1919 годах в Голландии, а в 1919 – 29 годах распространилась по Европе, в 1930 -33 гг. была завезена в США, в 1940 г. – в Канаде. В Голландии некоторые города потеряли до 70% насаждений вяза. Теперь такой размах потерь объясняют тем, что в стране был распространён в основном один клон вяза – *Ulmus hollandica var. belgica*. Оказалось, что этот клон вяза был чувствителен к штамму возбудителя болезни, случайно завезённому торговыми судами (предположительно, из Китая). В настоящее время голландская болезнь не так распространена, потому что для озеленения стали использовать более устойчивые виды и клоны вяза. Однако популяция гриба тоже изменяется. В ходе изучения *O. ulmi* выяснилось, что этот вид представлен тремя субпопуляциями, каждая из которых отличается степенью патогенности и пределами изменчивости. Одна из субпопуляций неагрессивна и может вызывать только хроническую форму болезни, а две другие – агрессивны. Последние получили названия Евроазиатская (EAN) и Северо-Американская (NAN). Процесс распространения голландской

болезни вязов продолжается, распространяются более агрессивные клоны, способные быстрее поражать деревья: на северо-востоке США до сих пор около 15 % насаждений вяза в год заболевает этой болезнью. В Европе сначала распространилась неагрессивная раса, которая вызывала хроническую форму болезни, а потом в тех же районах распространились агрессивные. В результате произошла массовая гибель деревьев: в Великобритании, например, между 1970 и 1980 г. погибло около 20 млн. вязов, а всего за последние 30 лет – около 70 млн.. В 1980-х годах грибок обнаружен и в России, выделенные из больных вязов изоляты относились к субгруппе EAN. В последние годы в Великобритании для ограничения голландской болезни вязов пытаются использовать генетически модифицированные клоны вязов. Другой важный фитопатоген – *Ceratocystis fagacearum* – вызывает массовую гибель деревьев на Востоке и Среднем Западе США. По симптомам болезнь похожа на голландскую болезнь ильмовых.

Грибок переносят жуки из рода псевдопидиофторус (*Pseudopidyophthorus*), когда они вылетают из поражённых деревьев после перезимовки. У самок жуков имеются даже специальные мешочки (*микангии*), в которых скапливаются споры гриба. Смысл этого своеобразного симбиоза в том, что личинки жуков, питающиеся заражённой грибом древесиной, лучше развиваются, а грибок с помощью жуков расселяется на новые деревья.

Пиреномицеты

У аскомицетов, объединяемых в эту группу порядков, плодовые тела – перитеции, реже – клейстотеции, сумки – унитарные, расположены в плодовом теле пучком или слоем. Освобождение спор – активное. Систематика пиреномицетов запутана, существует множество систем этой группы. Большинство микологов выделяет 5 порядков пиреномицетов:

1) *Erysiphales* – образуют сумки в виде упорядоченного слоя в замкнутых плодовых телах – клейстотециях.

2) *Sphaeriales* (= *Xylariales*) – образуют сумки в тёмноокрашенных перитециях, формирующихся в строме или на мицелии.

3) *Diaporthales* – образуют тёмноокрашенные перитеции, при созревании заполняющиеся слизью, в которой свободно плавают сумки.

4) *Clavicipitales* – имеют нитевидные многоклеточные аскоспоры, которые после выхода из сумки распадаются на отдельные клетки.

5) *Hypocreales* – аскоспоры бывают одно-, двух- и многоклеточные, сумки формируются в яркоокрашенных стромах.

Порядок *Erysiphales*

Благодаря замкнутым плодовым телам – клейстотециям – порядок этот раньше относили к плектомицетам, но с недавних пор включают в состав пиреномицетов, учитывая следующие признаки: 1) сумки в клейстотециях образуют упорядоченный слой и 2) освобождение спор происходит через апикальный аппарат унитарной сумки. В порядок *Erysiphales* (или мучнисторосяные) входят фитопатогенные грибы, обитающие на поверхности различных органов растений. Их мицелий – сначала белый, а позже темнеющий – развивается на поверхности растения, а внутрь тканей растения проникают гаустории. Половые органы у мучнисторосяных грибов – антеридий (мужской гаметангий) и аскогон (женский гаметангий). Антеридий состоит из двух клеток, аскогон – из одной. При оплодотворении содержимое верхней клетки антеридия переливается в аскогон через специальное отверстие – пору. Затем вокруг зиготы образуется замкнутое плодовое тело – клейстотеций, внутри которого формируются сумки со спорами. Освобождение аскоспор происходит после растрескивания клейстотециев, в результате которого клейстотеций открывается, отбрасывая верхнюю часть, как крышку. У *Erisiphe graminis* (= *Blumeria graminis*), например, аскоспоры отстреливаются из сумок на расстояние около 2 см и разносятся ветром. Попадая на восприимчивые растения, споры прорастают и заражают их. На поверхности заражённых органов развивается мицелий, а на нём – конидиеносцы с конидиями. Конидии способны снова заражать растения, давая за лето несколько поколений.

У большинства мучнисторосяных грибов мицелий поверхностный, но у некоторых – гифы заходят в подустьичную полость (например, у рода *Phyllactinia*) или частично погружены в ткани растения (у р. *Leveillula*). Это защищает гриб от высыхания. Благодаря погружённому в ткани растения мицелию *Leveillula* (левойюла), например, способна паразитировать на растениях, обитающих в жарких засушливых местах. Всего известно более 500 видов мучнисторосяных грибов. Используя такие признаки, как число сумок в клейстотециях, особенности придатков плодовых тел и различия

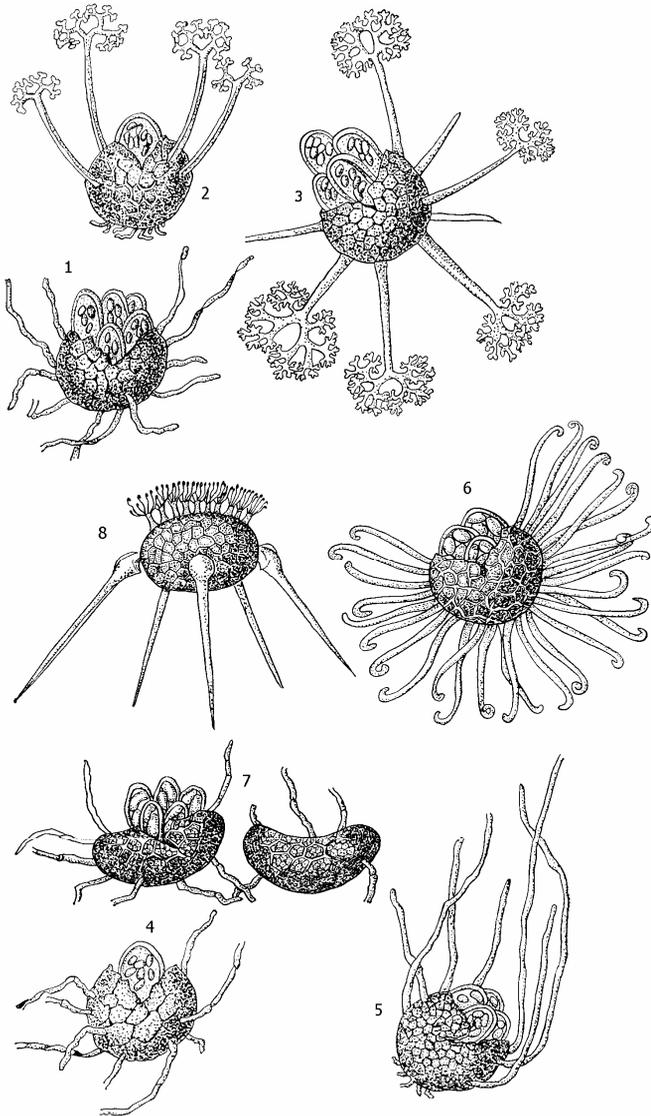


Рис. 24. Плодовые тела (клеистотеции) мучнисторосяных грибов: 1 – эризифе (*Erysiphe*); 2 – подосфера (*Podospaera*); 3 – микросфера (*Microspaera*); 4 – сферотека (*Sphaerotheca*); 5 – трихокладия (*Trichocladia*); 6 – унцинула (*Uncinula*); 7 – левейюла (*Leveillula*); 8 – филлпктиния (*Phyllactinia*).

бесполого спороношения, мучнисторосяные грибы делят на роды. Мы рассмотрим наиболее важные из них.

У грибов рода *Erysiphe* придатки клейстотеция простые, похожи на вегетативные гифы. В клейстотеции несколько сумок. Бесполоая стадия гриба (*Oidium*) представляет собой цепочки конидий, отчленивающиеся от конидиеносцев, похожих на вегетативные гифы. Многие виды рода эризифе имеют по несколько специализированных форм. Морфологически эти формы почти неразличимы, все они имеют как конидиальную, так и сумчатую стадию. Однако значение каждой из этих стадий в жизненном цикле гриба различно. У форм *Erysiphe graminis* переход гриба от конидиальной стадии к сумчатой связан с началом образования генеративных органов у растения-хозяина. Если хозяин гриба имеет однолетний цикл развития, то клейстотеции созревают к окончанию этого цикла и сохраняются на сухих стеблях и листьях растения, а следующей весной аскоспоры заражают новые живые растения. Если растение-хозяин двулетнее, то гриб чаще зимует на розетках зелёных листьев в виде плотных подушечек мицелия, не образуя клейстотециев. А виды эризифе, паразитирующие на многолетних злаках, часто вообще не образуют клейстотециев, а сохраняются зимой в вегетативной стадии на зелёных листьях. Такой цикл характерен для видов эризифе, паразитирующих на многолетних мятликах – *Poa pratensis* и *Poa sylvatica*. Своеобразный цикл развития у формы мучнистой росы, паразитирующей на *Poa bulbosa*. Это мятлик засыхает уже к середине лета, а в почве остаются его клубеньки. Гриб так же быстро оканчивает цикл развития и образует сумчатую стадию. В этом случае, как гриб, так и хозяин имеют короткий период вегетации, большую часть года проводя в покое (клубеньки – у хозяина, клейстотеции – у гриба). Другой вид эризифе – *Erysiphe cichoracearum* – способен паразитировать на растениях из разных семейств. Внутри этого вида известно более 110 биологических форм, которые приспособились к паразитизму на каком-либо роде или виде растений. Из них наиболее вредоносны следующие: *Erysiphe cichoracearum* f. *cucurbitacearum* – поражает растения семейства тыквенные (огурцы, дыни и особенно – тыквы), более вреден в теплицах. Гриб поражает в основном листья, а при сильном развитии – и стебли, вызывая раннее засыхание растений. Существуют специализированные формы *Erysiphe cichoracearum*, поражающие табак, петунию, лопух, одуванчик, флоксы, сахарную свёклу, бобовые растения.

Несмотря на специализацию, возможно заражение растений несвойственными ему формами мучнистой росы. Это бывает, если растения ослаблены недостатком влаги, поскольку ростки спор мучнисторосеяных грибов легче проникают через слегка подвявшие ткани. У рода сферотека (*Sphaerotheca*) клейстотеции тоже шаровидные, с простыми извилистыми придатками. В клейстотециях – по 1 сумке. Сферотека образует на поражённых растениях паутино-стый, мучнистый налёт мицелия, который сначала имеет белый цвет, а затем темнеет – становится тёмно-коричневым, войлочным. *Sphaeroteca mors-uvae* (сферотека крыжовниковая) – возбудитель т.н. американской мучнистой росы крыжовника. Этот гриб был завезён из Америки в Россию в 1901г. и быстро распространился. Это очень вредоносное заболевание. У поражённых кустов поражаются листья, побеги и ягоды. Недозревшие ягоды опадают, сильно поражённые кусты – гибнут. Сферотека крыжовника зимует в виде клейстотециев на больных побегах и опавших больных ягодах. После перезимовки аскоспоры созревают, и в первые весенние дни, когда на крыжовнике распускаются почки, аскоспоры выбрасываются из сумок и заражают растение. Кроме крыжовника, *S. mors-uvae* может поражать чёрную, красную и белую смородину. Особенно сильно поражаются молодые растения.

Sphaerotheca pannosa имеет 2 специализированные формы, одна из которых поражает персик, а другая паразитирует на розах. *S. pannosa* зимует обычно на поражённых побегах в виде грибницы, клейстотециев образуется мало, и споры в них к весне чаще всего гибнут. Распространяется гриб, в основном, конидиями, которые собраны в цепочки. Весной мучнистая роса впервые появляется на листьях перезимовавших больных побегов, а затем гриб захватывает вновь появляющиеся листья, побеги и бутоны. Для борьбы с мучнистой росой рекомендуют вырезать и сжигать больные побеги и обрабатывать больные побеги фунгицидами. Ещё один вид – *S. macularis f. fragariae* – паразитирует на землянике, при высокой влажности поражая листья и плоды.

У мучнисторосеяных грибов рода *Podosphaera* в плодовых телах по одной сумке, а на вершине клейстотециев располагаются придатки – двух- или четырёхкратно разветвлённые на концах, у основания коричневые и бесцветные кверху. У разных видов подосферы конидиальная и половая фазы жизненного цикла представлены неодинаково. Мучнистая роса яблони – *Podosphaera leucotricha* – распространяется, в основном, конидиями. Клейстотеции у этого

образуются редко, и споры в сумках большей частью не созревают. *Podosphaera leucotricha* поражает все органы яблони. На поражённых органах появляется налёт – сначала белый, а затем чуть желтеющий. Больные листья и побеги растут медленнее, буренют и засыхают. Постоянное и сильное поражение яблонь мучнистой росой бывает в районах с тёплыми зимами, независимо от влажности в течение периода вегетации – как в засушливых условиях, так и в достаточно влажных. Мучнистая роса розоцветных – *Podosphaera oxycanthae* – имеет в жизненном цикле как конидиальную, так и сумчатую стадию. Клейстотеции *P. oxycanthae* шаровидные, тёмно-коричневые, придатки на них расположены радиально по экватору, обычно их от 4 до 12. У *P. oxycanthae* описаны специализированные формы, приуроченные к определённым растениям. Очень распространена и вредоносна подосфера боярышниковой формы – *P. oxycanthae* f. *crataegi*. Она поражает листья, побеги и плоды разных видов боярышника. При этом побеги искривляются, утолщаются и покрываются плотным бурым мицелием. Клейстотеции образуются обильно и хорошо перезимовывают.

Подосфера грушевой формы (*P. oxycanthae* f. *piri*) паразитирует на листьях обыкновенной и уссурийской груш. Налёт грибницы на растении – серый, он легко исчезает ко времени образования клейстотециев.

К роду микросфера (*Microsphaera*) относятся мучнисторосые грибы, у которых клейстотеции чаще шаровидные, конидии образуются на вершинах удлинённых конидиеносцев – по одной или цепочками. Придатки клейстотециев располагаются по экватору, приподнимаются кверху, с грибницей не переплетаются, они жёсткие, прямые или дугообразно изогнутые, на вершине дихотомически разветвлённые, часто повторно. В каждом клейстотеции развивается несколько сумок, вмещающих по 3-8 спор. Микросфера дуба – *Microsphaera alphitoides* – поражает листья и побеги дуба. Летом на больных листьях заметен белый порошистый налёт грибницы и конидий, а к осени появляются бледно-жёлтые клейстотеции, которые при созревании чернеют. Зрелые клейстотеции – коричнево-чёрные, внутри них – сумки со спорами. Созревание клейстотециев у *Microsphaera alphitoides* – неравномерное, даже поздней осенью можно найти незрелые плодовые тела. Мучнистую росу дуба может вызывать и другой гриб – *Microsphaera hypophylla*, но он не поражает побеги дуба, и плодовые тела образуются только на нижней стороне листа. Другие распространённые виды микросферы:

M. grossulariae – поражает листья крыжовника, *M. betulae* – паразитирует на берёзе, *M. juglandis* – на листьях грецкого ореха.

Для рода *Uncinula* характерны шаровидные клейстотеции, которые при высыхании вдавливаются снизу. Придатки клейстотециев унцинулы – жёсткие, со спирально закрученными концами. На винограде паразитирует *Uncinula necator* (унцинула виноградная, пепелица). На листьях, побегах и ягодах поражённой пепелицей лозы развивается тонкий, мучнисто-белый, затем бурующийся налёт. Ягоды растрескиваются, засыхают или загнивают. Иногда от пепелицы погибает 65-100% гроздей. В Европе этот гриб появился в середине XIX века, он был завезён из Северной Америки и вызвал в Европе и Азии массовую гибель виноградников. Долгое время была известна только конидиальная стадия мучнистой росы винограда – *Oidium tuckeri*, потому что в условиях Европы клейстотеции гриба образуются редко. Гриб зимует внутри почек винограда и на однолетних побегах в виде мицелия или его видоизменений – узловатых, с утолщенной оболочкой, сплетений гиф. Клейстотеции обильно развиваются и способствуют размножению гриба в Средней Азии, а в Европе клейстотеции до весны обычно не сохраняются.

Грибы рода *Phyllactinia* паразитируют на древесных и кустарниковых растениях. Грибница филлактии паутинистая, дающая короткие отростки, которые проникают в межклетники листьев через устьица. Конидии у филлактии одиночные, образуются на вершине довольно длинного конидиеносца. У клейстотециев имеются два рода придатков: по экватору клейстотеция – жёсткие, шиловидные, заострённые на концах и вздутые у основания; на вершине клейстотеция – мягкие, ослизняющиеся, собранные в кисть. В обычных условиях первые, “экваториальные”, придатки расположены горизонтально. Но когда влажность уменьшается, то у вздутых оснований придатков клейстотеция часть оболочки сморщивается, придатки в результате опускаются – и упираются своими острыми концами в субстрат. Клейстотеции приподнимаются с помощью придатков над поверхностью субстрата, поэтому бывает достаточно лёгкого ветерка, чтобы клейстотеций оторвался от места его образования и перенёсся в другое место. При полёте клейстотеций переворачивается верхушкой вниз и, попав на поверхность растения, приклеивается к ней слизью, которую выделяют верхушечные придатки. Наиболее распространен вид *Phyllactinia suffulta*, он состоит более чем из 60 специализированных форм. Чаще встречаются формы, паразитирующие на ольхе, берёзе, лещине, шелковице.

Грибы рода левейюла (*Leveillula*) распространены, в основном, в южных районах земного шара – в Средиземноморье, в Юго-Восточной Азии, в Южной Америке. Жизнь в жарких условиях привела к появлению у этих грибов эндофитного мицелия (т.е. распространяющегося внутри тканей питающего растения). После заражения растения под его эпидермисом сначала развивается эндофитная грибница, которая распространяется в межклетниках и образует там сплетения гиф. Затем гифы проникают глубже, в межклетники паренхимы, образуют в её клетках гаустории. Отдельные нити грибницы выходят на поверхность листа растения и образуют там длинные конидиеносцы, на вершине которых развивается по одной конидии (*Oidiopsis*). От основания конидиеносцев отрастают ветви мицелия, развивающиеся в эктофитную грибницу. В течение вегетационного периода грибок распространяется конидиями, а осенью появляются клейстотеции – вначале округлые, а затем сильно вдавленные с вершины, почти чашевидные. С нижней стороны клейстотеция располагаются многочисленные придатки. В клейстотеции много сумок, в каждой сумке – по 2 аскоспоры. Наиболее распространены следующие виды: *Leveillula malvacearum* f. *gossipii* – мучнистая роса хлопчатника; *L. leguminosarum* – мучнистая роса бобовых (ей поражаются часто люцерна и фасоль); на моркови паразитирует *L. umbelliferarum* (мучнистая роса зонтичных).

Порядок *Sphaeriales*

Для грибов порядка сферийные характерны кувшиновидные перитеции тёмного цвета с булавовидными или цилиндрическими сумками, перитеции развиваются в стромах или на мицелии. Несмотря на внешнее сходство плодовых тел, сферийные грибы значительно различаются по типу развития перитеция и строению сумок, поэтому в последнее время группу сферийных некоторые микологи дробят на несколько небольших порядков, а именно:

1) пор. *Chaetomiales* – у грибов этого порядка перитеции покрыты придатками в виде щетинок и волосков, сумки образуются в перитеции пучками, без парафиз. Оболочка сумок быстро ослизняется, и аскоспоры постепенно выходят из перитеция в виде слизистого жгута. Грибы этого порядка – сапротрофы, они обитают на растительных остатках и участвуют в их разложении. Центральный род порядка – *Chaetomium* – включает около 200 видов, наиболее распространённый вид – *Chaetomium globosum*, он имеет практическое значение как биодеструктор содержащих целлюлозу материалов

(бумаги, тканей и др.), нередко он поражает семена и ослабленные проростки злаков.

2) пор. *Sordariales* – имеют чёрные перитеции высотой 1-2 мм, внутри которых цилиндрические сумки с утолщенным апикальным кольцом. Аскоспоры сордариевых грибов покрыты слизистым чехлом. Сордариевые грибы обитают на навозе (копротрофы), некоторые из них (например, *Sordaria fimicola* – сордария навозная, и *Neurospora crassa* – нейроспора густая) активно использовались в физиологических и генетических исследованиях.

3) пор. *Diatrypales* – порядок, в котором объединяются грибы с перитециями, образующимися в тёмноокрашенных стромах, более или менее погружённых в субстрат. Это, в основном, сапротрофы, реже – паразиты древесных растений.

4) пор. *Xylariales* (s.str.) – включает грибы с чёрными, углистыми перитециями, внутри которых плотным гимениальным слоем образуются сумки и парафизы. Перитеции часто погружены в строму. Стромы у ксилляриевых грибов бывают разнообразны по форме – от округлых до ветвящихся. Большинство этих грибов – сапротрофы, но многие ксилляриевые грибы паразитируют на растениях.

5) пор. *Phyllachorales* – объединяет фитопатогенные грибы с тонкостенными перитециями, погружёнными в строму, которая развивается в тканях листьев или стеблей растения-хозяина.

В целях систематики сферических грибов используются такие признаки, как строение, взаимное расположение и способ развития составных частей перитеция, способ освобождения из него зрелых аскоспор, а для диатриповых и ксилляриевых – особенности строения стромы. Стромы бывают двух типов – диатрипоидные и вальсоидные (см. табл. 4 и рис. 4).

Для классификации пиреномицетов также используют особенности развития плодовых тел, их строение и тип освобождения аскоспор из сумок. У большинства пиреномицетов в развивающемся плодовом теле, покрытом оболочкой (перидием) можно обнаружить своеобразные структуры, из которых по мере созревания перитеция образуются различные его части. Совокупность этих структур называют центром перитеция (или *карпоцентром*). В центр перитеция входят: 1) аскогенные гифы; 2) питающая плектенхима (или *плектус*) – мицелиальное сплетение вокруг аскогенных гиф; 3) субгимениальный диск – сплетение гиф в нижней части перитеция, которое в дальнейшем даёт начало настоящим, или первичным, парафизам (эти парафизы растут из нижней части перитеция);

4) супрагимениальный колокол – сплетение гиф в верхней части перитеция, которое в дальнейшем преобразуется в остеоларный аппарат (т.е. верхушечную часть перитеция с приспособлениями для освобождения из него аскоспор) и апикальные, или ложные парафизы (они растут из верхней части перитеция вниз).

Таблица 4. Типы стром у сферических грибов

Диатрипоидный тип	Вальсоидный тип
Строма образована только мицелием гриба	Строма образована мицелием гриба и частицами субстрата, на котором гриб рос.
Шейки перитециев – не сгущены, у каждого перитеция – отдельное выводное отверстие.	Шейки перитециев обращены к центру стромы, часто в строме есть общее для всех перитециев выводное отверстие.
Строма распротёртая, её очертания неопределённые.	Очертания стромы более чёткие
Строма слоистая, подразделяется на эктострому (на ней первоначально развивается конидиальное спороношение) и эндострому (которая формируется под эктостромой позже и содержит перитеции).	Строма однородная, без слоёв.

Различают несколько типов развития центра перитеция:

1) *Sordaria*-тип (или *Diaporthe*-тип) – питающая плектенхима в перитеции есть всегда;

2) *Xylaria*-тип – парафизы растут непосредственно от перидия, а не из субгимениального диска (последний вообще отсутствует). При таком типе развития сумки и парафизы образуют в перитеции гимениальный слой, а не пучок, как при других способах развития карпоцентра.

3) *Eutypa*-тип – парафизы развиваются из плексуса (питающей плектенхимы);

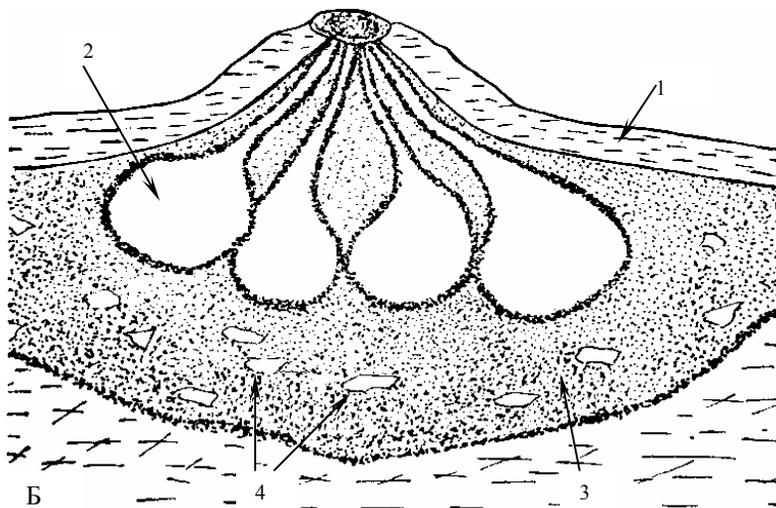
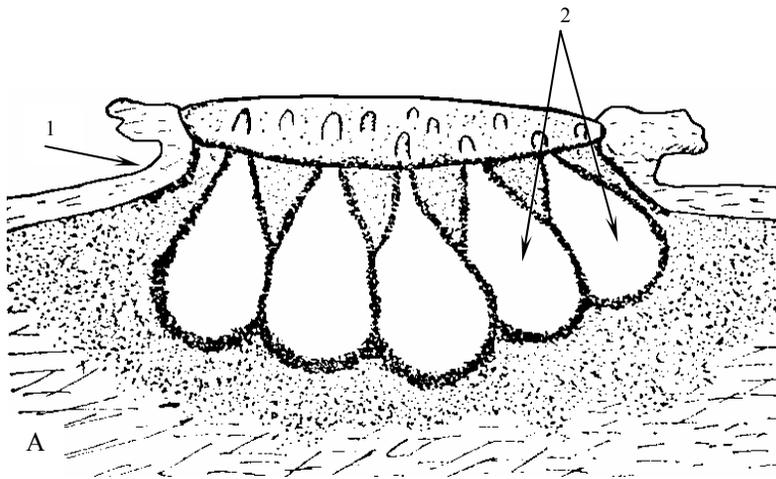


Рис. 25. Типы стром.

А - строма диатрипоидного типа: 1 - эпидермис, 2 - перитеции;

Б - строма вальсоидного типа: 1 - эпидермис, 2 - перитеции, 3 - гифы гриба,

4 - частицы субстрата.

4) *Nectria*-тип – парафизы являются апикальными, они развиваются из супрагимениального колокола.

Иногда выделяют ещё один тип карпоцентра (*Claviceps*-тип), при котором парафизы развиваются, но затем, ещё до созревания сумок, исчезают.

Кроме типа строения и развития карпоцентра для систематики пиреномицетов используют особенности освобождения аскоспор из сумок. Описаны следующие типы освобождения аскоспор:

1) *Podospora-Sordaria*-тип – созревающая сумка сильно вытягивается в длину, внедряется верхушкой в выводящий канал перитеция и выбрасывает в него свои споры. Затем пустая сумка сильно сжимается, а её место занимает следующая;

2) *Gnomonia*-тип – сумки отделяются, проходят в канал шейки перитеция и, удерживаясь в щели, лопаются и в слизи выбрасывают споры; после опустошения выходит наружу и пустая сумка;

3) *Chaetomium*-тип (или *Valsa*-тип) – сумки расплываются, и аскоспоры выходят наружу в слизистом шнуре;

4) *Cordiceps* – сумка (унитуникатная) высовывается из перитеция и поочередно, очень быстро (за 1-8 секунд) выбрасывает нитевидные аскоспоры.

Таковы, в основном, признаки, по которым различают грибы-пиреномицеты. Теперь рассмотрим некоторые сферические грибы, паразитирующие на растениях.

Порядок *Xylariales*

На древесине и коре лиственных пород часто встречаются грибы рода *Rosellinia* (розеллия). У них крупные перитеции (диаметром более 0,5 мм), которые развиваются на сплетении гиф. Среди этих грибов есть опасные паразиты: *R. aquila* – вызывает загнивание шелковицы, *R. necatrix* – паразитирует на виноградной лозе, на яблоне и сливе, *R. quercina* – поражает дуб. Грибы этого рода начинают развитие на живом растении, но во время паразитической жизни гриба никаких спороношений не образуется. После того, как пораженные органы растения (в основном корни) отмирают, гриб продолжает развиваться, образует склероции. Склероции затем превращаются в пикниды с конидиеносцами, отчленивающими бесцветные конидии. Затем образуются перитеции, они большие (более 0,5 мм), почти округлые, только на вершине оттянутые в сосочковидный выступ, на котором имеется отверстие. *Rosellinia quercina* поражает корни у молодых дубов в возрасте 1-3 лет. Пораженные растения увядают,

сохнут и гибнут. Отмирание начинается с верхушки побегов. На корнях поражённых растений можно заметить чёрные, величиной с булавочную головку, склероции, а на коре бывают видны нитевидные тяжи, которые состоят из слабо сросшихся гиф. Распространяясь в почве, эти тяжи переходят от больного корня к другим, здоровым и заражают их. Достигнув корней, гифы обвивают их, проникают внутрь – до самой сердцевины дерева – и быстро убивают его. Более подвержены болезни молодые растения, потому что старые части корня защищены от проникновения мицелия пробковой тканью. В течение лета грибок также распространяется конидиями, которые обычно разносятся мышами и насекомыми. Аскоспоры розелинии прорастают только на следующий год, после зимнего периода покоя.

Другой широко распространённый паразит из этого рода – *Rosellinia necatrix*. Этот грибок вызывает т. н. “плесневую болезнь” или “белую гниль” винограда и фруктовых деревьев, поражает также розы, дуб, бобы, картофель, ель, сосну. Наиболее сильно растения поражаются во влажных местах, на глинистых почвах. На таких почвах растения бывают ослаблены из-за недостатка доступных форм железа и марганца. Заболевшее растение винограда начинает обильнее ветвиться у основания, его листья становятся мельче, более изрезанными, а потом желтеют и отмирают. В дальнейшем основание стебля становится бурым, ноздреватым, и с этого места легко отпадает кора. Если срезать стебель у основания, из среза вытекает чёрное вещество. Виноград, поражённый “белой гнилью”, гибнет через 1,5-2 года, а фруктовые деревья – через 2-3 года. Грибок может жить в почве как сапротроф. При благоприятных условиях мицелий разрастается, покрывает поверхность корней. Достигнув молодого корня, грибок убивает его токсинами, а затем проникает в более старый корень и разрастается в его коре в виде ризоморф. На ризоморфах образуются клубневидные склероции. Пока растение-хозяин живо, грибок не спороносит, а после гибели растения на поверхности поражённых органов развиваются конидиеносцы с конидиями и перитецией. Сначала на склероциях и мицелии пучками вырастают ветвистые тёмные конидиеносцы, а позже на склероциях формируются группы перитециев. У перитециев чёрная ломкая оболочка, они почти шаровидные, с небольшим носиком. Сумки в перитециях перемежаются с парафизами, аскоспоры – чёрно-бурые, одноклеточные.

Другие распространённые роды ксилляриевых грибов – это *Huroxylon*, *Daldinia*, *Xylaria*, *Thamnomycetes*. В основном это сапротрофы, но некоторые виды могут вызывать болезни растений. Например, *Huroxylon mammatum* может вызывать рак тополей. У этого гриба на мицелии образуются очень изящные, характерно ветвящиеся конидиеносцы, а после исчезновения конидиального спороношения – развиваются перитеции. Перитеции шаровидные, образуются в полукруглых или корковидных стромах с красно-бурой или чёрной поверхностью.

Порядок *Phyllachorales*

Грибы этого порядка в основном паразитируют на листьях и стеблях злаков. Перитеции у филлахоровых тонкостенные, они погружены в стромы. Сумки обычно булавовидные, с узким апикальным кольцом, не амилоидные. Аскоспоры бесцветные, часто асимметричные, иногда с придатками. Самый распространённый род из этого порядка – *Phyllachora*, включает около 100 видов, паразитирующих на злаках. Наиболее известна *Phyllachora graminis*, она образует на листьях мелкие, слегка блестящие роговые пятна. Эти пятна – стромы гриба, они состоят из множества тонких гиф, идущих между клетками листовой паренхимы. Гифы заполняют изнутри и клетки эпидермиса, образуя прочный покровный слой. Сосудистые пучки листа при этом остаются нетронутыми.

На листьях вишни и сливы паразитируют грибы рода *Polystigma*. Стромы гриба ярко-красные, мясистые, заметные с обеих сторон листа. Летом в них развиваются пикниды с изогнутыми конидиями, а осенью и весной, уже на опавших листьях – перитеции. Наиболее распространён вид *Polystigma rubrum* (полистигма красная) – возбудитель “ожога” листьев черешни, вишни и сливы. Болезнь начинается с образования желтоватых или светло-красных пятен, хорошо заметных с обеих сторон листа. С верхней стороны листа пятна слегка вдавленные, а с нижней – выпуклые. По мере развития гриба пятна становятся всё более толстыми, огненно-красными, блестящими. Мицелий гриба разрастается в ткани листа, его красные ветвистые гифы пронизывают мезофилл. В результате ткани листа разрастаются и не содержат хлорофилла. Летом на нижней стороне поражённого листа появляются пикниды гриба, в которых образуются многочисленные изогнутые конидии. Конидии, склеенные слизью в комочки, выходят на поверхность через выводные отверстия пикнид в виде беловатых капелек. В июле-августе в строме

закладываются аскогоны – спиралевидной формы, без трихогины. Антеридиев не образуется, копуляция происходит между двумя се-стринскими клетками аскогона. Между многоядерной (мужской) и одноядерной (женской) клетками возникает пора, через которую одно из мужских ядер переходит в женскую клетку и образует с её ядром дикарион. Дальнейшее развитие аскогенных гиф идет обычным путём, строма при этом буреет. Половой процесс происходит поздней осенью, на уже отмерших листьях. К весне перитеции созревают, из них выбрасываются бесцветные эллипсоидные аскоспоры. Попав на молодой лист, аскоспора прорастает, и уже через 6 недель на этом месте возникает пятно с пикнидами. Конидии, которые образуются в пикнидах, почти не прорастают и в распространении болезни не участвуют. Предполагается, что они являются спермациями, которые утратили свою функцию и не способны оплодотворить аскогон.

При массовом развитии *Polystigma rubrum* может причинять растениям большой вред.

Порядок *Diatrypales*

Порядок включает около 125 видов, у которых перитеции образуются в строме диатрипоидного или вальсоидного типа. Центральный род порядка – *Diatrype*. Из 50 известных видов диатрипе самый распространённый – *Diatrype disciformis*. Этот гриб паразитирует на ветвях бука, а после их отмирания – развивается на них сапротрофно. Строма гриба плоская, диаметром 2 мм. Сначала развивается эктострома, на которой образуется конидиальное спороношение (*Libertella disciformis*). Постепенно эктострома расплывается и отмирает, под ней развивается эндострома, в которой закладываются перитеции (до 50 штук). Верхний слой эндостромы превращается в жёсткую корку, окружающую отверстия перитециев. Такое последовательное развитие стромы обычно бывает только при благоприятных для гриба условиях. При внезапной засухе развитие стромы может остановиться на начальных стадиях, и различить эктострому и эндострому трудно.

Порядок *Diaporthales*

Грибы этого порядка образуют перитеции, погружённые либо в ткань растения, либо в строму. Наружу из стромы выходит только носик перитеция, который служит для вывода зрелых аскоспор.

Перитеции имеют плотную кожистую оболочку, окрашены в тёмный цвет. Шейка перитеция выстлана изнутри короткими гифами – перифизами. Характерная особенность порядка – это сумки с ножкой, которая при созревании аскоспор растворяется. В результате в зрелом перитеции сумки свободно плавают в слизи. В слизь превращается при созревании перитеция весь карпоцентр, не остаётся даже парафиз. Сумки диапортовых грибов унитарные, с утолщенной вершиной, в которой есть узкий канал для освобождения аскоспор наружу. Перитеции диапортовых грибов развиваются сапротрофно, а конидиальные стадии – на живых растениях, поражая листья и плоды. Порядок диапортовых делится на три семейства: 1) *Gnomoniaceae* (гномониевые); 2) *Diaporthaceae* (диапортовые); 3) *Valsaceae* (вальсовые).

У грибов сем. *Gnomoniaceae* перитеции погружены в субстрат, но имеют выступающие наружу носики, через которые выходят созревшие аскоспоры. Аскоспоры бесцветные, двухклеточные, парафизы в плодовых телах отсутствуют. Наиболее важны в хозяйственном плане следующие виды гномониевых: *Gnomonia erythrostoma* (гномония красноустычная) – возбудитель скручивания листьев вишни, *G. leptostyla* (гномония тонкозаострённая) – вызывает антракноз (сухую гниль) грецкого ореха, *G. ulmea* (гномония вязовая) – возбудитель антракноза платана и литстовой пятнистости вяза. У паразитирующей стадии этих грибов образуется бесполое спороношение – конидии в ложках или в пикнидах, а половое спороношение развивается уже на мёртвом субстрате.

Gnomonia erythrostoma вызывает побурение, скручивание и засыхание листьев черешни, реже – вишни и сливы. Может вызывать деформацию плодов у черешни. Характерная особенность этого заболевания – продолжительное изменение листьев на деревьях. Сначала (в июне – июле) на листьях появляются расплывчатые красноватые пятна с желтоватым краем. Со временем пятна увеличиваются и становятся коричневыми, листья складываются по срединной жилке и засыхают. Черешки листьев скручиваются вниз, и в таком состоянии листья часто остаются висеть до будущей весны. Больные листья с нижней стороны покрываются пикнидами – с нитевидными, бесцветными, искривлёнными конидиями (*Septoria pallens*). На тех же листьях, одновременно с созреванием пикнид, в тканях листа образуются перитеции. Процесс их образования длится всю зиму, к весне аскоспоры созревают и распыляются, заражая раскрывающиеся молодые листья.

Из других гномониевых грибов часто встречается гномония липовая (*Gnomonia tiliae*) и её конидиальная стадия – *Gloeosporium tiliae*. Заболевание проявляется в виде светло-бурых, округлых или неправильных по форме пятен на листьях, листовых черешках и молодых побегах. Пятна окружены тёмной каймой. На верхней стороне листа образуются ложа с одноклеточными, бесцветными, заострёнными на концах конидиями. Перитеции формируются на опавших листьях и содержат двухклеточные, с неравными клетками, аскоспоры.

У грибов сем. *Diaporthaceae* перитеции погружены в строму диатрипоидного типа. Центральный род семейства – *Diaporthe*. Конидиальная стадия диапорте относится к роду фомопсис (*Phomopsis*). Экономическое значение имеют следующие виды: *Diaporthe perniciosa* (диапорте вредный) – возбудитель рака плодовых деревьев и бурой гнили плодов; *D. ambigua* (диапорте неясный) – возбудитель рака ветвей груши, *D. vexans* – вызывает гниль плодов баклажана.

При поражении грибом *Diaporthe perniciosa* кора на ветвях западает, чернеет и покрывается трещинами. Когда болезнь охватывает всю ветвь, это приводит к её засыханию. Внутри вида *Diaporthe perniciosa* выделяют ряд форм, приуроченных к определённым видам плодовых деревьев. Например, сливовая форма диапорте вредного вызывает засыхание ветвей у косточковых плодовых деревьев, а у семечковых – яблони и груши – поражает только плоды. При этом на вершине плода появляются тёмно-коричневые пятна с более светлым краем, затем пятна распространяются по всей поверхности плода, и на поражённых местах появляются пикниды гриба. Позже поражённые плоды мумифицируются. Другой гриб – *Glomerella cingulata* (гломерелла опоясанная) – вызывает так называемую “горькую гниль” плодов яблони, реже – поражает ветви и листья. Болезнь начинается ещё на дереве и особенно сильно развивается при хранении. От этой гнили при хранении может пропадать до 20 % плодов. В месте инфекции на яблоке появляется небольшое округлое пятно с чётко ограниченными краями. Пятно увеличивается, цвет его меняется – от светло-коричневого до тёмно-коричневого. Поражённая ткань под кожицей плода буреет, размягчается и становится горькой на вкус. При повышенной влажности пятна увеличиваются до 2-4 см в диаметре, а иногда охватывают половину яблока. На поверхности поражённых плодов, под кутикулой, образуются стромы гриба, на которых развивается бесполое спороношение –

ложа *Gloeosporium fructigenum* (глеоспорий плодовый). Поражённая ткань ссыхается, уплотняется. Если больные плоды находятся на дереве, то они мумифицируются. Если же поражённые плоды оказываются в хранилище, то в местах повреждения начинается мокрая гниль, вызываемая сапротрофными микробами. Совершенную стадию гриба в природе находят редко, чаще на яблоках, реже – на ветвях.

К семейству диапортовых относится также важный паразит каштана, вызывающий рак коры – *Endothia parasitica*. Заболевание поражает все наземные органы, кроме листьев. На ветвях болезнь вначале проявляется в виде тусклых розовых пятен, которые со временем разрастаются и углубляются в кору. Мицелий гриба распространяется в камбии и вызывает в поражённом месте гипертрофию тканей, проявляющуюся в виде раковых наростов. Все поражённые части дерева отмирают и засыхают. При отмирании ветвей вначале образуются стромы, содержащие пикниды с пикноспорами. Споры выходят из пикнид в виде слизистого шнура. Позднее развиваются перитеции. На больных деревьях отмирает кора, она растрескивается и отпадает лоскутами, оставляя обнажённую древесину. Листья на больных ветвях засыхают, но остаются висеть на дереве, сохраняя зелёную окраску.

В семействе *Valsaceae* один род – *Valsa*, насчитывающий около 400 видов. Характерный признак семейства – наличие вальсоидной стромы. Строма закладывается внутри субстрата. Выступая наружу, она разрывает прикрывающий её слой перидермы. Стромы вальсы разнообразны по форме и образованы из мицелия с участием элементов питающего субстрата. Перитеции снабжены длинными носиками, приподнимающимися над стромой. Строма отделяется от субстрата окрашенной в чёрный цвет каймой. Сначала на стромах развиваются конидиальные спороношения, а позднее – перитеции. Несовершенная стадия относится к роду *Cytospora*, она представлена пикнидами с пикноспорами. Вальсовые грибы преимущественно сапротрофы, из паразитов наиболее вредоносны следующие: *Valsa leucostoma* (вальса светлоустыичная), *V. prunastri* (вальса сливовая), *V. vitis* (вальса виноградная), *V. sordaria* (вальса грязная). *Valsa leucostoma* вызывает усыхание ветвей абрикоса, вишни, черешни, сливы и персика. У больных деревьев желтеют и опадают листья, засыхают концы заражённых ветвей. На поражённых ветвях появляются овальные серовато-жёлтые пятна. Мицелий гриба развивается в коре и древесине. Пикниды конидиальной стадии образуются в

мощно развитой строме, в полостях неправильной формы, открывающихся наружу единым отверстием. В строме также образуется по 2-3 перитеция с длинными носиками.

На косточковых – сливе и абрикосе – паразитирует вальса сливовая (*V. prunastri*) с конидиальной стадией цитоспора красноватая (*Cytospora rubescens*).

На винограде развивается вальса виноградная (*V. vitis*) с конидиальной стадией (*Cytospora vitis*). Она вызывает точечный ожог на листьях и побегах. Если мицелий проникает в цветочные почки, то убивает их. Перитеции образуются на растительных остатках.

На тополях и ивах часто встречается вальса грязная (*V. sordaria*) и её конидиальная стадия – цитоспора золотистоспоровая (*C. chrysosperma*). Она вызывает так называемый “рак тополя”, который причиняет особенно большой вред на загущённых посадках. Пикниды этого гриба образуются в серовато-оливковых стромах, и пикноспоры выходят оттуда в виде золотисто-оранжевых слизистых шнуров. Перитеции располагаются в строме концентрическим кольцом в 1 ряд, их от 4 до 10, они имеют шаровидную форму и встречаются довольно редко.

Порядок *Hypocreales*

Порядок объединяет грибы (более 100 родов) с мягкими мясистыми перитециями яркой или светлой окраски. Перитеции образуются на мицелии – на поверхности или внутри субстрата, на мицелиальном сплетении (*субикулюме*) или на хорошо развитых стромах. Перитеции имеют хорошо развитый перидий и выводное отверстие (*остилу*), выстланное перифизами. Настоящие парафизы в перитециях отсутствуют, но развиваются апикальные парафизы – стерильные гифы, врастающие в полость молодого перитеция сверху. Сумки цилиндрические или булабовидные, отходят от дна и боковых стенок перитеция, врастая между апикальными парафизами. В зрелых перитециях апикальные парафизы часто полностью разрушаются. У многих гипокрейнных перитеции развиваются в стромах. Стромы бывают следующих типов:

1) Субикулярные. Субикулом – это довольно рыхлое сплетение гиф гриба на поверхности субстрата.

2) Базальные – плотные сплетения гиф, которые закладываются под корой на мицелии и прорывают кору по мере разрастания. Базальные стромы обычно мелкие, подушковидные. Перитеции обычно погружены в такие стромы только основаниями.

3) Компактные стромы с погружёнными в них перитециями. Компактные стромы могут быть разнообразной формы и достигают довольно крупных размеров.

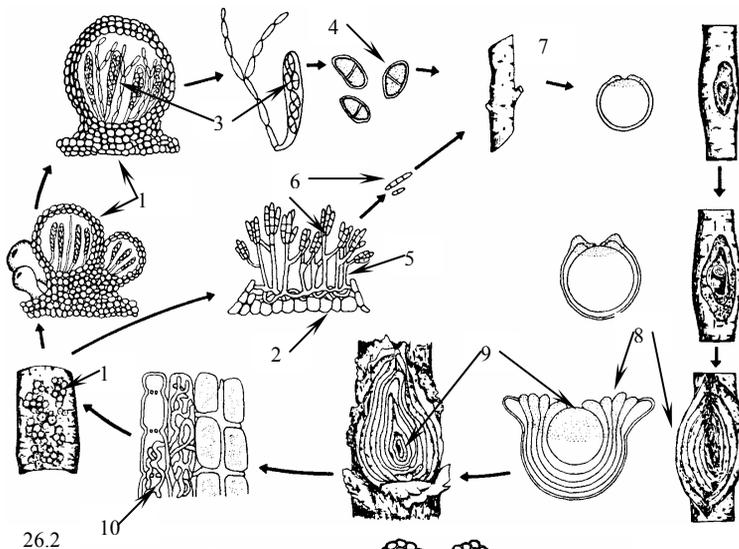
Стромы гипокрейнных обычно имеют светлую (белую или желтоватую) либо яркую окраску – обычно жёлтую, оранжевую, красную, реже фиолетовую или синюю. Иногда встречаются тёмно-зелёные, синевато-чёрные и коричневые стромы. В цикле развития гипокрейнных грибов важную роль играет конидиальная стадия. Чаще всего конидии гипокрейнных являются фиалоспорами, у некоторых – алевриоспоры и бластоспоры. У грибов этого порядка в цикле развития часто образуются две конидиальные стадии. Например, у родов *Nectria* и *Gibberella*, имеющих конидиальные стадии *Fusarium*, образуются макро- и микроконидии (фиалоспоры). По особенностям строения стром, аскоспор и анаморф в порядке выделяют 3 семейства: *Nectriaceae*, *Hypomycetaceae*, *Hypocreaceae*.

У грибов семейства *Nectriaceae* перитеции образуются на поверхности субстрата или на строме. Стромы обычно небольшого размера, подушковидные. Центральный род семейства – *Nectria*. У грибов этого рода аскоспоры двухклеточные, не распадающиеся в зрелости на отдельные клетки. Повсеместно встречаются нектрия киноварно-красная (*Nectria cinnabarina*). Она обычно обитает на мёртвых сухих ветвях деревьев, но может развиваться как раневой паразит. Нередко этим грибом поражаются ягодные культуры – чёрная и красная смородина, крыжовник. Мицелий гриба развивается под корой ветвей, проникая и в древесину. Весной на мицелии образуется конидиальное спороношение – *Tubercularia vulgaris* (туберкулярия обыкновенная). Конидиальные стромы выглядят как оранжево-розовые подушечки диаметром 0,5-2 мм. На них слоем располагаются простые или слабовеетвящиеся конидиеносцы с конидиями. Образование конидий происходит всё лето, а в районах с мягкой зимой – и весь год. Конидии распространяются ветром или каплями дождя. Осенью на тех же стромах или рядом с ними развиваются тёмно-красные перитеции гриба. Обычно они закладываются по краям конидиальной стромы, у её основания, и образуют большие группы (до 30 перитециев). Выбрасывание аскоспор обычно происходит весной. *Nectria cinnabarina* обычно поражает деревья и кустарники, ослабленные недостатком воды, загрязнением воздуха и механическими повреждениями. Молодые деревья обычно поражаются этим грибом через корни. Это бывает, когда корень растения встречается в почве с находящимися в ней остатками

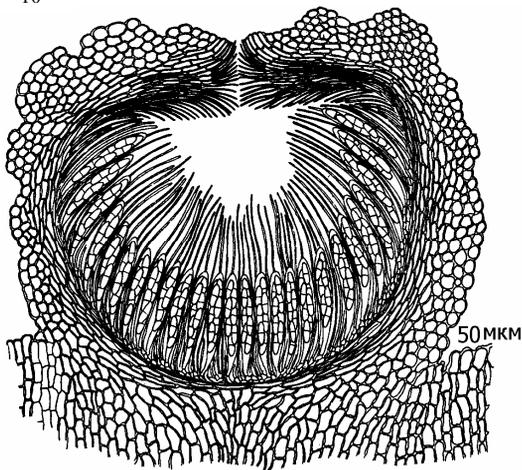
поражённых деревьев, из которых мицелий гриба проникает в корни. Из корней гриб распространяется по сосудам в ствол и вызывает внезапное увядание дерева. Другой вид нектрии – *Nectria galligena* (нектрия галлообразующая) – вызывает так называемый европейский (или обыкновенный) рак яблони. Болезнь представляет собой некроз коры с образованием наплывов и глубоких ран. Это заболевание встречается в странах Европы и Северной Америки, в районах с влажным климатом. Развитие рака плодовых деревьев происходит по следующей схеме (см. рис 24): на заражённых побегах образуются перитеции (1) и спородохии (2), в перитеции созревают сумки (3) с аскоспорами (4), а на конидиеносцах (5) в спородохии образуются конидии (6).

Попадая на повреждённый побег дерева (7), аскоспоры и конидии прорастают и заражают растение. В месте заражения кора отмирает, образуются наплывы (8) и глубокие раны (9).

Внутри поражённых побегов зимует мицелий гриба (10), на поверхности отмерших тканей образуется половое спороношение гриба (перитеции) и бесполое спороношение (спородохии). Гриб внедряется в растение только через свежие раны, при заражении споры активно засасываются в сосуды дерева. Также возможно заражение через рубцы опавших листьев и пятна, образуемые паршой (*Venturia inaequalis*). В результате заражения на стволе и ветвях дерева развиваются характерные раны. Часть коры отмирает и начинает крошиться, образуется открытая рана. Рана расширяется, вокруг неё образуются наплывы, располагающиеся ярусами (их расположение объясняется периодическим изменением активности мицелия паразита). Такое поражение называется открытой формой рака. На более тонких ветвях бывает закрытый рак: рана затягивается наплывами, и от неё остаётся только небольшая щель. Листья на больных ветвях обычно бледнее и мельче. На мёртвой коре и поверхности ран развивается конидиальное спороношение гриба – *Cylindrocarpon mali* (цилиндрокарпон яблоневый). Конидии образуются на мицелии или на небольших строммах кремово-белого цвета. Они бывают двух типов: крупные, слегка изогнутые макроконидии с 2-5 перегородками и одноклеточные мелкие микроконидии. Развитие конидиального спороношения происходит преимущественно в периоды с высокой влажностью воздуха (весной и осенью). Перитеции гриба образуются на поражённой коре и по краям ран. В отличие от нектрии киноварно-красной, *Nectria galligena* не образует стром. Её перитеции располагаются одиночно или группами



26.2



26.1.

Рис. 26. Грибы рода *Nectria*.
 26.1. - часть стромы с перитецием *Nectria cinnabarina*;
 26.2. - цикл развития *Nectria galligena* (пояснения см. в тексте).

прямо на субстрате. Перитеции шаровидные, тёмно-красные. Сумки содержат по 8 двухклеточных эллиптических аскоспор с толстой оболочкой. Все 8 спор из сумки выбрасываются одним залпом на

расстояние до 4-6 см. Созревание и выбрасывание аскоспор может продолжаться в течение всего года, кроме холодных периодов (когда температура ниже 0°C). Выбрасывание аскоспор происходит обычно днём, наиболее активно – через несколько часов после дождя. Ещё один вид – *Nectria haematocacca* – вызывает корневые гнили и поражения стеблей у гороха, фасоли и других бобовых, у паслёновых, тыквенных, а также сухую гниль картофеля при хранении. Инфекция передаётся через почву. Часто *Nectria haematocacca* поражает растения в комплексе с другими фитопатогенными грибами и фитонематодами. Перитеции гриба бледно-оранжевого, охряного или коричневого цвета, они образуются группами на поверхности рыхлой белой стромы или на мицелии. В естественных условиях перитеции образуются только во влажных тропиках. В умеренной зоне гриб распространён в конидиальной стадии – *Fusarium solani*. Некоторые виды из рода *Nectria* паразитируют на грибах и миксомицетах, несколько видов – на насекомых (обычно на червецах). Род *Gibberella* объединяет 13 видов. У этих грибов мягкие кожистые перитеции чёрного или чёрно-коричневого цвета, они образуются прямо на субстрате или на тёмно-синих стромах. В тёплых и влажных районах умеренной зоны, тропиках и субтропиках широко распространён вид *Gibberella fujikuroi* (гибберелла Фуджикоро). Этот гриб поражает корни, стебли и семена многих растений, особенно часто – злаков (риса, сахарного тростника, кукурузы, сорго). У больных растений риса вытягиваются междоузлия, листья становятся более узкими, длинными, а при сильном поражении – хлоротичными. Такие симптомы вызывают ростовые вещества – гиббереллины, образуемые в поражённом грибом растении. Листья отмирают один за другим, семена не образуются – метёлки остаются пустыми. В итоге растения гибнут. В Японии эту болезнь называют “баканэ” или “болезнь дурных побегов”, в Китае – “белый стебель”. В отдельные годы от этой болезни гибнет до 20% урожая. Инфекция передаётся преимущественно через почву или с семенами. Гриб зимует или переносит период засухи в почве либо на растительных остатках в виде мицелия, конидий, а иногда в виде перитециев. Массовое развитие гриба происходит при повышенных температурах (30-35 °C). Более распространена конидиальная стадия гриба – *Fusarium moniliforme*. Конидии образуются по типу фиалоспор. Макроконидии – изогнутые, веретеновидные, с 3-7 перегородками. Микроконидии – образуются цепочками, формируя порошоквидный налёт на мицелии. Наиболее обильное спороношение гриба на

больных растениях совпадает с цветением и созреванием риса, поэтому основной путь передачи инфекции – заражённые семена. Перитеции образуются только на отмерших частях растений, довольно редко, и не так важны для распространения инфекции. Они тёмно-синего цвета, шаровидной или конической формы, поверхностные. Другой вид – *Gibberella zeae* – паразитирует на кукурузе и других злаках, заражает пшеницу, рожь, ячмень, овёс, рис; повреждает всходы, а также корни, стебли и соцветия взрослых растений. У больных растений снижается урожай, ухудшается качество зерна. Поражённое зерно содержит токсины, и его потребление в пищу вызывает отравление (так называемый “пьяный хлеб”). Первые признаки заболевания появляются к моменту созревания зерна. На колосьях и солоmine образуется розовый налёт – это конидиальное спороношение гриба *Fusarium graminearum*. Поражённые колосья светлее, чем нормальные; выглядят как бы выцветшими. Перитеции гриба развиваются на поражённой соломе в конце вегетации и после уборки. Они чёрно-синие, образуются группами на нижних узлах соломины и выглядят как шероховатый тёмный налёт. Заражение растений происходит за счёт семенной инфекции или из почвы. Мицелий гриба проникает в зерно, распространяется в его покровах, а при сильном поражении – в эндосперме и зародыше. Заражённое зерно обычно легковесное и розового цвета. Развитию болезни способствуют обильные росы и туманы.

Гриб *Microneoctriella nivalis* с конидиальной стадией *Fusarium nivale* (фузарий снежный) вызывает болезнь злаков, называемую “снежная плесень”. Этот гриб живёт в почве сапротрофно и при благоприятных условиях вызывает заражение озимых. Конидии гриба заражают растения с осени, а если снег выпадает на незамёрзшую почву, то паразит развивается и под снегом. На поражённых листьях появляется рыхлый мицелий. Конидиальное спороношение гриба развивается у основания стеблей и на растительных остатках. Перитеции образуются тоже в нижней части стебля, на влагалищах листа под эпидермисом, и выглядят как множество чёрных точек. Развитию снежной плесени благоприятствуют: раннее выпадение большого слоя снега, медленное таяние снега, долгая, холодная и влажная весна.

К семейству гипомикетовых (*Hypomycetaceae*) относятся грибы с грушевидными перитециями, которые образуются на мицелии, в строме или в субиккуломе (войлочном сплетении гиф). Аскоспоры – одноклеточные или двухклеточные, веретеновидные, с

заострёнными придатками на концах. Оболочка сумки в верхней части утолщена в виде колпачка с порой в центре. Все гипомицетовые грибы паразитируют на плодовых телах других грибов. Чаще – на шляпочных грибах. На живом хозяине образуются только конидиальные стадии, а перитеции формируются на отмерших плодовых телах хозяина. Самый крупный род семейства – *Hypomyces* – включает 20 видов. Два вида вредят культуре шампиньона. Это *Hypomyces aurantius* (гипомицес оранжевый) и *H. rosellus* (гипомицес розеточный). Это некротрофные паразиты, они образуют на плодовых телах хозяина обильный мицелий с конидиальными спороношениями и вызывают их быструю гибель. Конидиальная стадия *H. aurantius* – *Cladobotryum varium*: двухклеточные белые конидии обильно образуются цепочками на прямостоячих мутовчатопетлистых конидиеносцах с ланцетовидными фиалидами. Перитеции *H. aurantius* образуются на кожистых оранжевых стромах неправильной формы, которые развиваются на нижней стороне шляпки плодового тела хозяина.

Семейство гипокреиные (*Hypocreaceae*) объединяет грибы с перитециями, полностью погружёнными в хорошо развитые стромы. Большинство грибов этого семейства – сапротрофы. Центральный род семейства – *Hypocrea*. Для гипокреи характерно образование цилиндрических сумок с восьмью двухклеточными аскоспорами, которые при созревании распадаются на отдельные клетки. Перитеции образуются по краю стромы, в один ряд. Стромы у гипокреи светлоокрашенные (беловатые, светло-жёлтые, зеленоватые), мясистые или восковатые по консистенции. Конидиальная стадия гипокреи в большинстве случаев относится к формальному роду триходерма (*Trichoderma*). У некоторых видов гипокреи конидиальная стадия преобладает в жизненном цикле. Например, в почвах и на растительных субстратах широко распространена *Trichoderma viride* (тиходерма зелёная) – конидиальная стадия гриба *Hypocrea rufa* (гипокреи рыжей). Этот гриб способен подавлять развитие других микроорганизмов – как за счёт прямого паразитизма, так и путём конкуренции за субстрат, с помощью выделения ферментов, антибиотиков и других биологически активных веществ. В почве он развивается на богатых целлюлозой растительных остатках, на плодовых телах и мицелии фитопатогенов. Поэтому его активно используют в биологическом методе борьбы с болезнями растений, наиболее успешно – против корневых гнилей.

Порядок *Clavicipitales* (спорыньёвые)

У спорыньёвых грибов перитеции образуются в хорошо развитых стромах, состоящих только из гиф гриба. Стромы обычно мясистые, светлые или яркоокрашенные. Их форма разнообразна – от распростёртых по субстрату или подушковидных до булавовидных или головчатых. Стромы могут развиваться разными способами – на поражённых органах растения-хозяина (*Ephloe typhyna*), из склероциев (*Claviceps*); из мумифицированных, пронизанных гифами гриба тканей хозяина (*Cordiceps*). Сумки у спорыньёвых грибов очень длинные, цилиндрические, с утолщенной на вершине оболочкой. Аскоспоры всегда нитевидные, обычно с многочисленными поперечными перегородками. Их длина в 50-100 раз превышает ширину. У многих спорыньёвых после освобождения из сумки аскоспоры распадаются на отдельные клетки, каждая из которых способна прорасти. Споры в сумке расположены параллельным пучком и выбрасываются поочередно. У кордицепса военного (*Cordiceps militaris*), например, верхушка зрелой сумки выступает из остиолы на расстояние около 50 мкм, и аскоспоры поочереди, с интервалом 1-2 секунды выбрасываются из неё. После выбрасывания всех 8 аскоспор сумка спадается, а через 0,5 -10 минут к отверстию перитеция потягивается новая сумка, которая снова выстреливает аскоспоры. У *Ephloe typhyna* выбрасывание аскоспор из одной сумки происходит с меньшим интервалом, все 8 аскоспор вылетают за одну секунду, одна за другой – иногда так быстро, что склеиваются в одну длинную цепочку. В порядке спорыньёвых 23 рода. Чаще их группируют в одно семейство – *Clavicipitaceae*, но иногда распределяют в 2 семейства: *Clavicipitaceae* и *Cordicipitaceae*. В последнем случае семейства выделяют на основании экологических различий видов. В семейство *Clavicipitaceae* группируют роды, паразитирующие на растениях, а в семейство *Cordicipitaceae* – роды грибов, паразитирующих на грибах и членистоногих (насекомых и пауках). На растениях паразитируют грибы 13 родов порядка. Все хозяева – однодольные растения из семейств осоковых и злаковых. Наиболее распространённые виды семейства спорыньёвых – спорынья пурпурная (*Claviceps purpurea*) и эпихлое рогозовидная (*Ephloe typhyna*).

Жизненный цикл *Claviceps purpurea* включает следующие стадии (см. рис. 27):

1) Весной аскоспоры попадают на рыльца цветков хозяина и прорастают.

2) Гифы гриба внедряются в завязи и образуют плотный мицелий, разрушая ткани растения.

3) На мицелии образуется конидиальное спороношение (*Sphacelia*), и выделяется сладкая жидкость, так называемая “медвяная роса”. Эти выделения привлекают насекомых, и они разносят конидии на здоровые растения.

4) Мицелий развивается в чёрный твёрдый склероций, который торчит из колоса.

5) Склероции опадают на землю, зимуют, и после зимовки прорастают. Из склероциев вырастают многочисленные стромы пурпурно-фиолетового цвета в виде головок на ножках.

6) В стромах, по периферии каждой из головок, развиваются перитеции. Их образование сопровождается копуляцией антеридиев с многоядерными аскогонами. Из аскогонов вырастают аскогенные гифы, на которых по типу крючка формируются сумки.

Количество вырастающих из склероция стром и их размер зависят от размера склероция. Чтобы склероции проросли, необходима их активизация действием низкой температуры (от -3 до +5 °С) в течение длительного времени (4-6 недель), а затем – установление температуры от +10 до +20 °С. Таким образом достигается согласование цикла развития паразита с фазами развития растения-хозяина.

В результате такого согласования выбрасывание аскоспор происходит в период массового цветения злаков. Наиболее сильное заражение наблюдается при высокой влажности, прохладной пасмурной погоде, когда период цветения злаков растянут. От погоды зависит и время созревания склероциев: во влажную погоду первые склероции появляются уже через неделю после развития конидиальной стадии гриба, а в сухую – через 2 недели. *Claviceps purpurea* паразитирует на многих видах злаков – как культурных, так и дико-растущих. Особенно часто встречается на ржи, тимфеевке, пырее, костре, поражает пшеницу, ячмень, райграс и другие злаки. Известны случаи разнохозяйности, связанные с разрывом во времени созревания аскоспор паразита и цветением основного хозяина. Например, перитеции спорыньи часто созревают за 1-2 недели до цветения ржи, и тогда аскоспоры заражают дикие раннецветущие злаки. Ко времени зацветания ржи на них уже развиваются конидии, которые и заражают рожь. Склероции спорыньи пурпурной с разных хозяев различаются по форме, размерам и способам распространения. Крупные склероции на ржи обычно распространяются человеком.

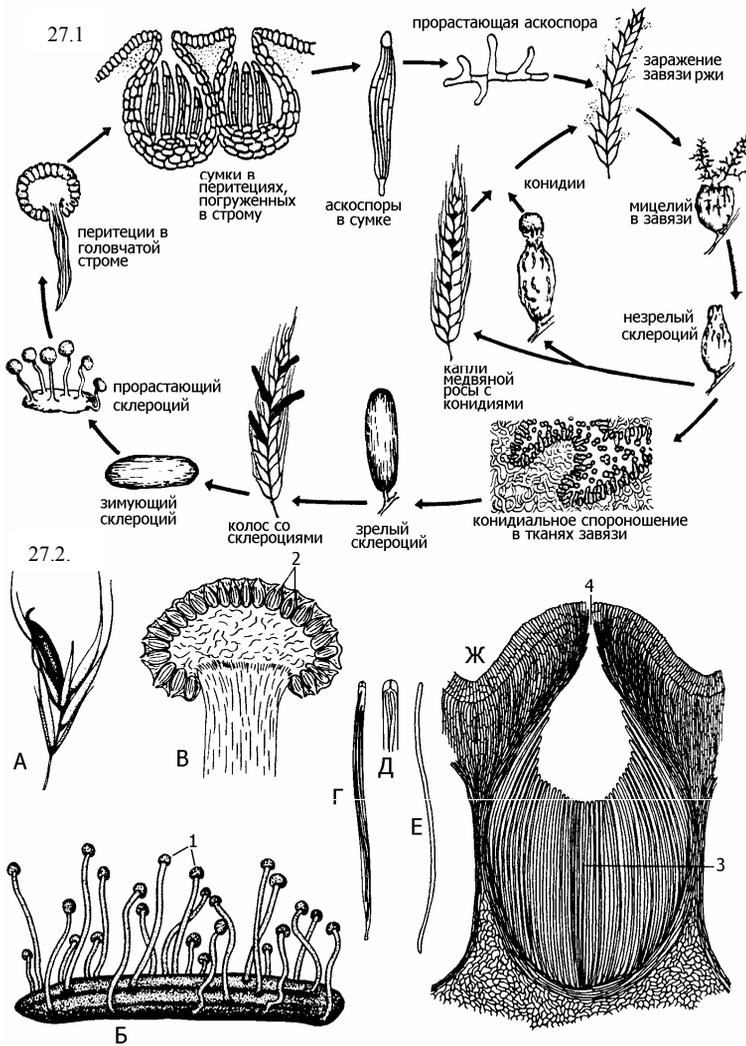


Рис. 27. Спорынья пурпурная (*Claviceps purpurea*):
 27.1. - схема жизненного цикла (см. пояснения в тексте);
 27.2. - этапы жизненного цикла спорыньи: А - колосок ржи со склероцием; Б - склероций прорастает головчатыми стромами (1); В - срез головки стромы с перитециями (2) по периферии; Г - сумка; Д - вершина сумки с апикальной порой; Е - аскоспора; Ж - срез перитеция с гимением (3) и устьем (4).

Склероции, образующиеся на водном злаке *Glyceria* (манник), могут распространяться водой, потому что они рыхлые, содержат много воздуха. На вейнике склероции срстаются с цветковыми чешуями, и легко переносятся ветром. На коротконожке склероции имеют крючки, также образованные из цветковых чешуй, и распространяются животными, которые переносят их на шерсти.

Развиваясь на культурных злаках, спорынья снижает их урожай незначительно. Её практическое значение определяется, главным образом, токсическим действием алкалоидов, содержащихся в склероциях. В последнее время алкалоиды спорыньи широко используются в медицине: в акушерстве, для лечения сердечно-сосудистых и нервных болезней. Склероции спорыньи содержат алкалоиды в количестве от 0,0001 до 0,75 %, обычно это смесь пептидных (в их числе лизергиновая кислота) и клавиновых (агроклавин, элимоклавин) алкалоидов. В настоящее время склероции спорыньи получают в искусственной культуре, используя селекционные штаммы, которые образуют в склероциях 0,4-0,6 % алкалоидов. Причём, в их составе преобладают алкалоиды нужной группы. Склероции спорыньи получают как путём искусственного заражения растений, так и в сапротрофной культуре. В прошлом алкалоиды спорыньи были причиной массовых отравлений людей – клавицепсотоксикоза или эрготизма. Были известны две формы эрготизма: гангренозная (т.н. “антонов огонь”) и конвульсионная (“злые корчи”). В средние века эрготизм был широко распространён в Европе. Например, вспышка эрготизма в 994 г. в Лиможе унесла 40 000 жизней. Этиология эрготизма была установлена только в 1777 г. А. Тесье, который, проводя опыты на животных, установил связь между токсикозом и употреблением в пищу зерна, заражённого спорыньей.

Другой широко распространённый род порядка спорыньевые – *Ephloe*. У грибов рода эпихлое стромы распростёртые, образуются на стеблях растений-хозяев, часто окружая их в виде чехла. Сначала стромы белые, а затем – с развитием перитециев – они приобретают яркую окраску, обычно оранжевую. Аскоспоры у видов этого рода нитевидные, многоклеточные, но не распадающиеся на клетки. В России известен один вид – *Ephloe typhina*. Гриб особенно часто встречается на еже сборной, полевице, овсянице и мятликах, вызывая т.н. “чехловидную болезнь”. Ко времени образования соцветий вокруг листового влагалища верхнего листа образуется белый мицелиальный чехол длиной 2-5 см. На его поверхности появляются мелкие одноклеточные конидии. В июле–августе конидиальная

стромы утолщаются и приобретают оранжевую окраску, в ней развиваются многочисленные перитеции. Мицелий гриба распространяется в растении диффузно, по межклетникам, а в зоне зачатка соцветия его гифы внедряются в клетки сосудистых пучков. Перитеции развиваются только на побегах, содержащих соцветия. У тех злаков, которые при поражении *Ephloe* могут цвести (например, овсяница красная и мятлики), гифы гриба распространяются в завязь, и из неё формируется зерновка, содержащая внутреннюю инфекцию. В этих случаях гриб распространяется с семенами. У злаков, цветение которых полностью подавляется грибом, перезаражение происходит механически – при скашивании, выпасе скота. Споры гриба могут также переноситься мухами *Phorbia phreniosa*, которые откладывают яйца на строме *Ephloe*. Мицелий гриба зимует в корневых многолетних злаков.

Грибы рода *Cordyceps* паразитируют на насекомых, реже – на пауках и грибах. Стромы развиваются из эндосклероция (или псевдосклероция) – плотной массы мицелия, заполняющей тело хозяина. Стромы могут быть разнообразной формы и размеров – от 2 мм у одних видов до 20-30 см у других. Стромы разнообразно окрашены, они бывают: беловатые, серые, жёлтые, оранжевые, красные, коричневые, зелёные и чёрные. Перитеции обычно образуются только на части стромы, а ножка остаётся стерильной. Сумки очень длинные, от 80 до 700 мкм длиной. Аскоспоры нитевидные, многоклеточные, по длине равны сумкам; после выбрасывания из сумки аскоспоры распадаются на одноклеточные фрагменты. Род *Cordyceps* включает около 200 видов. Большинство из них паразитирует на насекомых, только 3 вида – на пауках, 4 вида – на грибах. В умеренной зоне наиболее распространён кордицепс военный (*Cordyceps militaris*). Он развивается на личинках и куколках бабочек, зимующих в почве. Аскоспоры этого гриба, попадая на покровы восприимчивой куколки, прорастают. Их ростковые трубки внедряются в тело хозяина. Гифы гриба развиваются в теле насекомого и образуют цилиндрические гифенные тела, которые постепенно заполняют всё тело хозяина. После гибели куколки и использования грибом всего содержимого, в покровах куколки образуется псевдосклероций. Осенью псевдосклероций прорастает оранжево-жёлтыми головчатыми стромами высотой 4-6 см и толщиной 0,5-1 см, которые поднимаются над поверхностью почвы. В Китае на личинках бабочек обитает кордицепс китайский (*C. sinensis*). Он образует цилиндрические или веретеновидные стромы чёрного цвета длиной

4-7 см, выходящие всегда из головки насекомого. В сушёном виде эти стромы используются для приготовления пищи. Ткани насекомых, убитых кордицепсами, не заселяются бактериями и не разлагаются. Это связано с тем, что гриб выделяет в ткани хозяина антибиотик (кордицепин) и защищает таким образом субстрат от заселения конкурентными микробами. Кордицеп головчатый (*C. capitata*) и кордицеп офиоглоссовидный (*C. ophioglossoides*) паразитирует на плодовых телах различных видов оленьего трюфеля (*Elaphomyces*). Мицелий этих грибов проникает через перидий в клейстотеций хозяина и образует в нём псевдосклероций. Форма и окраска клейстотеция при этом не меняются. Стромы кордицепса офиоглоссовидного развиваются летом и осенью. Они булавовидные, постепенно расширяющиеся к вершине, часто уплощенные, высотой 4-10 см, тёмного цвета. Нижняя часть стромы желтоватая. Мицелий паразита, который окружает в почве клейстотеции оленьего трюфеля, тоже жёлтый.

Единственный род из порядка спорыньёвые, представители которого не образуют ни стромы, ни субикулюм – *Baria* (2 вида). Перитеции этих грибов развиваются на мицелии, они грушевидные, оливково-серые, с сочным перидием из округлых толстостенных клеток.

Дискомицеты

Плодовые тела дискомицетов – апотеции. Аскоспоры у большинства освобождаются активно. Исключение составляют трюфельевые (*Tuberales*), у которых освобождение аскоспор происходит после разрушения перидия. Апотеций состоит из нескольких слоёв:

1) *Гимений* – плотный палисадный слой сумок и парафиз (или только сумок).

2) *Субгимений (гимотеций)* – тонкий слой переплетающихся гиф, который находится под гимением.

3) *Эпитеций* – часть парафиз, выступающая из гимения и закрывающая сумки сверху.

4) *Эксципул* – коровая часть апотеция, его “облочка”. Эксципул обычно состоит из 2 частей: более жёсткой внешней, покрывающей апотеций снаружи (внешнего эксципула) и мягкой внутренней (внутреннего, или медуллярного, эксципула).

Порядок *Leotiales* (*Helotiales*)

Сумки грибов этого порядка открываются трещиной или порой. Апотеции небольшие – диаметром от 0,02 мм до 2-3 см, в среднем – 1-3 мм. У многих леоциевых грибов апотеции имеют хорошо развитую ножку. Аскоспоры часто асимметричные, многоклеточные, всегда с гладкой оболочкой. Леоциевые грибы живут на разных субстратах, среди них есть как сапротрофы на растительных остатках, так и паразиты. В семействе склеротиниевых (*Sclerotiniaceae*) почти все грибы – паразиты. Во многих случаях паразитический образ жизни связан с преобладанием в жизненном цикле конидиальной стадии. У сапротрофных видов конидиальное спороношение бывает редко. Половой процесс у леоциевых грибов – сперматизация. Мужские половые клетки – спермации – формируются в особых органах – спермидиях. Иногда спермации называют микроконидиями, но в отличие от настоящих (макро-) конидий, они не служат для распространения гриба. Примером полового процесса у леоциевых грибов может служить оплодотворение у *Stromatinia gladioli* из семейства склеротиниевых. Спермидии этого гриба состоят из пучка разветвлённых сперматофоров, которые вырастают из одной клетки воздушного мицелия. Спермации развиваются в больших количествах. Они шаровидные, диаметром 1,2-1,8 мкм, погружённые в слизистую жидкость, которая при высыхании приобретает восковидную консистенцию, но легко растворяется в воде. Женские половые органы у *S. gladioli* вырастают из стромы в виде столбиков высотой около 1,4 мм и толщиной 0,6 мм. Они светло-коричневые, покрыты волосками и тонким слоем слизи. Внутри столбика – аскогон, состоящий из закрученных гиф с многоядерными клетками. От аскогона к верхушке столбика идут гифы – трихогины. Когда спермации, попав на верхушку столбика, оплодотворяют аскогон, столбик разветвляется и даёт начало нескольким зачаткам апотециев. Апотеции развиваются в течение 2 недель после оплодотворения. *Stromatinia gladioli* – гетероталлический вид, аскогоны не оплодотворяются спермациями, образующимися на том же мицелии. Оплодотворение может осуществляться спермациями с мицелия другого полового типа. Среди леоциевых грибов есть и гомоталлические виды. По особенностям строения и развития плодовых тел леоциевые грибы делят на семейства.

Семейство *Geoglossaceae* – это немногочисленная группа леоциевых грибов, у которых плодовые тела булабовидные или лопатовидные, высотой до 10 см, диаметром до 2 см. Плодовые тела имеют

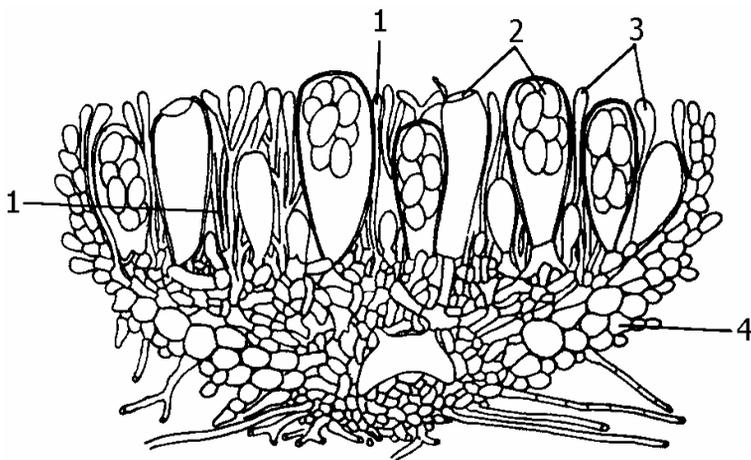


Рис. 28. Схема строения апотеция (на примере *Ascophanus granuliformis*): гимений (1) с сумками (2) и парафизами (3), окружённый клеточным эксципулом (4).

хорошо развитую ножку, по своему строению это модифицированные апотеции, у которых выпуклый диск вытянулся и превратился в вытянутую верхнюю часть плодового тела, и гимений покрывает наружную поверхность образовавшейся таким образом шляпки. Гимений часто прикрыт эпителием, который образован сильно развитыми верхними клетками парафиз. Большинство геоглоссовых грибов – почвенные сапротрофы. В умеренном поясе встречаются в ельниках и смешанных лесах – *Spathularia flavida* и *Cudonia circinans*, на заболоченных лугах и болотах – *Trichoglossum sphagnophilum*.

Семейство *Sclerotiniaceae* – объединяет грибы, у которых в жизненном цикле присутствует стадия склероция или стромы, из которых вырастают апотеции. Склероции могут образовываться разными способами:

1) На воздушных гифах. При этом форма склероция повторяет форму полости в субстрате, где они образовались.

2) Под эпидермисом поражённых плодов растения-хозяина; тогда склероции получаются полые, шаровидные.

3) При мумификации плодов или тканей растения-хозяина грибные гифы замещают собой орган растения, но его форма сохраняется прежней.

4) Вместо склероция образуется субстратная строма. Она видна на поверхности повреждённого листа в виде корочки (коры стромы), а внутри стромы ткань субстрата пронизана гифами гриба.

Апотеции склеротиниевых грибов развиваются, как правило, весной – одновременно с цветением их растений-хозяев. Апотеции обладают положительным фототропизмом, они тянутся к свету. Благодаря этому они вырастают из склероциев, которые часто погружены в почву или подстилку, вытягиваются к открытому воздуху и выбрасывают аскоспоры так, что споры захватываются и разносятся ветром. Все зрелые споры выбрасываются из сумок залпом, когда под силой осмотического давления в утолщенных верхушках сумок лопаются поры. Это обычно происходит, если апотеции соприкасаются ветром. Споры, попав на подходящий субстрат, прорастают. Лучше всего споры склеротиниевых грибов заражают цветки растений-хозяев. Доказано, что пыльца стимулирует прорастание спор. После заражения склеротиниевые грибы переходят на питание за счёт растения-хозяина. Большинство видов – некротрофы, т.е. они сначала убивают клетки и ткани хозяина, а затем питаются уже мёртвым органическим веществом. Обычно склеротиниевые грибы развиваются в строго ограниченных частях хозяина – в стеблях, корневищах, листьях, плодах – где и образуют склероции. Бесполое размножение склеротиниевых грибов – с помощью конидий, но они образуются не у всех представителей семейства. Наиболее характерно конидиальное спороношение для грибов рода монилиния (*Monilinia*) и ботриотиния (*Botryotinia*). Как возбудители болезней растений наиболее важны грибы, относящиеся к родам *Monilinia*, *Sclerotinia*, *Ciboria*.

Грибы рода *Monilinia* образуют склероции в плодах растений из семейств розоцветные и брусничные. В цикле развития у них встречается конидиальное спороношение типа *Monilia*. Гриб *Monilinia urnula* паразитирует на бруснике. Апотеции *M. urnula* развиваются из склероциев в середине мая. Аскоспоры попадают на молодые побеги брусники и прорастают, проникая через эпидермис в стебли и листья растения. Стебель поражённого побега вянет, желтеет, затем темнеет, изгибается и засыхает. Поражённые листья тоже бурют, чернеют и засыхают, но при этом верхняя поверхность листовой пластинки остаётся свежей, зелёной. Гифы гриба распространяются по стеблю межклеточно. Гриб выделяет вещества, убивающие клетки стебля, и питается уже мёртвыми тканями. После отмирания тканей стебля гифы гриба разрастаются в коре и образуют в наружной

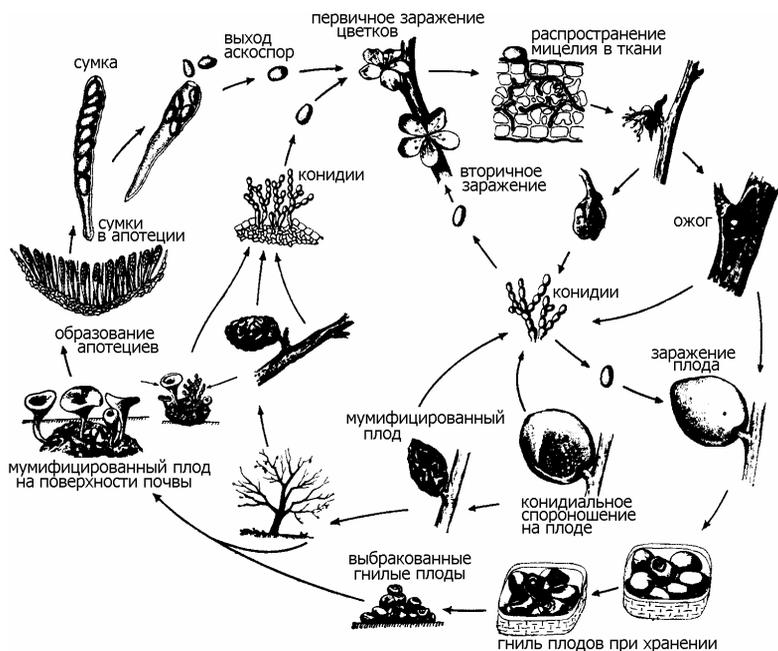


Рис. 29. Цикл развития *Monilinia fructigena* (см. пояснения в тексте).

зоне коры бесцветную псевдопаренхиматическую строму. Строма развивается чаще на одной стороне стебля, это и приводит к коленообразному изгибу поражённого побега. Из стромы вырастают гифы, которые разрывают кутикулу. Выходящие из стромы гифы имеют характерную четковидную форму, но не имеют ни одной перегородки. Когда верхушечный рост гиф прекращается, в местах перетяжек гифы возникают перегородки. Гифы распадаются на отдельные клетки, каждая клетка становится конидией. Масса конидий образует на стебле или на нижней поверхности листьев плотный белый налёт. Покрытые конидиями стебли издают сильный приятный запах миндаля, который привлекает пчёл и мух. Пчёлы переносят конидии на цветки здоровых растений. Попадая на рыльце, конидии прорастают и по каналу пестика ростковые гриба проникают в завязь брусники. Постепенно завязь заполняется гифами гриба, они проникают в стенки плода, и начинается образование

полых шаровидных склероциев. Когда здоровые ягоды начинают краснеть, поражённые – приобретают грязный жёлто-бурый оттенок. Затем окраска ягоды темнеет, кожица сохнет, сморщивается и плотно прижимается к склероцию.

Ягоды со склероциями легко отделяются от плодоножек, перезимовывают на мху, среди опада. Весной, ещё под снегом, образуются зачатки плодовых тел. Апотеции вырастают по одному из каждого склероция и созревают к началу мая.

Другой вид рода *Monilinia*, очень важный в хозяйственном отношении – *M. fructigena*. Этот гриб вызывает чёрную гниль яблок (см. рис. 29). Поражённые плоды буреют, покрываются подушечками конидиального спороношения. Конидии заражают новые плоды, и болезнь быстро распространяется. В поражённых плодах развиваются полые шаровидные склероции, в результате яблоки чернеют. *M. fructigena* очень редко образует апотеции и размножается в основном конидиями. Чаще всего склероции после перезимовки прорастают конидиями. Грибы рода *Sclerotinia* живут преимущественно на осоках. Весной аскоспоры, переносимые ветром, попадают на рыльце цветка и прорастают там. Заражённые соцветия погибают и буреют, заражённые стебли никогда не плодоносят. Гифы гриба растут медленно вниз по стеблю и образуют под его эпидермисом спермации, которые прорывают эпидермис и появляются на стебле в виде слизистых капель. Дождь, роса и насекомые распространяют спермации по умирающему стеблю вниз, где начинают развиваться склероции. Склероции образуются в стеблях растений-хозяев, а после созревания выступают из разложившихся стеблей. Склероции перезимовывают среди растительных остатков, и следующей весной из них вырастают апотеции. Конидиальное спороношение у грибов рода *Sclerotinia* отсутствует. Многие виды склеротинии строго специализированы к определённым питающим растениям, но есть и вид с широким кругом растений-хозяев. Это *Sclerotinia sclerotiorum* (*Whetzelinia sclerotiorum*), вызывающая “белую гниль” у различных с/х культур – свеклы, моркови, подсолнечника, томата, бобов, салата, кабачков и др. При развитии гриба поверхность растения покрывается плотным войлочным белым мицелием, на котором через несколько дней начинают образовываться склероции. Сначала они белые, затем желтеют и чернеют. При созревании они выделяют капли влаги (т.н. экссудат). Обычно склероции шаровидные или продолговатые, диаметром от 0,5 до 4 см, имеют форму полостей в тех частях растений, где они образовались. Склероции способны

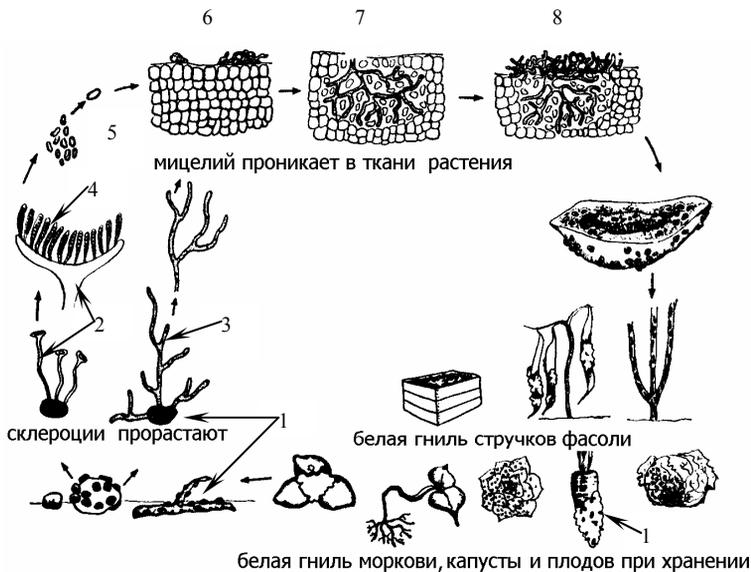


Рис. 30. Шикл развития *Sclerotinia sclerotiorum* (см. пояснения в тексте).

прорастать мицелием или апотециями. Апотеции развиваются из склероциев по одному, в природных условиях это происходит в конце мая – начале июня. Развитие *Sclerotinia sclerotiorum* происходит следующим образом (см. рис. 30): гриб зимует в виде мицелия или склероциев в живых растениях, в мёртвых растительных остатках или в почве, весной склероции (1) прорастают с образованием апотеция (2) или мицелия (3); в апотеции образуются сумки (4) с аскоспорами. Созревшие аскоспоры освобождаются из сумок (5), попадают на растение и прорастают (6). Мицелий поражает основания стеблей, и корни растений, затем проникает в более сочные органы растений (7). Одновременно белый рыхлый мицелий развивается на поверхности ткани (8), на нём формируются склероции. В течение вегетации склероции могут прорасти мицелием, а перезимовавшие склероции способны прорасти апотециями.

Род *Ciboria* включает виды, паразитирующие на цветках и плодах. Склероции цибории – мумиевидные. Внешне они похожи на непоражённые плоды, но в действительности плоды мумифицированы гифами гриба и превращены в склероций, точно имитирующие

форму поражённого органа питающего растения. Склероции цибориевых грибов можно отличить от непоражённых прошлогодних плодов только при микроскопии или потому, что из них весной вырастают апотеции. *Ciboria* часто встречается ранней весной. На серёжках ивы можно найти *Ciboria caucis*, на серёжках ольхи и осины – *C. ammentacea*, на берёзе – *C. betulae*. Конидиального спороношения цибория не образует.

Семейство *Hyaloscyphaceae* (гиалосцифовые) – включает те леоциевые грибы, у которых плодовые тела покрыты волосками. Волоски бывают самые разнообразные по форме и цвету – редкие и густые, прямые и извилистые, бурые, белые, красные, ярко-жёлтые. Различия волосков используются для систематики этого семейства, они указывают на важные различия в физиологии отдельных видов. Клетки волосков имеют толстые стенки и содержат живую цитоплазму и ядра. Волоски действуют, как секреторные органы – выделяют продукты обмена веществ гриба. Большинство гиалосцифовых грибов – сапротрофы. Их плодовые тела в начале лета встречаются очень часто на отмерших травянистых растениях, а осенью – на древесине. Хозяйственное значение имеют виды рода *Lachnellula*. *Lachnellula willkomii* вызывает рак ствола лиственницы. Чаще заболевают молодые лиственницы (10-25 лет). Гриб распространяется аскоспорами, которые при попадании на небольшие ранки прорастают и заражают живые ткани дерева. Развиваясь, грибок убивает камбий, и это приводит к возникновению рака на стволе. На краях опухоли появляются апотеции гриба (диаметром 1-3 мм). Гимений апотециев открыт только во влажную погоду, а в сухую погоду края апотеция загибаются, и он как бы закрывается. Особенно вредоносен грибок в северных районах, где его патогенное действие усиливается повреждениями от мороза. На сосне рак вызывает менее распространённый грибок – *Lachnellula pini*. У него коричневые апотеции с оранжевым гимением. В семейство гиалосцифовых также входят широко распространённые сапротрофные грибы родов *Lachnum* и *Trichopeziza* (трихопещица).

Семейство *Leotiaceae*. Все грибы этого семейства имеют апотеции, в которых между субгимением и внешней корой имеется хорошо развитый слой мякоти из рыхло переплетённых гиф, а внешняя кора состоит из клеток призматической формы. У некоторых видов известна конидиальная стадия. Большинство грибов этого семейства – сапротрофы, паразитов в семействе мало и хозяйственного значения они не имеют. Наиболее распространены грибы

родов *Hymenoscyphus* (гименосцифус) и *Cyathicula* (циатикула). У них светлоокрашенные апотеции на длинных ножках, нередко они встречаются в больших количествах на опавших листьях и отмерших стеблях трав.

Семейство *Dermateaceae*. В апотециях грибов этого семейства отсутствуют дифференцированные мякоть и кора. Их апотеции не имеют ножки и состоят из мясистой ткани, образованной округлыми тонкостенными клетками. В семейство входят как сапротрофные, так и паразитические виды. Грибы родов *Pseudopeziza* (псевдопещица) и *Leptotrochila* (лептотрохила) паразитируют на листьях различных цветковых растений. На люцерне растёт *Leptotrochila medicaginis*, она вызывает на листьях люцерны коричневые пятна. В центре пятна развиваются мелкие (до 0,5 мм) чёрные апотеции, а по краям – группы конидиеносцев, на которых образуются булавовидные конидии. В отличие от многих дискомицетов *L. medicaginis* спорулирует по строгому ритму: каждый день выбрасывается около 2000 спор, причём половина этой нормы может выбрасываться всего за 10 минут. Споры из сумок выбрасываются под давлением не меньше 5,7 атмосфер, что придаёт спорам начальную скорость 32,4 м/с и выбрасывает их на расстояние до 40 см от апотеция. Спороношение продолжается от 8 до 14 дней, за этот срок может образоваться до 30 000 спор.

Порядок *Phacidiales*

Грибы этого порядка занимают как бы промежуточное положение между типичными дискомицетами и пиреномицетами. Плодовые тела фацидиевых грибов имеют вид замкнутого вместилища, но отличаются от перитециев тем, что гимений их состоит из палисадно расположенных сумок и парафиз, отходящих от плоского основания плодового тела. Они округлые или линейные, при созревании раскрываются путём щелевидного или лопастевидного разрыва верхней части оболочки. Апотеции фацидиевых обычно погружены в субстрат, и к моменту созревания аскоспор – всегда широко раскрыты. Аскоспоры бесцветные, одноклеточные или с поперечными перегородками. Сумки – цилиндрические или булавовидные. Порядок *Phacidiales* разделяют на 2 семейства: *Phacidiaceae* и *Pseudophacidiaceae*.

У представителей первого семейства оболочка апотеция срастается с расположенным над ней тканями растения. Грибы этого семейства – *Phacidiaceae* – в большинстве своём паразиты.

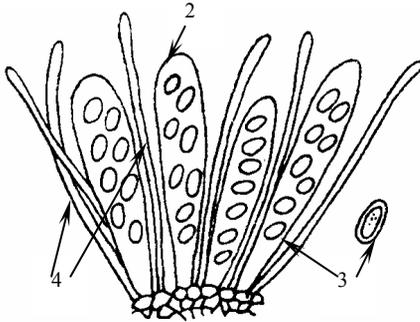
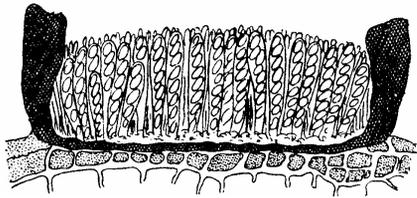


Рис 31. *Phacidium infestans*: раскрывшийся апотеций (1), сумки (2) с аскоспорами (3) и парафизы (4).

В другом семействе – *Pseudophacidiaceae* – оболочка апотеция не срастается с расположенными над ней тканями субстрата. Псевдофацидиевые грибы преимущественно сапротрофы. Это, например, грибы родов *Clithris*, *Coccophacidium*, *Pseudographium*.

Phacidium infestans вызывает широко распространённую болезнь сеянцев сосны, называемую “снежное шютте”. Кроме сосны гриб изредка поражает кедр и ель. Гибель от снежного шютте однолетних сеянцев сосны часто превышает 60%. Поражённая

хвоя вначале имеет рыжеватый цвет, а затем становится пепельно-серой. Первые признаки заболевания обнаруживаются сразу после таяния снега. Весной на поражённой хвое становятся заметны плодовые тела гриба, они имеют вид тёмных точек с расплывающимися контурами и равномерно распределены по поверхности хвои. Созревание апотециев происходит осенью, а распространение аскоспор – со второй половины октября или позже, зимой или ранней весной. Созревшие апотеции выглядят как тёмные бугорки диаметром 1-2 мм. Находящиеся в них сумки со спорами открываются во влажную погоду, когда идёт дождь или снег. Споры выходят из сумок, пока поражённая хвоя с апотециями гриба остаётся мокрой. Они могут разбрызгиваться с каплями дождя и тающего снега, а при весеннем таянии снега споры распространяются с пропитывающей снег талой водой. Установлено, что гриб поражает живую хвою, когда находится под снегом, при температуре выше -5°C . У деревьев, превышающих по

высоте уровень снежного покрова, поражаются только ветви, которые находятся под снегом. Поэтому болезнь чаще возникает в местностях, где за зиму накапливается мощный снеговой покров – более

50 см. Кроме спор, в заражении хвои участвует воздушный мицелий гриба, развивающийся под слоем снега.

Другой распространённый гриб из порядка фацидиальных – *Rhytisma acerinum* – вызывает чёрную пятнистость листьев клёна. Первые признаки болезни появляются обычно в июле-августе. На листьях появляются бледно-жёлтые пятна неясных очертаний. Позднее на этих пятнах возникают утолщённые склероциальные стромы чёрного цвета. При большом количестве пятен листья преждевременно засыхают и опадают. На пятнах опавших листьев к весне следующего года образуются апотеции гриба. Они удлинённой или неправильной формы, щелевидно раскрывающиеся, с отворачивающимися краями. Сумки булавовидные, аскоспоры нитевидные, на одном конце – утолщенные, а на другом – заострённые. Распространение спор и заражение ими молодых клёнов происходит в конце весны. Гриб чаще встречается там, где опавшие листья не убирают.

Большое значение как возбудитель болезней растений имеет гриб *Coccomyces hiemalis*. Он поражает вишню, черешню, режу – абрикос, сливу. Первые симптомы болезни появляются весной. На верхней стороне листовой пластинки возникают мелкие красновато-бурые округлые пятна, увеличивающиеся до 1,5-2 мм. На нижней стороне листа под эпидермисом формируются плоские конидиальные ложа. Конидиальная стадия гриба называется *Cylindrosporium hiemale*. На широком слое тесно расположенных конидиеносцев образуются макроконидии – длинные (длиной 25-86, а толщиной 3-4,5 мкм) серповидно изогнутые, обычно двухклеточные, с более толстым, закруглённым базальным концом. Под давлением конидиального спороношения эпидермис разрывается, и макроконидии выходят наружу. Они переносятся ветром и с каплями воды на другие листья, вызывая их заражение. Инкубационный период болезни длится в зависимости от погоды 8-14 дней. Поражённые листья становятся хлоротичными, желтеют и опадают. На сильнопоражённых деревьях вишни трогаются в рост новые листья и спящие почки. В результате ветви недостаточно одревесневают и зимой часто подмерзают. Начиная с конца августа, в конидиальных ложах появляются конидиеносцы, отличные от летних и отчленяющие мелкие одноклеточные микроконидии (3,4-5,4 × 1,6-3,2 мкм). Микроконидии не способны заражать растение. Предполагается, что они предназначены для оплодотворения. На опавших листьях после перезимовки, в середине мая, образуются апотеции. Они мелкие,

диаметром до 0,25 мм, глубоко погружены в ткань листа, имеют шаровидную форму и чёрную или тёмно-бурую окраску. При созревании оболочка апотециев лопается, разрываясь лопастями, и открывается диск гимения. Сумки гриба длинные, булавовидные. Аско-

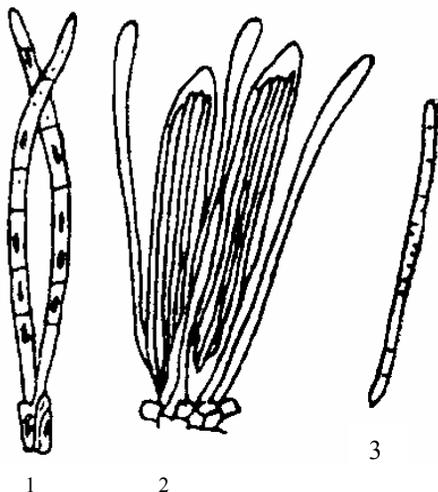


Рис.32. *Lophodermium pinastri*:
1 – хвоя с апотециями, 2 – сумки, 3 – спора.

коспоры – тонкие, продолговатые, одноклеточные или с 1-3 поперечными перегородками. Кроме аскоспор, на перезимовавших листьях могут также формироваться пикниды с весенними макроконидиями. Всего за вегетационный период возможно образование 8-10 последовательных генераций гриба в несовершенной стадии, поэтому инфекция распространяется быстро, особенно в тёплую и сырую погоду.

Важное значение имеют виды грибов из

рода *Lophodermium* (лофодермиум), особенно *L. pinastri*. Этот гриб вызывает широко распространённую в лесопитомниках болезнь – шютте. Её основные симптомы – побурение и опадение хвои у сосен. На заражённой хвое вначале появляются отдельные коричневые пятнышки, окружённые жёлтой каймой. Затем хвоя желтеет или буреет, чаще всего это происходит весной, когда сходит снег. В течение лета на пожелтевшей хвое образуются апотеции гриба. Апотеции чёрные, блестящие, размером около 1-2 мм. При созревании они раскрываются широкой продольной щелью. Зрелый апотеций содержит слой булавовидных сумок, разделённый нитевидными парафизами. В сумках – длинные нитевидные аскоспоры. Степень заражения болезнью повышается при загущении посевов, сильном зарастании питомника сорняками, если поблизости от питомника есть сосновый лес.

Инфекция распространяется быстрее, если бывают сильные ветры, переносящие заражённые хвоинки.

Порядок *Cyttariales* (циттариевые)

Порядок объединяет грибы, у которых апотеции погружены в студенистые или мясистые стромы. У большинства циттариевых сумки иноперкулятные. К этому порядку относится род *Cyttaria* с 7 видами, которые паразитируют на деревьях рода *Nothofagus*, обитающих в тропических лесах южного полушария, в северном полушарии эти грибы не встречаются. Род *Cyttaria* был описан М. Беркли по экземплярам, которые привёз Ч. Дарвин из своей экспедиции на корабле “Бигль” в 1835 г. Дарвин отмечал, что зрелые стромы гриба, которые во множестве растут на деревьях на Огненной Земле, местные жители собирают и едят сырыми. Эти стромы имеют сладковатый вкус, а по запаху похожи на шампиньоны. Мицелий гриба многолетний, он живёт в тканях ветвей или стволов дерева, вызывая их разрастание. На них образуются одревесневшие опухоли размером от нескольких миллиметров до 30 см, в зависимости от возраста поражённых ветвей. На опухолях вырастают многочисленные стромы гриба. Количество стром зависит от размеров опухоли, на опухолях около 1 см образуется до 15 стром, а на более крупных – 25 стром и больше. Молодые стромы мягкие и упругие, а к зрелости – становятся более жёсткими. Апотеции развиваются в ткани стромы как шаровидные полости, а при созревании – раскрываются. Стромы после раскрывания апотециев приобретают яркую оранжевую окраску. Процесс плодоношения у большинства видов гриба совпадает с периодом активного роста хозяина. Только у *Cyttaria darwinii* (циттарии Дарвина), которая обитает на Тихоокеанском побережье Южной Америки, стромы образуются почти весь год. В лесах Тасмании и Новой Зеландии распространён другой вид – циттария Гукера (*C. hookeri*), он развивается так обильно, что стромы, опавшие на землю после выбрасывания спор, образуют слой до 10 см. Циттариевые считают остатками древней группы дискомицетов, сохранившиеся в ареале одного из хозяев.

Порядок *Pezizales* (пецицевые)

У пецицевых грибов сумки оперкулятные, т.е. открываются на вершине крышечкой. В гимении пецицевых всегда есть парафизы. Обычно они равны по длине сумкам, концы парафиз часто

расширены и окрашены. Как правило, пецицевые грибы – сапротрофы. Из паразитных пецицевых грибов широко известна ризина волнистая – *Rhizina undulata* (sin. *Rhizina inflata*) из семейства лопатниковых (*Helvellaceae*). Гриб поселяется на почве в сосновых лесах, часто около старых кострищ. Его апотеции сначала плоские, а затем становятся выпуклыми, каштаново-бурыми, с беловато-жёлтым краем и волнистой поверхностью. С нижней стороны апотеции желтоватые, с многочисленными корневидными ризоидами. Гриб может поражать корни хвойных деревьев в возрасте 20-25 лет. Он развивается как паразит на корнях преимущественно после разжигания костров, на местах лесных пожаров. Аскоспоры гриба, выброшенные из апотециев, вымываются дождём в почву и хранятся в ней. При лесных пожарах почва прогревается, и аскоспоры, оказавшиеся в зоне с температурой 38 – 45° С, подвергаются тепловому шоку и активно прорастают. Развивающийся мицелий заселяет корни живых растений до развития конкурентной микрофлоры. В дальнейшем инфекция может передаваться через контакты корней от больного дерева к здоровым, вызывая их заболевание и гибель. Особенно сильно повреждаются саженцы. Характерная черта этой болезни – стремительное развитие. Она внезапно появляется, в течение нескольких несколько лет (обычно 5 – 6) нарастает, вызывая массовое усыхание деревьев, а потом медленно утихает.

К малоизвестным паразитическим пецицевым грибам относятся виды родов *Pithya* и *Muscia*. Например, пития кипарисовая (*P. cupressi*) поселяется на живых ветвях туи и можжевельника. У этого гриба мелкие (1-2,5 мм) мясистые сидячие или на короткой ножке апотеции с оранжево-жёлтым гимением, снаружи жёлтые, войлочные. На Украине и на Дальнем Востоке встречается мусция мховая (*Muscia catharineae*), паразитирующая на мхе *Catharinea* sp. (*Atrichum undulatum*). Апотеции этого гриба вырастают на стебельке мха по 2-3 штуки, они бокаловидные, диаметром 1-4 мм, с вогнутым оранжевым гимениальным краем, снаружи покрыты белыми волосками.

Есть среди пецицевых и микоризные грибы. *Gyromitra esculenta* образует микоризу с сосной (*Pinus silvestris*) и осиной, *Helvella crispa* – с буком и дубом, с пихтой образуют микоризу *Helvella inflata*. Известны среди пецицевых съедобные и ядовитые грибы. К условно-съедобным относят растущие весной грибы *Morchella esculenta* (сморчок съедобный), *M. steppicola* (сморчок степной), *M. conica* (сморчок конический), *Verpa bohemica* (сморчковая ша-

почка), виды рода *Helvella* (лопастники) – *H. lacunosa*, *H. crispa*, *H. sulcata*, *H. infula*. Виды рода *Gyromitra* (строчки) одни учёные считают ядовитыми, другие – условно-съедобными. Строчки содержат гельвелловую кислоту, которая очень ядовита, но легко растворяется в воде. Поэтому их употребляют в пищу, предварительно вымачивая или сливая первую воду после кипячения грибов.

Порядок *Tuberales* (трюфелевые)

Этот порядок включает около 100 видов, у которых плодовые тела формируются под землёй. Плодовые тела трюфелей округлые или клубневидные, мясистые или хрящеватые, в зрелом состоянии у большинства видов замкнутые. Они могут быть различны по величине: от лесного ореха до 1 кг весом. Снаружи плодовые тела покрыты перидием, который может быть гладким, с трещинами или с крупными бородавками. Если плодовое тело разрезать, то на срезе будет виден характерный рисунок, состоящий из чередования светлых и тёмных прожилок. Сумки трюфельевых грибов располагаются в плодовом теле на светлых прожилках (т.н. “внутренних венах”), образуя подобие гимениального слоя, либо распределяются в плодовом теле гнёздами. Освобождение аскоспор происходит при разрушении аскокарпа или при поедании их животными. Трюфельевые грибы – обязательные микоризообразователи. Фитопатогенных грибов среди них нет. Наиболее известен *Tuber melanosporum* (трюфель чёрный), который образует микоризу с дубом и буком.

Подкласс *Loculoascomycetidae* (локулоаскомицеты)

Асколокулярные грибы отличаются от других аскомицетов тем, что сумки у них развиваются не в типичных перитециях, а в особых полостях (локулах) мицелиальных стром, которые называются *аскостромы* или *псевдотеции*. Локулы образуются в результате разрушения и вытеснения тканей стромы разрастающимися сумками. В итоге каждая сумка образуется в отдельной локуле и отделена от других сумок так называемой межсумочной (*интераскулярной*) тканью. Если в плодовом теле развивается много сумок, то в зрелом состоянии интераскулярная ткань часто полностью разрушается. У некоторых локулоаскомицетов она остаётся в виде псевдопарафиз, а настоящие парафизы у асколокулярных грибов отсутствуют. Сумки у локулоаскомицетов обычно битуникатные, т.е. имеют двуслойную оболочку с жёстким наружным и упругим внутренним слоем. В подклассе различают 4 типа развития сумок:

1) тип “эльсиное” (*Elsinoe*) – в каждой локуле образуется только одна сумка;

2) тип “псевдосферия” (*Pseudosphaeria*): аскострома содержит одну или несколько перитециевидных локул. Сумки образуются поодиночке в ткани, составляющей центр аскостромы. Они разделены псевдопарафизами, но при созревании сумок интераскулярная ткань может полностью разрушаться. Аскоспоры – с толстыми стенками, имеют перегородки и часто бывают многоклеточными (т.н. муральные споры).

3) Тип “дотидея” (*Dothidea*). Аскострома содержит одну или несколько локул. Сумки развиваются пучком из базальной части стромы, и это приводит к полному разрушению ткани центра аскостромы.

4) Тип “плеоспора” (*Pleospora*). Аскострома содержит одну или несколько локул. Сначала в них образуется масса гиф, которые отрастают от нижней части локулы и срастаются с её верхней частью. А затем между этими параллельными гифами врастают сумки.

Образующиеся плодовые тела у локулоаскомицетов бывают следующих типов:

1) Псевдотеции – шаровидные плодовые тела с одной или несколькими локулами.

2) Тириотеции – щитовидные уплощенные плодовые тела.

3) Мириотеции – подушковидные плодовые тела с множеством беспорядочно расположенных локул.

4) Гистеротеции – вытянутые в длину плодовые тела, которые при созревании открываются щелью.

Для систематики асколокулярных грибов используют строение плодовых тел и тип их развития, однако следует учитывать, что по гербарному образцу сложно определить тип развития псевдотециев и часто трудно отличить локулоаскомицеты от пиреномицетов. В подклассе выделяют от 3 до 8 порядков. Фитопатогенные локулоаскомицеты относятся к трём порядкам – *Myriangiales*, *Dothideales* и *Pleosporales*.

Порядок *Myriangiales*

Аскостромы грибов этого порядка – подушковидные по форме, они развиваются по типу “эльсиное”. Локулы в аскостроме расположены, как правило, беспорядочно, а иногда – в один ряд. В локулах содержится по одной шаровидной сумке. Из фитопатогенных грибов к этому порядку относятся роды *Elsinoe* и *Myriangium*. Виды

рода *Myriangiium* распространены, в основном, в тропиках. Грибы рода *Elsinoe* обитают и в зонах с умеренным климатом. *Elsinoe veneta* поражает листья, черешки и побеги малины, вызывая на них характерные серые пятна с пурпурной каймой (антракноз). На стеблях пятна углубляются, превращаются в язвы и могут растрескиваться. Чаще гриб развивается только в конидиальной стадии – *Gloeosporium venetum*. Развитию гриба способствует влажная, дождливая погода. Особенно сильно поражаются молодые растения. *Elsinoe ampelina* вызывает антракноз у винограда. Этот гриб также больше известен в конидиальных стадиях – *Gloeosporium ampelophagum* и *Phoma ampelina*. При заболевании на листьях появляются мелкие светло-коричневые пятна. Постепенно они увеличиваются, становятся бурыми, угловатыми, с тёмно-фиолетовой каймой, а поражённые участки листа выпадают. На плодах пятна вдавленные, сначала тёмно-фиолетовые, а позже – серые. Заражённые ягоды не вызревают и опадают. Гриб зимует в виде мицелия, склероциев и пикнид несовершенной стадии *Phoma ampelina*, а весной пикноспоры заражают растение. Болезнь быстро распространяется в дождливый период при температуре 24-30 °С. Инкубационный период болезни короткий, 3-4 дня, поэтому за вегетационный сезон гриб может дать до 30 генераций.

Порядок *Dothideales*

У грибов этого порядка псевдотеции погружены в ткань растения-хозяина, они содержат одну или несколько локул, в которых аски располагаются пучком или слоем. Между сумками часто имеются псевдопарафизы. В цикле развития дотидейных есть конидиальные фазы, у некоторых – по несколько разных спороношений. Среди грибов порядка есть как сапротрофы, так и паразиты. Из паразитических наиболее распространены грибы рода *Mycosphaerella*, в котором насчитывают более 1700 видов (из них 200 видов обитают на территории стран бывшего СССР). Псевдотеции микосфереллы развиваются под эпидермисом растения, а затем прорывают его и выступают верхней частью над поверхностью покровных тканей растения. Количество сумок в псевдотециях у разных видов – от 4-5 до 70-100. В сумке по 8 аскоспор. У видов рода микосферелла в цикле развития кроме сумчатой стадии может быть макроконидиальная и микроконидиальная стадии. Установлено, что сумчатая стадия служит для перезимовки грибов и первичного заражения

питающих растений, макроконициальная стадия – для массового распространения гриба летом и осенью, а микроконицидии играют роль спермациев в половом процессе.

Таблица 5. Типы паразитической специализации грибов рода *Mycosphaerella*

Паразитируют в сумчатой стадии		Паразитируют в конидиальной стадии	
гриб	хозяин	гриб	хозяин
<i>M. brassicola</i>	капуста	<i>M. angulata</i>	виноград
<i>M. fumaginea</i>	виноград	<i>M. aurea</i>	смородина
<i>M. gibbiana</i>	цитрусовые	<i>M. fragariae</i>	земляника
<i>M. orizae</i>	рис	<i>M. linorum</i>	лён
<i>M. pomi</i>	яблоня	<i>M. ribis</i>	смородина и крыжовник
<i>M. phaseolicola</i>	фасоль	<i>M. rubi</i>	малина

Многие виды микосфереллы наносят ущерб культурным растениям. На сельскохозяйственных растениях отмечено около 90 видов, из которых 21 вид – настоящие паразиты. Их можно разделить на две подгруппы (см. табл. 4): 1) виды, поражающие растения в сумчатой стадии; 2) поражающие растения в конидиальной стадии, сумчатая стадия последних развивается на отмерших частях растений.

Mycosphaerella fragariae вызывает белую пятнистость листьев земляники. На листьях образуются округлые, вначале красновато-бурые, впоследствии белеющие пятна, окружённые пурпурной каймой. В центре пятна развивается плодоносие гриба. Зимует гриб в сумчатой стадии. Летом на поражённых листьях развивается конидиальная стадия, *Ramularia tulasnei*, которая даёт несколько генераций спор. Развитию болезни способствуют частые осадки и температура не ниже 18-24 °С. Заболеванию сильнее подвержены более взрослые плантации земляники. *Mycosphaerella linorum* паразитирует на льне. Болезнь (пасмо льна) проявляется во всех стадиях развития растения. У всходов поражаются семядоли, затем болезнь переходит на листья и стебли. На листьях образуются вначале желтовато-зелёные, впоследствии буреющие пятна, в которых развивается конидиальное спороношение гриба – *Septoria linorum*. Поражённые листья скручиваются и частично опадают. На стеблях пятна быстро

разрастаются и окружают стебель кольцом. От чередования бурых и зелёных участков стебель становится пёстрым. Впоследствии стебель поражается целиком и становится тёмно-серым. Болезнь передаётся с семенами льна и через заражённые грибом растительные остатки, на которых образуется половое спороношение. В России сумчатая стадия гриба не обнаружена.

Mycosphaerella ribis вызывает белую пятнистость листьев крыжовника и смородины. На поражённых грибом листьях образуются небольшие округлые или угловатые пятна. Вначале они тёмные, затем – почти белые, окружённые бурой каймой. В центре пятен – конидиальное спороношение гриба – *Septoria ribis*. Гриб зимует на отмерших листьях растения-хозяина в виде псевдотециев *M. ribis*. Аскоспоры в них созревают к началу июня. Распространению болезни способствуют влажная дождливая погода и загущённость посевов.

M. rubi – вызывает белую пятнистость листьев и стеблей малины. Пятна сначала мелкие, бурые, затем беловатые. В них развиваются пикниды бесполого спороношения гриба – *Septoria rubi*. Наиболее опасна стеблевая форма болезни: на стеблях образуются довольно крупные пятна – расплывчатые, вначале бурые, а затем белеющие. Гриб зимует в виде сумчатой стадии, которая служит источником первичного заражения малины. Массовому распространению гриба в период вегетации растения-хозяина служит конидиальная стадия. Белой пятнистостью в основном заболевают стареющие листья, поэтому болезнь особенно сильно распространена в июле-августе.

M. personata – вызывает пятнистость винограда (церкоспороз – по названию конидиальной стадии). При этом на нижней стороне листьев появляются крупные пятна тёмного цвета с бархатистым налётом конидиального спороношения – *Cercospora vitis*. Вначале налёт тёмно-оливковый, а затем становится коричневым от образовавшихся спор. Псевдотеции гриба образуются уже на отмерших листьях винограда. Кроме листьев, могут поражаться зелёные побеги и ягоды. Виноград сильно страдает от церкоспороза в Средней Азии, в Армении и Ставропольском крае; болезнь также встречается в Северной Америке, в Западной Европе, на Дальнем Востоке, на Украине и в Крыму.

Порядок *Pleosporales*

Аскостромы грибов этого порядка развиваются по типу “плеоспора”. В локулах длительно сохраняются псевдопарафизы. Аскопоры с поперечными перегородками. У одних плеоспоровых грибов аскостромы имеют форму перитециев, а у других – массивные, с частично обособленными, похожими на перитеции локулами. Среди представителей порядка есть паразиты, сапротрофы и симбиотрофы (лишайникообразующие грибы). К этому порядку относятся важные паразиты высших растений из родов *Venturia*, *Ophiobolus*, *Pleospora*, *Pyrenophora*, *Didymella*. Род дидимелла (*Didymella*) объединяет более 50 видов, некоторые из которых – паразиты культурных растений. Наиболее распространены: *Didymella applanata* (паразитирует на малине), *D. bryoniae* (на тыквенных), *D. pinodes* (на бобовых).

D. bryoniae часто поражает огурцы, особенно в оранжереях. Плодовые тела гриба – чёрные, чечевицеобразной формы, диаметр около 200 мкм. Несовершенная стадия гриба – *Ascochyta cucumeris*.

На горохе часто встречается заболевание, вызванное *D. pinodes* – аскохитоз (по имени конидиальной стадии гриба – *Ascochyta pinodes*). Болезнь поражает все надземные части растения-хозяина. На листьях образуются желтоватые пятна, которые позже буреют. В пятнах развивается конидиальное спороношение – пикниды *Ascochyta pinodes*. Похожие пятна появляются на стеблях и бобах, на бобах пятна коричневые. Семена, полученные с больных растений, щуплые, с бурыми пятнами. Внутри таких семян сохраняется мицелий гриба, который затем заражает развивающиеся из семян растения. Гриб может перезимовывать и на растительных остатках – отмерших листьях и стеблях. Псевдотеции гриба, образующиеся на засыхающих частях растения, выглядят как мелкие тёмно-коричневые точки. Сумки гриба булавовидные или цилиндрические, размером 50-75 × 11,5- 13 мкм. В каждой сумке – по 8 аскоспор, аскоспоры двухклеточные, округло-эллиптические, размером 12-15 × 6-8 мкм. Лучшая температура воздуха для заражения – 16-20 °С, болезнь сильнее развивается при обильных дождях и температуре воздуха 20-25 °С. Инкубационный период аскохитоза при таких условиях – 2-4 дня. Развитие болезни может быть снижено в полтора раза при внесении под горох повышенных доз

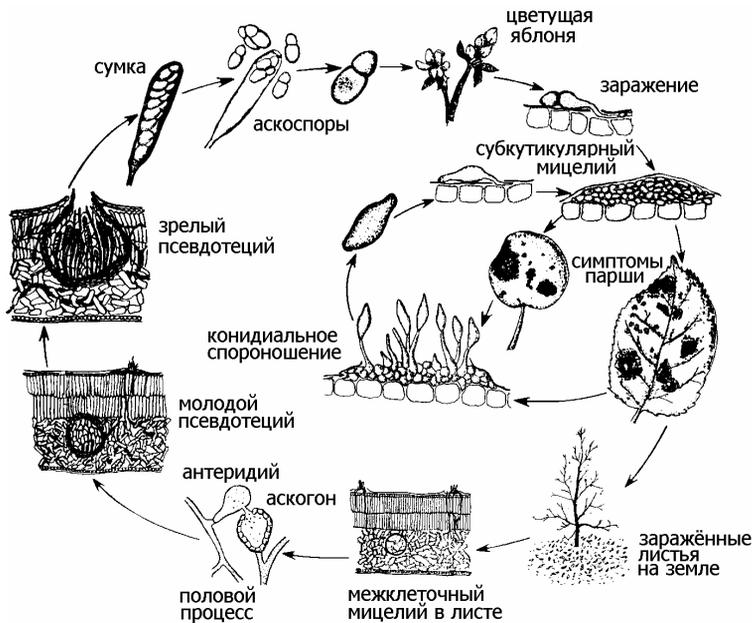


Рис. 33. Цикл развития *Venturia inaequalis*.

калийных удобрений. Для профилактики аскохитоза полезно протравливание семян.

Род плеоспора (*Pleospora*) объединяет около 400 видов, они обитают на отмерших частях травянистых растений. У разных видов плеоспоры есть определённая пищевая специализация: одни обитают на двудольных растениях (это виды *P. ambigua*, *P. chlamydospora*), другие – на древесных растениях (например, *P. laricina*), третьи – в основном, на однодольных растениях (*P. alismatis*, *P. gigantea*). В качестве фитопатогена имеет важное значение вид *Pleospora betae* – сумчатая стадия возбудителя зональной пятнистости (фомоза) свёклы. Поражая листья, этот грибок образует крупные жёлтые или светло-бурые пятна с концентрическими зонами. При разрастании пятна сливаются, на них образуются чёрные точки – пикниды несовершенного гриба *Phoma betae*. Пикниды имеют размеры 100–400 мкм, в них в больших количествах образуются одноклеточные бесцветные споры размером 6×4 мкм. Кроме

листьев, гриб может поражать стебли, семена и корни свеклы. Обычно заболевают ослабленные растения.

Для грибов рода *Pyrenophora* характерно наличие на поверхности псевдотецьев чёрных щетинок. Наиболее важный фитопатоген из рода пиренофора – *P. graminea* – сумчатая стадия возбудителя полосатого гельминтоспориоза ячменя. Болезнь проявляется сначала на листьях всходов – в виде бледно-жёлтых пятен. Затем пятна удлиняются, становятся светло-коричневыми с узкой пурпурной каймой. На пятнах образуется оливково-бурый налёт. Полосы расщепляются, и листья расщепляются на 2-3 части, затем усыхают, отмирают и опадают. Особенно сильно пятнистость проявляется в период цветения и налива зерна. На пятнах развивается конидиальное спороношение – *Drechslera graminea*. Конидиеносцы – тёмные, многоклеточные, неправильной формы; конидии – почти цилиндрические, с 2-6 перегородками, размером около 100×15 мкм. Псевдотецции с сумками и аскоспорами образуются на стерневых остатках, аскоспоры созревают после перезимовки.

Значительный вред приносит сельскому хозяйству гриб *Ophiobolus graminis* (офиоболус злаковый). Заражённые этим грибом растения слабо кустятся, отстают в росте, желтеют, их листья отмирают. При раннем заражении в колосьях поражённых растений не образуется зерно, а при более позднем – зерно становится шуплым. Корни больного растения чернеют и гнивают, основание стебля темнеет. На корнях и стебле образуются псевдотецции гриба. Сумки с аскоспорами формируются к осени, но созревают только к весне. Сумки удлинённо-цилиндрические, размером 80×12 мкм. В каждой сумке по 8 палочкообразных аскоспор размером 70×12 мкм, аскоспоры с 3 поперечными перегородками. На мицелии также могут формироваться хламидоспоры, которые зимуют, а весной прорастают и заражают растения. *Ophiobolus graminis* хорошо развивается при высокой влажности и температуре 19-24 °С. На растительных остатках в почве офиоболус может сохраняться до 10 лет. Гриб поражает из культурных растений пшеницу и (реже) ячмень, а из сорняков – пырей ползучий.

Гриб *Venturia inaequalis* паразитирует на яблоне. Он поражает листья, побеги и плоды, вызывая отмирание поверхностных тканей – паршу. На поражённых органах растений образуются бархатистые оливковые пятна конидиального спороношения гриба – *Fusicladium dendriticum*. За лето конидиальная стадия может дать до 10 генераций. Массовое распространение болезни происходит именно за счёт

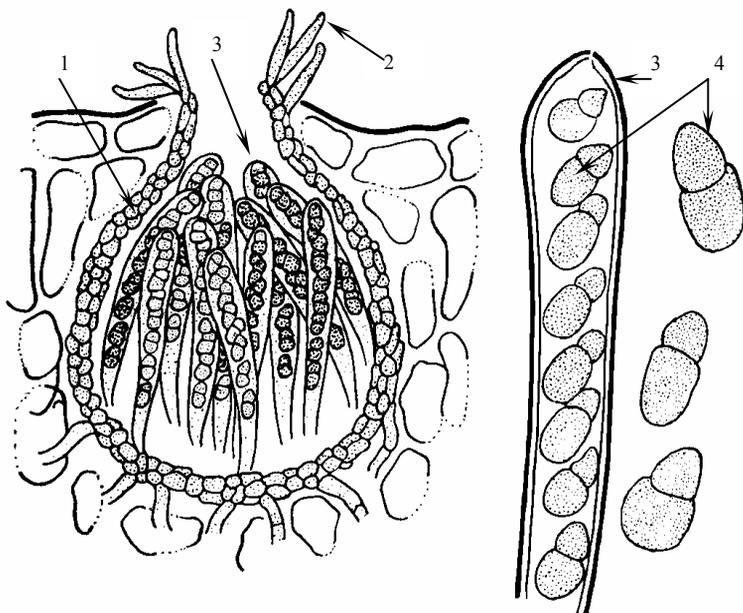


Рис. 34. Половое спороношение *Venturia inaequalis* (разрез листа с псевдотеем): вокруг устья псевдотееца (1) есть щетинки (2), внутри – сумки (3) с аскоспорами (4);

бесполого спороношения. Половое спороношение развивается на опавших листьях, аскоспоры созревают весной следующего года и служат источником первичного заражения растений. Плодовые тела (псевдотееци) располагаются на листьях группами, они чёрные, шаровидные или грушевидные по форме, диаметром до 160 мкм. Другой гриб из рода вентурия паразитирует на побегах и листьях осины. Это *Venturia tremulae*. Псевдотееци этого гриба располагаются на обеих сторонах листа, они чёрные, почти шаровидные, диаметром около 200 мкм, с бурыми щетинками. Гриб зимует либо внутри ткани растения – в виде мицелия, либо в виде псевдотеецев.

На перезимовавшем мицелии весной развивается конидиальное спороношение – *Pollaccia radiosa*. Первичное заражение весной может осуществляться как конидиями, так и аскоспорами. На поражённых листьях появляются грязно-серые пятна неправильной формы. По мере развития пятна сливаются, в центре пятен развивается тёмно-оливковое конидиальное спороношение. За лето гриб даёт несколько генераций конидий, болезнь быстро распространяется. Поражённые паршой листья и побеги отмирают. Основная мера борьбы с паршой – это предотвращение заражения путём уничтоже-

ния источников инфекции (растительных остатков) и опрыскивания растений фунгицидами.

Послесловие

В представленном учебном пособии были рассмотрены лишь важнейшие понятия общей фитопатологии. Ввиду ограниченности объёма пособия рассмотрение других групп фитопатогенных грибов, а также прочих фитопатогенных организмов планируется продолжить в следующем выпуске.

Предложения и замечания по содержанию можно отправлять по электронной почте (pgrp@res.tsu.ru).

Приложение 1

Таблица 6. Определение недостающих элементов минерального питания растений (Стэкмен, Харрар, 1959)

	Симптомы	Недостающий элемент
1	<u>Поражены главным образом старые или нижние</u>	
(11)	<u>листья. Поражение местное или общее.</u>	
2	Поражено обычно всё растение. Более или менее сильное подсыхание или ожог нижних листьев. Растение светло- или тёмно-зеленое.	
(5)		
3	Растение светло-зеленое. Нижние листья желтеют и засыхая, становятся коричневыми. Если недостаток элемента проявляется на поздних стадиях развития растения, то стебли бывают тонкими и короткими.	Азот
(4)		
4	Растение темно-зеленое, часто с красным или пурпурным оттенком. Нижние листья иногда желтеют и, засыхая, приобретают зеленовато-коричневый или черный цвет. Если элемента не хватает на поздних стадиях развития растения, то стебли последнего бывают короткими и тонкими.	Фосфор
(3)		
5	Поражения обычно местные. Крапчатость или хлороз. На нижних листьях могут быть участки	
(2)		

- отмершей ткани. Подсыхание нижних листьев незначительно или его нет вообще.
- 6 (7) На нижних листьях крапчатость или они хлоротичны. Могут быть участки отмершей ткани. Края листьев иногда морщатся и загибаются вверх или вниз.
- 7 (8) Типичная крапчатость или хлороз листьев, а у некоторых растений – покраснение. На листьях могут быть участки отмершей ткани. Кончики листьев и их края закручиваются или загибаются вверх. Побеги тонкие. Магний.
- 8 (9) Крапчатые или хлоротичные листья с крупными или мелкими участками отмершей ткани.
- 9 (10) Участки отмершей ткани малы, расположены обычно в верхней части листа и между жилками и более заметны на краях листа. Побеги тонкие. Калий
- 10 (9) Участки отмершей ткани сливаются, быстро увеличиваются, охватывая обычно участки между жилками, а в конечном счете как второстепенные, так и главные жилки. Листья утолщенные, побеги с укороченными междоузлиями. Цинк
- 11 (1) Поражены молодые листья или почки. Симптомы местные.
- 12 (15) Верхушка побега отмирает. Верхняя часть или основание молодых листьев деформированы.
- 13 (14) Молодые листья на верхушке стебля сначала характерно скручены, а затем отмирают, начиная с кончика и краев листа. В итоге отмирает вся верхушка стебля. Кальций
- 14 (13) Молодые листья, развивающиеся из верхушечной почки, у основания светло-зеленого цвета. Впоследствии они в этом месте разрушаются. В дальнейшем листья скручиваются. Центральный стебель отмирает. Бор
- 15 (12) Верхушечная почка обычно не отмирает. Молодые листья вянут и становятся хлоротичными. На них могут быть участки отмершей ткани. Жилки светло- или темно-зелёные.
- 16 (17) Молодые листья всё время находятся в подвявшем состоянии, пятен или явлений хлороза на Медь

них не наблюдается. На более поздних стадиях и при остром недостатке элемента верхушки побегов не способны стоять прямо.

- 17 Молодые листья не подвывают. Наблюдается
(16) хлороз с рассеянными участками отмершей ткани или без них.
- 18 Участки отмершей ткани рассеяны по листу. Марганец
(19) Мелкие жилки сохраняют зелёный цвет, придавая листьям пёстрый или сетчатый вид.
- 19 Участки отмершей ткани обычно отсутствуют.
(18) Хлороз может распространиться и на жилки, придав им светло-зелёный цвет
- 20 Молодые листья и жилки на них светло-зелёного цвета. Сера
(21) сохраняют нормальный зелёный цвет. Побеговые короткие и тонкие.
- 21 Молодые листья хлоротичны. Главные жилки Железо
(20) сохраняют нормальный зелёный цвет. Побеговые короткие и тонкие.

Приложение 2.

Некоторые современные системы грибов

Таблица 7. Система грибов, принятая в пособии
(по Olive, 1975 в модификации Л. В. Гарибовой, 1980)

	Царство <i>Mycota</i>
	Отдел <i>Mucomycota</i>
	Отдел <i>Oomycota</i>
кл.	<i>Hyphochytridiomycetes</i>
кл.	<i>Oomycetes</i>
	Отдел <i>Eumycota</i>
кл.	<i>Chytridiomycetes</i>
кл.	<i>Zygomycetes</i>
кл.	<i>Ascomycetes</i>
кл.	<i>Basidiomycetes</i>
кл.	<i>Deuteromycetes</i>

Таблица 8. Ретроспектива систем грибов
(по Dictionary of the fungi, 1995, p. 170-171)

Bessey (1950)	Kriesel (1969)	Ainsworth et al. (1973)
	PROTOBIONTA	FUNGI
		Myxomycota
Mycetozoa	(Мухомycota	Acrasiomycetes
	Исключены	[Labyrinthulales]
	Из царства Fungi)	Myxomycetes
Class Phycomyceteae	Eumucota	Plasmodiophoromycetes
	(Chytridiomycetes	Eumycota
	Исключены из грибов)	Mastigomycotina
		Chytridiomycetes
		Hyphochytriomycetes
Division	(Oomycetes исключены	Oomycetes
Carpomyceteae	как класс Chrysophyta	Zygomycotina
	(водоросли)	Zygomycetes
		Trichomycetes
‘ The Pyrenomycetes’	Zygomycetes	Ascomycotina
	Endomycetes	Hemiascomycetes
	Ascomycetes	Plectomycetes
Class	Euascomycetidae	Discomycetes
Basidiomyceteae		
Subclass:	Loculoascomycetidae	Pyrenomycetes
Teliosporae	Basidiomycetes	Loculoascomycetes
Heterobasidie	Phragmobasidiomycetidae	Laboulbeniomycetes
Hymenomyceteae	Hymenobasidiomycetidae	Basidiomycotina
‘Gasteromycetes’	Gasteromycetidae	Teliomycetes
		Hymenomycetes
		Gasteromycetes
The Imperfect Fungi		Deuteromycotina
Moniliales		Blastomycetes
Sphaeropsidales	Endomycetes imperfecti	Hyphomycetes
Melanconiales	Ascomycetes imperfecti	Coelomycetes
	Basidiomycetes	
	imperfecti	

v. Arx (1981)	Dictionary (1983)	Kreisel (1988)
MYCOTA	FUNGI	MYXOMYCOTA
Myxomycota	Myxomycota	Acrasiomycetes
Acrasiomycetes	Ceratiomyxomycetes	Ceratiomyxomycetes
Plasmodiophoromycetes	Dictyosteliomycetes	Myxomycetes
Labyrinthulomycetes	Acrasiomycetes	Plasmodiophoromycetes
	Myxomycetes	Protosteliomycetes
	Plasmodiophoromycetes	
Oomycota	Labyrinthulomycetes	LABYRINTHULOMY COTA
Oomycetes		Labyrinthulomycetes
Hyphochytriomycetes	Eumycota	
	Mastigomycotina	OOMYCOTA
Chytridiomycota	Chytridiomycetes	Hyphochytriomycetes
Chytridiomycetes	Hyphochytriomycetes	Oomycetes
	Oomycetes	
Eu-Mycota	Zygomycotina	CHYTRIDIOMYCOTA
Zygomycetes	Zygomycetes	Chytridiomycetes
Endomycetes	Trichomycetes	
Ustomycetes		EUMYCOTA
Ascomycetes	Ascomycotina	Ascomycetes
Basidiomycetes	(классы не выделены)	Basidiomycetes
Deuteromycetes		Endomycetes
	Basidimycotina	Teliomycetes
	Hymenomycetes	Trichomycetes
	Gasteromycetes	Ustomycetes
	Urediniomycetes	Zygomycetes
	Ustilaginomycetes	[Deuteromycetes]
	Deuteromycotina	
	Coelomycetes	
	Hyphomycetes	

Cavalier-Smith (1991)	Kendrick (1992)	Barr (1992)
PROTOZOA	PROTOCTISTAN FUNGI	PROTOZOA
Mycetozoa	Myxostelida	Myxomycota
	Dictyostelida	Plasmodiophoromycota

	Labyrinthulida	
	Plasmodiophorida	
	Chytridiomycota	
	Hyphochytriomycota	
	Oomycota	
CHROMISTA		CHROMISTA
Heterokonta		Heterokonta
		Pseudomycotina
		Oomycetes
		Hyphochytriomycetes
		Labyrinthista
		Labyrinthulea
FUNGI	EUMYCOTAN FUNGI	EUMYCOTA
Archemycota	Dikaryomycota	Ascomycota
Chytridiomycetes	Ascomycotina	Basidiomycota
Trichomycetes	Basidiomycotina	Chytridiomycota
Zygomycetes	Zygomycota	Zygomycota
Ascomycota		
Basidiomycota		

Margulis (1993)	Moore (1994)	Dictionary (1995)
PROTOCTISTA	FUNGI	PROTOZOA
Acrasea	MASTIGOMYCETIA	Acrasiomycota
Chytridiomycota	Oomycota	Dictyosteliomycota
Dictyostelida	Saprolegniomycetes	Myxomycota
Hyphochytriomycota	Peronosporomycetes	Myxomycetes
Labyrinthulomycota	Hyphochytriomycota	Protosteliomycetes
Myxomycota	Chytridiomycota	Plasmodiophoromycota
Oomycota	ZYGOMYCETIA	
Plasmodiophoromycota	Zygomycota	
Protostelida	Trichomycota	CHROMISTA
	ASCOMYCETIA	Hyphochytriomycota
	Euascomycota	Labyrinthulomycota
	Hemiascomycota	Oomycota
	BASIDIOMYCETIA	
	Basidiomycota	

	Homobasidiomycotina	
	Hymenomyces	
	Heterobasidiomycotina	
	Heterobasidiomycetes	
FUNGI	Teliomycetes	FUNGI
Ascomycota	Ustomycota	Ascomycota
Basidiomycota	DEUTEROMYCETIA	Basidiomycota
Deuteromycota	Deuteromycota	Basidiomycetes
Мусофисофита (все лишайникообразующие грибы вместе с их симбионтами)	Coelomycetes	Teliomycetes
Zygomycota	Hyphomycetes	Ustomycetes
	Agonomycetes	Chytridiomycota
	Blastomycota	Zygomycota
	Ascoblastomycetes	Trichomycetes
	Basidioblastomycetes	Zygomycetes

Литература

Основная

1. Мир растений. В 7 т. Т.2. Грибы (под ред. Горленко М. В.) – 2-е изд. – М.: Просвещение, 1991. – 475 с., 24 л.: ил.
2. Мюллер Э., Лёффлер В. Микология: Пер.с нем. – М.: Мир, 1995. – 343 с., ил.
3. Попкова К.В. Общая фитопатология.- М.: Агропромиздат, 1989. – 339 с.

Дополнительная

4. Бейлин И.Г. Паразитизм и эпифитотииология на примере паразитов из высших растений. М.: “Наука”, 1986. – 351с.
5. Билай В.И. и др. Микроорганизмы-возбудители болезней растений: Справочник. Киев, 1986.
6. Воронин М.С. Избранные произведения. – М.: Сельхозиздат, 1961. – 276 с.
7. Гарибова Л.В. Обзор и анализ современных систем грибов. – Петрозаводск: Институт леса Карельского НЦ РАН, 1999. – 23 с.

8. Головин П.Н. Мучнисто-росяные грибы, паразитирующие на культурных и полезных растениях. М.-Л.:изд.АН ССР, 1960. – 262с.
9. Дорожкин Н.А., Ремнева З.И., Бельская С.И., Псарева В.В. Фитофтороз картофеля и томатов. – Минск: Ураджай. – 1976. – 224 с.
10. Дьяков Ю.Т. Популяционная биология фитопатогенных грибов. – М.: ИД "Муравей". – 1998. – 384 с
11. Коваль Э.З. Клавипитальные грибы СССР. Киев : “Наук. думка”, 1984. – 282 с.
12. Новотельнова Н.С. Фитофторовые грибы (сем. Phytophthoraceae). Л.: “Наука”, 1974. – 208с.
13. Попкова К.В., Шнейдер Ю.И., др. Болезни картофеля. М. “Колос”, 1980. – 304с.
14. Смицкая М.Ф. Флора грибов Украины. Оперкулятные дискомицеты. Киев : “Наук. думка”, 1980. – 224с.
15. Степанов К.М. Грибные эпифитотии (введение в общую эпифитотиологию грибных болезней растений) М.: Сельхозиздат, 1961. – 471с.
16. Степлз П., Теннсен Г. Борьба с болезнями растений: устойчивость и восприимчивость/Пер, с англ. М., 1984.
17. Страхов Т.Д. Введение в общую фитопатологию. Киев, 1962. – 170с.
18. Стэкмен Э., Харрар Дж. Основы патологии растений. – М.: Изд-во И.Л., 1959. – 540 с.
19. Тарр С. Основы патологии растений. – М.:Мир, 1975. – 587 с.
20. Чулкина В.А. Биологические основы эпифитотиологии. – М.: ВО Агропромиздат, 1991. – 288 с.

Оглавление

Предисловие.....	3
Введение. Предмет фитопатологии	4
Раздел 1. Общие понятия фитопатологии	5
История науки о болезнях растений.....	5
Развитие фитопатологии в XX-м веке.....	9
Болезнь растения и патологический процесс.....	153
Классификации болезней растений.....	175
Неинфекционные болезни растений.....	197
Инфекционные болезни растений.....	264
Паразитическая специализация.....	286
Экологическая роль фитопатогенов.....	308
Присхождение и эволюция паразитизма.....	319
Раздел 2. Грибы – возбудители болезней растений	342
Общая характеристика грибов.....	342
Вегетативное тело грибов.....	353
Видоизменения вегетативных гиф.....	364
Репродуктивные структуры грибов.....	397
Половой процесс у грибов.....	464
Систематика грибов.....	497
2.1. Отдел Mucormycota	519
Класс Chytridiomycetes	564
2.2. Отдел Oomycota	597
Порядок Saprolegniales.....	608
Порядок Peronosporales.....	61
2.3. Отдел Eumycota	753
2.3.1 Класс Zygomycetes	753
Порядок Mucorales.....	764
Порядок Entomophthorales.....	819
Порядок Endogonales.....	81
Порядок Zoopagales.....	843
2.3.2. Класс Ascomycetes	85
2.3.2.1. Подкласс Hemiascomycetidae	91
Порядок Endomycetales.....	91
Порядок Taphrinales.....	95
Порядок Protomycetales.....	98
2.3.2.2. Подкласс Euascomycetidae	100
Группа порядков Плектомицеты	100
Группа порядков Пиреномицеты	108

Порядок Erysiphales	109
Порядок Sphaeriales	115
Порядок Xylariales	119
Порядок Phyllachorales	121
Порядок Diatrypales	122
Порядок Diaporthales	122
Порядок Нурокреалес	126
Порядок Clavicipitales	133
Группа порядков Дискомицеты	138
Порядок Leotiales	139
Порядок Phacidiales	146
Порядок Cyttariales	150
Порядок Pezizales	150
Порядок Tuberales	152
2.3.2.3. Подкласс Loculoascomycetidae	152
Порядок Myriangiales	153
Порядок Dothideales	154
Порядок Pleosporales	157
Приложения	161
Литература	167