

Н. П. Кутафьева

МОРФОЛОГИЯ ГРИБОВ

2-е издание, исправленное и дополненное

*Допущено Министерством образования Российской Федерации
в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по специальности 011600 «Биология»*



Сибирское университетское издательство
Новосибирск · 2003

УДК 582 28(07)
ББК 28.591.4(Я73)
К95

Рекомендовано к печати

Ученым советом Красноярского государственного университета

Рецензенты:

- зав. лабораторией систематики и географии грибов Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, канд. биол. наук *А. Е. Коваленко*;
канд. биол. наук *Э. Л. Нездойминого*;
- зав. кафедрой общей биологии Новосибирского государственного университета, д-р биол. наук, проф. *М. Г. Сергеев*;
- зав. кафедрой ботаники и экологии Новосибирского государственного педагогического университета, д-р биол. наук, проф. *Ж. Ф. Пивоварова*; ст. преп. *Н. П. Луцкевич*;
- зав. кафедрой биологии Пензенской государственной сельскохозяйственной академии, д-р биол. наук, проф., академик РАЕН *А. И. Иванов*;
- зав. лабораторией лесной микробиологии Института леса СО РАН, д-р биол. наук *Н. Д. Сорокин*; ст. науч. сотр. *Н. В. Пашенова*;
- научный сотрудник Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, канд. биол. наук *Н. В. Перова*

Кутафьева Н. П.

К95 Морфология грибов: Учеб. пособие. 2-е изд., испр. и доп. — Новосибирск: Сиб. унив. изд-во, 2003. — 215 с.

ISBN 5-94087-028-7

В учебном пособии обобщен огромный опыт, накопленный автором в течение многолетнего изучения грибов, и данные микологической литературы.

Дано представление о месте грибов в системе органического мира, а также об устройстве вегетативного тела грибов, о развитии и усложнении его форм в процессе эволюции. Описаны основные морфологические структуры, на которых и под защитой которых формируются и развиваются спорогенные клетки. Приведены общепринятые в микологии методики их изучения, таблицы для определения крупных систематических групп, а также шкала цветов (по А. С. Бондарцеву).

Предназначено для подготовки студентов вузов, средних специальных учебных заведений по биологическим и сельскохозяйственным специальностям, а также для работников лесного хозяйства.

УДК 582 28(07)
ББК 28.591.4(Я73)

ISBN 5-94087-028-7

© Кутафьева Н. П., 2003 г.
© Сибирское университетское
издательство, 2003 г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
Глава 1. ЦАРСТВО ГРИБОВ — REGNUM FUNGI	7
1.1. Особенности биологии грибов.	7
1.2. Место грибов в органическом мире	9
1.3. Филогения грибов	13
1.4. Роль грибов в формировании биоты Земли	15
1.5. Номенклатура, систематика и классификация грибов и грибоподобных протистов.	20
Глава 2. ТАЛЛОМ — ВЕГЕТАТИВНОЕ ТЕЛО ГРИБОВ	33
2.1. Мицелий и гифы.	33
2.2. Ткани грибов.	37
2.3. Особые органы вегетативного таллома	39
2.4. Дифференцировка таллома	40
Глава 3. СПОРЫ ГРИБОВ	42
3.1. Строение спор	42
3.2. Споры анаморфы	45
3.3. Споры телеоморфы	51
Глава 4. ПЛОДОВЫЕ ТЕЛА АНАМОРФЫ	56
4.1. Спорангиомы	56
4.2. Конидиомы	56
4.3. Урединомы.	61
4.4. Сорусы	65
Глава 5. ЗИГОМА	67
Глава 6. АСКОМА	70
6.1. Развитие аскомы.	70
6.2. Классификация сумчатых грибов по строению сумки и аскомы	73
6.3. Аскомы типа клейстотеций.	80
6.4. Аскомы типа перитеций	85
6.5. Аскомы локулоаскомицетид	94
6.6. Аскомы типа апотеций	97

Глава 7. БАЗИДИОМА	107
7.1. Место базидиомы в жизненном цикле	107
7.2. Классификация базидиомицетов по строению базидии и типу развития базидиом	111
7.3. Базидиомы афиллофоровых грибов	113
7.4. Базидиомы агарикоидных грибов.	131
7.5. Базидиомы гастероидных грибов	167
7.6. Базидиомы гетеробазидиомицетид	184
ПРИЛОЖЕНИЯ.	187
Приложение 1	187
Приложение 2	192
ЛИТЕРАТУРА	198
УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ	202
УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ	209

Светлой памяти двух близких мне людей — моего мужа Колмакова Сергея Ивановича, доброе отношение и помощь которого сопутствовали мне в течение всего времени работы над книгой, и моей коллеги, преподавателя КГУ, лишенолога, Кравчук Серафимы Васильевны, с которой нас связывали многие годы дружбы

ПРЕДИСЛОВИЕ

Традиционно грибы изучались и часто до сих пор изучаются в курсе низших растений вместе с водорослями. Но грибы не растения. В последние десятилетия непреложным фактом стало признание грибов как организмов, представляющих, наряду с растениями, животными и микробами, самостоятельное царство живой природы на Земле. Исходя из этого требуется новый подход к преподаванию микологии.

Первой общеобразовательной микологической дисциплиной является морфология грибов — наука о строении талломов грибов. С нею связана общая и научная грамотность студентов-биологов вне зависимости от их будущей специализации. До сих пор микология как общеобразовательный предмет остается трудной для восприятия, хотя грибы устроены гораздо проще, чем растения и животные. И это следует связать с отсутствием доступных учебников по морфологии грибов.

С морфологией грибов тесно связана другая микологическая дисциплина — систематика грибов. Настоящее пособие призвано сделать знание грибов доступным, научить работать с микологической литературой, как научно-популярной, так и научной. Умение определять характерные особенности строения талломов позволит студентам освоить методику работы с определительными таблицами основных систематических групп грибов. В книге даны сложившиеся к настоящему времени общая и частная методики изучения характерных морфологических структур талломов и плодовых тел грибов разных систематических групп. В этом отношении издание является развернутым методическим пособием по морфологии настоящих (безжгутиковых) грибов. Внимание акцентируется на эволюции морфологических структур и конвергентном сходстве многих из них у филогенетически далеких групп.

Работа выполнена на кафедрах экологии и лесной биогеоценологии Красноярского государственного университета при финансовой поддержке Красноярского краевого фонда науки и в микологическом гербарии Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН.

Автору хотелось бы выразить глубокую благодарность друзьям и коллегам, оказавшим помощь на различных этапах подготовки данного учебного пособия: В. В. Астапенко, Н. В. Степанову, Т. Н. Тупициной, взявшим труд прочитать рукопись первого издания,

сотрудникам кафедры экологии КрасГУ Ю. С. Григорьеву, Т. С. Кузнецовой, М. В. Солнышкиной, О. В. Тарасовой, Н. В. Пахарьковой, Ю. С. Чередниковой и преподавателю КГПИ М. И. Бегляновой, которой автор бесконечно признателен за уроки микологии на протяжении многих лет дружбы и взаимопомощи.

За существенные замечания, которые были учтены при подготовке второго издания «Морфологии грибов», и добрые пожелания автор искренне благодарит д. б. н., профессора М. Г. Сергеева (НГУ), д. б. н., профессора А. И. Иванова (ПГСХА), к. б. н. Э. Л. Нездойминого и к. б. н. А. Е. Коваленко (БИН РАН), ст. преподавателя Н. П. Луцкевич и д. б. н., профессора Ж. Ф. Пивоварову (НГПУ), а также сотрудников биологического факультета КрасГУ Г. И. Боровкову и Н. В. Степанова за содействие в работе над рукописью, а аспирантов кафедры экотоксикологии и микробиологии О. Е. Крючкову и Т. А. И — за помощь в работе и моральную поддержку.

Автор благодарит руководство Института леса СО РАН и биологического факультета КрасГУ, которые, в рамках интеграционного проекта по подготовке научных кадров, оказали материальную помощь и содействие в подготовке данного издания.

Особую признательность автор выражает Сибирскому университетскому издательству, которое взяло на себя труд и финансовые расходы по подготовке к печати и выпуску второго издания «Морфологии грибов».

Глава 1

ЦАРСТВО ГРИБОВ — REGNUM FUNGI

1.1. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ГРИБОВ

Многообразие грибов и их роль в биосфере определяется особенностями их биологии. Грибы — незаменимые деструкторы органического вещества в природе. На протяжении многих миллионов лет своей эволюции они стали обладателями богатейшего ферментного аппарата, способствующего превращению сложных органических веществ в простые, которые вновь участвуют в процессе круговорота веществ во всех сферах Земли — воде, воздухе и почве. Благодаря жизнедеятельности грибных организмов сложился, как он существует в настоящее время, круговорот вещества и энергии в природе. На Земле сформировались устойчивые растительные сообщества, бесперебойно поставляющие животному миру (включая человека) кров и пищу. За счет непрерывного взаимодействия растительности и грибов поддерживается в равновесии химический состав атмосферы, пригодной для жизни.

С грибами связано явление *микосимбиотрофии* — образование микориз, или контактных зон, на активных частях корней древесных растений. Это привело к трофической зависимости микоризного гриба и высшего растения. Низшие растения (водоросли), цианобактерии и грибы образовали другой тип симбиотрофического организма, широко распространенного в природе. Это лишайники. Взаимоотношения *микобионта* (грибной компонент) и *фотобионта* (водоросли и цианобактерии) в таких организмах более укладываются в схему контролируемого паразитизма, где гриб всегда довлеет над фотобионтом. Этот структурно оформившийся контакт между грибами и растениями оказывал глубокое влияние на растительный мир в целом и во многом обеспечил успешное функционирование прошлых и современных экосистем. Микоризные ассоциации отличаются широчайшим разнообразием как по происхождению, так и по характеру морфофункциональных связей между кобионтами [46, 47].

Другая группа грибов паразитирует, обитая на живых растениях и животных, зачастую обрекая их на преждевременную гибель. Борьба с паразитными грибами сложна, требует больших затрат и не всегда приносит успех [8, 10, 22, 23, 34, 38, 41–43, 58, 81, 85, 86].

По внешнему виду грибы не похожи ни на растения, ни на животных. Часто их называют космическими пришельцами — настолько своеобразна эта группа живых организмов. Однако некоторые характеристики объединяют их с животным и растительным миром.

При изучении обменных процессов у грибов была найдена мочевины — конечный продукт азотного обмена большинства позвоночных, в том числе человека. У растений эту роль выполняют аспарагин, глутамин. Основной запасной углевод у растений — крахмал,

у животных — гликоген, у грибов — гликоген, трегалоза, сахароспирты. Структурными углеводами растений являются целлюлоза, гемицеллюлоза, пектин, у животных — хитин, у грибов — хитин или глюкан. Хитин — соединение из группы полисахаридов, в качестве основного компонента входит в состав наружного скелета (кутикулы) членистоногих. В клетках грибов хитин несет функциональную нагрузку, подобно целлюлозе растений.

С миром растений грибы объединяет способ питания — путем абсорбции, или всасывания, необходимых питательных веществ. У грибов всасывание происходит всей поверхностью вегетативного тела, а у растений для этих целей предназначены специальные органы. Однако растения автотрофные, фототрофные организмы. Грибы же исключительно гетеротрофы и хемотрофы.

Вегетативное тело гриба, или таллом, грибница, мицелий, характеризуется неограниченным ростом апикальных (верхушечных) гиф и боковым ветвлением. Рост клеток животных и растений происходит изодиаметрически путем их растяжения и деления. Мицелий гриба обволакивает субстрат, внедряется в него и живет на одном месте, пока не израсходует питательные вещества субстрата и не отомрет. Растение также заканчивает свой жизненный цикл на одном месте. Кроме того, для нормального прохождения жизненного цикла грибам необходим солнечный свет, хотя и не в таком количестве, как растениям и животным.

Из трех перечисленных групп организмов наибольшим размером генома обладают растения, затем животные и наименьшим — грибы).

Цитокинез (процесс образования двух новых клеток из одной) у грибов, в отличие от растений, не сопряжен с митозом.

Анализируя все перечисленные выше особенности грибных организмов, Дьяков [39] дает следующее определение: «Грибы — это гетеротрофные эукариотные организмы, питающиеся осмотрофно. В современной микологии грибы определяют как эукариотические, спорообразующие бесхлорофилльные организмы с абсорбтивным питанием, размножающиеся половым и бесполом способами, имеющие нитчатые, разветвленные талломы из клеток с жесткими оболочками».

Однако признаки, заложенные в это определение, не позволяют уверенно отделить грибы от грибоподобных организмов. К последним традиционно относили несколько филогенетически не связанных между собой групп организмов, объединенных в основном осмотрофным способом питания. Это формальная группа так называемых водных плесеней, в цикле развития которых присутствует жгутиковая стадия (зооспоры). Она включает в себя, например, группу оомицетов, которые, как считается, представляют собой потерявшие хлорофилл гетероконтные водоросли. В составе группы грибоподобных организмов изучаются также миксомицеты, или слизевики, слизевые грибы; они близки к амебам и представляют собой животных, потому что могут питаться как осмотрофно, так и зоотрофно.

В представлении современного миколога Хуксворта «грибы — это организмы, изучаемые микологами».

Осмотрофный способ питания наложил существенный отпечаток на морфологию и физиологию грибов [39]:

1. Тело большинства грибов (таллом) представлено мицелием, или грибницей, состоящей из сильно разветвленных нитей (гиф). Такое строение позволяет грибу максимально

окупируют субстрат для извлечения из него питательных веществ. У грибов нет специальных структур, приспособленных для питания, они всасывают питательные вещества всем телом.

2. Осмотрочный способ питания заставляет все вегетативное тело гриба максимально погружаться в субстрат, но при этом ему становится трудно распространяться и занимать новые субстраты. Поэтому споры, которыми грибы размножаются, выносятся над субстратом с помощью специальных выростов мицелия. То, что обычно называют грибами, представляет собой лишь органы размножения, несущие внутри или на поверхности споры.

3. Тело грибов не может иметь очень большие размеры, ибо поступление питательных веществ с помощью экзоосмоса в клетки, находящиеся в глубине таллома, затруднительно. Может быть, поэтому грибы не достигли столь высокой и сложной организации, как высшие растения и животные.

4. В качестве источников энергии грибы должны утилизировать сложные органические соединения, которые вследствие большой молекулярной массы не могут проходить через клеточные покровы. Поэтому грибы выделяют в окружающую среду ферменты, которые разрушают высокомолекулярные полимеры до мономеров, способных проходить в клетку. Такие ферменты называют гидролазами или деполимеразами. Грибы — источники высокоактивных деполимераз. Таким образом, пищеварительный сок, который у животных выделяется в просвет кишечника, у грибов выделяется наружу, непосредственно в субстрат.

5. Грибы должны создавать в клетках высокое тургорное давление для того, чтобы вода с растворенными в ней питательными веществами поступала из субстрата в мицелий.

1.2. МЕСТО ГРИБОВ В ОРГАНИЧЕСКОМ МИРЕ

В истории развития и становления биологии вопрос определения места грибов среди других биологических объектов до последнего времени являлся дискуссионным. Систематики и флористы, занимавшиеся биоразнообразием, всегда с оговорками рассматривали грибы в составе царства растений, в подотделе таллофита (Tallophyta), как особый класс растений, наряду с бактериями, лишайниками, водорослями. Во второй половине XX в. появились работы, в которых приводился анализ современных знаний о строении и сходстве эволюции ультраструктур клетки живых организмов. На основании этого Уиттекером (Whittaker, 1969) была предложена система органического мира, включающая пять царств [56]. В ней принято самостоятельное царство грибов (Fungi), отдельное от царств животных (Animalia) и растений (Plantae). Таким образом, лишь во второй половине XX в. становится общепризнанным положение о филогенетической самостоятельности грибных организмов.

Оказалось, что все живые организмы Земли построены по единому плану. В число наиболее важных ультраструктур эукариотных организмов вошли несколько органелл: ядро, митохондрии, реснички (жгутики, ундулоподии) и фотосинтезирующие пластиды. Особенности их строения, роль в жизнеобеспечении и эволюции организмов оказались наиболее существенными признаками и в дальнейшем были положены в основу мегасистематики всех эукариот. В последующие годы было предложено большое число царств и подразделений внутри них.

Кроме того, были разработаны и продолжают разрабатываться многочисленные теории эволюционного развития биоты. Одна из них — теория симбиогенетического происхождения эукариотной клетки путем постепенного симбиоза микробных ассоциаций — дала стимул к построению многочисленных схем органического мира [56, 59]. Наиболее доступной кажется пятицарственная система строения органического мира [59]:

I. Надцарство доядерные организмы, или прокариоты (Procariota)

1. Царство монеры (Monera)

II. Надцарство ядерные организмы, или эукариоты (Eucariota)

2. Царство протисты (Protoctista)

3. Царство грибы (Fungi)

4. Царство животные (Animalia)

5. Царство растения (Plantae)

Эволюция микробных ассоциаций привела к тому, что различие между клетками эукариот (протистов, грибов, растений и животных) и лишенными настоящего ядра клетками прокариот глубже, чем между перечисленными группами эукариот. Мир разделился на две части, произошло фундаментальное разграничение в живой природе — разграничение между прокариотами и эукариотами.

Прокариоты — организмы, не обладающие четко оформленным ядром. Для них характерна передача наследственного материала путем деления, без ясно выраженного полового процесса. *Эукариоты* — организмы, клетки которых имеют четко оформленное ядро с оболочкой (кариомембраной), отделяющей его от цитоплазмы. Ядерная ДНК у эукариот заключена в хромосомах. В размножении этих организмов задействован механизм полового процесса. В отличие от прокариотных клеток, все эукариотные клетки полигеномны: они содержат разного рода органеллы, обладающие особыми генетическими системами.

Точно так же, как явление репродукции (восстановление, воспроизводство себе подобных) обеспечивает сохранение вида, симбиоз приводит к возникновению новых видов. Считается, что в создании внутриклеточных ассоциаций участвовало три класса органелл: митохондрии, реснички (жгутики, ундулоподии) и фотосинтезирующие пластиды.

Итогом осмысления роли симбиогенеза в эволюции клетки, а затем, вероятно, простых и сложных многоклеточных организмов стало представление о новой структуре органического мира. В пятицарственной системе, предложенной Уиттекером и затем усовершенствованной Маргелис (рис. 1), приводится деление живых организмов на доядерные (монеры), или хромонемные, и ядерные, или хромосомные, которые представлены четырьмя царствами. Причем организмы, находящиеся на высших ступенях эволюции (растения, животные, грибы), характеризуются как разными способами питания (автотрофный, гетеротрофный), так и разными способами развития. Животные — диплоиды с зиготой, в процессе дробления которой образуется бластула — фаза зародышевого развития многоклеточных животных, завершающая первичное деление яйца. Растения — гапло-диплоиды с развитием диплоидной фазы путем эмбриогенеза. Среди разных групп грибов встречаются гапло-дикариоиды, гапло-диплоиды, диплоиды, размножающиеся гаплоидными, реже

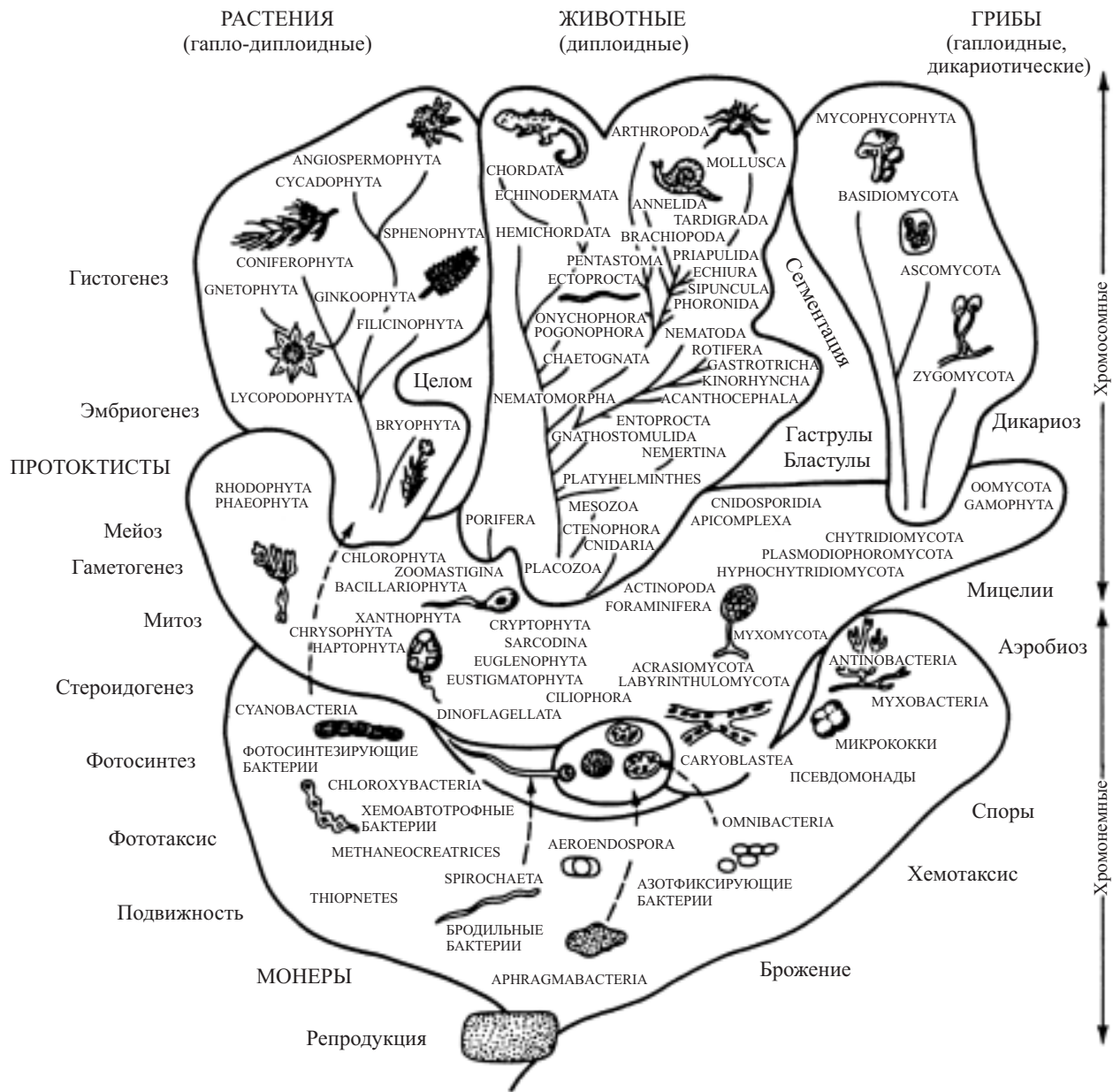


Рис. 1. Схема строения органического мира [59]

диплоидными спорами. Самыми примитивными организмами в этой системе являются монеры.

Промежуточным звеном оказалась группа организмов, в цикле развития которых за редким исключением присутствует жгутиковая стадия. Это царство протисты (Protista), или протоктисты (Protoctista). Оба названия почти одновременно ввели Геккель (Haeckel, 1866) и Хогг (Hogg, 1860) и включили в состав царства низшие, большей частью одноклеточные, организмы с общими для растений и животных чертами, в том числе губки и миксомицеты [56]. Это царство можно представить как «котел эволюции», в котором, вероятно, и в нашу

Признаки		Грибоподобные протисты						Fungi (грибы)							
Жгутиковые споры	Отсутствуют	Мухомycota		Plasmodiophoromycota	Labyrinthulomycota	Оомycota	Нурфочитридиомycota	Chytridiomycota	Zigomycota	Ascomycota			Basidiomycota		
		Мухомycetes	Acrasiomycetes							Endomycetes	Ascomycetes (включая лишайниковые)	Fungi imperfecti	Uromycetes	Basidiomycetes	
	Известны	600	10	60	40	600	20	600	650						1000
Хитин в клеточной стенке		-	-	-	-	-(+)	+	+							+
Целлюлоза в клеточной стенке		+	-	-	-	+	+	-							- (редко +)
Столбец		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	

Рис. 2. Таксоны высшего ранга (отделы, подотделы и классы) грибоподобных протистов и грибов [65]: у монотипных отделов (только с одним классом) названия классов опущены. Числа указывают приблизительное количество описанных видов. «Слизевики» соответствуют классам 1–3 (4), «низшие грибы» — ранее 5–8, сейчас 4–7, «высшие грибы» — Fungi («истинные грибы», «настоящие грибы») — 8–13.

эру совершается процесс симбиогенеза клетки. В нем находятся или находились возможные предковые группы настоящих грибов. Все гетеротрофные жгутиковые организмы сосредоточены в правой половине растянутого по горизонтали условного океана протистов. Именно здесь находятся грибоподобные протисты — группа организмов, имеющих сходство с настоящими грибами благодаря наличию мицелиальных талломов и некоторых морфологических структур. Сюда относят Мухомycota, Plasmodiophoromycota, Labyrinthulomycota, Нурфочитридиомycota, Оомycota, Chytridiomycota (рис. 2). Три последних таксона, многие виды в составе которых обитают исключительно в водной среде, объединяют в условную группу «водных плесеней». Часть из этих видов приспособилась к наземному образу жизни одновременно с высшими растениями, водорослями, животными и настоящими грибами в качестве паразитов и гетеротрофов. Грибоподобные протисты — организмы, традиционно изучаемые микологами.

В настоящее время доминирует подход, согласно которому на основании доступных ультраструктурных и молекулярных данных возможно распределить филы (отделы) грибоподобных протистов между царствами Protista (включая Mухomycota), Fungi *s. str.* и группой отделов водорослей с хлорофиллами C1 и C2 (Chromista), т. е. между простейшими, настоящими грибами и водорослями. К группе настоящих грибов отнесены также организмы, таллом которых функционально объединяет грибы и водоросли, а именно лишайники, или лихенизированные грибы.

Согласно современным взглядам, отделы грибоподобных протистов филогенетически независимы друг от друга и каждый из них фактически может считаться самостоятельным царством.

Экологическая и трофическая эволюция в однотипных условиях среды обитания привела к тому, что талломы столь разных групп грибных организмов, развиваясь параллельно и независимо друг от друга, выработали конвергентные (сходные) линии развития морфологических структур.

1.3. ФИЛОГЕНИЯ ГРИБОВ

Грибы — одна из древнейших групп, предположительно они появились 900 млн лет назад независимо от растений и животных. Появление мицелиальных форм грибных организмов датируется поздним докембрием (более 570 млн лет назад). Примерно 300 млн лет назад уже существовали все основные группы современных грибов. О происхождении грибных и грибоподобных организмов существует много гипотез. В качестве предков тех или иных отделов называются разные жгутиконосцы, амёбы, бурые водоросли, цианобактерии и т. д.

Грибная клетка по целому ряду морфофункциональных признаков может рассматриваться как наиболее примитивная среди других групп эукариот. В частности, она обладает минимальным геномом, сравнимым с геномом цианобактерий, в ней отсутствует аппарат Гольджи и пульсирующие вакуоли со жгутиками, митохондрии примитивны, клеточные стенки по химизму близки к прокариотным. В ретроспективном плане это обстоятельство можно рассматривать с той точки зрения, что первичная эукариотная клетка имела грибную природу и произошла путем филетической эволюции от фотосинтезирующих бактерий через последовательное усиление компартментализации ее структур и их совершенствование, т. е. минуя симбиогенное развитие. В подтверждение этой гипотезы приводят современные данные по сравнительной ультраструктуре и биохимии про- и эукариот, которые трактуют в пользу происхождения грибов от бактерий через дрожжеподобный организм рода протомицес (*Protomyces*). Противники этой гипотезы назвали ее «микологическим мифом», тем не менее у нее есть в настоящее время и сторонники [47].

Есть гипотезы о неоднократном возникновении эукариот за счет эндосимбиоза прокариотных партнеров; при этом среди прочих групп могли непосредственно появиться и предшественники грибов [65]. Как уже упоминалось, по своему строению, характеру обмена и способу питания грибы занимают промежуточное положение между животными и растениями. Предполагают, что грибы выделились в самостоятельный ствол древа живо-

го мира еще до разделения его на царство животных и растений и представляют собой несколько самостоятельных филогенетических линий.

Одна из гипотез о происхождении настоящих грибов — аскомицетов и базидиомицетов — предполагает их изначальную безжгутиковость. Они близки по ряду признаков к паразитическим красным водорослям, или багрянкам (*Rhodophyta*). Красные водоросли и настоящие грибы образуют сходные соединения, такие как холинсульфат, некоторые бромфенолы, циклические серные соединения, выявлено сходство в строении пор септ (перегородок между клетками). У ряда водорослей обнаружен в стенках клеток хитин, амилазоподобные вещества. Они, как и настоящие грибы, сохраняют ядерную оболочку во время митоза, т. е. для них характерен закрытый митоз. С другой стороны, красные водоросли по ряду признаков, например по продуктам биосинтеза, имеют сходство с прокариотными синезелеными водорослями. Все это дает основание рассматривать красные водоросли как одну из наиболее примитивных групп эукариотных организмов, которая сохранила сходство как с синезелеными водорослями, так и с группой просто организованных эукариот — настоящими грибами. По одной из многочисленных версий, красные водоросли и настоящие грибы имели общие анцестральные (предковые) формы, но в дальнейшем развивались независимо друг от друга и претерпели длительную параллельную эволюцию. Предполагают также, что красные водоросли представляют собой морские лишенизированные грибы, или морские лишайники. В целом настоящие грибы обладают наибольшей комбинацией примитивных черт в отношении структуры клетки по сравнению с другими ныне живущими эукариотами.

По одной из альтернативных гипотез, настоящие грибы с возможными предковыми для них хитридиевыми грибами происходят от каких-то жгутиконосных эукариот. Последние потеряли жгутики в ходе приспособления к наземному образу жизни. Это же позднее происходило и с высшими растениями. Возможно, что путь развития предковых хитридиевых связан с переходом к нитчатой структуре слоевища и потерей способности к образованию жгутиковых форм. При этом эволюция хитридиевых пошла по пути усовершенствования структуры клетки, а настоящих грибов — по пути совершенствования морфологической структуры таллома.

Хитридиевые и настоящие грибы объединяет, например, иной, чем у прокариот, зеленых растений, хромобионтных водорослей и связанных с ними оомицетов и гифохитридиевых грибов, синтез лизина. Лизин — одна из незаменимых аминокислот, используется грибами для синтеза белков цитоплазмы [7]. Последняя характеристика объединяет эвгленовые, хитридиевые, грибы и животных в группу организмов, имеющих предположительно общего предка, который, скорее всего, был гетеротрофом [56]. Настоящие грибы и хитридиомицеты родственны между собой в той же мере, как простейшие (*Protozoa*) и животные (*Animalia*) или зеленые водоросли (*Chlorophyta*) и растения (*Plantae*) [65, 75].

Таким образом, происхождение грибов до сих пор гипотетично, хотя, несомненно, они представляют собой один из стволов древа жизни на Земле. Лучше определились основные линии эволюции различных групп грибов и грибоподобных протистов. Во-первых, это переход к наземному образу жизни и в связи с этим изменение морфологической структуры таллома. Вторая линия направлена на развитие и совершенствование осмотрофного

способа питания грибов и его трех типов — сапротрофного, паразитного и симбиотрофного. Третья линия связана с распространением грибов, их репродукцией. Этот путь сопровождался функциональной и морфологической дифференциацией таллома, появлением огромного разнообразия видов и структур, обеспечивающих половое и бесполое размножение грибов.

1.4. РОЛЬ ГРИБОВ В ФОРМИРОВАНИИ БИОТЫ ЗЕМЛИ

Грибы — часть живого покрова Земли, тонкой, но весьма активной пленкой покрывающие поверхность суши. Они занимают особый экогоризонт и выполняют в качестве редуцентов роль посредников между живым и косным веществом. Можно говорить о микокалимме — всей совокупности физиологически активного мицелия грибов Земли, через которую движется непрерывный поток веществ и энергии. Специфика биологического действия грибов в биосфере заключается в том, что их ферментативный аппарат направлен на деструкцию преимущественно лигноцеллюлозного комплекса. Никакие другие организмы не могут так быстро и эффективно справиться с этой задачей.

Непрерывность органической жизни обеспечивается процессами разрушения, распада, в частности биодеструкции, производимой грибами и иными гетеротрофными организмами в экосистемах. В круговороте веществ и энергии в экосистемах в равной мере задействованы два основных блока: авто- и гетеротрофный. Деятельность организмов, превращающих органическое вещество в доступную для растений форму, — столь же необходимая часть естественного цикла Земли, как и процесс аккумуляции органического вещества. В процессе деструкции органического вещества, особенно лигнина, ведущая роль принадлежит грибам [47].

Существует несколько точек зрения на роль грибов в эволюции биоты.

1. Исходная идея о симбиогенетическом происхождении эукариотной клетки путем многовариантного симбиоза ее органелл. Как результат этого события — возникновение и эволюционное развитие многообразия органического мира [59].

2. Длительная симбиогенная коэволюция растений и грибов. Эта идея также опирается на значительные фактические обоснования [47]. Палеоботанические данные указывают на активную деятельность грибов в экосистемах прошлого, в частности, в качестве деструкторов растительного материала, а также стабилизаторов растительных сообществ. Есть свидетельства о наличии в подземных частях древнейших ископаемых растений грибо-растительных ассоциаций, сходных с современной микоризой. Кроме того, почти во всех современных таксономических группах высших растений есть представители с практически облигатным микотрофным состоянием.

Микоризные ассоциации отличаются широчайшим разнообразием и по происхождению, и по характеру морфофункциональных связей. Как и обычные грибы-сапротрофы, многие микоризные грибы обеспечивают нисходящий поток биогенных элементов «от сложного к простому». Благодаря их деятельности осуществляется миграция биогенных элементов от отмерших растений и почвы к живым растениям, тем самым регулируется стабильность и продуктивность фитоценозов, обеспечивается смена поколений и, в целом, «бессмертие» экосистем.

Термин «микориза» обычно используется в двух значениях: как структура, симбиоорган — модифицированная часть корня, заселенная грибом-микоризообразователем, и как тип микотрофических взаимоотношений. *Микоризу* можно определить как эволюционно сложившуюся трофоценотическую, структурно оформленную ассоциацию между корнями высших растений и грибами (а нередко и прокариотами), в которой перечисленные организмы воспроизводятся и сосуществуют в физиологически и экологически взаимозависимом состоянии и в мутуалистических отношениях. С некоторыми оговорками микоризу можно рассматривать как неосему — коэволюционно возникшую структуру (признак) у организмов симбиогенного происхождения, обеспечившую им выход на новый адаптивный уровень. На популяционно-видовом и экосистемном уровнях микориза, несомненно, стимулирует биологический прогресс, расширяя адаптивные возможности грибного и растительного компонентов.

3. Древний симбиогенез грибов, водорослей, цианобактерий явился предпосылкой для возникновения сосудистых растений и сыграл решающую роль в освоении ими суши. Благодаря грибам были образованы и лишайники, и сосудистые растения. На таксономическую и экологическую дифференциацию растений оказали воздействие представители важнейших трофических групп грибов — симбиотрофы, сапротрофы, паразиты. Некоторые гипотезы связывают выход растений на сушу именно с симбиогенетическими процессами грибов и водорослей. Даже если эти предположения не найдут фактического подтверждения, это ни в коем случае не поколеблет идею о том, что наземные растения с момента своего появления являются микотрофными [47]. К микотрофным относится значительная часть современных растений.

Все сказанное о симбиогенезе клетки и системной роли грибов в органическом мире может быть дополнено многочисленными свидетельствами симбиогенеза на организменном уровне. Это образование сложных симбиотрофных организмов, таких как растение и микоризный гриб, а также водоросли, цианобактерии и грибы. Объединению последних биота Земли обязана появлением лишайников, или лишайнизированных грибов. Возникновение водорослево-грибных ассоциаций оказалось «счастливой случайностью» для последующей эволюционной судьбы высших растений. Среди представителей различных царств органического мира в ранние периоды становления наземной жизни существовали разнообразные прочные симбиотические ассоциации, однако эволюционное значение приобрели немногие из них.

Выход из моря на сушу одновременно осуществляли две грибо-водорослевые симбиотрофные ассоциации. В первой из них грибной компонент обеспечивал доставку минеральных веществ и воды из субстрата, а водорослевый после прогрессивной морфологической эволюции дал начало прокормофитам, т. е. предкам сосудистых растений. Во второй грибо-водорослевой ассоциации преобладание получил грибной компонент, составивший при дальнейшем развитии основную часть таллома лишайников. Цианобактерии, возникшие в самом начале докембрия, могли быть первыми потенциальными фотобионтами, а их ассоциации с грибами — первыми трансмигрантами, переселившимися на сушу с моря. Возможно, что развитие лишайниковой ассоциации привело к образованию различных групп паразитных и сапротрофных грибов на высших растениях с одновременным формированием более продвинутого облигатного лишайникового микобионта. Лишайники игра-

ли в прошлом ключевую роль в ускорении распада скальных пород, подготавливая этим материал для развития первых наземных растений. Это подтверждается тем, что и современные лишайники — пионеры в растительных сукцессиях.

Согласно гипотезе Шадефо (Chadefaud, 1979), ассоциации между морской зеленой водорослью и грибом «фикомицетной» природы могут быть расценены как прокормофиты, у которых грибной компонент обеспечил использование минеральных веществ субстратов и водоснабжение [47]. В этих комплексах прокормофитов осуществлялась прогрессивная эволюция водорослевого компонента, давшая начало наземным группам кормофитов. Симбиотические ассоциации грибов и водорослей, по-видимому, сформировались в прибрежных зарослях из сплетений гигантских нитчатых зеленых водорослей, существовавших в кембрии и ордовике. Примером может служить облигатная ассоциация бурой водоросли аскофиллум (*Ascophyllum nodosum*) с сумчатым грибом микосферелла (*Mycosphaerella ascophylli*). В этой ассоциации гифы гриба растут межклеточно и формируют аскокарпы в рецептакулах водоросли, не изменяя ее морфологии. Подобные взаимоотношения носят скорее мутуалистический характер, чем антагонистический, поскольку молодые спорофиты водоросли не способны развиваться при отсутствии их инфекции грибами.

В рассмотренных выше гипотезах симбиотического происхождения наземных сосудистых растений доминирующая роль в ассоциациях отводилась фикобионту, разрастание которого с одновременным формированием таллома, возникновением проводящей и опорно-механической систем определило облик первичных наземных растений. Роль микобионта в этих процессах рассматривается как вторичная и сводится к расширению адаптивных возможностей фикобионта, что, однако, было немаловажным для выживания и отбора в стрессовых условиях наземного существования. В ходе формирования высших растений могло быть задействовано водорослевое население суши, от которого развились первые высшие растения — риниофитоиды.

4. Выход организмов из моря на сушу осуществлялся биоценотическими комплексами организмов «в триединстве микробного, растительного и животного мира» с сохранением всех основных трофических связей, присущих продуцентам, консументам и редуцентам. Этим обстоятельством объясняется то, что при огромных различиях двух сред обитания и их населения трофоценотические связи этих трех групп организмов в обеих средах имеют столь разительное сходство. Основными группами грибов, сопровождавшими выход растений на сушу, были аско- и дейтеромицеты, жгутиковые, а также дрожжевые организмы.

5. Отношения между организмами в экосистемах имеют характер «социального комплекса». Суть явления состоит в следующем. В природе существуют безмикоризные растения, но практически нет безмикоризных растительных сообществ. Вследствие слабой специализации одна особь возбудителя эндомикоризы или эктомикоризы способна вступать в симбиотическую связь с особями растений как одного вида, так и разных видов. В свою очередь, одна особь растения может инфицироваться микоризой от многих видов грибов — возбудителей экто- и эндомикориз. В тканях корневой системы растения, а также в почве возможны анастомозы между гифами разных грибов. В итоге в одной экосистеме растения многих видов, разных возрастов и различных вегетационных слоев (древесная, кустарниковая, травянистая растительность и т. д.) оказываются взаимосвязанными посредством

мицелиев микоризных грибов, по которым минеральные вещества и углеводы способны мигрировать от одного растения к другому. Грибы выполняют роль не только поставщиков, но и перераспределителей биогенных веществ для растений всего фитоценоза как целого. Мицелий связывает сосудистые системы растений в единый сообщающийся комплекс. Кроме того, мицелий микоризных грибов может способствовать разнообразию растений в экосистеме вследствие передачи продуктов фотосинтеза через общий мицелий от доминирующих видов растений фитоценоза к «второстепенным», т. е. могут соединяться не только древесные породы, но и растения разных ярусов. Таким образом, в любом растительном сообществе корневые системы растений разных видов оказываются погруженными вместе в сложную сеть из гиф нескольких или даже многих видов грибов. Микориза выступает как некий интегрирующий механизм, определяющий физиологическую целостность сообщества.

6. В формировании биоты Земли кроме симбиотрофов сыграли большую роль две другие трофические группы грибов — паразиты и сапротрофы.

Паразитизм, как общебиологическое явление, широко распространен среди живых организмов. Паразитизм есть антагонистическое сожительство (симбиоз в широком смысле) двух разноименных, чужеродных организмов (Bary, 1879), один из естественных способов извлечения организмами из окружающей среды материальных условий для своего развития. Из всех известных видов грибов около 30 % приходится на долю паразитов. Паразитизм грибов и эволюция растений тесно связаны между собой. Проблема первичности паразитизма по отношению к другим трофическим группам грибов до сих пор остается дискуссионной. По одной из гипотез, эволюция типов питания грибов происходила от сапротрофии через некротрофию и далее через биотрофию к симбиотрофии. Согласно другому взгляду, биотрофный способ питания является исходным по отношению к сапротрофному. Становление эукариотной клетки, происходившее предположительно путем инвазии протопластов одних прокариот в другие, сопровождалось, по-видимому, проявлениями антагонизма между ними и может быть расценено как первые случаи паразитизма среди формирующихся эукариот.

У многих паразитических грибов, особенно аскомицетов, наблюдается смена типов питания в онтогенезе. Такие паразиты, именуемые гемибиотрофами (от *hēmi* — «наполовину»), имеют весьма древнее происхождение. Смена типов питания у них протекает в последовательности биотрофия – некротрофия – сапротрофия. Эта последовательность отражает трофическую эволюцию грибов и свидетельствует о возможной первичности паразитизма, во всяком случае, о его древности. К сопряженной эволюции растительных организмов и грибов приложим эволюционный закон Ван Валена, больше известный под названием «бег Черной Королевы» (из «Алисы в Зазеркалье» Л. Кэрлла): «Необходимо постоянно бежать, чтобы оставаться на том же месте». Паразитам приходится постоянно совершенствоваться, чтобы получать от хозяина все больше ресурсов для размножения; одновременно хозяин вынужден развивать и совершенствовать систему защитных механизмов. В итоге сохраняется устойчивое равновесие между хозяином и паразитом при постоянно меняющихся генотипах коэволюционирующих партнеров.

В основу гипотезы Кейна о происхождении паразитизма у грибов положена идея об их изначальной фотосинтетической активности. Согласно его представлениям, современ-

ные аско- и базидиомицеты имели предковые формы, содержащие в талломе хлорофилл, т. е. являлись автотрофами — аскофитами и базидиофитами. Первые, в частности по габитусу и строению, имели сходство с современными лишайниками и развивались преимущественно в тропических регионах. Постепенно такие организмы утрачивали собственный хлорофилл и становились паразитами. Отголоски этого явления скрыты в феномене усвоения грибами углерода из углекислоты воздуха. У современных грибов эту роль в какой-то мере выполняют меланиновые и каротиновые пигменты в качестве возможных переносчиков энергии световых квантов на электрон-транспортные системы грибов. Переход от гетеротрофности к автотрофности с усвоением CO_2 из воздуха зафиксирован в эксперименте для некоторых видов дейтеромицетов. Паразитизм грибов формировался независимо и многократно в разных ветвях филогенетического дерева в разное время.

Теоретически существует вероятность участия грибных паразитов и симбионтов в горизонтальном переносе и последующей активации генов — своеобразной форме парасексуальной изменчивости растений-хозяев. Такая горизонтальная трансдукция генов от грибов может рассматриваться как значительный фактор биоразнообразия цветковых растений. У грибов имеется несколько механизмов, обеспечивающих такого рода перенос генов. Например, высвобождение ядер гриба в цитоплазму клетки при внутриклеточном паразитизме, симбиотрофии или эндозитизме может осуществиться под воздействием ферментов клеток хозяина или при случайных повреждениях клеток в разнообразных патологических ситуациях.

Группа сапротрофных грибов сформировалась еще в докембрии на разлагающихся субстратах, образуемых отмершими организмами, главным образом водорослями и животными. Сапротрофные грибы сопровождали растения при выходе последних на сушу, обеспечивая круговорот веществ в экосистемах путем биодеструкции растительного материала, в основном лигнина и целлюлозы. Исторической предпосылкой для возникновения группы лигнинразрушающих грибов оказался переход в девоне от простых дихотомических и извилистых форм растений к прямостоячим «древовидным» формам. С этого времени вторичные соединения у растений стали накапливаться в клетках проводящей системы в виде целлюлозы и лигнина, что диктовалось необходимостью ее механического упрочнения для обеспечения устойчивости растений в воздушной среде. В сложившихся экосистемах происходило сопряженное парагенетическое развитие признаков древовидности растений, лигнификации их тканей с возникновением сапротрофной группы грибов-лигнодеструкторов. Формирование лигнинразрушающего ферментативного комплекса у грибов, в частности у базидиомицетов — возбудителей белой гнили, указывает на вероятность горизонтального переноса генов от лигнифицированных растений к грибам.

Известно, что скорость изменения химического состава окружающей среды в результате жизнедеятельности живых организмов, осуществляющих синтез и разложение органических веществ, на четыре порядка выше, чем скорость его изменения в результате геологических процессов. Значительные отложения фитомассы в карбоне сформировались вследствие низкой скорости биологического разложения растений. Причинами этого могли быть слабая активность деструктирующих организмов (в частности грибов-лигнофилов) либо недостаток в атмосфере кислорода — важнейшего фактора, необходимого для гниения и распада растительных масс. Палеонтологические свидетельства активности грибов-лиг-

нофилов в лесах верхнего девона немногочисленны. В противоположность этому в карбоне, перми и триасе признаки загнивания ископаемой древесины выявлялись чаще. Установлено, что в карбоне именно грибы играли большую роль в генезисе каменного угля. В угленосных горизонтах в окрестностях Караганды толщи каменного угля буквально переполнены грибными остатками в виде окаменевших склероциев, что связано, возможно, с превращением остатков растений в уголь под действием сапротрофных грибов. Это вполне согласуется с известной закономерностью, согласно которой с течением геологического времени происходит усиление деструктивной деятельности микроорганизмов. В современных экосистемах группа грибов-ксилотрофов, отличающаяся значительным таксономическим разнообразием, играет исключительно важную роль в процессах биодеструкции многолетних древесных растений. Их планетарное значение определяется тем, что леса покрывают около 30 % суши, а биомасса, накапливаемая в лесах, составляет 90 % всей земной биомассы [64].

Козволюция древесных растений и грибов-ксилофилов представляет убедительный пример взаимозависимой парагенетической связи между представителями грибного и растительного царства в ходе эволюции биосферы.

1.5. НОМЕНКЛАТУРА, СИСТЕМАТИКА И КЛАССИФИКАЦИЯ ГРИБОВ И ГРИБОПОДОБНЫХ ПРОТИСТОВ

В настоящее время описано около 70 тыс. видов грибов. Однако, по некоторым данным, это не более чем 5 % от общего числа существующих видов, оцениваемого в 1,5 млн [84]. Это вторая по количеству видов, после насекомых, группа организмов. Столь высокое биологическое разнообразие свидетельствует о том, что в эволюционном плане грибы — это процветающие живые существа. О широком распространении и процветании многих номенклатурных групп свидетельствует их видовое разнообразие. Особи вида и его популяции имеют общую эволюционную судьбу с экосистемой и биотой Земли в целом. Часто малочисленность групп говорит о большом эволюционном возрасте (см. рис. 2).

Главным систематическим признаком в классификации грибов служит строение спорогенных клеток, продуцирующих споры, которые образуются в результате полового процесса: для зигомицетов это зигоспора, для сумчатых — сумка, для базидиальных — базидия. Это нашло отражение в названии таксонов высоких рангов — от отделов до подклассов, например: Basidiomycota, Basidiomycetes, Basidiomycetidae. Для грибов и грибоподобных протистов разработано несколько систем классификации, основанных на организации клетки, вегетативного тела — таллома, а также типа полового процесса, проходящего между специализированными клетками (гаметами, гаметангиями) или вегетативными гифами.

Разные классификации дополняют друг друга. Как и для всей живой природы, для грибов принята иерархическая система таксонов (табл. 1), при этом соблюдается ряд правил, которые специально оговариваются «Международным кодексом ботанической номенклатуры» [60]. Основным таксоном является вид (*species*). Название вида — это бинарная комбинация, состоящая из названия рода, сопровождаемого одним видовым эпитетом, например: *Armillariella* (род) *mellea* (вид) — опенок настоящий. Название отдела дается по

Таблица 1. Иерархическая система таксонов на примере полного названия гриба
опенок настоящий [60]

Название ранга		Окончание названия в системе грибов	Название таксона
латинское	русское		
Regnum	Царство	—	Fungi
Subregnum	Подцарство	—	—
Divisio	Отдел	-mycota	Basidiomycota
Subdivisio	Подотдел	-mycotina	—
Classis	Класс	-mycetes	Basidiomycetes
Subclassis	Подкласс	-mycetidae	Holobasidiomycetidae
Ordo	Порядок	-ales	Agaricales
Subordo	Подпорядок	-inales	—
Familia	Семейство	-aceae	Tricholomataceae
Subfamilia	Подсемейство	-oideae	—
Genus	Род	—	<i>Armillariella</i>
Subgenus	Подрод	—	—
Sectio	Секция	—	—
Subsectio	Подсекция	—	—
Series	Ряд	—	—
Subseries	Подряд	—	—
Species	Вид	—	<i>A. mellea</i> Karst.
Subspecies	Подвид	—	—
Varietas	Разновидность	—	—
Subvarietas	Подразновидность	—	—
Forma	Форма	—	—
Subforma	Подформа	—	—

основному отличительному признаку, такому как мейоспорангий (орган, в котором происходит или завершается половой процесс). Мейоспорангий опенка — базидия (*basidia*). Прибавляя окончание *mycota*, получают название отдела — *Basidiomycota*. Аналогично составляется название класса — *Basidiomycetes*. В названии подкласса отражено строение базидии — ее одноклеточность (Holo-) — *Holobasidiomycetidae*. Порядок агариковые (*Agaricales*) включает ряд семейств, в том числе семейство рядовковых грибов (*Tricholomataceae*), объединяющее несколько родов, включая опенок (*Armillariella*).

После названия таксона, как правило, приводится фамилия автора. В скобках указывается автор, который ввел для данного гриба употребляемый видовой эпитет, после скобок — автор, предложивший используемую комбинацию — родовое и видовое название вместе.

Традиционно к грибам относят две группы организмов. Это грибоподобные протисты — представители царства протистов; в их цикле развития присутствуют зооспоры.

Царство настоящих грибов представлено четырьмя отделами: зигомикота (*Zygomycota*), аскомикота (*Ascomycota*), базидиомикота (*Basidiomycota*), лишенизированные грибы (*Mycorhizophyta*).

Ниже приведены основные систематические группы грибоподобных протистов и грибов. Деление на царства дано по [59], на отделы, классы, подклассы — по [65], содержание таксонов в ранге подклассов, групп, порядков — в основном по [63]. По мнению автора пособия, такая компилятивная система может помочь студенту ориентироваться в разрозненной в таксономическом плане микологической литературе.

ЦАРСТВО ПРОТИСТЫ — PROTISTA (PROTOCTISTA)

Отдел слизевики — *Mucromycota*

Класс настоящие слизевики — *Mucromycetes*

Подкласс протостелиды — *Protostelidae*

Подкласс диктиостелиды — *Dictyostelidae*

Подкласс миксомицеты (миксогастеромицеты) — *Mucromycetidae*
(*Mucrogasteromycetidae*)

Порядок эхиностелиевые — *Echinosteliales*

Порядок трихиевые — *Trichiales*

Порядок стемониевые — *Stemonitales*

Порядок физаровые — *Physarales*

Порядок лициевые — *Liciales*

Класс клеточные слизевики — *Acrasiomycetes*

Отдел плазмодиофоромикота — *Plasmodiophoromycota*

Отдел сетчатые слизевики — *Labyrinthulomycota*

Класс сетчатые слизевики — *Labyrinthulomycetes*

Отдел оомикота — *Oomycota*

Класс оомицеты — *Oomycetes*

Порядок сапролегниевые — *Saprolegniales*

Порядок лептомитовые — *Leptomitales*

Порядок лагенидиевые — *Lagenidiales*

Порядок пероноспорные — *Peronosporales*

Отдел гиофитриомикота — *Hyphochytridiomycota*

Класс гиофитридиомицеты — *Hyphochytriomycetes*

Порядок гиофитридиевые — *Hyphochytridiales*

Отдел хитридиомикота — *Chytridiomycota*

Класс хитридиомицеты — *Chytridiomycetes*

Порядок хитридиевые — *Chytridiales*

Порядок бластокладиевые — *Blastocladales*

Порядок моноблефаридовые — *Monoblepharidales*

ЦАРСТВО НАСТОЯЩИЕ ГРИБЫ — FUNGI, MYCOTA

Отдел зигомикота — *Zygomycota*

Класс зигомицеты — *Zygomycetes*

Порядок мукоровые — *Mucorales*

Порядок эндогоновые — *Endogonales*

Порядок энтомофоровые — *Entomophthorales*

Порядок зоопаговые — *Zoopagales*

Класс трихомицеты — *Trichomycetes*

Порядок амебидиевые — *Amoebidiales*

Порядок эккриновые — *Eccrinales*

Отдел аскомикота — *Ascomycota*

Класс эндомицеты — Endomycetes
 Порядок эндомицетовые — Endomycetales
 Порядок протомицетовые — Protomycetales
 Класс аскомицеты — Ascomycetes
 Подкласс тафриномицетиды — Taphrinomycetidae
 Порядок тафриновые — Taphrinales
 Подкласс лабульбениомицетиды — Laboulbeniomycetidae
 Порядок лабульбениевые — Laboulbeniales
 Порядок спатулоспоровые — Spathulosporales
 Подкласс аскомицетиды — Ascomycetidae (Eusascomycetidae)
 Группа порядков плектомицеты
 Аскосферовые — Ascosphaerales
 Онигеновые — Onygenales
 Эуроциевые — Eurotiales
 Элафомицетовые — Elaphomycetales
 Микроасковые — Microascales
 Группа порядков пиреномицеты

По [63]

По [80]

По [24]

Эризифовые, или мучнисто- росяные, — Erysiphales	Коронофоровые — Coronophorales	Коронофоровые — Coronophorales
Сордариевые — Sordariales	Сферейные — Sphaeriales	Сордариевые — Sordariales
Ксилляриевые — Xylariales	Ксилляриевые — Xylariales	Ксилляриевые — Xylariales
Филлахоровые — Phyllachorales		Цератостоматовые — Ceratostomatales
Диатриповые — Diatrypales		Диатриповые — Diatrypales
Диапортовые — Diaporthales	Диапортовые — Diaporthales	Диапортовые — Diaporthales
Гипокрейнные — Hypocreales	Гипокрейнные — Hypocreales	Гипокрейнные — Hypocreales
Спорыньевые, или клавицепсо- вые, — Clavicipitales	Спорыньевые, или клавицепсо- вые, — Clavicipitales	

Группа порядков дискомицеты

Гелоциевые — Helotiales
 Фацидиевые — Phacidiales
 Циттариевые — Cyttariales
 Пецциевые — Pezizales
 Трюфелевые — Tuberales

Подкласс локулоаскомицетиды — Loculoascomycetidae

Порядки по [63]

Порядки по [24]

Мириангиальные — Myriangiales	Гемисферовые — Hemisphaeriales
Астериальные — Asterales	Псевдосфериальные — Pseudosphaeriales
Капнодиальные — Capnodiales	Капнодиальные — Capnodiales
Дотидеальные — Dothidiales	Дотидеальные — Dothidiales
Хетотириальные — Chaetothyriales	Димериальные — Dimeriales
Плеоспоральные — Pleosporales	Плеоспоральные — Pleosporales
	Гистеральные — Hysteriales

Отдел базидиомицеты — Basidiomycota

Класс базидиомицеты — Basidiomycetes

Подкласс холобазидиомицетиды — Holobasidiomycetidae

Порядок экзобазидиальные — Exobasidiales
 Группа порядков гименомицеты
 Порядок афиллофороидные — Aphyllophorales
 Подгруппа порядков агарикоидные — Agaricales *s. l.*:
 Полипоровые — Polyporales
 Болетовые — Boletales
 Агариковые — Agaricales *s. str.*
 Сыроежковые — Russulales
 Подгруппа порядков гастероидные грибы

По [90]

По [97]

Экогастеромицетиды — Exogasteromycetidae

Эпигейные гастеромицеты

Порядок гименогастровые — Hymenogastrales
 Порядок гастроспоровые — Gastrosporales
 Порядок подаксовые — Podaxales
 Порядок веселковые — Phallales

Порядок веселковые — Phallales
 Порядок гнездовковые — Nidulariales
 Порядок дождевиковые — Lycoperdales
 Порядок склеродермовые — Sclerodermatales

Эндогастеромицетиды — Endogasteromycetidae

Порядок меланогастровые — Melanogastrales
 Порядок гнездовковые — Nidulariales
 Порядок тулостомовые — Tulostomatales
 Порядок склеродерматовые — Sclerodermatales
 Порядок дождевиковые — Lycoperdales

Порядок тулостомовые — Tulostomatales
 Порядок глишродермовые — Glischrodermatales

Гипогейные гастеромицеты

Порядок гастроспоровые — Gastrosporales
 Порядок гаутиеровые — Gautieriales
 Порядок гименогастровые — Hymenogastrales
 Порядок гистерангиевые — Hysterangiales
 Порядок леукогастровые — Leucogastrales
 Порядок меланогастровые — Melanogastrales

Агарикоидные гастеромицеты

Порядок агариковые — Agaricales
 Порядок болетовые — Boletales
 Порядок сыроежковые — Russulales

Подкласс гетеробазидиомицетиды — Heterobasidiomycetidae

Порядок аурикуляриевые — Auriculariales
 Порядок дрожалковые — Tremellales
 Порядок дакримицетовые — Dacryomycetales
 Порядок тулласнелловые — Tulasnellales

Подкласс телиоспоромицетиды — Teliosporomycetidae

Порядок ржавчинные — Uredinales

Класс головневые — Ustomycetes

Порядок головневые — Ustilaginales

Класс дейтеромицеты, или несовершенные грибы, — Deuteromycetes, Fungi imperfecti

Порядки по [63]

Порядки по Саккардо (из [57])

Порядки по Потембне (из [57])

Гифомицеты — Hyphomycetales
 Меланкониевые — Melanconiales
 Сферопсидные — Sphaeropsidales
 Бластомицеты — Blastomycetales
 Агономицеты — Agonomycetales

Гифомицеты — Hyphomycetales
 Меланкониевые — Melanconiales
 Сферопсидные — Sphaeropsidales
 Псевдопикнидиальные —
 Pseudopycnidiales

Гифальные — Hyphales
 Коремиальные — Coremiales
 Спородохиальные — Acervulales
 Пикнидиальные — Pycnidiales
 Псевдопикнидиальные —
 Pseudopycnidiales

Отдел лишенизированные грибы — Lichenes, Mycophycophyta

Класс сумчатые лишайники — Ascolichenes

По [63]

Подкласс пиренокарповые — Pyrenocarpeae

Порядок Pyrenocarpaceae

Подкласс гимнокарповые — Gymnocarpales

Порядки: Caliciales, Arthoniales, Graphidales, Cyclocarpales

По [70]

Подкласс аскогимениальные — Ascohymenomycetidae

Порядки: Sphaeriales, Graphidales, Arthoniales, Caliciales, Leconactidales, Pilocarpales, Thelotrematales, Gyalectales, Pezizales, Coenogoniales, Collematales, Lichenales, Stictales, Lecideales, Physciales, Teloschistales, Myriangiales, Dothideales

Класс базидиальные лишайники — Basidiolichenes

Порядки: Aphyllophorales, Agaricales

Ниже приводится краткая характеристика основных систематических групп настоящих грибов в ранге отделов, классов, подклассов и групп порядков и грибоподобных протистов в ранге отделов. Как уже говорилось, грибы имеют полифилетическое происхождение. Все перечисленные группы организмов развивались параллельно, а осмотрфный тип питания обусловил сходство их морфологических структур. Во всех приведенных группах организмов прослеживаются конвергентные линии развития. Поэтому при освещении некоторых проблем, связанных с эволюцией морфологических структур настоящих грибов, для сравнения приводится материал, касающийся и грибоподобных протистов. Более подробные сведения можно найти в специальной литературе [32, 33, 63, 65, 72].

ЦАРСТВО ПРОТИСТЫ (PROTISTA, PROTOCTISTA)

ОТДЕЛ СЛИЗЕВИКИ (Mucromycota) включает несколько классов. Самый многочисленный из них — класс настоящие слизевики (Mucromycetes), подкласс гастероподобные слизевики (Mucromycetidae, или Mucrogasteromycetidae), названные так за схожесть морфологических структур спорокарпов — «плодовых тел», напоминающих очень мелкие дождевиковые грибы. Пищеварение эндогенное. Vegetативный таллом представляет собой колонию миксоамеб (диплоидный многоядерный плазмодий). Цикл развития гапло-диплоидный, с очень короткой гаплоидной стадией, мейоз проходит перед образованием спорокарпа. Смена ядерных фаз в онтогенезе у собственно гастероподобных слизевиков присутствует всегда. Распространение (споруляция) в основном гаплоидными спорами, образующимися в спорокарпе. Клеточная стенка содержит целлюлозу. У зооспор два неравных, гладких апикальных жгутика; могут быть споры без жгутиков. Половой процесс — копуляция планогамет, иногда миксоамеб. Географическое распространение — повсеместно. Количество известных видов — 600. В России и на территории бывшего СССР обнаружено около 300 видов. В настоящее время отдел слизевики, как пограничный таксон, под названием мицетозоа (Mycetozoa) относят также к животным.

ОТДЕЛ ПЛАЗМОДИОФРОМИКОТА (Plasmodiophoromycota). Пищеварение эндогенное и экзогенное. Vegetативный таллом — гаплоидный и диплоидный плазмодий. Клеточная стенка с хитином. У зооспор два гладких апикальных жгутика. Бесполое размножение осуществляется через образование летних спорангиев. Половой процесс — копуляция планогамет. Распространение через покоящиеся споры.

ОТДЕЛ СЕТЧАТЫЕ СЛИЗЕВИКИ (Labyrinthulomycota). Пищеварение экзогенное. Вегетативный таллом — сетчатый плазмодий. Жгутики зооспор латеральные — один гладкий, один перистый. Половой процесс не выявлен. Размножение в анаморфе — сорусы со спороцистами.

ОТДЕЛ ООМИКОТА (Oomycota). Пищеварение экзогенное. Вегетативный таллом — мицелий. Клеточная стенка с целлюлозой, редко содержит хитин. Жгутики зооспор — один гладкий, один перистый, расположены апикально или латерально. Анаморфа — зооспорангий с зооспорами, конидии. Половой процесс — оогамия. Споруляция (размножение) — оогоний с ооспорами. Цикл развития диплоидный с очень ограниченным во времени и локальным расположением на диплоидном талломе гаплоидных морфологических структур. Мейоз происходит отдельно в оогониях и антеридиях, после оплодотворения в ооспорах восстанавливается диплоидность.

ОТДЕЛ ГИФОХИТРИОМИКОТА (Hyphochytriomycota). Пищеварение экзогенное. Зооспоры и гаметы с одним передним перистым жгутиком. В оболочках клеток обнаружены хитин и целлюлоза. Вегетативное тело — голая цитоплазматическая масса, наподобие плазмодиев слизевиков. Одноклеточные талломы образуют ризомицелий. Анаморфа — зооспорангий с зооспорами. Половой процесс — копуляция планогамет. Споруляция — покоящаяся спора.

ОТДЕЛ ХИТРИДИОМИКОТА (Chytridiomycota). Пищеварение экзогенное. Зооспоры и гаметы с одним задним бичевидным жгутиком. Вегетативное тело может быть представлено голой цитоплазматической массой, ризомицелием или зачаточным мицелием, ризомицелием из свободно ветвящихся гиф, у высокоорганизованных форм — хорошо развитым мицелием. В зрелом состоянии имеются ложные перегородки мицелия, так называемые псевдосепты, напоминающие спицы колеса (*Allomyces macropus*). Клеточная стенка с хитином. Анаморфа — зооспорангий с зооспорами. Половой процесс — копуляция планогамет, оогамия, соматогамия. Споруляция — покоящаяся спора.

ЦАРСТВО НАСТОЯЩИЕ ГРИБЫ (FUNGI, MYCOTA)

ОТДЕЛ ЗИГОМИКОТА (Zygomycota)

Класс зигомицеты (Zygomycetes). Ценоцитный мицелий хорошо развит, септы появляются только в зрелом состоянии. Тип полового процесса — зигогамия. Зигоспорангии всегда содержат одну зигоспору. Прилегающие к зигоспорангиям зигофоры, или отроги, образуют выросты мицелия, которые прикрывают зигоспорангий. Бесполое размножение осуществляется неподвижными спорангиоспорами, которые образуются в спорангиях, простых или сложных, многоклеточных, односпоровых или многоспоровых. Реже в размножении участвуют хламидоспоры и геммы. Трофические группы: сапротрофы, паразиты насекомых; немногочисленные виды порядка эндогоновых грибов (Endogonales) — микоризные симбиотрофы.

Класс трихомицеты (Trichomycetes). Паразиты, возможно, облигатные комменсалы водных или наземных насекомых, ракообразных, многоножек. Обитают в кишечнике, желудке, на анальных пластинках. Таллом мицелиального строения, неветвящийся, имеет целлюлозные оболочки, прикрепляется к хозяину особой клеткой. Бесполое размножение артроконидиями и конидиями с неподвижными нитевидными придатками. О нали-

ции полового размножения сведения противоречивы. Скорее всего, положение класса в системе зигомикота аналогично дейтеромицетам.

ОТДЕЛ СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ (*Ascomycota*)

Класс эндомицеты, голосумчатые грибы, сумчатые дрожжи (*Endomycetes*). Таллом состоит из почкующихся клеток, либо из мицелия с равномерно септированными гифами, либо из колоний отдельных клеток (псевдомицелий). Поры в септах всегда простые, реже микропоры или долипоры. Половой процесс — гаметангиогамия: за копуляцией гаметангиев сразу следует кариогамия, и диплоидная зигота либо сразу превращается в сумку, либо делится, а мейоз происходит позже. Бесполо размножаются почкованием клеток (бластически) или фрагментацией гиф.

Класс аскомицеты, или сумчатые грибы (*Ascomycetes*). Половой процесс разнообразен (гаметангиогамия, дейтерогамия, соматогамия, партеногамия, апомиксис) и приводит к дикариотизации мицелия, который трофически несамостоятелен и предназначен для формирования мейоспорангиев — сумок. Половые споры одноклеточные либо септированные и образуются эндогенно в мейоспорангиях различной формы: от округлых до цилиндрических. Освобождение спор пассивное — после разрушения стенок сумки и аском — либо активное, при наличии на сумке апикального аппарата, способствующему этому. Сумки расположены либо на субкулюме, либо в специализированных мицелиальных структурах — аскомах — плодовых телах сумчатых грибов. Аскомы эндофитного мицелия лежат на поверхности или утоплены в ткань растения-хозяина, могут быть расположены среди субкулюма либо в строме — плотном мицелиальном образовании на поверхности растения-хозяина или внутри его тканей. Трофические группы аскомицитов: сапротрофы, облигатные и факультативные паразиты, микоризные симбиотрофы, встречается контролируемый паразитизм (лихенизированные микобионты).

Подкласс тафриномицетиды (*Taphrinomycetidae*). Аскомы отсутствуют. Сумки развиваются на специальных клетках-ножках над тканью растения-хозяина, покрытой более или менее сплошным слоем мицелия. В цикле развития дикариотическая фаза трофически самостоятельна. Трофическая группа — облигатные паразиты растений. Вызывают заметную гипертрофию листьев, плодов сливы, черемухи (кармашки), при многолетнем развитии мицелия в ветвях древесных растений — чрезмерное ветвление (ведьмина метла).

Подкласс лабульбениомицетиды (*Laboulbeniomycetidae*). Эктопаразиты членистоногих, преимущественно насекомых. Таллом представляет собой простую клетку-ножку с гаусториями, внедряющимися в хитиновый покров хозяев. Плодовые тела — микроскопические перитеции, расположенные на рецептакуле, который несет придатки и образован разным количеством расположенных в определенном порядке клеток. Из рецептакула развиваются один или несколько перитециев.

Подкласс аскомицетиды, или эуаскомицетиды (*Ascomycetidae, Euascomycetidae*). Сумки прототуникатные, унитуникатные, битуникатные, образуются в аскомах разной морфологической организации. Типы аском: прототетий, плектотетий, клейстотетий, перитеций, апотетий, псевдотетий, мириотетий, псевдоапотетий, гистеротетий. Структуры репродуктивной фазы, характеризующие бесполое спороношение (конидии и конидиомы), известны не для всех видов и поэтому не могут в полной мере учиты-

ваться при разграничении групп. Трофические варианты: сапротрофы, облигатные и факультативные паразиты, микоризные симбиотрофы, встречается контролируемый паразитизм (лихенизированные микобионты).

Группа порядков плектомицеты. Сумки прототуникатные, образуются цепочкой и почкованием, при созревании спор расплывающиеся. Освобождение спор пассивное. Аски расположены на талломе поодиночке или кучно среди субикулума либо в асках типа плектотетий, клейстотетий и перитеций. Трофические группы: сапротрофы, паразиты растений и животных.

Группа порядков пиреномицеты. Сумки унитуникатные, с хорошо развитым апикальным аппаратом, предназначенным для активного распространения спор. Форма, строение и окраска спор разных видов варьируют в широких пределах — от одноклеточных до сложно септированных, от бесцветных, гиалиновых до бурых, почти черных. У пограничного с плектомицетами порядка сордариевых грибов (Sordariales) сумки прототуникатные, с лизирующей оболочкой и освобождением спор из плодового тела со слизью. Характерными типами плодовых тел являются микроскопические клейстотеции и перитеции с различно выраженным клеточным перидием, у некоторых систематических групп они имеют придатки.

Клейстотетий — замкнутое плодовое тело, внутри которого пучком находятся битуникатные сумки. Перитеций в типичном случае — кувшиновидное плодовое тело, открытое сверху для выхода спор, внутри которого на донышке, на различно выраженной центральной паренхиме слоем образуются сумки и стерильные клетки — парафизы (последние могут отсутствовать). Перитеции образуются на поверхности пораженного растения-хозяина либо утоплены в его ткань, могут располагаться на поверхности среди субикулума, на строме или внутри нее. В последнем случае ко времени созревания спор строма прорывается наружу отверстиями — пустулами, в которых находятся открытые горлышки утопленных в строми перитециев. Поверхностные строма разнообразны по форме (лепешковидные, шаровидные, кустистые, коралловидные).

Бесполое размножение конидиями широко присутствует в циклах развития пиреномицетов, часто плодовые тела используются вначале для конидиального спороношения, затем для полового. Трофические группы пиреномицетов: сапротрофы, облигатные и факультативные паразиты; микоризных симбиотрофов среди них нет. Значительная группа перитециоидных грибов является лихенизированными микобионтами.

Группа порядков дискомицеты. Сумки унитуникатные, с оперкулятным апикальным аппаратом (печициевые), либо с апикальным аппаратом иного строения (гелоциевые, фацидиевые, циттариевые), либо без него (трюфелевые). Форма сумок варьируется от широкобулавовидной до узкоцилиндрической. В сумке обычно развивается 8 спор, по форме бывают шаровидные, овальные, различно орнаментированные, с придатками либо без них, нитевидные. У многих видов споры септированы. Сумки вместе со стерильными клетками — парафизами всегда образуются гимениальным слоем, как правило, на поверхности аском — плодовых тел типа апотетий, представляющих собой дифференцированную на ткани строми. Различают несколько форм апотетиев. Наиболее примитивные образуются на поверхности субстрата на субикулуме и имеют незначительно развитый подстилающий субгимениальный слой. Выглядят они как корочки, иногда сливающиеся между собой. Бульшая

часть видов образует аскомы чечевицевидной, линзовидной формы. Другие имеют блюдцевидную, чашевидную, бокальчатую форму, могут быть сидячими на субстрате или располагаются на ножке. Третьи несут на ножках выпуклые шляпки. Четвертые образуют подземные плодовые тела, имеющие многослойный перидий и сжатый в гармошку внутри этого перидия гимениальный слой (трюфельевые). У южноамериканских видов порядка цитгариевые блюдцевидные плодовые тела формируются на поверхности экзостромы. Трофические группы представлены сапротрофами, паразитами, микоризными симбиотрофами.

Подкласс локулоаскомицетиды (Loculoascomycetidae). Сумки битуникатные, развиваются в аскостромах или псевдотециях. Внешне они напоминают строматидные аскомы перитециоидных грибов. Сумки развиваются среди ткани стромы в специальных полостях — локулах, которые возникают за счет разрушения и вытеснения ее псевдопаренхимы аскогенными гифами и сумками. Поэтому в аскостроме сумки располагаются в отдельных локулах и изолированы от других остатками ткани стромы. Расположение и развитие сумок в строме определяет тип плодового тела. Трофические группы: сапротрофы и паразитные грибы.

ОТДЕЛ БАЗИДИОМИКОТА (Basidiomycota)

Класс базидиомицеты (Basidiomycetes). Мейоспорангии телеоморфы — одноклеточные либо различным образом продольно или поперечно септированные базидии или базидии со специальными выростами — стеригмами. Мейоспоры образуются экзогенно на стеригмах. Плодовые тела отличаются большим разнообразием: в простейшем случае они отсутствуют и базидии расположены беспорядочно на субикулуме и эндофитном мицелии; они могут быть микроскопическими и располагаться на вегетативных органах растений-хозяев; могут быть плодовые тела хорошо развитые, макроскопические, различной консистенции и формы, экологически приуроченные к определенным субстратам. Трофические группы: сапротрофы, паразиты облигатные и факультативные, микоризные симбиотрофы.

Подкласс холобазидиомицетиды (Holobasidiomycetidae). Базидии одноклеточные, расположены на субикулуме либо гимениальным слоем, одиночно или группами; могут образовывать гимениальный слой на специально организованных для этого тканях базидиом — гименофоре; могут формироваться внутри плодовых тел под прикрытием покровных структур (перидий) на плодущей части базидиомы — глебе. Трофические группы: сапротрофы, паразиты облигатные и факультативные, микоризные симбиотрофы.

Порядок афиллофороидные, или трутовые, грибы (Aphyllphorales). Тип развития плодовых тел гимнокарпный: базидиомы развиваются открыто, без каких-либо покровных образований; гимениальный слой — с самого начала и до созревания спор. Гифальная система плодовых тел полимитическая. Споры окрашены или нет, часто со скульптурированным эписпорием и амилоидным экзоспорием, всегда одноклеточные. Базидиомы многолетние или однолетние, окрашенные или бесцветные. Консистенция мякоти пробковая, деревянистая, жесткомясистая, реже мясистая. Базидиомы могут быть резупинатными (распростертыми по субстрату), распростерто-отогнутыми, шляпковидными, сидячими, плоскими, шпательевидными, копытовидными, черепитчатými, вееровидными, с центральной, эксцентрической или боковой ножкой или без ножки. Кроме того, форма базидиом может быть коралловидной, булавовидной, чашевидной. Гименофор жесткопластинчатый, дедалиевидный, лабиринтовидный, жесткотрубчатый, пористый, гладкий, жилковатый, шипи-

ковидный, бородавчатый, зубчатый. Обитают трутовые грибы на земле, растительных остатках, живых деревьях. Трофические группы: паразиты, сапротрофы, микоризные симбиотрофы.

Подгруппа порядков агарикоидные грибы (Agaricales s. l.): полипоровые (Polyporales), болетовые (Boletales), агариковые (Agaricales s. str.), сыроежковые (Russulales). Типы развития базидиом разнообразны: от гимнокарпного до ангиокарпного (при котором гименофор защищен покровными образованиями на всем протяжении развития или на каком-либо этапе) со множеством переходных форм. Базидиомы мяскомясистые, короткоживущие. Форма шляпочная, с ясно выраженной центральной, боковой либо резупинатной ножкой, иногда вовсе без нее. Может иметься покрывало (покровный слой): общее, охватывающее всю базидиому, или частное, прикрывающее только гименофор. Гименофор трубчатый, пористый, сетчато-извилистый, почти складчатый, у большей части пластинчатый; всегда расположен на нижней стороне шляпки, отделяется от мякоти шляпки хорошо или плохо. Строение мякоти (трамы) гименофора и базидиомы гомеомерное или гетеромерное. В последнем случае трама содержит гнезда округлых клеток — сфероцист. Споры одноклеточные, окрашенные или бесцветные, амилоидные или нет. Покровные ткани хорошо выражены, образуют кутикс, иксокутикс, триходермис, иксотриходермис, эпикутикс. Гимениальный слой расположен на гименофоре, образован палисадным слоем одно- или четырехспоровых базидий и стерильных клеток — базидиол и цистид различного происхождения. Обитают на земле, растительных остатках, живых деревьях. Трофические группы: сапротрофы, паразиты, микоризные симбиотрофы.

Группа порядков гастероидные грибы, или гастеромицеты. Базидиомы гипогейные (подземные) или эпигейные (надземные). Тип развития базидиом ангиокарпный. Гименофор защищен от неблагоприятных воздействий среды на всем протяжении жизни базидиомы или в молодом возрасте хорошо развитыми покровными структурами, образующими перидий, прикрывающий плодущую часть, или общую оболочку базидиомы. Споры образуются в плодущей части (глебе) внутри базидиомы. Глеба сложена многочисленными изолированными друг от друга либо объединенными вместе локулами (камерами) различной конфигурации и расположения. Стенки камер условно называют пластинками. Они могут быть желатинозными и полностью расплываться ко времени созревания спор, могут нести толстостенные гифы капиллиция, которые сохраняются в глебе после созревания спор. Кроме того, трама пластинок может сохраняться и не содержать капиллиция. Базидии на пластинках (на стенках камер) располагаются пучками или образуют гимениальный слой. У высокоорганизованных групп грибов гимениальный слой расположен на стенках локул, образующих трубчатый либо пластинчатый гименофор, или на внутренних стенках рецептакула, или на гименофоре в верхней части глебы на колумелле. Колумелла и рецептакул после разрыва перидия выносят плодущую головку вверх, освобождая от перидия. В таком случае развитие спор завершается экзогенно. По образу жизни — сапротрофы, микоризные симбиотрофы. Обитают на почве, растительных остатках, гумусе. У многих развитие начинается под землей.

Подкласс гетеробазидиомицетиды (Heterobasidiomycetidae). Базидиомы студенистой или хрящевато-роговидной консистенции, при сухой погоде ссыхающиеся, в воде опять становятся студенистыми. Могут быть с центральной ножкой или без ножки.

Обычно располагаются на пнях и ветвях, валеже. Гименофор гладкий, складчатый или шиповидный. Базидии либо септированные, либо несептированные с крупными стеригмами. Споры одно- или многоклеточные, окрашенные или нет. Трофическая группа — сапротрофы.

Подкласс телиоспорициеты (Teliosporomycetidae). Порядок ржавчинные грибы (Uredinales). Базидии септированные, прорастающие из телейтоспор, имеют толстую окрашенную в бурый цвет оболочку, часто с различными выростами и т. д. Телейтоспоры образуются в конце лета в урединомах типа телейтокучки или телейтоложка на вегетативных частях растения-хозяина. Грибы отличаются сложным циклом развития, включающим несколько типов спор и спороношений. Большая часть цикла проходит в стадии дикариона. Трофическая группа — паразитные грибы, вызывают ржавчину вегетативных органов растений.

Класс головневые грибы (Ustomycetes). Порядок головневые (Ustilaginales). Половые клетки — споридии округлые или нитевидные, формируются почкованием на промицелии (голобазидия без стеригм), который прорастает из телиоспор после прохождения в них кариогамии и мейоза. Телиоспоры формируются в сорусах или тканях пораженных грибом растений-хозяев. Сорус — отдельное локальное спороношение головневых грибов, которые включает скопление спор и сопутствующие им мицелиальные образования, замещающие какой-либо орган растения-хозяина. Трофическая группа — паразитные грибы.

Класс дейтеромицеты, или несовершенные грибы (Deuteromycetes, Fungi imperfecti). Виды класса включают в себя анаморфы аскомикота и базидиомикота, характеризующиеся бесполом спороношением без смены ядерных фаз, и подобные им формы. Морфологические структуры анаморфы — конидии и конидиомы — используются в основном сумчатыми грибами как расселительные репродуктивные структуры, предваряющие половое спороношение (телеоморфу). Поэтому у совершенных грибов сходные конидиальные формы могут быть анаморфами разных, даже неродственных видов, а с другой стороны, у одного вида может быть несколько структур анаморфы. Споры дейтеромицетов образуются на спорогенных гифах исключительно экзогенно. Конидии чрезвычайно разнообразны по форме: шаровидные, цилиндрические, эллипсоидные, веретеновидные, булавовидные, винтообразно закрученные, пальчато-разветвленные и т. д. Для них характерны все типы септированности, окраски, скульптуры поверхности. Способы образования спор многочисленны. Конидиеносцами могут быть любые конечные гифы таллома. Эволюция конидиального спороношения проявилась в организации микроскопических плодовых тел — конидиом: от простой конидиогенной клетки к сложной разветвленной структуре с переходными клетками — фиалидами. Конидиеносцы могут быть сгруппированы и образовывать ложе, спородохий либо высокий венчик — коремью. Споры могут также формироваться в пикниде, похожей по форме на перитеций. Конидиомы можно встретить на субкулюме, либо в строме, погруженной в ткани растения-хозяина, либо на поверхности. У некоторых видов, имеющих пикниды в тканях растения-хозяина, споры могут выходить жгутом. Трофические группы: сапротрофы и паразитные грибы.

ОТДЕЛ ЛИШАЙНИКИ, ЛИХЕНИЗИРОВАННЫЕ ГРИБЫ (Lichenes, Mycophycophyta). Микобионты. Вегетативное тело образуют две группы организмов: микобионт (грибы) и фотобионт (зеленые водоросли — Chlorophyta, желтозеленые — Xanthophyta, бурые —

Phaeophyta, синезеленые прокариоты — Cyanophyta). Типы слоевищ — гомеомерное (с равномерным распределением клеток фотобионта) и гетеромерное (фотобионт внутри слоевища располагается слоем). По форме различают накипные, или корковые, слоевища, листоватые и кустистые. Размножение спорами (от одноклеточных до различно септированных), которые образует микобионт, половым или бесполом путем либо вегетативно фрагментами слоевища, соредиями и изидиями. Морфологические структуры половых спороношений — многолетние апотеции, перитеции, гистеротеции. В них закладываются архикарпы, продуцируются аскогенные гифы и формируется гимениальный слой. Он имеет специальные защитные структуры, такие как слоевищный край, гипотеций. Выделяют три типа апотециев — леканоровый, лицидиевый, биаторовый. Малочисленную группу лихенизированных грибов образуют базидиальные макромицеты, представляющие интерес с точки зрения эволюции этой группы грибов. Они являются пионерными видами, заселяют субстраты и местообитания, малопригодные для растительных организмов. По отношению к субстрату выделяют следующие группы лихенизированных грибов: эпилитные, эпифитные, эпиксильные, эпифилльные, эпибриофитные. Во многих природных экосистемах они образуют стабильные группировки, например эпифитные группировки бородачатых лишайников в темнохвойных лесах.

Лишайники, или лихенизированные грибы, имеют надорганизменную структуру, компонентами которой являются грибы, водоросли, цианеи. Организующая роль в этом сообществе почти всегда принадлежит грибам. Только они сохранили характерное для эукариот половое спороношение. Водоросли, также эукариотные организмы, обитая в лихенизированном состоянии, размножаются, однако, только вегетативно — делением.

Своеобразные репродуктивные морфологические структуры половых спороношений лихенизированных грибов отличаются по ряду признаков от собственно грибных, хотя по внешнему виду напоминают различные типы аском и конидиом. Объединяющее название для них — лихенома или лихеннома. Они завершают репродукционный ряд морфологических структур грибов, таких как спорангиома, конидиома, урединома, сорус, зигома, аскома и базидиома.

Глава 2

ТАЛЛОМ — ВЕГЕТАТИВНОЕ ТЕЛО ГРИБОВ

2.1. МИЦЕЛИЙ И ГИФЫ

Грибы относятся к организмам, у которых вегетативное тело представлено талломом (слоевищем), имеющим мицелиальное строение, — рыхлым или более-менее плотным скоплением множества простых или разветвленных нитей — гиф. В талломе грибов, в отличие от организмов животного или растительного происхождения, отсутствуют истинные функциональные тканевые структуры. Их роль выполняют так называемые псевдоткани.

Прорастание гиф. Гифы возникают из прорастающих спор полового или бесполого происхождения. Этот процесс включает в себя две стадии. Первая — подготовительная, связанная с процессами, происходящими внутри споры, с изменением ее внешнего облика из-за поглощения большого количества воды и формирования таких структур, как *проростковая трубка*, *поры* в оболочке или *проростковые щели*. После прорыва оболочки проростковая трубка выходит наружу. На второй стадии с апикального конца этой трубки начинается рост гифы. В зависимости от вида гиф или проростковой трубки на разных расстояниях друг от друга, с разной периодичностью возникают боковые выросты, развивающиеся в боковые гифы, которые также могут ветвиться. Клеточная стенка (оболочка) в апикальной части гифы особенно пластична. В этом месте сосредоточены *хитосомы* (везикулы) — крупные и мелкие пузырьки. Мелкие обладают литической активностью, крупные служат для транспорта ферментов и олигосахаридных комплексов из внутренней части клетки через мембрану в клеточную стенку. В формировании и разрастании стенки задействованы процессы синтеза и лизиса. Вскоре рост и жизнедеятельность гиф начинает осуществляться за счет осмоса питательных веществ при деструкции окружающего гифы субстрата. Апикальная часть клетки — место, в котором при образовании новой клетки формируются все клеточные органеллы. Прорастание считается законченным с появлением первой *септы* — поперечной стенки гифы [65].

Типы гиф. По своему назначению в талломе грибов гифы подразделяются на две основные группы. К первой относятся генеративные гифы, на которых формируются спорогенные органы и в дальнейшем — споры. Вторая группа — вегетативные гифы — отличается значительным разнообразием в зависимости от роли, которую гифы выполняют в талломе (рис. 3). Из них в основном сложены ткани грибов. Для вегетативного мицелия характерен главным образом апикальный рост и деление концевой гифы, а также боковое ветвление. Генеративные гифы увеличиваются и за счет растяжения, удлинения до какого-то определенного предела.

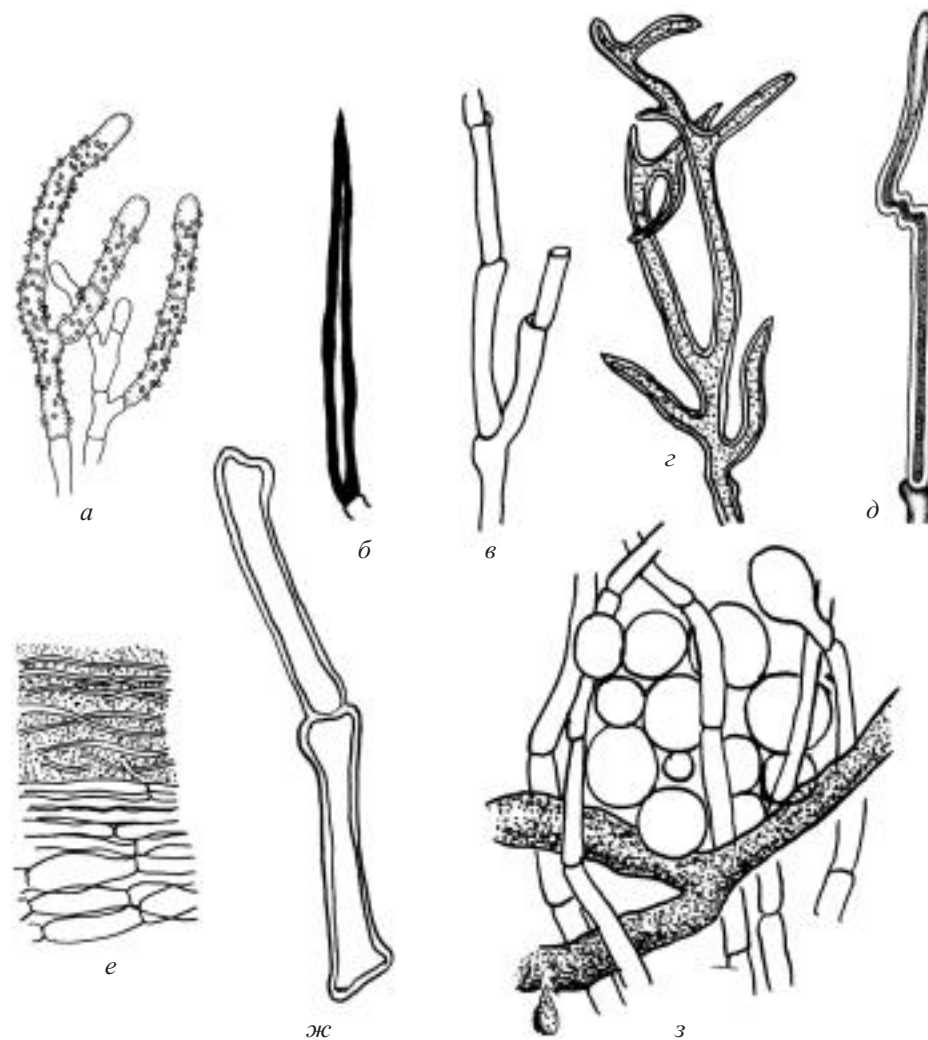


Рис. 3. Типы гиф [18, 94, 100]:

а — инкрустированные; *б* — щетинковидные; *в* — генеративные; *г* — связывающие;
д — скелетные; *е* — желатинозные гифы поверхности шляпки; *ж* — сосудовидные;
з — молочные гифы в мякоти плодовых тел сыроежковых грибов

И в генеративных, и в вегетативных гифах происходит старение, т. е. обеднение цитоплазматического содержимого. Весь этот биологический материал активно используется грибным организмом на построение структур, обеспечивающих его репродукцию. Таким образом происходит постепенный автолиз генеративных гиф и потеря содержимого клеток вегетативного мицелия, поэтому ножки съедобных грибов имеют часто жесткую мякоть, малопригодную для употребления. За счет внутренних ресурсов плодовые тела базидиальных грибов даже в сорванном состоянии продолжают какое-то время свое развитие. У них разрываются общее и частное покрывала, открываются пластинки, шляпка выпрямляется, увеличивается ее диаметр, ножка удлиняется. В старых клетках наблюдается сильная вакуолизация и грануляция цитоплазмы, что хорошо заметно при изучении этих клеток в световой микроскоп.

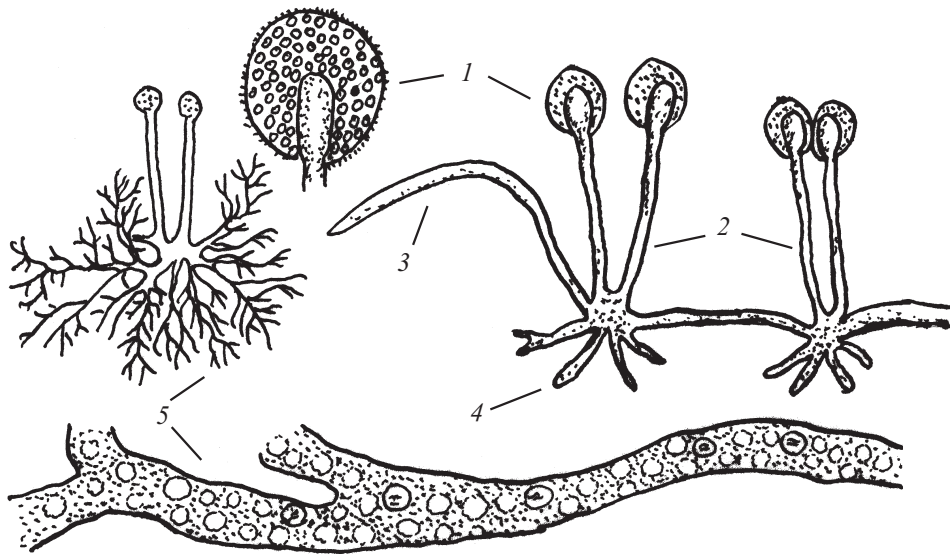


Рис. 4. Строение таллома мукоровых грибов (Mucorales) класса зигомицеты:
 1 — спорангий со спорангиоспорами; 2 — спорангиеносцы; 3 — столоны; 4 — ризоиды;
 5 — многоядерный несептированный мицелий

Типы мицелия. У разных групп грибов гифы различаются по внутреннему строению. При образовании в гифе многочисленных поперечных перегородок, или септ, развивается так называемый *септированный мицелий*, или мицелий из септированных гиф. Если перегородок нет, то весь исходно одноядерный мицелий представляет собой единственную многоядерную, многофункциональную разветвленную клетку — *ценоцитный, несептированный мицелий*. Он характерен для грибов класса зигомицеты (рис. 4). Различные части такой клетки-«монстра» выполняют в цикле развития функции размножения (спорангии), прикрепления к субстрату (ризоиды), экспансии субстрата (столоны).

В цикле развития дрожжевых грибов (класс Endomycetes, порядок Endomycetales) обязательно присутствует стадия бесполого размножения, во время которой образуется *почкующийся мицелий*. У некоторых видов при определенных условиях среды вновь образовавшиеся клетки не отделяются от материнских, а, оставаясь прикрепленными к ним, в свою очередь делятся, образуя *псевдомицелий* из цепочек и даже веточек клеток (рис. 5). Настоящие грибы отделов аскомицота и базидиомицота имеют хорошо выраженный септированный мицелий (рис. 6).

Септы и пряжки. Септа — важнейшая морфологическая структура в ги-

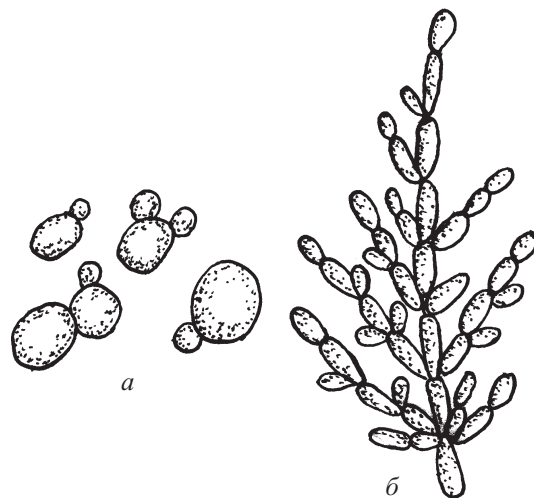


Рис. 5. Почкующийся мицелий (а) и псевдомицелий (б) дрожжевых грибов [63]

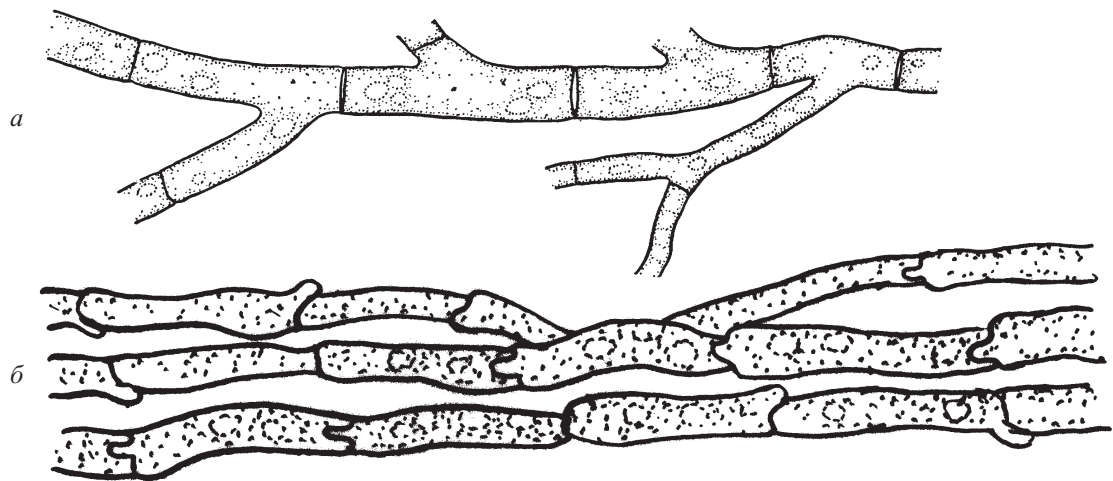


Рис. 6. Септированный мицелий [91]:

a — без пряжек; *б* — с пряжками

фальной системе высших грибов. Перегородка формируется, как и у зигомицетов, путем впячивания стенок гифы внутрь, при этом центральная часть перегородки остается свободной. Это отверстие называется порой. Поровые устройства ответственны за обмен между клетками питательным материалом и даже ядрами. У грибов не существует других средств связи между клетками.

Строение порового аппарата — важнейший диагностический признак при определении классовой принадлежности грибов по мицелию. Так, близкие к дрожжам группы грибов класса голосумчатые (*Endomycetes*) и дрожжеподобные головневые грибы (*Ustomycetes*), относимые к отделу базидиальных грибов, имеют септовые поры иного строения, чем сумчатые и базидиальные грибы. У сумчатых грибов пора тонкая, у голосумчатых края поры заметно утолщены. Пора приобретает вид короткой трубочки, вход и выход из которой открыты, как и у сумчатых грибов (рис. 7). У базидиальных грибов стенки поры еще более утолщены, и она похожа на толстостенную трубочку, называемую *долипорой*. Глав-

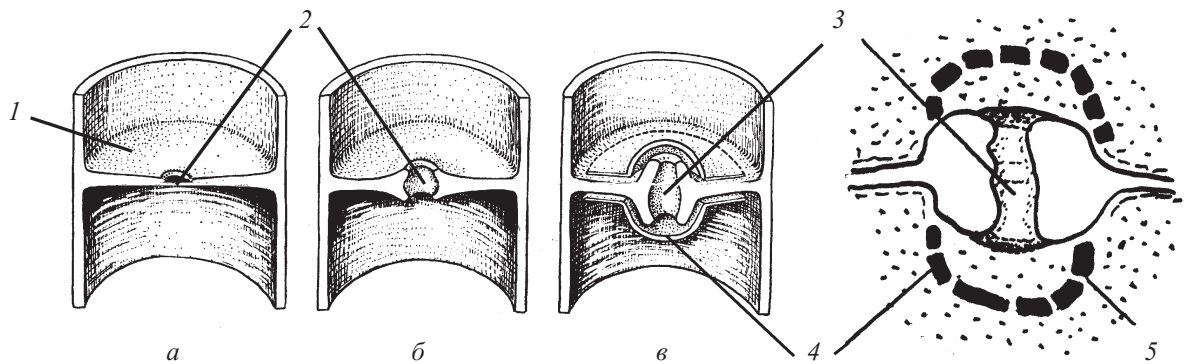


Рис. 7. Строение перегородок (септ) гиф высших грибов [7, 65]:

a — аскомицеты; *б* — эндомицеты; *в* — базидиомицеты; 1 — септа; 2 — пора в септе; 3 — долипора; 4 — парентосома; 5 — поры парентосомы

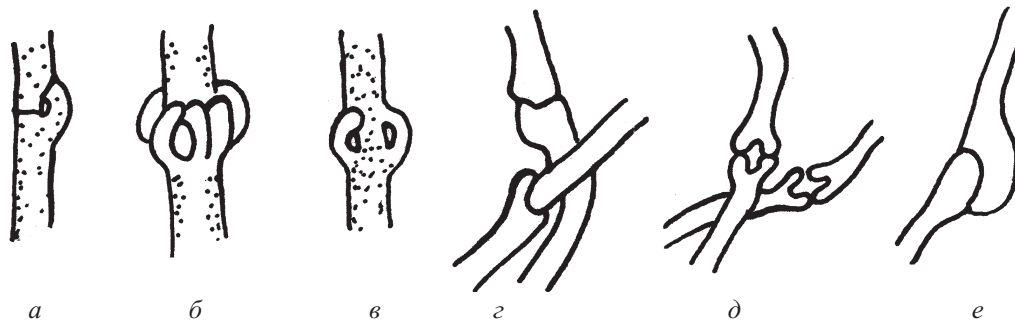


Рис. 8. Типы пражек [73]:

a — одиночные; *б* — мутовчатые; *в* — парные; *г* — дугообразные; *д* — медальонообразные; *е* — вздутые

ная отличительная особенность строения порового аппарата базидиальных грибов — наличие *парентосомы*, или порового колпачка, с отверстиями над долипорой либо без них. Однако изучение строения пор возможно чаще всего только с помощью электронного микроскопа, что ограничивает использование этого метода в широкой практике.

Генеративные гифы базидиомицетов часто имеют отличительный признак, доступный для изучения в световой микроскоп и поэтому широко используемый в диагностике грибов. Это наличие *пражек*, когда в дополнение к септовому аппарату и в обход септ формируются дополнительные каналы для передачи цитоплазматического материала при делении клеток. Существует несколько типов пражек: одиночные, парные, мутовчатые. По форме они могут быть дугообразные, медальонообразные, вздутые (рис. 8).

2.2. ТКАНИ ГРИБОВ

«Гифа» в переводе с греческого означает ткань, паутина. Название подчеркивает главную особенность таллома грибов — отсутствие разделения на ткани. Однако первичная дифференциация таллома у грибов имеется, и происходит это за счет создания псевдо-тканей — *плектенхимы* (от греч. *plektys* — сплетенный, свитый). Ткани высших растений возникают при делении клеток и в поперечном, и в продольном направлениях. У грибов гифы мицелия делятся, как правило, с образованием только поперечных перегородок. Поэтому грибная ткань непрочная, рыхлая, но именно из нее сложены плодовые тела, стромы и склероции, т. е. те макроскопические образования, с которыми мы постоянно встречаемся в природе. Тип ткани определяется расположением гиф относительно друг друга и строением их оболочки. Некоторые типы ложных тканей грибов имеют сходство с настоящими тканями растений (рис. 9). *Параплектенхима* представлена клетками одинакового диаметра и внешне очень напоминает паренхиму растений. *Прозоплектенхима* состоит из удлиненных клеток, расположенных более рыхло, чем в параплектенхиме. Иногда покровные ткани плодовых тел сложены более или менее одинаковыми клетками удлиненной формы, напоподобие изгороди. Такая ткань носит название *палисадной*. В разных систематических группах известно также множество собственно грибных тканей, не имеющих аналогов у растений (рис. 10).

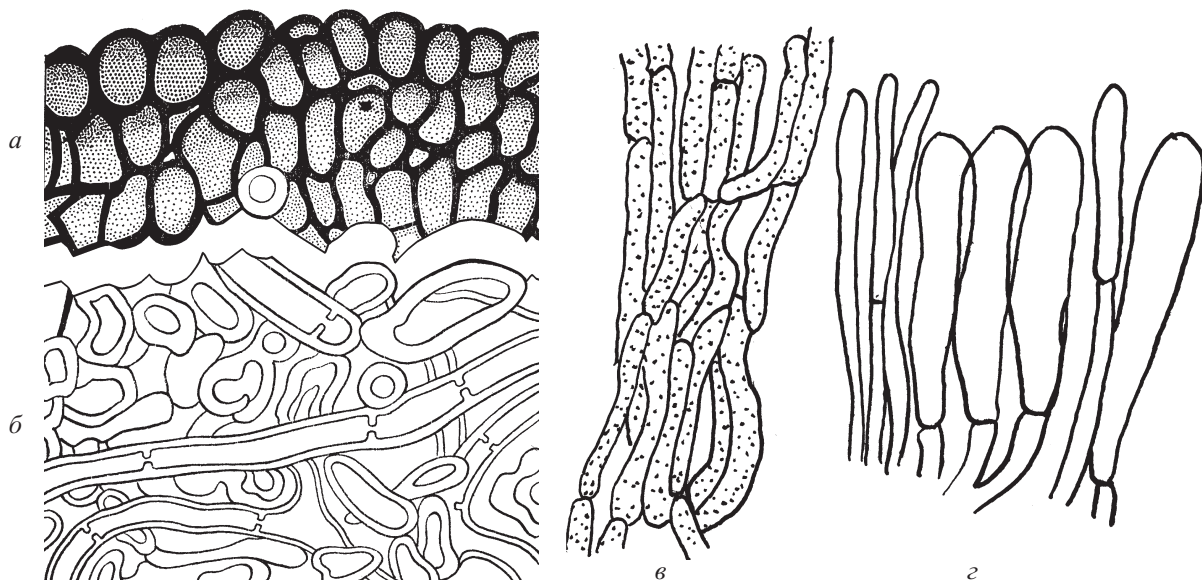


Рис. 9. Ложные ткани грибов [63, 100]:

a — параплектенхима; *б* — прозоплектенхима; *в* — шнуровая, *г* — палисадная плектенхима

Каждый тип тканей выполняет в талломе свою функцию. С этой точки зрения различают покровные, механические ткани и проводящие гифы.

Покровная ткань играет защитную роль и расположена на поверхности склероциев, иногда стром, а также на плодовых телах базидиальных и сумчатых грибов. Часто клетки этой ткани имеют утолщенные стенки. На их поверхности откладывается пигмент, поглощающий лучи коротковолновой части спектра. Механическая ткань сложена гифами с сильно утолщенными стенками, ее можно встретить в плодовых телах трутовых грибов (Arhyllorphorales), имеющих пробково-деревянистую консистенцию.

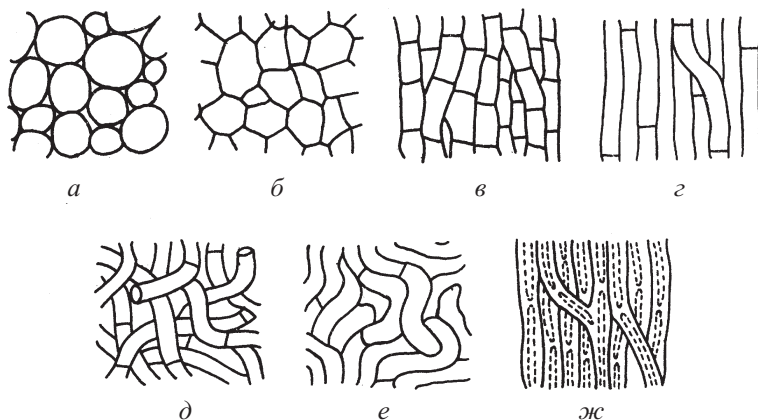


Рис. 10. Ткани экзоэксципула гелоциевых грибов (класс Ascomycetes, порядок Helotiales) [74]:

a — из шаровидных клеток (глобулярная текстура); *б* — из многогранных клеток (ангулярная текстура); *в* — из призматических клеток (призматическая текстура); *г* — из переплетенных гиф (интрикатная текстура); *д* — из склеенных переплетенных гиф (эпидермоидная текстура); *е* — из параллельных гиф (норректная текстура); *ж* — из параллельных гиф с очень толстыми стенками (облитная текстура)

Типичной проводящей ткани у грибов нет. Ее роль выполняют специализированные гифы — сосудовидные, частично лишенные поперечных перегородок, от которых на внутренних стенках остаются бугорки. Эти гифы пронизывают плодовые тела грибов в разных направлениях. Для продвижения органических веществ имеются гифы, отличающиеся густым окрашенным содержимым. Поперечные перегородки у таких гиф, как правило, отсутствуют (см. рис. 3).

Характерные особенности строения тканей, составляющих талломы грибов разных систематических групп, учитываются при определении грибов.

2.3. ОСОБЫЕ ОРГАНЫ ВЕГЕТАТИВНОГО ТАЛЛОМА

У грибов, в отличие от растений и животных, отсутствуют тканевые структуры, из которых сложены органы, выполняющие определенные функции и связанные с другими тканями в системные блоки. Роль таковых у грибов играют отдельные клетки, гифы, мицелиальные образования. Их вполне приемлемо и функционально обоснованно также называть органами.

Взаимоотношения растения и гриба-паразита начинаются с попадания расселительных структур (спор) гриба на поверхность растения и их прорастания. Гриб формирует короткие боковые выросты проростковых трубок; подобные выросты могут возникать и на гифах мицелия, уже разросшегося на кутикуле растения. Они представляют собой плоские, часто разлапистые, плотно прилегающие к поверхности листа гифальные образования — *апрессории*. В некоторых руководствах они рассматриваются как специализированные органы прикрепления типа присосок [65]. Аналогами апрессориев являются *гифоподии*, постоянные по форме, регулярно закладывающиеся на гифах, прилегающих к кутикуле растений. Они механически удерживают гифы гриба на поверхности растения, давая ему возможность для формирования других, иногда связанных с апрессориями, специализированных гиф или органов — гаусторий. *Гаустории* — видоизмененные части талломов паразитических грибов, проникающие в клетки растений. Мицелий грибов при этом может быть эндофитным, находящимся внутри тканей, или экзофитным, находящимся на поверхности растений. С помощью гаусторий гриб поглощает вещества, синтезируемые клеткой растения-хозяина. Из других прикрепительных структур таллома известны ловчие гифы, возможно, встречающиеся во всех систематических группах, а не только у так называемых хищных грибов, представители которых есть среди несовершенных грибов и зигомицетов. *Ловчие гифы* — это петли, образуемые особыми гифами, покрытые клейкими выделениями и мгновенно сокращающиеся в ответ на прикосновение. Жертвами этих гиф и грибов становятся преимущественно нематоды и простейшие. После «удачной охоты» в тело добычи внедряются боковые гифы ловчих органов и распространяются внутри него.

Кроме одноклеточных специализированных органов в талломах дерматофитных паразитных грибов формируются перфорирующие многоклеточные органы, выполняющие сразу несколько функций: прикрепления, внедрения и поглощения питательных веществ, а также *инфекционные* и *перфорационные гифы*, основной функцией которых является внедрение в клетки растения-хозяина. Внутри инфицированной клетки такие гифы ветвятся, подобно гаусториям, или сворачиваются клубком.

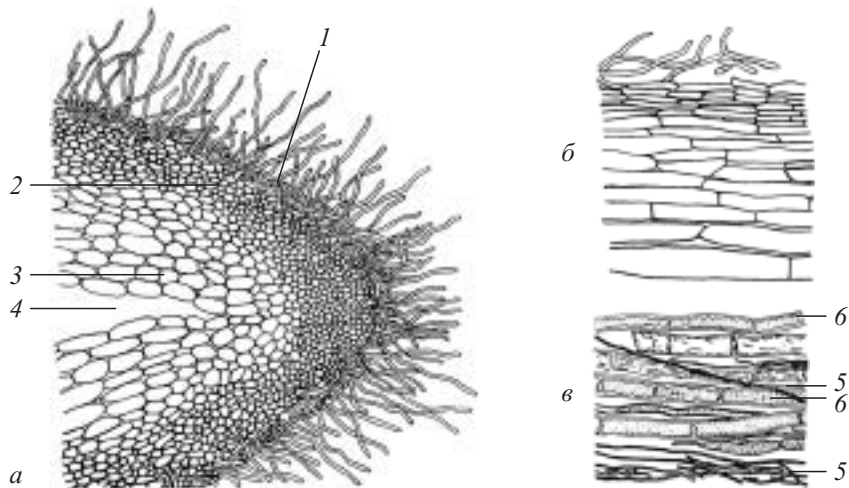


Рис. 11. Ризоморфы базидиомицетов [65]:

a — опенок обыкновенный (*Armillariella mellea*, Agaricales), привершинная область; *б* — то же, половина тязя на некотором расстоянии от его вершины; *в* — настоящий домовый гриб (*Serpula lacrymans*, Aphyllophorales); *1* — рыхлый студенистый коровый слой; *2* — твердая псевдопаренхима; *3* — рыхлая крупноклеточная псевдопаренхима; *4* — центральная полость; *5* — толстостенные волокнистые гифы; *6* — «сосудистые» гифы

У зигомицетов вегетативным специализированным органом несептированного мицелия являются *столоны*, представляющие собой гифоподобный длинный выступ, предназначенный для расселения на субстрате. В точке соприкосновения столона с субстратом образуются корневидные *ризоиды*, прикрепляющие гриб к субстрату.

Многие грибы, поселяясь на субстрате или внутри него, образуют относительно мощные гифальные структуры — синнемы, ризоморфы, пленки. Они выполняют функции накопления и транспортировки питательных веществ из субстратной части таллома в над-субстратную, а также способствуют распространению гриба на новые субстраты. *Синнемы* — округлые в сечении пучки параллельных гиф, иногда различимые невооруженным глазом среди воздушного мицелия. *Ризоморфы* — пучки гиф значительного диаметра с более или менее выраженной внутренней дифференциацией: более прочные внешние слои клеток защищают внутренние гифы, служащие для накопления и транспорта веществ. Ризоморфы некоторых дереворазрушающих базидиомицетов могут прорасти через необычные для грибов субстраты типа каменных стен, достигая в длину нескольких метров (рис. 11). Некоторые дереворазрушающие грибы образуют более или менее плотные *пленки*, располагающиеся как внутри древесины, так и снаружи, особенно в местах с повышенной влажностью.

2.4. ДИФФЕРЕНЦИРОВКА ТАЛЛОМА

В цикле развития гриба дифференцировка таллома проявляется в постепенном или относительно быстром изменении морфологических признаков. По мере роста и развития гриба субстрат, на котором он обитает, претерпевает необратимые физико-химические изменения, как вследствие жизнедеятельности гриба, так и под влиянием внешней среды.

Это происходит и в чистых культурах, и в природных условиях. При глубоких и длительных изменениях среды обитания существенно перестраивается также обмен веществ грибного организма.

В развитии грибов различают первичный и вторичный метаболизм. Первичный характерен для вегетативной стадии развития, в которой происходит нарастание биомассы таллома. Как результат этого процесса — изменение свойств субстрата в контактной с мицелием зоне, ее закисление и засорение продуктами обмена. Соответственно изменения затрагивают и обменные процессы самого гриба, что индуцирует переход ко вторичному метаболизму. Вегетативная фаза завершается, и начинается развитие репродуктивной. С одной стороны, изменяется функционирование органов, необходимых для дальнейшего питания организма, с другой стороны, начинают формироваться типичные репродуктивные структуры. Внешне это проявляется образованием воздушного мицелия, репродуктивных органов анаморфы и телеоморфы и сопутствующих им морфологических структур.

В ходе развития грибов структурные и функциональные преобразования идут параллельно [65]. В вегетативную фазу цикла функцию прорастания обеспечивают проростковая гифа, почкующаяся клетка; функцию поселения на хозяине — апрессорий, гифоподий, ловчая гифа, другие органы прикрепления; разрастание и увеличение массы — инфекционная и перфорационная гифы, столон, изоморфа, гаусторий, субстратный мицелий, почкующаяся клетка. Репродуктивная фаза развития также характеризуется рядом функций с соответствующими им типичными органами. Например, перенесение неблагоприятных условий стимулирует образование хламидоспор, склероциев. В фазе бесполого размножения распространение (споруляция) сопровождается организацией структур анаморфы — специфичных для систематических групп плодовых тел, таких как конидиомы, продуцирующие конидии (коремии, ложа, пикниды и т. д.); спорангиомы, продуцирующие спорангиоспоры (простые спорангии, стилоспорангии, мероспорангии).

Половое размножение предваряется образованием разнознаковых половых клеток или органов: гаметангиев, аскогона, трихогины, антеридия, спермация, соматических гиф. Итогом их участия в половой реакции является формирование спорогенных органов — зигоспорангия, сумки, базидии — и сопровождающих их морфологических структур, таких как зигома, аскома, базидиома, лишенома.

Глава 3

СПОРЫ ГРИБОВ

3.1. СТРОЕНИЕ СПОР

Спора — одноклеточный или многоклеточный специальный орган грибов, предназначенный для расселения и размножения.

Спора окружена клеточной стенкой, или оболочкой, которая выполняет защитную функцию, препятствует лизису клетки в гипотонической среде, осуществляет обменные процессы между внешней средой и внутренними структурами клетки. Клеточная стенка многослойна. В упрощенном варианте ее слои объединяют в хорошо различимые под световым микроскопом *экзоспорий*, *эписпорий* и *эндоспорий* (рис. 12). Эти слои могут быть выражены в разной степени, оболочка споры может быть толстой либо тонкой, иметь одну или несколько ростковых пор.

Строение оболочки спор, особенно экзоспория, для многих групп грибов является характерным признаком. Часто экзоспорий скульптурирован: несет на своей поверхности точки, бородавки, бороздки, ребра, сеточки и т. д. (рис. 13). Споры базидиальных грибов иногда имеют рубчик — место прикрепления споры к стеригме. *Стеригма* представляет собой трубочку, по которой передается цитоплазматический материал из спорогенной клетки для формирования споры.

Она может долго сохраняться на споре в виде длинного хвостика, как это можно увидеть у некоторых дождевиковых грибов. У некоторых спор на месте поры имеется тонкостенная выпуклость — *каллус* — или *супраапикальный диск* (депрессия) — структурно выраженное образование типа вмятины. Встречаются *калпнатные споры* с частично свободным периспорием в виде вздутых мешков или юбочки. Иногда экзоспорий содержит гликоген, который окрашивается препаратами йода в черный, фиолетовый или голубой цвет; при этом

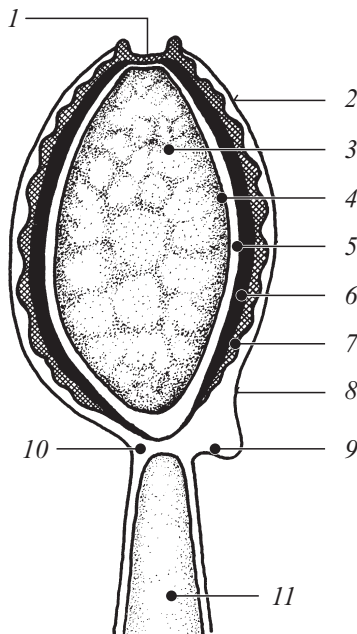


Рис. 12. Строение споры базидиального гриба хруплинки (*Psathyrella velutina*) [95]:

- 1 — пора; 2 — эктоспорий; 3 — цитоплазма; 4 — эндоспорий; 5 — эписпорий; 6 — экзоспорий; 7 — периспорий; 8 — вмятина (депрессия); 9 — апикулюс; 10 — рубец, рубчик (остается на споре после отделения ее от стеригмы); 11 — стеригма

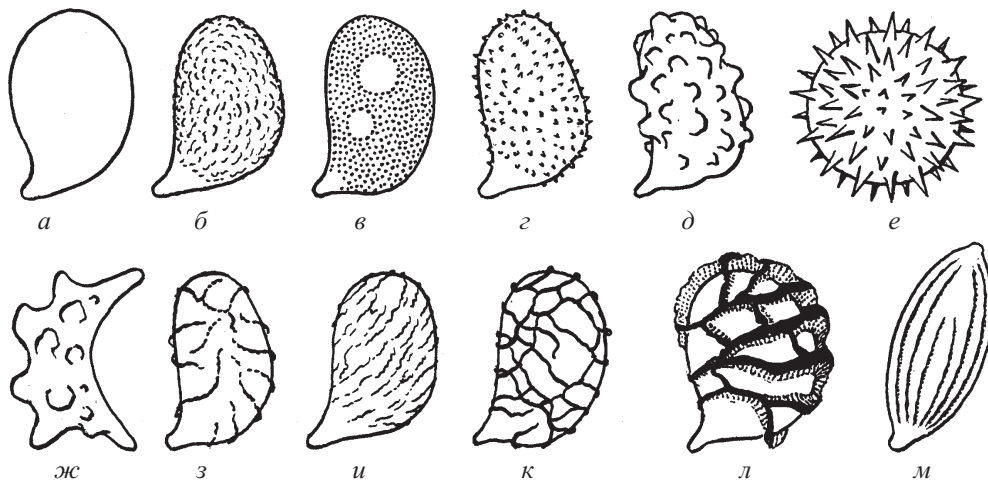


Рис. 13. Орнаментация экзоспория базидиоспор [95]:

a — неорнаментированная (гладкая); *б* — морщинистая; *в* — мелкоточечная; *з* — тонкобордавчатая; *д* — бородавчатая; *е* — шиповатая; *ж* — бугорчатая; *з* — разбросанно цепочковидно-пунктирная; *и* — гребенчато-ребристая; *к* — сетчато-ребристая; *л* — крылато-сетчато-ребристая; *м* — продольно-ребристая

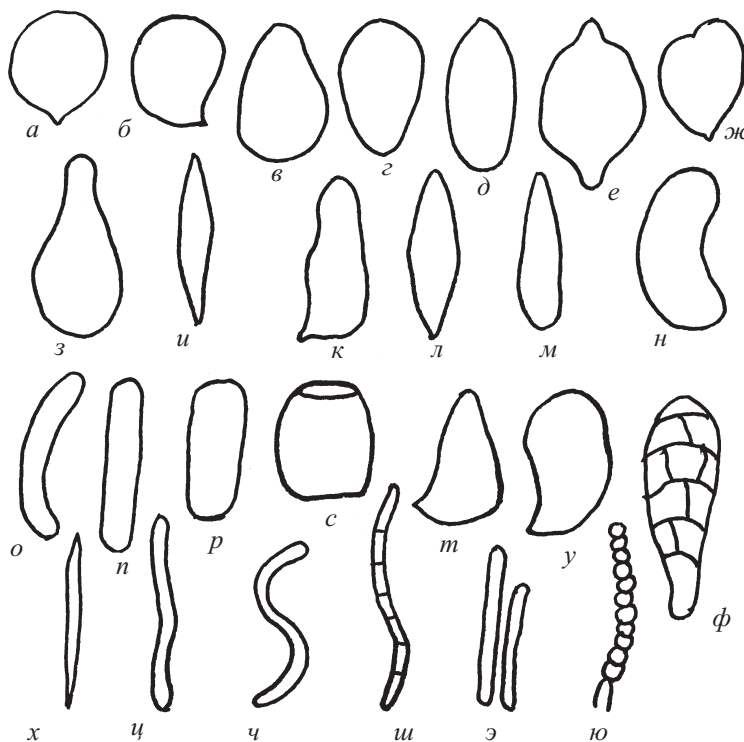


Рис. 14. Форма спор базидиомицетов [99]:

a — шаровидная; *б* — субшаровидная; *в* — яйцевидная; *г* — обратно-яйцевидная; *д* — эллипсоидная; *е* — лимоновидная; *ж* — сердцевидная; *з* — грушевидная; *и* — веретеновидная; *к* — субверетеновидная; *л* — эллипсоидно-веретеновидная; *м* — лодковидная; *н* — бобовидная; *о* — сосисковидная, колбасковидная; *п* — узкоцилиндрическая; *р* — короткоцилиндрическая; *с* — широкоцилиндрическая, бочковидная; *т* — угловатая, треугольная; *у* — многоугольная; *ф* — широкобулавовидная; *х* — хвостовидная; *ц* — угревидная; *ч* — сигмовидная, изогнутая; *ш* — нитевидная; *э* — палочковидная; *ю* — цепочковидная

скульптурированность экзоспория становится более четкой. Такие споры называют *амилоидными*. Они характерны, например, для сыроежковых грибов. Если стенки спор или других структурных элементов таллома грибов окрашиваются препаратами йода в желтовато-бурый или бурый цвет, то такие структуры, включая споры, называют *псевдоамилоидными* или *декстриноидными*.

Окраска спор является одним из диагностических признаков, широко применяемых в систематике грибов. Бесцветные, прозрачные, стекловидные споры, а также неокрашенные гифы грибов принято называть *гиалиновыми*. Светлоокрашенные споры в световой микроскоп могут выглядеть бесцветными. Поэтому цвет спор устанавливается по цвету спорового порошка.

В строении спор, независимо от систематической принадлежности, много общих признаков, например, таких, как форма (рис. 14).

Как известно, в филогенетическом отношении грибы — организмы разнородные. Однако эволюция разных групп грибов, возможно, проходила в сходных условиях, в результате чего возникали морфологические структуры, близкие по строению и функциям. Данный феномен, известный как конвергентные линии развития, у грибов, по сравнению с другими организмами, выражен наиболее ярко. Эволюция грибов шла по пути усложнения. В строении спор эта линия проявилась возникновением септ и образованием многоклеточных спор, в которых каждая частичка (пропагула) генетически равнозначна одноклеточной споре. При формировании многоклеточных спор происходит многократный митоз и образование оболочки вокруг ядер. Чем больше спор, тем больше вероятность выживания вида.

По наличию и расположению перегородок все споры делятся на несколько типов (рис. 15). Америкоспоры — одноклеточные споры. Америкоспоры аллантаидные — одноклеточные споры, изогнутые толстой колбаской. Дидимоспоры имеют одну центральную перегородку. У дидимоспор асимметричных перегородка смещена к какому-либо концу. Фрагмоспоры имеют несколько поперечных перегородок. Диктиспоры, или мерангиоспоры, или муральные споры, несут множество поперечных и продольных перегородок. Сколекоспоры — удлиненные, нитевидные, с поперечными перегородками. Одноклеточные споры полового спороношения в эволюционном плане моложе многоклеточных.

Одноклеточные споры характерны для холобазидиомицетов, таких как афиллофороидные, агарикоидные, гастероидные грибы с макроскопическими плодовыми телами — базидиомами. Базидиомицеты появились на Земле в конце пермского периода — более 250 млн лет назад, а сумчатые — на 100 млн лет раньше [47]. Все многообразие сеп-

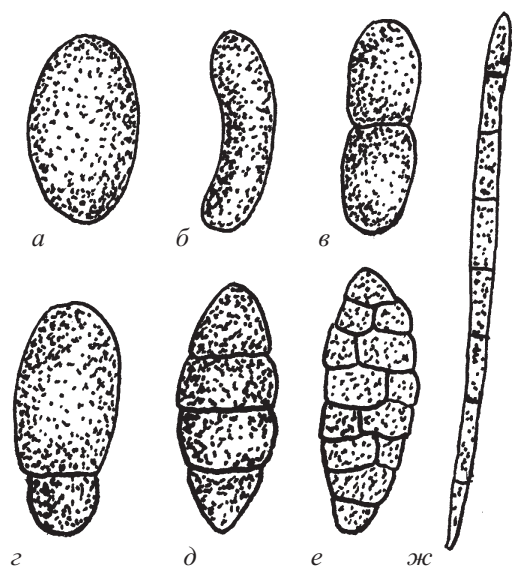


Рис. 15. Типы спор по признаку септированности [98]:

а — америкоспора; б — америкоспора аллантаидная; в — дидимоспора; г — дидимоспора асимметричная; д — фрагмоспора; е — диктиспора; ж — сколекоспора

тированных спор встречается у сумчатых грибов практически всего подкласса эуаскомицетиды. Одноклеточные споры характерны для немногочисленных видов из группы порядков пиреномицеты (мучнисторосяные, гипокрейные), а также для двух порядков дискомицетных грибов (пецициевые, трюфельные).

3.2. СПОРЫ АНАМОРФЫ

В талломе грибов споры — самые консервативные морфологические структуры. Поэтому в микологической практике строение спор широко используется при определении видовой принадлежности грибов. Задача облегчается, если известна еще одна характеристика — генезис (происхождение) спор. Особенностью грибных организмов является сложный цикл развития, сопровождающийся сменой ядерных фаз: гаплоидной, дикариотической, диплоидной. Во всех этих кариотических состояниях грибы способны образовывать репродуктивные структуры — споры.

Цикл развития грибов включает две фазы — вегетативную и репродуктивную. В вегетативной фазе у грибов две функции — увеличение биомассы и получение энергии и питательных веществ для первичного метаболизма. Здесь грибы разных групп в значительной степени сходны. Их талломы представляют собой мицелий, который на большом протяжении контактирует с субстратом, и каждая вегетативная единица (гифа) питается самостоятельно. Интенсивность поглощения и расходования питательных веществ взаимно уравновешены. Грибная масса постоянно увеличивается. Позже, по мере накопления метаболитов, истощения среды и прочих изменений в условиях существования, регуляция метаболизма нарушается и происходит переход к вторичному обмену веществ. Вторичные метаболиты, образующиеся на тех же путях обмена, что и первичные, накапливаются в клетках, выделяются в среду или используются грибами в новых, продолжающих меняться условиях. Все это дает толчок к формированию воздушного мицелия, существование которого зависит от транспорта веществ внутри таллома [65]. На нем начинают развиваться органы репродуктивной фазы: структуры бесполого и полового спороношения и сопутствующие им вспомогательные морфологические образования — микроскопические и макроскопические плодовые тела, определяющие таксономическую принадлежность грибов [47].

Наибольшее количество спор образуется без прохождения полового процесса во всех кариотических состояниях таллома. Фаза развития (состояние таллома), подготовленная вегетативной фазой и заканчивающаяся распространением спор (споруляцией) бесполого происхождения, их прорастанием и образованием нового таллома, носит название *анаморфы*. Этим же термином обозначают органы бесполого спороношения. Споры анаморфы — *гаплоидные споры*, *дикариоспоры* и *диплоспоры* — формируются в зависимости от кариотического состояния продуцирующих их структур. Они служат для массового расселения грибов. Спорогенными органами могут быть любые или специальные гифы, как воздушного мицелия, так и субстратного. Споры анаморфы могут образовываться эндогенно, внутри спорогенного органа, и экзогенно, т. е. снаружи специального органа — спорогенной гифы и ее клеток.

Спорангиоспоры — неподвижные, гаплоидные одноклеточные споры, образующиеся внутри спорангия. Они содержат одно или несколько ядер, покрыты чаще всего скульпту-

рированной оболочкой, распространяются пассивно после разрушения оболочки спорангия. Такие споры характерны для грибов отдела зигомикота. Спорангий в упрощенном варианте представляет собой одну ценоцитную клетку, в которой вокруг многочисленных гаплоидных ядер и цитоплазмы формируются спорангиоспоры (см. рис. 4). Такой спорангий образуется на конце мицелиального выроста — *спорангиеносца* на ценоцитном мицелии таллома зигомикетов. Спорангий и спорангиеносец предлагается считать микроскопическими плодовыми телами зигомикетов, или *спорангиомами*.

Конидии — споры, развивающиеся вне спорангия, непосредственно на мицелии. В принципе любая гифа может целиком распасться на части, давая конидии. Если это конечная гифа, она может начать делиться, отчленивая споры. В последнем случае она будет играть роль конидиеносца или конидиогенной клетки. Специализированные структуры, несущие конидиогенные клетки, называют *конидиомами*. Конидиальное спороношение отличается исключительным разнообразием [76].

По характеру возникновения и развития конидии относятся к двум группам — таллической, или талломной, и бластической (рис. 16). Таллические конидии образуются путем последовательного септирования и расчленения уже существующих гиф. Такие конидии могут быть похожими на конидиогенную клетку, только меньшего размера. После образования перегородки может также происходить увеличение размера и утолщение оболочек споры. В формировании оболочек конидий принимают участие все слои оболочек конидиогенной клетки. Так образуются голоталлические аннело-, алеврио- и артроконидии (оидии). В последнем случае в качестве конидиогенной клетки может выступать любая конечная гифа.

При бластическом способе формирования конидий не только апикальная, но и любая часть оболочки конидиогенной клетки может выпячиваться и разрастаться, а затем образуется перегородка, отделяющая конидию. Типичные бластоконидии, или голобластические конидии, — почкующиеся клетки дрожжевых грибов (*Endomycetes*). Они образуются вытягиванием всех слоев оболочки материнской клетки в зачаток дочерней клетки. В свою очередь, дочерняя клетка также начинает отпочковывать конидии, в результате чего получается цепочка клеток, в которой самая молодая находится наверху (акропетальный спорогенез).

При энтеробластическом способе в формировании конидий участвуют только внутренние слои оболочки конидиогенной клетки. Образование спор — пороконидий идет через поры в наружных слоях гифы путем выпячивания внутренних. На стенках материнской клетки остаются следы выхода дочерней. Молодые конидии формируются у основания цепочки клеток (базипетальная последовательность).

У фиалоконидий клеточная стенка возникает заново вокруг ядра с цитоплазмой. Оболочка конидиогенной клетки не принимает участия в ее образовании.

Наибольшего разнообразия и совершенства конидиальное спороношение достигло у дейтеромицетов. Многие группы совершенных грибов (аскомицеты, базидиомицеты) утратили способность к половому спороношению или возвращаются к нему спорадически. Установить классовую принадлежность таких грибов трудно, а зачастую и невозможно. Поэтому данные виды были объединены в условный класс дейтеромицетов, или несовершенных грибов. Несовершенные грибы, в силу их тотального распространения на Земле



Рис. 16. Способы образования конидий [63]:

бластический — blastoconidia (а, б), phialoconidia (в, г), pheroconidia (д);
талломный — aleurioconidia (е), annelicoconidia (ж), arthroconidia (з)

и обитания в различных экологических условиях на всех доступных субстратах, выработали необходимый ряд приспособительных структур, обеспечивающих репродукцию. Дейтеромицеты — паразитические микроскопические грибы. Такой организм не успевал создать на ограниченном по объему субстрате какие-то крупные структуры, что с лишайкой восполнялось многократным воспроизводством благодаря конидиоспороношению и совершенствованию аппарата этого спороношения. Совершенствовались и сами конидии. Разнообразие их форм, по сравнению с другими спорами, очень велико. Это одно- и многоклеточные структуры, снабженные апикальными придатками, многократно разветвленными выростами, многолучевые, муральные, спирально закрученные и т. д. Особенно сложную форму имеют споры водных гифомицетов, обладающие, благодаря наличию придатков и разветвлений, плавучестью (рис. 17). Это «водомерки» грибного мира. Такие споры носит течением и ветром по поверхности воды, пока они не попадут на подходящий субстрат.

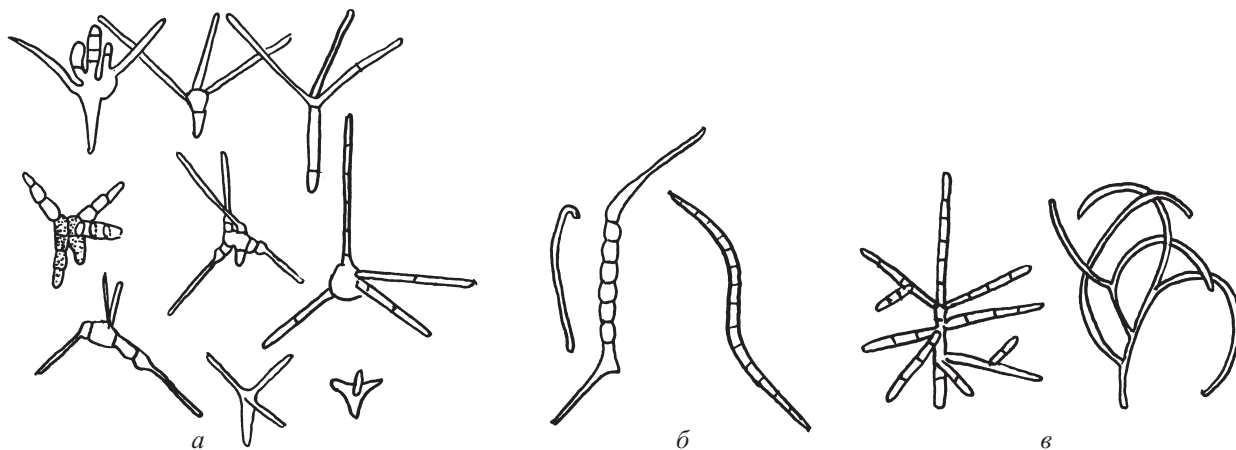


Рис. 17. Конидии водных гифомицетов [63]:

a — четырехлучевые и трехлучевые; *б* — сигмоидные; *в* — многократно разветвленные

В цикле развития базидиомицетов преобладает дикариотическая фаза. Однако структуры бесполого спороношения развиваются как на первичном (гаплоидном), так и на вторичном мицелии [40]. При этом на дикариотическом мицелии конидии могут восстанавливать гаплоидное состояние. Один или несколько дикарионов заходят в ампуловидное вздутие конидиеносца и приступают к синхронному делению. Дочерние ядра расходятся и располагаются в периферической зоне головки конидиеносца. После этого начинается одновременное образование шиловидных зубчиков, через которые ядра заходят в зачаток конидии. Иногда вместо конидий формируются гаплоидные гифы, которые, в свою очередь, распадаются на артроконидии. Конидиоспороношение выявлено при формировании плодовых тел многих систематических групп базидиомицетов.

На дикариотическом мицелии могут образовываться и дикариотические споры — *диконидии*. При этом ядра митотически параллельно делятся и переходят одновременно во вновь образующуюся клетку. Такие споры характерны для ржавчинных (*Uredinales*) и головневых (*Ustilaginales*) грибов. Мицелий прорастающей споры несет два разнознаковых гаплоидных ядра, т. е. изначально является вторичным, в отличие от гаплоидного первичного, характерного при прорастании мейоспор.

Ржавчинные грибы обладают резко выраженным плеоморфизмом, т. е. имеют несколько типов спороношений. Вегетативный мицелий этих грибов развивается в тканях растений-хозяев. Гифы такого мицелия бесцветны, с перегородками, располагаются между клетками, образуя гаустории, проникающие в клетки. В дикариотической фазе цикла друг друга сменяют три типа спороношений и соответственно три споровые формы. Это эцидиоспороношение и эцидиоспоры, уредоспороношение и уредоспоры, телейтоспороношение и телейтоспоры. Споры имеют окрашенные в разные оттенки ржавого и бурого цвета оболочки или содержимое, что придает спороношениям вид ржавых пятен.

Эцидиоспоры — всегда одноклеточные, различной формы и величины: шаровидные, овальные, эллипсоидные, яйцевидные, угловатые, многогранные, с оболочкой различной толщины, всегда орнаментированной (рис. 18). Орнаментация может быть в виде мелких бородавочек, бородавок, шипов и шипиков, густо или редко расположенных. Проростковые поры у большинства видов ржавчинных грибов в эцидиоспорах незаметны.

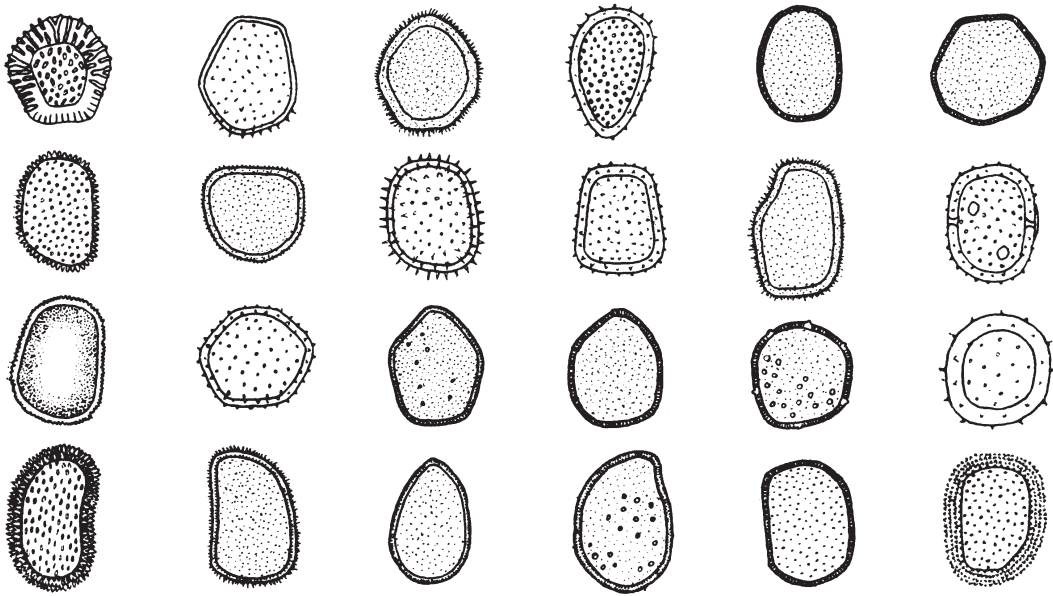


Рис. 18. Эцидиоспоры ржавчинных грибов [53]

Уредоспоры, или «летние» споры, — всегда одноклеточные, с бесцветным или окрашенным содержимым, с бесцветной или окрашенной оболочкой, всегда орнаментированной. Характерный систематический признак — число, строение и расположение проростковых пор [53]. Во многих случаях проростковые поры бывают незаметны или плохо заметны. Для их выявления препараты обрабатывают молочной кислотой, слегка подкрашенной синькой или хлоралгидратом. У многих видов оболочка под проростковыми порами набухает и образуются различной формы «дворики» (сосочки), являющиеся также отличительным признаком (рис. 19). Кроме того, уредоспоры могут быть сидячими или формироваться на ножках, долго сохраняющихся или обламывающихся.

Телейтоспоры, несмотря на огромное разнообразие, имеют довольно устойчивую форму. Окрашены в желтые, ржавые и бурые цвета, имеют орнаментированную оболочку. Проростковые поры чаще всего расположены на вершине или сдвинуты на бок, могут быть прикрыты разной формы и величины сосочком, окрашенным либо бесцветным. Большинство видов ржавчинных грибов имеют телейтоспоры с ножкой, представляющей собой удлиненную толстостенную клетку. Ножки телейтоспор могут легко обламываться. В отличие от эцидиоспор и уредоспор, телейтоспоры бывают одно-, двух- и многоклеточными, причем на одной клетке (ножке) могут формироваться несколько телейтоспор (см. рис. 19).

У головневых грибов (*Uromycetes*) между плазмोगамией и кариогамией осуществляется длительное дикариотическое развитие мицелия по тканям питающего растения. Из дикариотических гиф возникают толстостенные головневые споры с окрашенной в темный цвет оболочкой — *устоспоры*, или *хламидиоспоры*, *телиоспоры* (рис. 20). После кариогамии они прорастают. В процессе прорастания происходит мейотическое деление диплоидного ядра и возникает четырехклеточный промицелий, однако споры полового размножения не образуются. Вместо этого большая часть клеток промицелия — первичных спори-

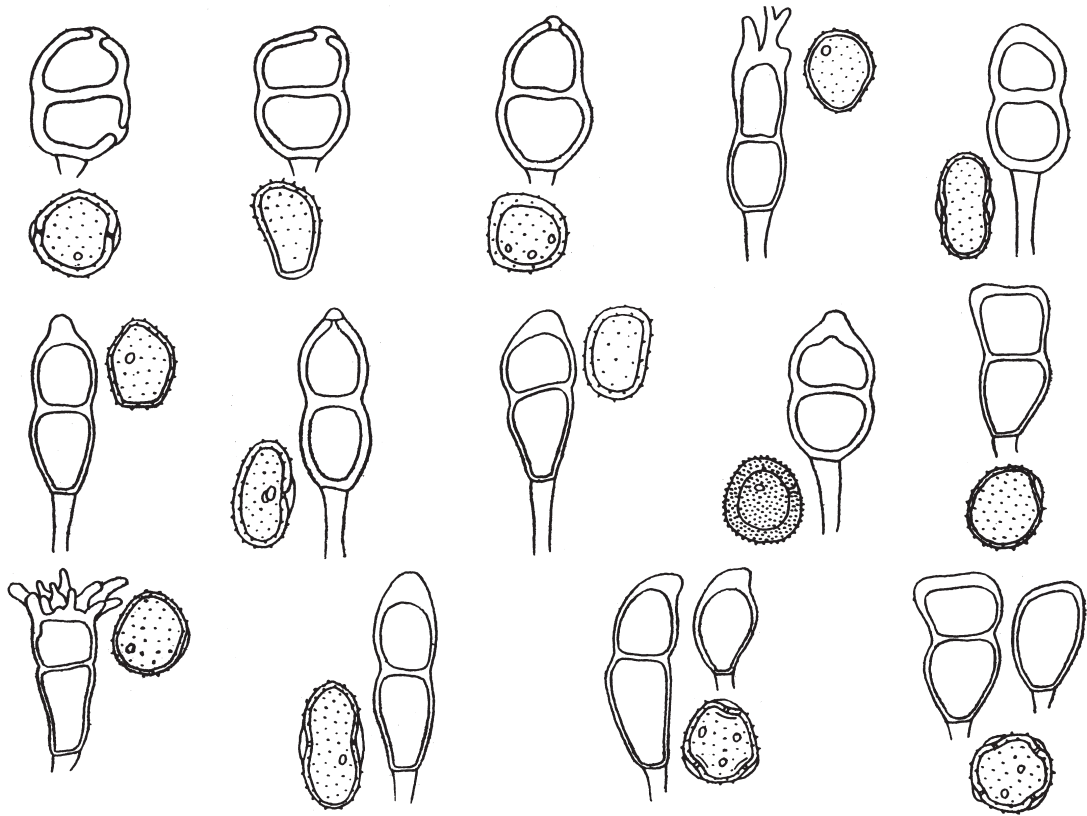


Рис. 19. Формы телейтоспор (на ножках) и уредоспор у различных видов рода пукциния (*Puccinia*) [53]

дий — сливается, после чего они отпадают от промицелия и прорастают дикариотическим мицелием.

У некоторых групп головневых грибов и дрожжевых грибов, способных в диплоидном состоянии размножаться почкованием, встречаются диплоконидии.

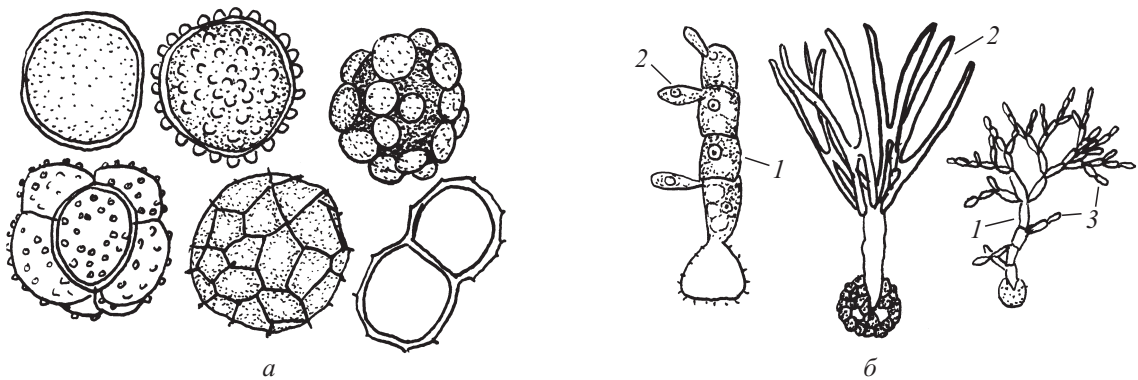


Рис. 20. Споры головневых грибов [63, 98]:

a — хламидоспоры, уредоспоры; *б* — телейтоспоры, проросшие базидиями;
 1 — септированные базидии; 2 — споридии; 3 — почкующиеся споридии

3.3 СПОРЫ ТЕЛЕОМОРФЫ

Цикл развития таллома гриба, включающий последовательно гаплоидную, дикариотическую и диплоидную фазу, которая завершается мейозом, принято считать совершенным циклом. Функционально организованную фазу репродуктивного цикла развития, характеризующуюся образованием структур, морфологически или кариологически специализированных для распространения спор полового происхождения, называют *телеоморфой*. Этот же термин используют для обозначения самих структур полового спороношения. У настоящих грибов это *зигоспорангий*, *сумка*, *базидия*. Споры, возникшие в результате редукционного деления, являются первичными репродуктивными структурами, или *мейоспорами*, а спорогенные клетки, в которых происходит этот процесс, называются *мейоспорангиями*. Тип полового процесса и строение мейоспорангиев определяют систематическое разнообразие грибов.

У грибов, как и у всех эукариот, три кардинальных пункта полового развития.

1. *Плазмогамия* — слияние цитоплазмы двух клеток, специализированных в половом отношении или нет, переход ядра и плазмы в женскую половую структуру.

2. *Кариогамия* — слияние ядер и, как результат, диплоидизация. У низших грибов (зигомицеты, эндомицеты) слияние ядер происходит непосредственно после плазмогамии. У высших этот процесс отсрочен и происходит в исходно дикариотических клетках, часто после формирования сопутствующих морфологических структур — плодовых тел. У базидиомицетов в вегетативной фазе цикла мицелий дикариотический. Плазмогамия происходит вскоре после прорастания спор первичным мицелием.

3. *Мейоз* (редукционное деление) в типичном случае следует за кариогамией. Затем проходит одно или два постмейотических деления. Количество спор в мейоспорангиях чаще всего кратное: 8 на сумку у аскомицетов, 4 у эндомицетов и 4 на базидию у базидиомицетов.

Аскоспоры — продукт полового спороношения сумчатых грибов (*Ascomycota*). Они образуются эндогенно в половом органе сумчатых грибов — *аске* (сумке). Аски формируются на дикариотическом мицелии, на специально организованных для этого структурах таллома — *аскомах* (плодовых телах) либо непосредственно на мицелии. Они могут находиться как среди гиф субкулюма — воздушного надсубстратного мицелия, так и в плодовых телах разбросанно, цепочками, пучками либо слоем среди стерильных клеток — парафиз. Парафизы и сумки образуют сплошной палисадный слой открыто на плодовых телах типа апотеций или внутри полузакрытых плодовых тел типа перитеций. Этот слой называют *гимениальным слоем*, или *гимением*.

Споры и сумки — наиболее консервативные структуры. Их размеры, форма, окраска варьируются лишь незначительно и являются постоянными для вида. Строение сумок является главным диагностическим признаком для определения сумчатых грибов на уровне подкласса. Строение и окраска спор используются для более детальной характеристики систематических групп. Две филогенетически близкие группы — пиреномицеты и локулоаскомицеты — имеют одинаковый набор типов спор — от одноклеточных до муральных (рис. 21, 22). Особенно много видов с муральными спорами среди локулоаскомицетов.

У дискомицетов муральный тип спор не встречается, а виды пецициевых и трюфельных грибов имеют только одноклеточные споры, некоторые — с апикальными придатками, а также с орнаментированным экзоспорием — бородавчатым, бороздчатым, шиповатым и т. д. (рис. 23).

Базидиоспоры — продукт полового спороношения базидиальных грибов (*Basidiomycota*). Половой процесс у этих грибов осуществляется по типу соматогамии: копуляция и связанная с ней дикариотизация обеспечиваются клетками обычных вегетативных гиф. Дикариотический мицелий трофически самостоятелен, и почти все развитие таллома про-

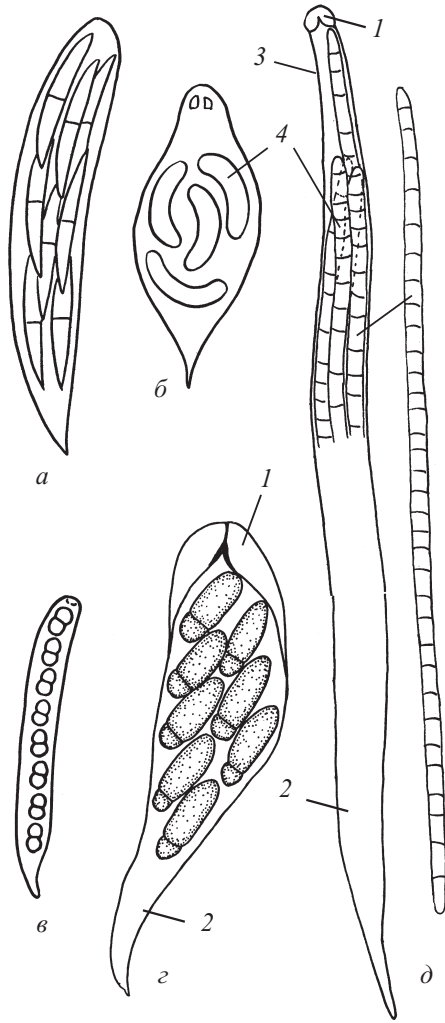


Рис. 21. Унитункатные сумки и аскоспоры некоторых родов пиреномицетов [24, 51, 52]:

a — бертия (*Bertia*); *б* — вальса (*Valsa*); *в* — нектрия (*Nectria*); *г* — гномония (*Gnomonia*); *д* — кордицепс (*Cordyceps*); 1 — апикус сумки; 2 — ножка; 3 — оболочка; 4 — споры

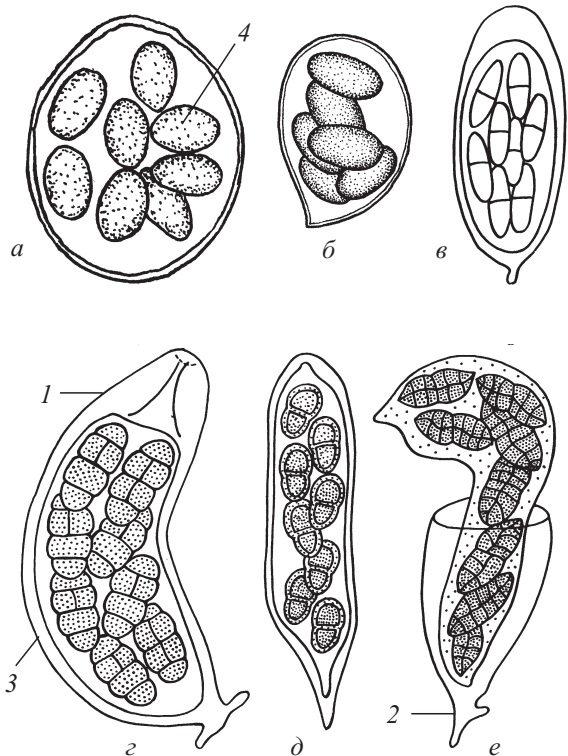


Рис. 22. Битункатные сумки и аскоспоры некоторых родов локулоаскомицетид [19, 24]:

a — сферотека (*Sphaerotheca*); *б* — эризифе (*Erysiphe*); *в* — микосферелла (*Mycosphaerella*); *г* — пиренофора (*Pyrenophora*); *д* — дидимосфера (*Didymosphaeria*); *е* — плеоспора (*Pleospora*); 1 — апикус; 2 — ножка; 3 — битункатная оболочка; 4 — споры

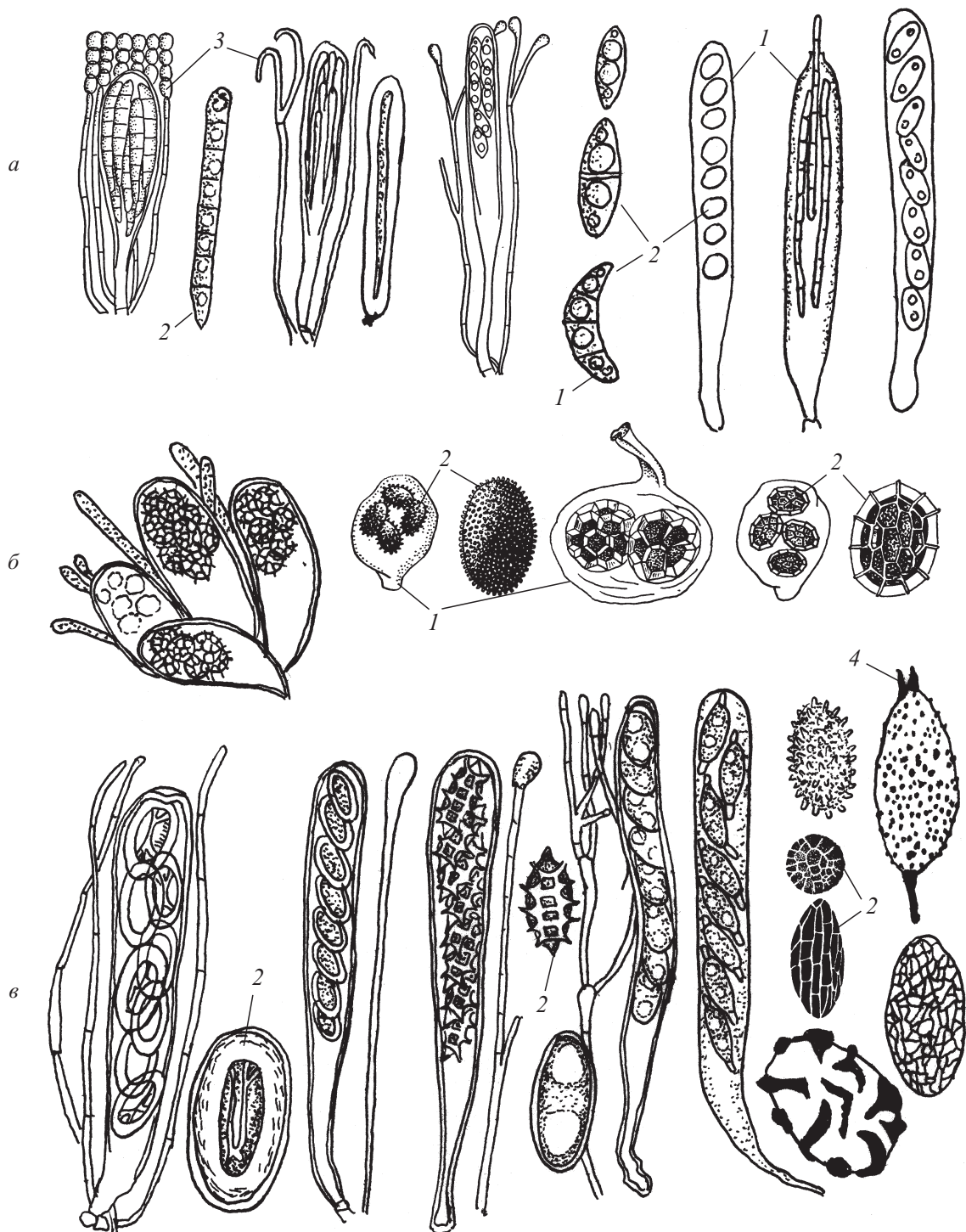


Рис. 23. Унитарные сумки, аскоспоры и парафизы дискомицетов [63, 80, 89, 91, 95]:

а — гелациевые; б — трюфельевые; в — пещициевые;
 1 — сумки; 2 — споры; 3 — парафизы; 4 — апикальные выросты

исходит в дикариофазе. Гаплоидная фаза очень короткая. *Базидиомы* (плодовые тела) формируются на дикариотическом мицелии. Они несут на специально организованной для этого ткани слой мейоспорангиев — *базидий*, в которых завершается половой процесс и экзогенно образуются мейоспоры базидиальных грибов. Наличие базидий — главный отличительный признак базидиальных грибов, их строение учитывается при выделении подклассов. Различают одноклеточные, или холобазидии, и многоклеточные, или фрагмобазидии. В соответствии с этим выделено три подкласса: холобазидиомицетиды (*Holobasidiomycetidae*), гетеробазидиомицетиды (*Heterobasidiomycetidae*), телиобазидиомицетиды (*Teliosporomycetidae*). Для более детальной характеристики систематических групп используют форму и строение спор, структуру экзоспория (см. рис. 12–14). Такой признак, как окраска спор, позволяет выделить лишь формальные группы, которые могут включать в себя разные семейства или роды отдельных семейств.

Споры холобазидиомицетов всегда одноклеточные, гиалиновые, декстриноидные или амилоидные. Споры трубчатых грибов — маслят, белых, подберезовиков и подосиновиков — в большинстве случаев удлинненно-овальные или веретеновидные, реже яйцевидные, желто-оливково-бурые, в массе же нередко табачно-оливковые. По характерной амилоидной структуре экзоспория (шиповатой, сетчатой или ребристой) и всегда хорошо выраженному апексу можно отличить споры сыроежковых грибов, куда относятся сыроежки и грузди.

Порядок агариковые объединяет виды, отличающиеся большим разнообразием базидиоспор. Цвет спорового порошка и строение спор у многих систематических групп — характерные признаки. Так, угловатые, крупнобугристые, грязно-розовые споры свойственны видам семейства энтоломовых грибов (*Entolomataceae*). Темноокрашенные споры с порой прорастания встречаются у навозниковых (*Coprinaceae*), большбитиевых (*Bolbitiaceae*), строфариевых (*Strophariaceae*). Споры многих паутинниковых (*Cortinariaceae*) миндалевидные, желтые, бурые, с пунктированной либо бородавчатой поверхностью (рис. 24).

У большинства видов порядка болетовые (*Boletales*) споры удлинненно-веретеновидные, эллипсоидные, цилиндрические, без поры прорастания, табачно-бурые, бледно-желтые, а у семейства шишкогрибовых (*Strobilomycetaceae*) — черные и порфирово-бурые.

У сыроежковых грибов (*Russulales*) споры с амилоидной орнаментацией экзоспория и по этому признаку четко отличаются от спор других видов грибов.

Достаточно разнообразны споры грибов многочисленных видов порядка афиллофороидные (*Aphyllorphorales*). Они могут быть гиалиновыми или окрашенными в основном в буроватые цвета, иметь гладкую либо различно орнаментированную поверхность, амилоидную или нет, быть разнообразными по форме (от овальных, цилиндрических до звездчатых и т. д.).

Базидиоспоры видов, входящих в группу порядков гастероидных грибов и имеющих подземные плодовые тела, часто яйцевидные, лимоновидные или веретеновидные. У гастеромицетов с наземными плодовыми телами споры в основном шаровидные, эллипсоидные или цилиндрические. У большинства видов гастеромицетов поверхность спор так или иначе орнаментирована: бородавчатая, шиповатая, сетчатая, продольно-ребристая. Цвет спор в основном желтоватый, оливковый, коричневый или пурпуровый [82, 90].

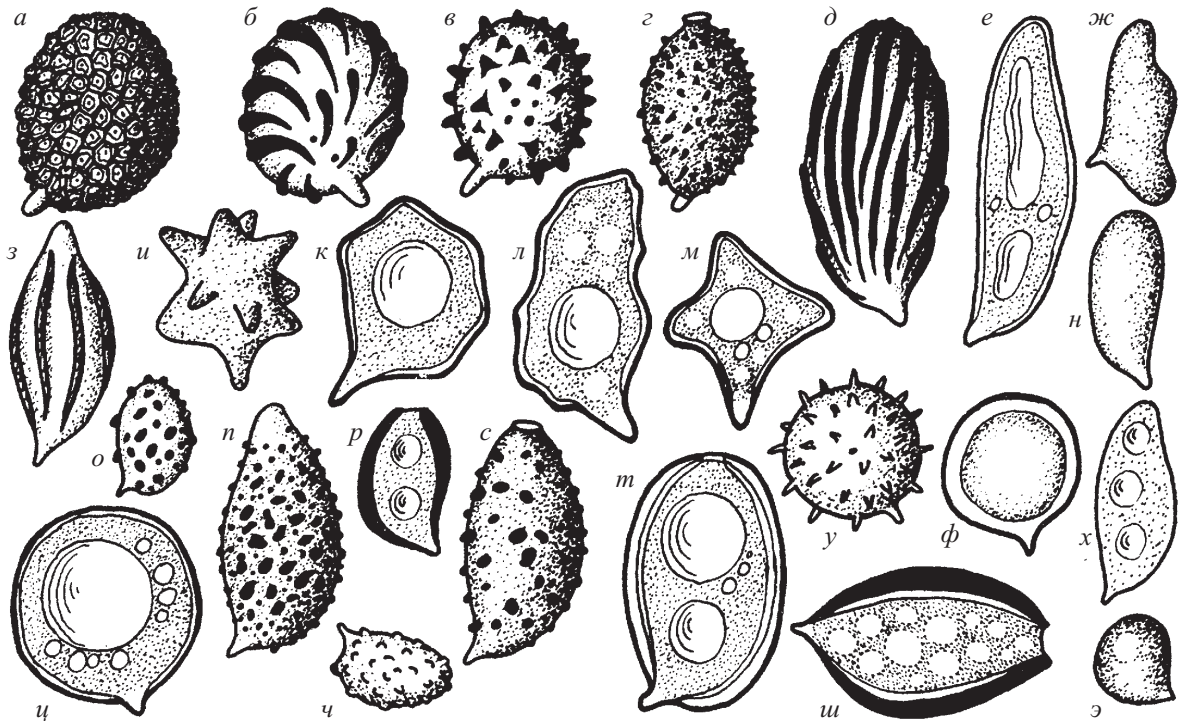


Рис. 24. Споры группы агарикальных грибов (Agaricales s. l.) [95]:

а — шишкогриб клочковатоножковый (*Strobilomyces floccopus*); б — млечник жгучемлечный (*Lactarius pyrogalus*); в — сыроежка буреющая, селедочная (*Russula xerampelina*); г — псатирелла бархатистая (*Psathyrella velutina*); д — *Boletellus floriformis*; е — подберезовик обыкновенный (*Leccinum scabrum*); ж — лепиота, чешуйница зернистая (*Lepiota subgranulosa*); з — клитопилус подвишень (*Clitopilus prunulus*); и — волоконница звездчато-споровая (*Inocybe asterospora*); к — розовопластинник щитовидный (*Entoloma clypeatum*); л — розовопластинник Бабингтона (*Entoloma babingtonii*); м — розовопластинник шишковато-споровый (*Entoloma staurospora*); н — лепиота, чешуйница белая (*Lepiota alba*); о — лейкопаксиллус парадоксальный (*Leucopaxillus paradoxus*); п — ольховница ивовая (*Alnicola salicis*); р — строфария украшенная (*Stropharia coronilla*); с — панеolina сенокосная (*Paneolina foenicisii*); т — гриб-зонтик высокий (*Macrolepota procera*); у — лаковица лаковая (*Laccaria laccata*); ф — поплавок серый (*Amanitopsis vaginata*); х — кантарелулла выпуклая (*Cantharehulla umbonata*); ц — удемансиелла канареечно-желтая (*Oudemansiella canarii*); ч — леписта, рядовка лиловоногая (*Lepista saeva*); ии — навозник нечистотный (*Coprinus sterquilinus*); э — рядовка белая (*Tricholoma album*)

Споры гетеробазидиальных грибов характеризуются сравнительно небольшим разнообразием. У большей части видов они удлинённые или овальные, одноклеточные или в разной степени септированные.

Базидиоспоры ржавчинных грибов чаще гиалиновые, овальные или округлые. Они имеют очень короткий период покоя и вскоре после образования прорастают первичным мицелием.

Глава 4

ПЛОДОВЫЕ ТЕЛА АНАМОРФЫ

Массовое размножение грибов и их широкое распространение связано со спорами, образующимися бесполом путем. Эти споры развиваются в специализированных мицелиальных структурах — микроскопических плодовых телах: спорангиомах (зигомицеты), конидиомах (дейтеромицеты), урединомах (ржавчинные грибы) и сорусах (головневые грибы). Эволюция этих структур направлена в основном на увеличение репродуктивной мощности, о чем свидетельствует их морфологическое разнообразие.

4.1. СПОРАНГИОМЫ

Эволюция зигомицетов прежде всего коснулась генезиса спор анаморфы и выразилась в переходе от эндогенного способа их образования к экзогенному, т. е. к конидиальному спороношению. Инструментом этого преобразования послужили именно спорангиомы благодаря их морфологическому усложнению: появлению перегородок, ветвлению, формированию переходных клеток — фиалид и целых клеточных структур, таких как спороклядии. В зрелых талломах стали появляться настоящие септы с поровым аппаратом. В меньшей степени изменения коснулись спорангиоспор, они остались одноклеточными. В эволюции спорангиом можно выделить четыре пути развития (рис. 25).

Половое размножение известно не у всех таксонов отдела зигомикота, поэтому для их распознавания более подходят характерные, богатые признаками бесполое спороношения. Для подразделения на крупные таксоны используется состав клеточной стенки (в частности, наличие или отсутствие хитозана), степень септированности гиф и тонкое строение пор в перегородках [62, 65].

Представители зигомицетных грибов, несмотря на свою относительную малочисленность (650 видов), чрезвычайно распространены в почве, навозе травоядных животных, а также в качестве плесени на всевозможных продуктах растительного происхождения: хлебе, плодах, овощах, варенье. Некоторые способны вызвать брожение продуктов, образуя мукоровые дрожжи. При погружении в сахаристую жидкость они разделяют свой мицелий на клетки, размножающиеся почкованием на манер настоящих дрожжей [55].

4.2. КОНИДИОМЫ

Конидиома — морфологически организованная структура таллома, продуцирующая конидии.

В простейшем случае конидиома представляет собой прямую, вертикально растущую специализированную гифу или ветвь мицелия, отчленяющую тем или иным путем конидии. Эволюция этого типа конидиома шла по пути усложнения ветвления конидиеносцев. Они могут быть дихотомически разветвленными, симподиальными, мутовчатыми и т. д. В результате на одном конидиеносце формируется огромное количество конидий (рис. 26). Одновременно с усложнением строения конидиеносцев шла их агрегация, формирование пучков, кучек, более или менее плотных образований, расположенных на сплетениях мицелия — так называемых мицелиальных подушечках. Подобный мицелий мог разрастаться до таких пределов, что охватывал и прикрывал конидиеносцы, подобно перидию плодовых тел, или образовывал вокруг них защитный слой из специализированных толстостенных

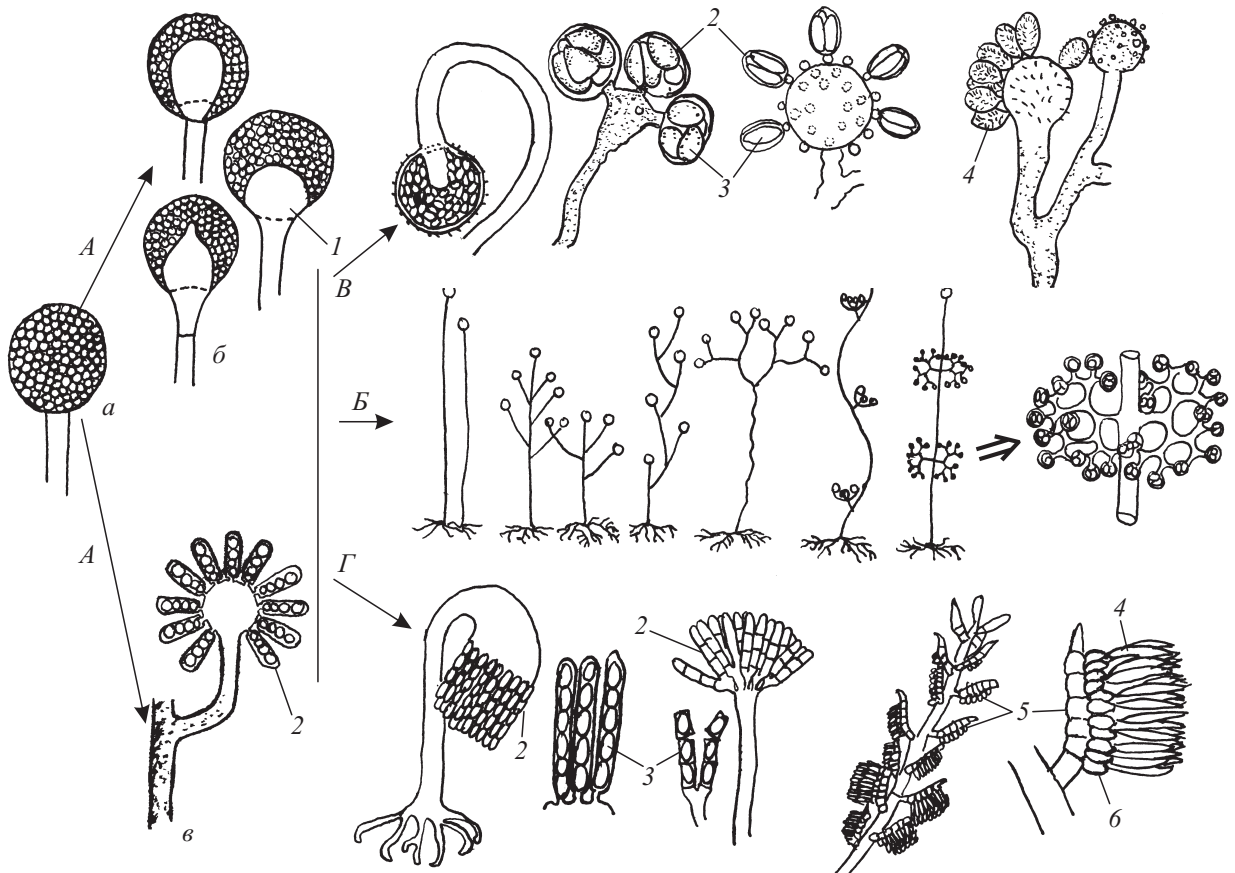


Рис. 25. Возможные пути перехода от эндогенного спорангиоспроношения к экзогенному конидиоспроношению у зигомизетов [40, 55, 62, 91]:

А. Усложнение строения спорангия: *а* — простой спорангий; *б* — стилоспорангий; *в* — мероспорангий. *Б.* Усложнение строения спорангиеносцев путем ветвления. *В.* Редукция числа спор в спорангиях, образование спорангиолей при одновременном усложнении спорангиеносцев. *Г.* Образование на мероспорангиях удлиненных спорангиолей, деление их септами на односпоровые части, отчленение их от спорангиолей подобно конидиям, а также образование спорокляд — септированных спорангиев, на которых с помощью переходных клеток — фиалид образуются конидии. 1 — колонка, которая, разрастаясь внутри спорангия, делала слой спорангиоспор более тонким; 2 — спорангиоли; 3 — споры; 4 — конидии; 5 — спороклядии; 6 — фиалиды

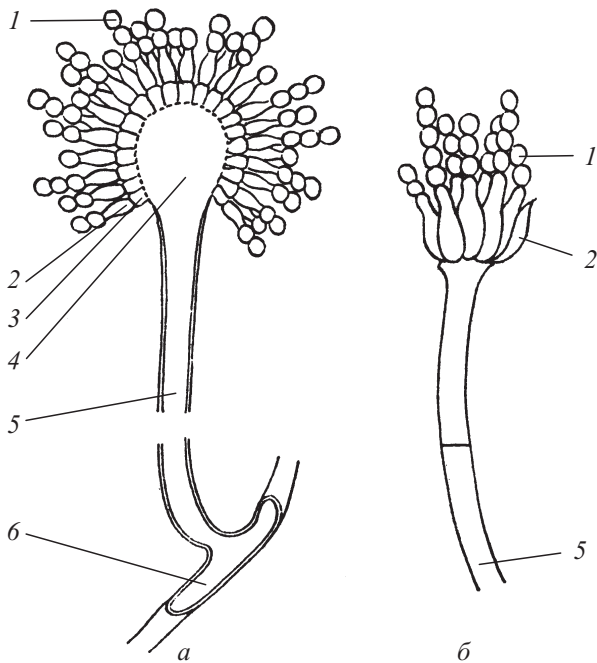


Рис. 26. Строение конидиеносцев [54, 63]:

a — аспергилл; *б* — пеницилл; 1 — конидии;
2 — фиалиды; 3 — профиаиды; 4 — пузырь;
5 — конидиеносцы; 6 — опорная клетка

гиф — щетинок. Таким образом были сформированы несколько типов конидиом: коремия, ложе, спородохий, пикнида (рис. 27).

Коремия образуется из нескольких десятков конидиеносцев, которые сплетаются между собой благодаря ветвлению гиф, организуясь в столбик. По всей поверхности, но больше в верхней части этого столбика располагаются конидиеносцы, иногда они складываются в хорошо выраженную головку. Выгода от такой организации конидиомы — лучшее рассеивание конидий.

Ложе формируется из многих сотен конидиеносцев, агрегированных на плотном сплетении мицелия, как правило, под покровом ткани растения. Ложе образуют чаще всего простые или слаборазветвленные конидиеносцы, относительно короткие, оно может быть погруженным в субстрат либо располагаться на его поверхности.

Спородохий по внешнему виду напоминает коремию и ложе одновременно. Он сложен из разветвленных конидиеносцев, которые образуют подушковидный слой на поверхности выпуклой мицелиальной подушечки или стромы. Если спородохий имеет слизистую или желеобразную консистенцию, а в основании — более рыхлое сплетение гиф мицелия, то такие конидиомы называют *пионнотами*.

Пикнида — наиболее сложно устроенная и совершенная конидиома, содержит большое количество конидиеносцев. Пикниды всегда имеют защитную оболочку — перидий, а также могут располагаться в строме. Формирование пикниды можно представить как дальнейшее развитие подстилающего ложе мицелия, который охватывает конидиеносцы не только с боков, но и сверху, оставляя лишь маленькое отверстие для выхода спор — *остиолу*. Выход спор часто сопровождается потоком слизи, которая захватывает конидии и выносит их наружу. Жгуты из слизи часто окрашенные, их можно рассмотреть под лупой. Конидиеносцы в пикниде располагаются по всей внутренней поверхности. Кроме одиночных пикнид, у многих несовершенных грибов встречаются сложные, внутренняя поверхность которых образует своеобразные складки, камеры, что, конечно, увеличивает репродуктивную мощность конидиомы.

Особенности конидиогенеза, строения конидий и конидиом важны для классификации несовершенных грибов. Саккардо выделил в этой группе три крупных порядка, Потенция — пять порядков, в основном соответствующих перечисленным выше типам конидиом.

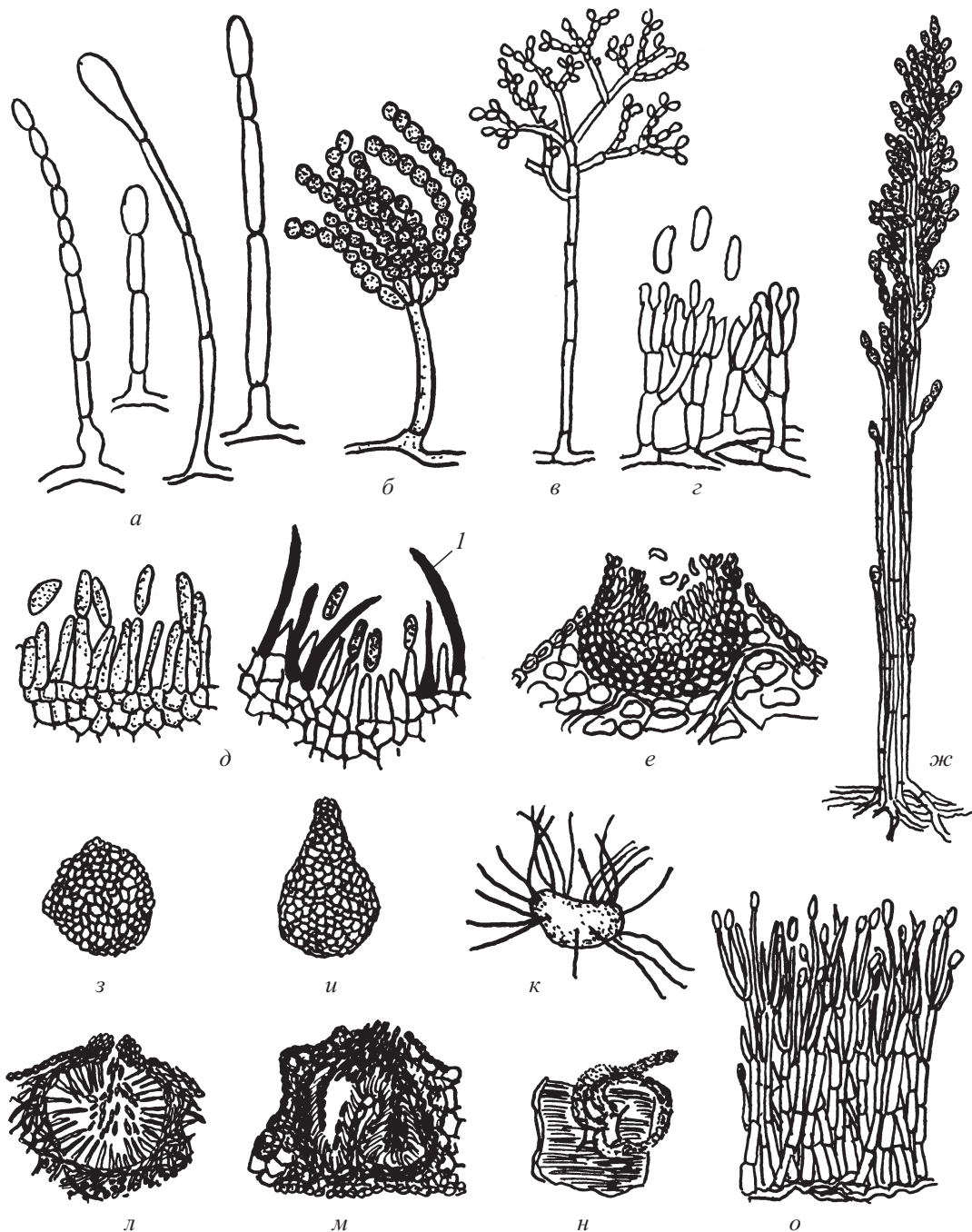


Рис. 27. Форма и строение конидиом и слагающих их конидиеносцев [48, 57, 63, 72]:

a — простой конидиеносец с конидиями; *б* — одиночный конидиеносец с мутовкой конидиеносных гиф на конце; *в* — одиночный конидиеносец с разветвленными конидиогенными клетками на конце; *г* — скученное расположение одиночных конидиеносцев; *д* — ложе (*l* — щетинки); *е* — ложе с базальным слоем гиф, имеющих строматическое строение (оболочки клеток утолщены); *жс* — коремия; *з* — пикнида шаровидная, *и* — грушевидная, *к* — со щетинками на поверхности, *л* — погруженная в ткань растения-хозяина; *м* — камерная пикнида, погруженная в стromу; *н* — выход жгута слизи со спорами из погруженной в субстрат пикниды; *о* — спородохий

Ключ для определения порядков и семейств класса Deuteromycetes [57]

Порядок по Саккардо	Семейство	Порядок по Потебне
Hyphomycetales	Mucedinaceae — мицелий и конидии бесцветные; конидиеносцы свободные, не сросшиеся в коремии (пучки)	Hyphales (Moniliales)
	Dematiaceae — мицелий или конидии темноокрашенные; конидиеносцы свободные, не сросшиеся в коремии	
	Stilbaceae — конидиеносцы сросшиеся в коремии	Coremiales
	Tuberculariaceae — конидиеносцы расположены на поверхности ложа более или менее рыхлого строения	Acervulales
Melanconiales	Melanconiaceae — конидиеносцы расположены слоем на поверхности ложа более плотного псевдопаренхиматического характера	
Sphaeropsidales	Leptostromataceae — пикниды темные, приплюснутые, щитовидные, без отверстия или с щелевидным отверстием	Pseudopycnidiales
	Excipulaceae — пикниды темные, при созревании блюдцевидные, широкооткрывающиеся	
	Nectrioidaceae — пикниды светлоокрашенные, шаровидные	Pycnidiales
	Sphaeroidaceae — пикниды темные, шаровидные	

В более поздней классификации [57] выделены еще два порядка — бластомицеты (Blastomycetales) и агномицеты (Agonomycetales). Порядок бластомицетовых объединяет дрожжевые грибы, у которых половой процесс либо неизвестен, либо обнаружен после того, как были описаны несовершенные стадии — анаморфы. Такие дрожжи обычно стабильно размножаются в природе в гаплоидном состоянии без включения полового процесса. Как и все другие таксоны несовершенных грибов, этот порядок очень гетерогенный: в него входят анаморфы разных родов как аскомицетных, так и базидиомицетных дрожжей.

Порядок агномицеты включает грибы, у которых спороношения встречаются очень редко либо не образуются совсем. В цикле развития имеются только грибница и склероций. Такие грибы называют стерильными мицелиями, размножение у них типично вегетативное.

Несовершенные грибы, относящиеся к порядкам меланкониевых и сферопсидных, в некоторых системах классификации объединяют в группу целомицетов, противопоставляя их гифомицетам. Термин «целомицеты» означает, что конидиальное спороношение формируется внутри полости, образованной гифами гриба, тканями растения-хозяина либо комбинацией этих структур. Виды этих порядков образуют конидиомы типа ложа (ацервулы), пикниды, пикнидоподобные образования и строму, в которой расположены пикниды.

При разграничении таксонов дейтеромицетов более низкого ранга во всех классификациях учитывается строение конидий: форма, септированность, наличие придатков и т. д. Важным признаком является окраска спор. Выделяют гиалиновые, бесцветные или слабоокрашенные споры и споры окрашенные: темные, бурые, дымчатые. Причем синие, голубые, красные, пурпурные, зеленые, золотисто-коричневые входят в гиало-группу (Hyalo), оливковые, коричневые, каштаново-коричневые, бурые, черные — в фео-группу (Phaeo).

4.3. УРЕДИНОМЫ

Урединома — морфологически организованная структура таллома ржавчинных грибов, продуцирующая диконидии.

Урединомы нулевой стадии. Развитие ржавчинных грибов начинается весной с прорастания покоящейся споры (телейтоспоры) четырехклеточной базидией. На каждой клетке базидии образуется по одному отростку (стеригме) со спорой. У некоторых видов базидия образуется внутри телейтоспоры под защитой ее оболочки. Наружу выступают лишь стеригмы, несущие базидиоспоры. Как и все базидиоспоры, они одноядерные, гаплоидные (рис. 28).

Базидиоспоры, попадая на ткани растения-хозяина, прорастают гаплоидным мицелием и образуют спермогонии (пикниды, пикнии), которые располагаются на внешней поверхности листовой пластинки и после созревания начинают продуцировать пикноспоры (конидии). Споры выходят из остиоля (верхушечного отверстия) пикнид вместе со сладковатой жидкостью и разносятся далее с помощью насекомых (рис. 29). Это спороношение ржавчинных грибов принято относить к нулевой стадии, а спермогонии — к урединомам (плодовым телам) нулевой стадии.

Урединомы первой стадии (эцидиоспороношения). Две разноядерные, гаплоидные пикноспоры, прорастая, дают два мицелия, гифы которых, сливаясь друг с другом, образуют дикариотический мицелий. Дальнейшее существование гриба проходит в дикариотическом состоянии. В то же время дикариотический мицелий может сформироваться под эпидермисом нижней поверхности листа в результате слияния двух гаплоидных мицелиев, образующихся из расположенных рядом пикнид. Гаплоидный мицелий продолжает параллельно развиваться, формируя стенки своеобразного плодового тела — *эцидия*. Дикариотический мицелий на донышке эцидия образует сперва более или

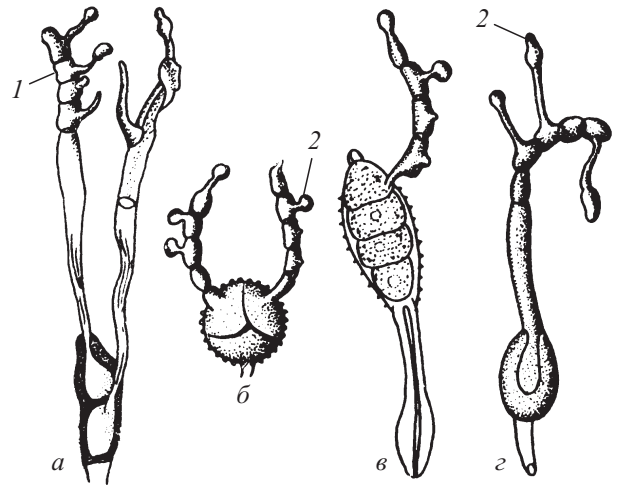


Рис. 28. Прорастание телейтоспор у родов ржавчинных грибов [53]:

a — пукциния (*Puccinia*); *б* — трифрагмиум (*Triphragmium*); *в* — фрагмидиум (*Phragmidium*); *г* — уромиец (*Uromyces*); 1 — базидия; 2 — базидиоспоры

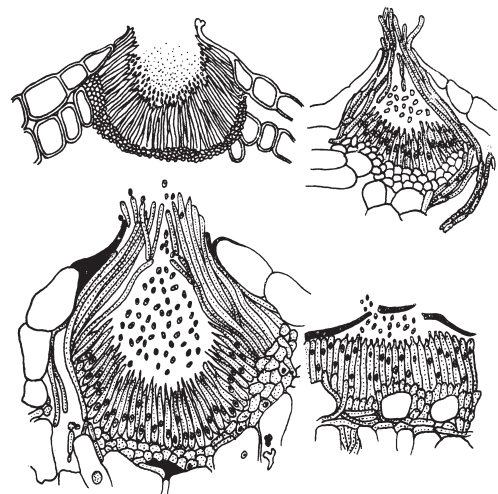


Рис. 29. Различные типы спермогоний [53]

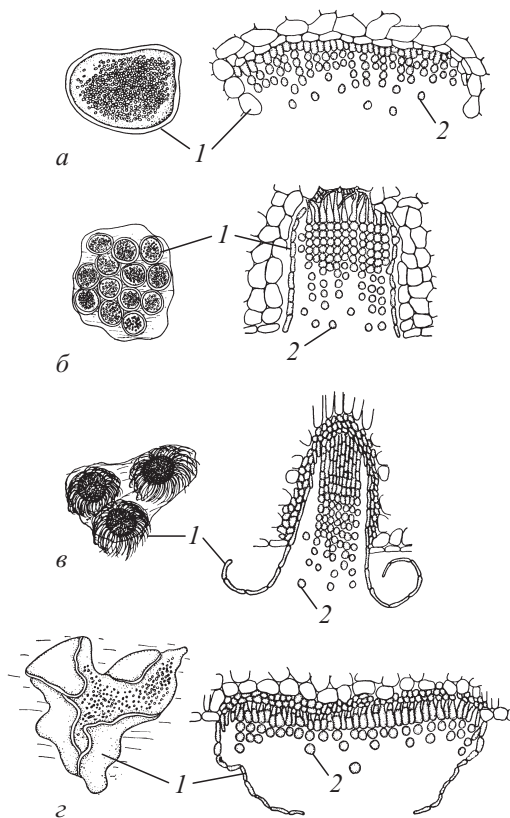


Рис. 30. Разнообразие уредином типа эцидий [91]:

a — цеома; *б* — эцидий; *в* — ростелий;
 2 — перидермиум; 1 — перидий; 2 — эцидиоспоры;
 слева — общий вид; справа — разрез уредином

менее плотное ложе, на котором в дальнейшем располагаются спорогенные гифы, отчленивающие, наподобие конидиеносцев, эцидиоспоры. Эцидии имеют чашечковидную, цилиндрическую, почти шаровидную или сумкообразную форму. Все разнообразие уредином типа эцидий можно свести к четырем типам: цеома, ростелий (goestelia), перидермиум (peridermium), собственно эцидий (рис. 30).

Цеома представляет собой мицелиальное сплетение, или ложе (мицелиальную подушечку), на котором располагается слой спорогенных клеток и отчлениваемых от них одноклеточных эцидиоспор. Защитные структуры заменены эпидермисом и тканью растения-хозяина, возможно также образование слоя крупных толстостенных стерильных клеток-парафиз (рис. 31).

Эцидий вначале представляет собой закрытое перидием чашевидное, шаровидное образование под эпидермисом нижней части листовой пластинки. Затем эпидермис и перидий под напором созревших спор разрываются, освобождая теперь уже открытую от перидия и эпидермиса чашу эцидия (см. рис. 29).

Ростелий формируется также под эпидермисом листовой пластинки и напоминает заостренный столбик, кисть. Через эпидермис он прорывается, сохранив целостность перидия. Затем свободная часть перидия растрескивается или полностью, образуя вокруг ложа открытый венчик, или только в боковой части, освобождая в образуемые полости эцидиоспоры (рис. 32).

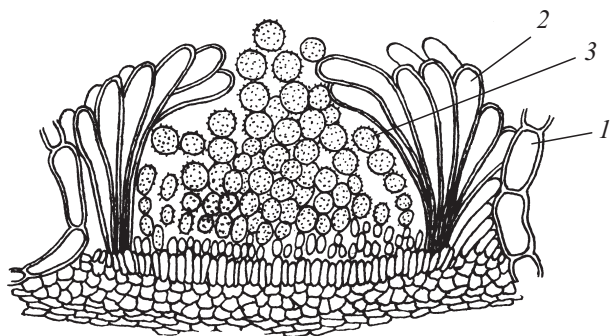


Рис. 31. Цеома на фрагмидиуме (*Phragmidium rubi-idaei*) [53]:

1 — эпидермис; 2 — парафизы; 3 — эцидиоспоры

Перидермиум имеет более мощное, широкое ложе, покрытое перидием, который сохраняет свою целостность при прорывании эпидермиса. Перидий разрывается в разных направлениях, открывая эцидий (см. рис. 29).

Урединомы второй стадии (уредоспороношения). Созревшие эцидиоспоры разносятся потоками воздуха и, попадая на поверхность тканей растения-хозяина, прорастают, образуя под эпидермисом урединому типу ложе. По времени уредоспоро-

Рис. 32. Эцидии типа ростелий, образуемые грибом гимноспорангиум (*Gymnosporangium sabinae*) на листьях груши [98]

ношение — летнее. На ложе формируется палисадно расположенный слой уредоспор, называемый *уредокучкой*. Уредоспоры всегда одноклеточные, эллипсоидные, шаровидные, яйцевидные, образуются по одной на короткой, большей частью ломкой ножке (рис. 33). У некоторых групп ржавчинных грибов ножки уредоспор незаметны. Этот признак используется в систематике группы. В уредоложах многих видов присутствуют парафизы — головчатые, булавовидные. Уредоспоры могут образовываться цепочками, наподобие эцидиоспор. Обычно они прорастают сразу после созревания и нередко производят несколько генераций.

Наряду с преобладающими типами уредином — уредокучками, ложами, — уредоспороношение может проходить в *уредопустулах* — плоских, распростертых ложах, прикрытых в начале развития эпидермисом (рис. 34).

Урединомы третьей стадии (телейтоспороношения). Ближе к осени в уредокучках наряду с уредоспорами образуются телейтоспоры, а затем — преимущественно телейто-

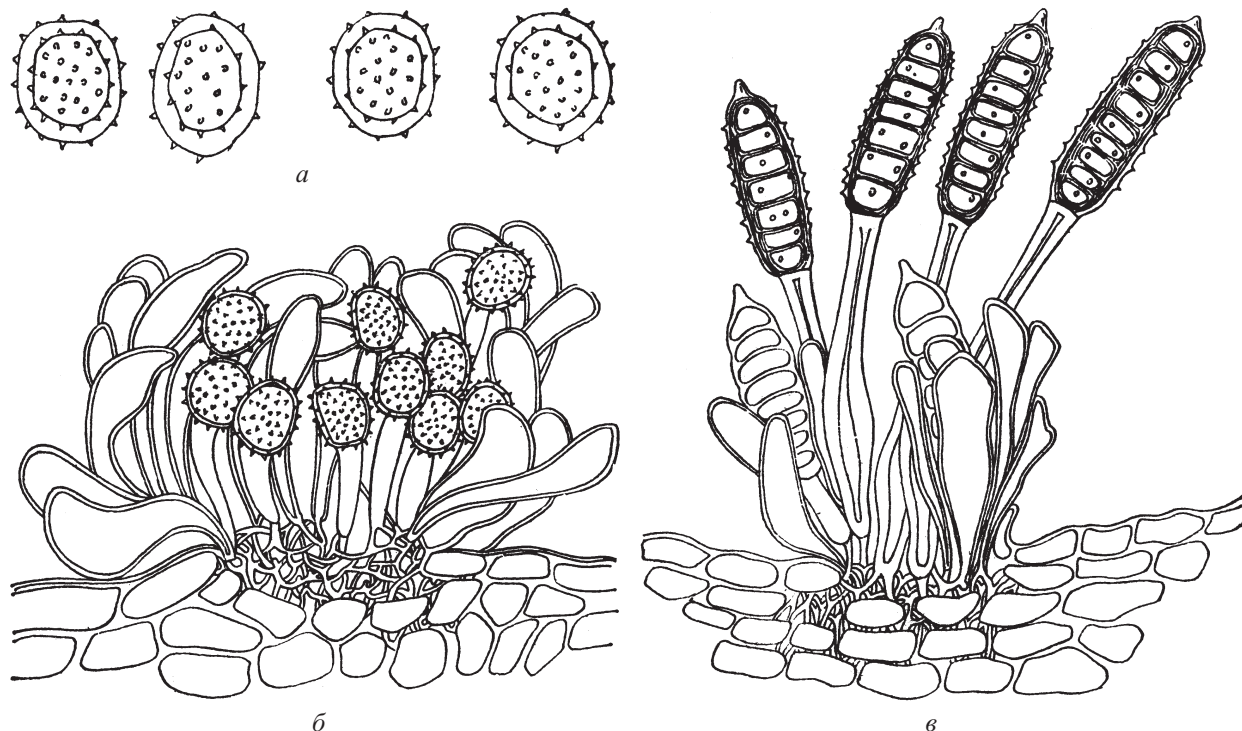
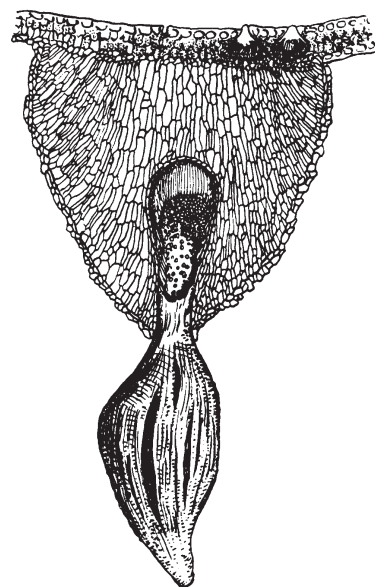


Рис. 33. Фрагмидиум (*Phragmidium rubi-idaei*) на малине [63]:

a — уредоспоры; *б* — уредоспороношение; *в* — телейтоспоры

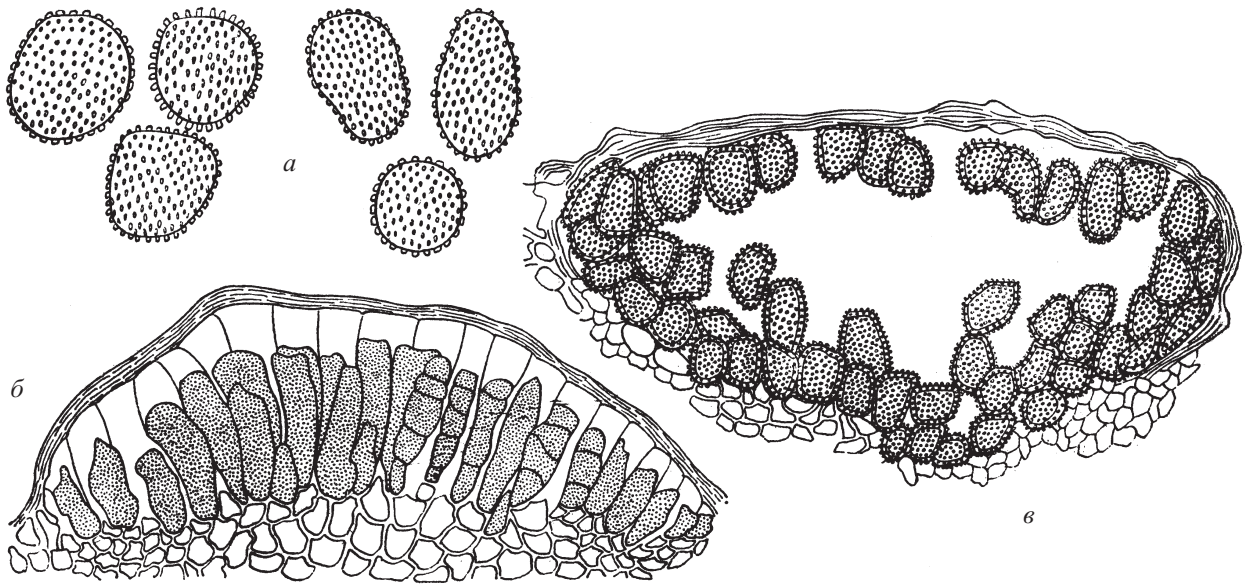


Рис. 34. Колеоспориум (*Coleosporium campanulae*) на колокольчике [63]:
 а — уредоспоры; б — телейтоспоры; в — уредопустила

споры. У ржавчинных грибов они являются покоящимися, зимующими. Телейтоспороношения в подавляющем большинстве подобны урединомам предыдущей стадии. Это нашло отражение в названиях: *телейтокучка*, *телейтоложье*, *телейтонустула*. Однако у некоторых примитивно устроенных ржавчинных грибов телейтоспоры, располагаясь одна над другой (цепочками), могут быть объединены в столбики, возвышающиеся над поверхностью листовой пластинки (см. рис. 33–35). Различить телейто- и уредоспороношения можно по нескольким признакам, в том числе по времени спороношения и строению спор (см. гл. 3).

Телейтоспоры весной прорастают базидией с образованием базидиоспор, и цикл развития ржавчинных грибов вновь повторяется.

Эволюция ржавчинных грибов, как и всех других групп грибов, шла по пути увеличения мощности спороношения. Это успешно достигается за счет особой структуры плодовых тел и многократной генерации уредоспор — до 8–10 раз за вегетационный период. Смена типов уредином от пикнид к эцидиям, затем к упрощенным уредокучкам с ускоренным, по сравнению с эцидиоспорами, созревани-ем уредоспор делает ржавчинные грибы устойчивым компонентом грибных группировок в различных типах расти-

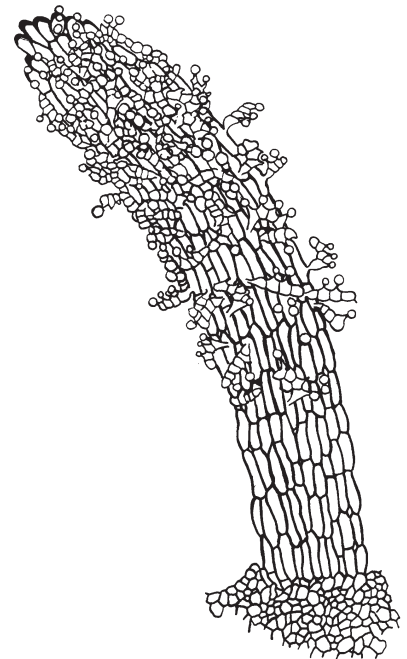


Рис. 35. Кронарциум (*Cronartium ribicola*) на смородине:
 столбик телейтоспор с проросшими базидиями [63]

тельности. Кроме того, цикл развития у некоторых групп ржавчинных грибов может идти, минуя эцидиоспороношение. У одних видов весь цикл развития проходит на одном растении-хозяине (такие виды называют однохозяиными или однодомными), у других в цикле развития происходит смена питающего растения-хозяина (разнохозяиные, или двудомные, виды).

4.4. СОРУСЫ

Сорус — «плодовое тело», или споровместилище, головневых грибов, в организации которого в разной степени участвуют ткани растения и гифы гриба. Головневые грибы (*Uromycetes*) инфицируют любые органы растений-хозяев, развиваясь преимущественно в меристематизированных тканях. Спороношения формируются на различных органах растений-хозяев, в основном травянистых, и поэтому талломы вегетативной и репродуктивной фаз развития имеют сравнительно небольшие размеры, ограниченные размерами этих растений. Наличие сорусов проявляет себя рядом признаков в виде разной величины пятен, плоских или выпуклых лож, мешочков, удлинённых полос, клубневидных выростов и галлов, прикрытых эпидермисом или перикарпом. Сорусы впоследствии растрескиваются и обнажают пылевидную или более-менее спаянную споровую массу, которая может быть пылящей, склеенной, зернистой, иногда споры образуют цепочки. В сложении сорусов участвуют различные мицелиальные образования: перидий, псевдопаренхима, тяжи, гифы, гигантские стерильные клетки, часто перемешанные с телиоспорами. В сорусах, ограниченных перидием, имеется сеть капиллициеподобных гиф, иногда образуется строма. Встречаются сорусы дисковидной формы, с двухслойной подстилающей стромой, иногда в виде дисковидных пустул, окруженные оболочкой из тканей растений. Внутри соруса формируются телиоспоры, или устоспоры. Они располагаются одиночно или сконцентрированы в клубочки разных размеров, нередко включающие дополнительные стерильные клетки или псевдопаренхиму. Сорусы могут локализоваться на вегетативных органах, на листовых пластинках и влагалищах, на корнях, стеблях, клубнях, генеративных органах, на семяножках и семенах [1, 45, 63, 65].

Высвобождение спор из сорусов происходит пассивно, причем способ высвобождения определяется структурой соруса, локализацией его на теле растения-хозяина, а также общей экологической ситуацией к моменту созревания спор. Большинство головневых грибов поражает анемофильные растения — обитателей открытых пространств из семейств ситниковых, осоковых, злаков. Сорусы располагаются на месте разрушенных завязей либо на других генеративных органах, т. е. на «верхних этажах растений» [45]. Высвобождение устоспор из сорусов происходит при раскачивании ветром зараженных частей растения-хозяина. Такую же роль могут играть капли дождя, градины. Важно, что поражение головневыми грибами не сказывается существенно на прочности стеблей инфицированных растений. Телиоспоры анемохорных видов головневых являются ксероспорами — легкими и сухими, способными к длительному воздушному переносу. Прямому высвобождению телиоспор также способствуют структура самих сорусов и изменения, происходящие в них ко

времени созревания спор: раннее распадение клубочков на отдельные телиоспоры, ранние разрывы перидия, исчезновение слизистого матрикса к концу спорообразования, присутствие капиллицеподобных гиф, тяжелой псевдопаренхимы и т. д. Высвобождению спор с пораженных растений, приспособленных к энтомофилии, способствуют насекомые. У грибов, инфицирующих водные растения, сорусы вымываются током воды. У значительной части видов головневых грибов споры высвобождаются из сорусов только после полного завершения вегетации пораженных растений и распада их тканей в почве.

Глава 5

ЗИГОМА

Эволюция всех филогенетических групп грибов — тупиковых и процветающих — шла по пути выработки приспособлений, способствующих увеличению спороношения. У одних групп, таких как муکورовые (порядок Mucorales, класс Zygomycetes), спороносные структуры остались зависимыми от микроскопических размеров одноклеточного таллома или таллома с примитивными перегородками. Несмотря на это, и они сумели достичь вершины бесполого размножения грибов — конидиоспороношения, преобразовав для этого спорангиеносец в конидиеносец. Никаких дополнительных структур для бесполого размножения, кроме разветвленного спорангиеносца, а затем разветвленного конидиеносца, зигомицетные грибы не выработали.

Однако у высокоорганизованных групп зигомицетов наблюдается образование примитивных плодовых тел, защищающих половую спору. Это *зигома* — специализированная структура таллома, сформированная из его функционально дифференцированных частей, септированных или несептированных гиф, предназначенная для защиты органа полового спороношения — зигоспорангия с находящейся внутри него зигоспорой. Факт образования плодовых тел у таких примитивных грибов, какими являются зигомицеты, — свидетельство общей тенденции эволюционного развития талломов. Произошла функциональная и морфологическая дифференциация на субстратную часть несептированного мицелия (у зигомицетов это столоны, ризоиды и др.) и воздушную часть таллома, где стали формироваться морфологически выраженные структуры телеоморфы.

Половой процесс у зигомицетов — гаметангиогамия, или зигогамия. При этом происходит соединение (копуляция) двух специализированных клеток — гаметангиев одного или разных талломов и образование зигоспорангия, в котором завершается половой процесс и формируется со временем одна зигоспора. Происходит это следующим образом. На двух мицелиях разного полового знака или на одном мицелии образуются зигофоры — выросты (отроги) мицелия, растущие по направлению друг к другу до их соприкосновения. В месте контакта они уплощаются. Затем в каждой зигофоре обособляется многоядерный гаметангий. Стенка между гаметангиями лизируется и цитоплазмы сливаются, при этом многочисленные плюс- и минус-ядра перемешиваются. Образовавшаяся таким образом единая клетка окружается многослойной стенкой, формируется зигоспорангий, в котором и созревает покоящаяся зигоспора. Часть ядер зигоспорангия дегенерирует, другие располагаются попарно и между ними совершается процесс кариогамии. Ко времени прорастания зигоспоры все ядра, кроме одного, погибают. Выжившее диплоидное ядро после мейоза дает четыре гаплоидных, из них три дегенерируют, четвертое многократно митотически

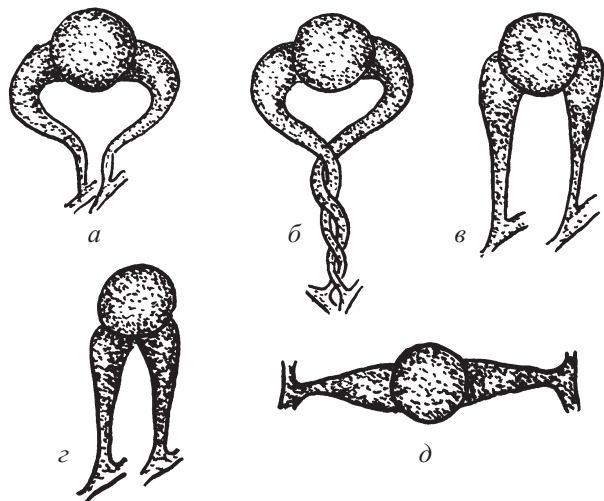


Рис. 36. Типы копулирующих отрогов [62]:

a — клещевидно изогнутые; *б* — клещевидно изогнутые вверху и спирально закрученные внизу; *в, г* — параллельно лежащие; *д* — противоположащие; *a, б, в, д* — зигоспора образована между копулирующими отростками; *г* — зигоспора образована в виде выроста над местом соединения

делится. Все дочерние ядра переходят в проростковую гифу, а затем в образующийся из нее спорангий. Прорастание зигоспоры у всех зигомицетов однотипно — образование спорангия.

Гораздо больший интерес в эволюционном плане представляют прилегающие к зигоспоре клетки — зифоры, или отро-

ги. Форма отростков и расположение их по отношению друг к другу, а также строение поверхности — важные систематические признаки (рис. 36). У каких-то видов из более примитивных групп поверхность может быть гладкой. У других, в частности у отдельных родов порядка мукоровые, она снабжена длинными нитевидными или шиповидными вы-

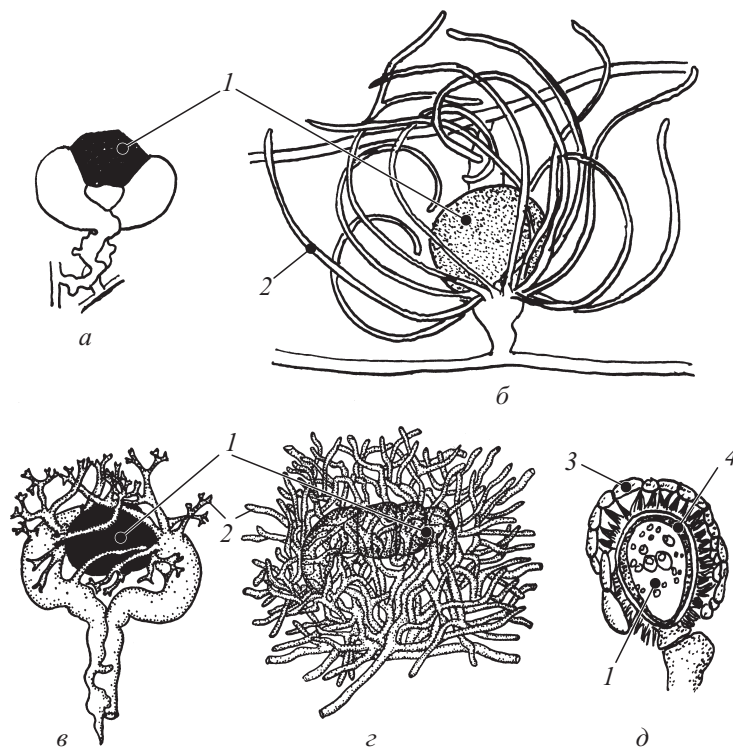


Рис. 37. Развитие защищающих зиготу структур у зигомицетов и образование зиготы [62, 63, 91]:

a — пилария (*Pilaria*); *б* — абсидия (*Absidia*); *в* — фикомицес (*Phycomyces*); *г* — мортиерелла (*Mortierella*); *д* — эндогон (*Endogone*); *1* — зигота; *2* — придатки (суспензоры, прогаметангии); *3* — перидий; *4* — многослойная оболочка зиготы

ростами — придатками. Переплетаясь между собой, они образуют рыхлый покров зигоспорангия. Этот покров может быть «войлочным», тогда в его образовании принимают участие и ответвления вегетативных гиф. Придатки бывают изогнутыми или прямыми, возникают одной или двумя мутовками на одном либо на обоих отрогах и могут быть лопастными (рис. 37). Разросшиеся придатки начинают выполнять защитную функцию, прикрывая зигоспорангий.

Более развита защитная оболочка у зигомицетных грибов порядка эндогоновые (Endogonales). Перидий плодовых тел у них представляет собой плотное сплетение несептированных гиф с утолщенными стенками. Внутри этого сплетения находятся многоспоровые спорангии, зигоспоры, хламидоспоры или хламидоконидии. Такие плодовые тела называют *спорокарпом*, *клеистотецием*.

Глава 6

АСКОМА

6.1. РАЗВИТИЕ АСКОМЫ

Аскома — плодовое тело сумчатых грибов — специализированное талломное образование из функционально дифференцированных тканей, несущее сумки (аски).

Возникновение аскомы связано в первую очередь с половым процессом и сопутствующей ему сменой ploидности гиф мицелия, из которого формируются аскогенные гифы и сопровождающие их структуры аском.

Для образования аскомы необходимы два первичных гаплоидных мицелия разного полового знака (такие мицелии прорастают из спор). Их разрастающиеся гифы образуют субстратный или надсубстратный мицелий, на котором или внутри которого формируются центры будущих аском, или *карпоцентры* (рис. 38). В них расположены половые клетки и протекает половой процесс по типу гаметангиогамии.

Хорошо изучен этот процесс у пиронемовых грибов, принадлежащих к порядку пецициевые (рис. 39). Половые органы пиронемовых грибов устроены довольно сложно. Женский половой орган — *аскогон* имеет вид массивной клетки, расположенной на ножке, состоящей из одной-двух, реже из нескольких клеток. Они принимают участие в половом

процессе. На вершине аскогона имеется еще одна небольшая, нитевидной формы клетка — *трихогина*. Аскогон, трихогина, клетки ножки образуют *архикарп*.

На том же мицелии или на другом по соседству с архикарпом раз-

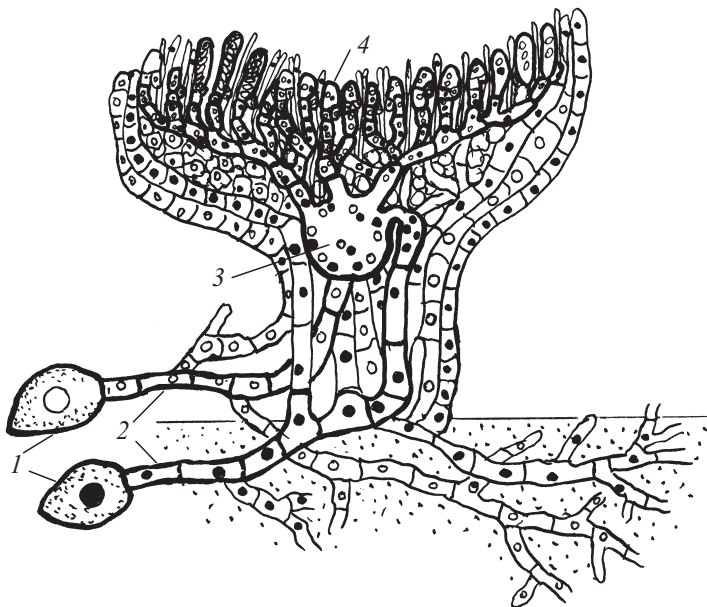
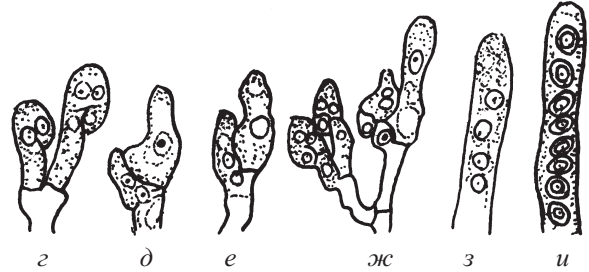
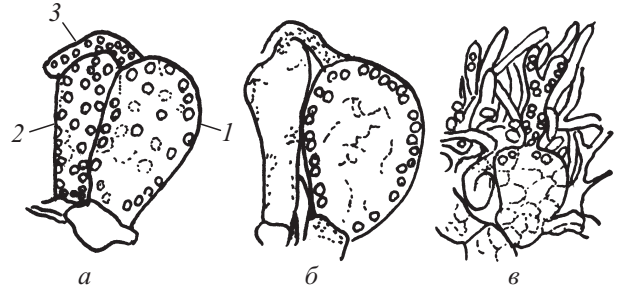


Рис. 38. Распределение гиф по ploидности в плодовом теле дискомицета (ориг.):

1 — две разнополюсы споры; 2 — первичный мицелий в аскеме и субстрате; 3 — центры формирования аскогенных (дикариотических) гиф и мицелия после образования антеридия и аскогона и их плазмогамии; 4 — сумки и гимениальный слой, сложенный гаплоидными гифами — парафизами и аскогенными гифами

Рис. 39. Половой процесс у пиромемы
(*Pyronema omphalodes*) [87]:

а — половые органы (1 — аскогон, 2 — антеридий, 3 — трихогина); *б* — плазмогамия, образование дикарионов; *в* — формирование аскогенных гиф; *г* — стадия крючка, распределение ядер и отделение перегородкой верхней двуядерной клетки; *д* — зигота; *е-з* — молодые сумки; *и* — сумка с восемью аскоспорами



вивается мужской половой орган — *антеридий*. Во всех трех главных клетках, участвующих в половом процессе, — аскогоне, трихогине и антеридии — происходит митотическое деление ядер, и клетки становятся многоядерными. Антеридий дорастает до трихогины, от которой к тому времени остается одна оболочка, и переливает в нее свое содержимое. Вслед за этим перегородка, отделяющая трихогину от аскогона, частично растворяется, и содержимое ее проникает в аскогон. В аскогоне происходит первый этап полового процесса — плазмогамия. Мужские и женские ядра попарно распределяются по периметру аскогона и образуют дикарионы — два сближенных разнознаковых ядра. Ядра синхронно делятся с образованием новых дикарионов. После этого в оболочке аскогона возникают выросты, в каждый из которых переходит по одному дикариону. Затем формируется септа (перегородка), отделяющая дикарион с частью плазмы от аскогона. Стенки аскогона продолжают выпячиваться, давая нити дикариотических гиф. В клетках, расположенных ближе к аскогону, может находиться несколько дикарионов. Дальняя от аскогона, конечная клетка всегда содержит один дикарион. Из этих верхушечных клеток развиваются сумки; гифы, продуцирующие сумки, называют аскогенными.

Развитие сумки происходит следующим образом. Перед последним делением дикариона верхний конец аскогенной гифы загибается в виде крючка. Оба ядра одновременно делятся, а образовавшиеся четыре ядра располагаются в определенном порядке: на месте перегиба находятся два молодых разнознаковых ядра, третье ядро переходит к основанию клетки, а четвертое перемещается в загнутый конец крючка. Вслед за таким распределением ядер происходит образование двух перегородок. Одна перегородка возникает у перегиба крючка, другая — у основания аскогенной гифы. Получается три клетки. На месте перегиба выделяется двуядерная клетка, в которой располагаются два молодых разнознаковых ядра. Кроме того, обособляются еще две одноядерные клетки, несущие разнополюсные ядра. Верхушечная клетка, содержащая дикарион, вырастает в сумку. В сумке последовательно протекают кариогамия, мейоз и митоз. Последний у сумчатых грибов происходит чаще всего дважды с образованием восьми гаплоидных спор и редко — более двух раз. Наличие в плодовых телах сумчатых грибов двух различных по плоидности гиф — характерный признак класса.

Кроме гаметангиогамии, у аскомицетов возможно еще несколько способов дикариотизации мицелия (табл. 2).

В целом у сумчатых грибов половое развитие имеет следующие особенности:

1. Независимо от формы дикариотизации оба этапа полового процесса (плазмोगамия и кариогамия) разделены во времени. Между ними лежат много новых генераций аскогенных гиф и длительная дикариотическая фаза.

2. В образовании аском участвуют два типа гиф — гаплоидные и дикариотические. Содержимое старых клеток вегетативных и генеративных гиф используется для формирования аскогенных гиф.

3. Благодаря наличию стадии крючка (пряжки) на ограниченном пространстве среди вегетативного мицелия может образоваться большое количество сумок. Это, несомненно, отразилось на развитии аском. Например, у дискомицетов таким путем сформировался мощный гимениальный слой.

4. Аскогенные гифы принимают участие в формировании гимениального слоя. Все остальные структуры аскомы сложены вегетативным гаплоидным мицелием. Из него же разными путями образуются специализированные гифы, такие как млечные гифы или гифы, несущие механическую нагрузку, с утолщенными, нередко окрашенными стенками, быстро теряющие плазменное содержимое. К последним относятся, например, щетинки на внешней поверхности плодовых тел или клетки перидия. Со времени возникновения генеративные гифы мало изменили свой облик и назначение. Другое дело — вегетативные гифы. Именно наличие такого пластичного материала, как вегетативные гифы, способствовало вначале образованию мицелиальной массы на поверхности субстрата, а затем дифференциации ее на грибные ткани. Этот путь привел в итоге к формированию настоящих плодовых тел.

Таблица 2. Формы дикариотизации у аскомицетов [65]

Оплодотворение	Женский орган	Мужской орган
<i>Перекрестное или самооплодотворение</i>		
Гаметангиогамия	Аскогон с трихогиной или без нее	Антеридий
Дейтерогамия	Аскогон с трихогиной	Антеридия нет, вместо него клетки гиф, конидии или спермации
Соматогамия	Аскогона нет, вместо него клетки гиф, аскоспоры, конидии или почкующиеся клетки	Антеридия нет, вместо него клетки гиф, аскоспоры, конидии или почкующиеся клетки
<i>Замена полового процесса</i>		
Партеногамия	Самооплодотворение внутри аскогона	Антеридия и замены ему нет
Апомиксис	Аскогон может встречаться как морфологический реликт, но функционально он не имеет значения	Антеридия и половой реакции нет, развитие в гаплофазе

6.2. КЛАССИФИКАЦИЯ СУМЧАТЫХ ГРИБОВ ПО СТРОЕНИЮ СУМКИ И АСКОМЫ

Самым характерным признаком сумчатых грибов является наличие у них сумки — репродуктивного органа, в котором получают развитие первичные репродуктивные структуры — аскоспоры. На особенностях строения спор, сумки, плодовых тел, способе их образования строится классификация сумчатых грибов.

Установлено несколько способов образования сумок: крючком, пряжкой, цепочкой, почкованием.

Форма сумок — от шаровидной или овальной, затем булавовидной и цилиндрической с ясно выраженной ножкой — отражает основную эволюционную линию развития аском от примитивных форм к аскомам с развитым гимениальным слоем. При этом исходят из того, что на ограниченной площади гимениального слоя может разместиться большее количество цилиндрических сумок, нежели овальных или булавовидных. Следовательно, виды, имеющие цилиндрические сумки, наиболее продвинуты в эволюционном плане (рис. 40).

Стенка сумок. По строению стенки выделяют прототуникатные, битуникатные и унитуникатные сумки. Если принимать во внимание, кроме строения стенки сумки, и другие признаки продвинутости в эволюционном плане, то первое место принадлежит унитуникатным формам. Самые примитивные — виды с прототуникатными сумками.

Оболочка сумок остается до конца созревания спор. Однако у некоторых групп пиреномицетов, локулоаскомицетид и трюфельных грибов она ослизняется и расплывается. В плодовых телах типа перитеций (пиреномицеты) после ослизнения сумок споры освобождаются пассивно, выходя из плодового тела вместе со слизью. Это происходит точно так же, как выходят конидиоспоры из пикнид. Нередко мейоз происходит не во всех сумках. Часть таких сумок ослизняется, и содержимое используется грибом как дополни-

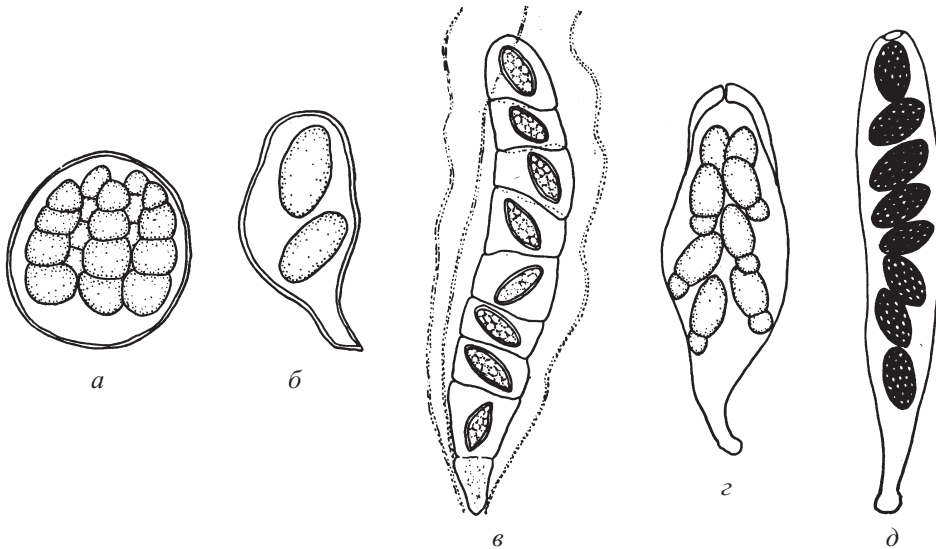


Рис. 40. Разнообразие сумок [91]:

a — округлая, овальная; *б* — мешковидная; *в* — септированная; *г* — булавовидная; *д* — цилиндрическая

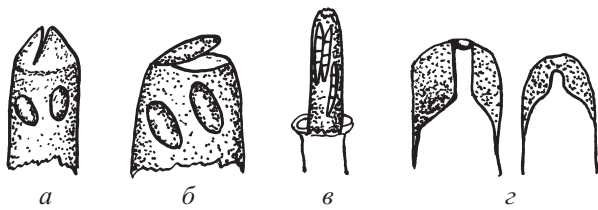


Рис. 41. Апикальный аппарат унитуникатных (а, б, г) и битуникатных (в) сумок:

а — открывающийся щелью; б — оперкулярный, отверстие открывается крышечкой; в — поровый; г — в виде канальца (крассисумки)

тельный богатый белками и углеводами материал для формирования других сумок. Многие роды пиреномицетов содержат смесь форм с битуникатными и унитуникатными сумками. Например, некоторые представители меланоспоровых грибов (*Melanosporaceae*) порядка сордариевые (*Sordariales*) имеют сумки с двумя слоями оболочки. Наружный слой заметен лишь у молодых сумок. У зрелых он становится тонким, зернисто-фибрилярным и даже прозрачным. Внеш-

няя и внутренняя оболочки таких сумок различаются по химическому составу [63].

Апикальный аппарат сумки. Не менее важное значение в классификации аскомицетов на уровне подклассов и порядков имеет строение апикального, или верхушечного, аппарата сумок, особенно у видов с цилиндрическими асками. Эта часть сумки важна для активного распространения спор. Чем дальше будут отброшены споры, тем больше возможности для расселения вида на новые субстраты. Для этого у грибов выработался специальный аппарат (рис. 41, 42). Он может выглядеть в более простом случае как утолщение в виде кольца с порой, которая открывается, когда спора упрется в нее. Спора выталкивается силой осмотического давления, возникшего в сумке в этот момент. Утолщение может также занимать значительное пространство апикуса (крассисумки). В этом случае отверстие, или пора, становится похожим на каналец. Более сложно устроенный аппарат, который работает на выталкивание спор из сумки, располагается под порой.

Кроме того, апикальный аппарат или отдельные его части могут различаться по способности воспринимать красители. Структуры хитиноидной природы (окрашиваются красным конго) характерны для представителей семейства нектриевые (*Nectriaceae*), амилоидной (окрашивающиеся йодом в голубой цвет) — для видов семейства ксилариевые (*Xylariaceae*).

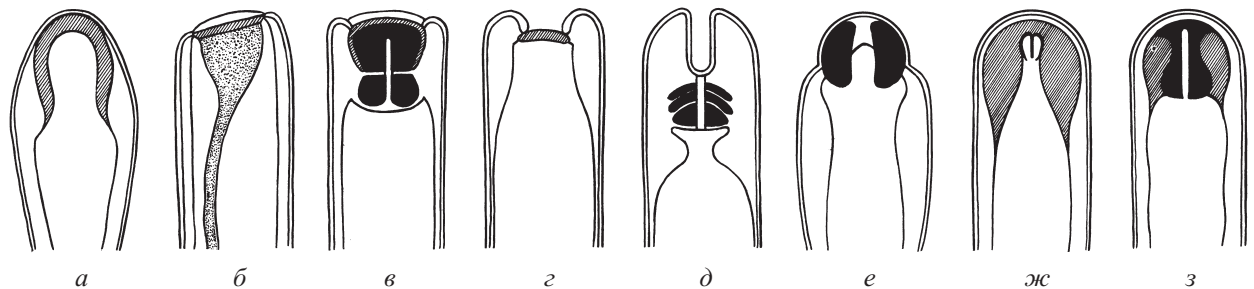


Рис. 42. Строение апикального аппарата сумок некоторых систематических групп аскомицетов [98]:

а — подкласс локулоаскомицетицы (*Uncinula*); б, в — группа порядков дискомицеты (*Humaria*, *Microglossum*); г, д, е — группа порядков пиреномицеты (*Sordaria*, *Cainia*, *Cordyceps*); ж, з — лишенизированные грибы (*Cladonia*, *Caloplacha*).

Типы сумок: в, г, д, е — унитуникатные иноперкулярные; б — унитуникатные оперкулярные; а, ж, з — битуникатные. Апикальная подушка заштрихована, апикальное кольцо и канал — черные, выводная воронка пунктирована

Для классификации грибов большое значение имеют морфологические структуры аском. В настоящее время это понятие включает: 1) типы аском — клейстотетий, перитеций, апотетий, тириотетий, псевдотетий, гистеротетий, мириотетий; 2) сопутствующие структуры — воздушный мицелий, мицелиальная подстилка, субикулюм, строма, склероций, аскострома; 3) организующие структуры — центры образования плодовых тел, или карпоцентры, ответственные за формирование морфологических структур, особенно гимениального слоя. При определении систематических групп грибов учитываются все эти структуры, их выраженность, развитие и размещение на них либо внутри них спорогенных клеток и (или) гимениального слоя.

Ключ для определения порядков Ascomycota (Из [91] с изменениями)

1. Аскогенные гифы отсутствуют, аскокарпы (аскомы) не образуются. Сумки одиночные или слоем непосредственно на мицелии. Бесполое размножение почкованием клеток (бластически) **Endomycetes (Endomycetales, Protomycetales)**
 — Аскогенные гифы присутствуют. Сумки одиночные или слоем непосредственно на мицелии либо находятся в аскомах различного типа. В бесполом размножении присутствуют все типы конидиального спороношения **Ascomycetes** — 2
2. Аскомы всегда отсутствуют. Мицелий развивается внутри тканей растения. Сумки восьмиспоровые, унитарные, на базальных клетках-ножках, образуются на поверхности растений слоем, напоминающим гимениальный. **Taphrinomycetidae**
 — Аскомы различного типа всегда присутствуют. Мицелий за небольшим исключением обильный, хорошо развит. Паразиты растений и животных, сапротрофы на растительных остатках, микоризные симбиотрофы 3
3. Мицелий малообильный, чаще в виде рецептакула с клеткой-ножкой, от которой отходят малозаметные гаустории. В рецептакуле формируются перитеции с унитарными сумками. Специализированные эктопаразиты членистоногих, преимущественно насекомых **Laboulbeniomycetidae, Laboulbeniales**
 — Мицелий хорошо развит. Аскогенные гифы формируются в аскомах. Сумки и аскомы различных типов. 4
4. Сумки прототунитарные или типично унитарные. Если битунитарные, тогда находятся внутри плодового тела типа клейстотетий. Аскомы типа сфероциста, плектотетий, клейстотетий, перитеций, апотетий **Euascomycetidae** — 5
 — Сумки битунитарные. Клейстотетииоидные, перитецииоидные и апотетииоидные аскомы типа клейстотетий, псевдотетий, тириотетий, гистеротетий, мириотетий развиваются в аскостроме **Loculoascomycetidae** — 18
5. Сумки прототунитарные, развиваются беспорядочно поодиночке, внутри аском типа спороциста, плектотетий, клейстотетий и перитеций. Аскомы формируются одиночно либо группами, среди субикулюма, или в небольших склероциеподобных стромах, или в хорошо развитых разветвленных стромах на ножках. Сапротрофы, паразиты растений и животных, паразиты насекомых, облигатные микоризообразователи **Группа порядков плектомицеты** — 7
- Другие признаки 6
6. Сумки типично унитарные, с хорошо развитым апикальным аппаратом, реже прототунитарные, расположены прогимениальным либо гимениальным слоем на доньшке аскомы типа перитеций. Битунитарные сумки формируются одиночно или пучком внутри аскомы типа клейстотетий. Аскомы с прототунитар-

- ными и битуникатными сумками всегда с придатками. Обитают на поверхности либо в тканях растения-хозяина, на субикулюме или различного типа эндо- и экзостромах . . . **Группа порядков пиреномицеты** — 11
- Сумки типично унитуникатные, с хорошо развитым апикальным аппаратом, реже без него, расположены гимениальным слоем на фертильной поверхности аском типа апотечий или его модернизированной формы **Группа порядков дискомицеты** — 23
7. Прототуникатные сумки формируются в аскогонах, которые превращаются в спороцисту. Освобождение спор пассивное, путем лизиса стенок сумок и разрушения оболочки цисты. Паразиты на насекомых **Ascospaeriales**
- Прототуникатные сумки формируются в аскомах типа прототечий, плектотечий, клейстотечий. Сапротрофы и паразиты на различных надземных субстратах, микоризные симбиотрофы 8
8. Крупные аскомы типа клейстотечий, с многослойным, хорошо развитым перидием, с гладкой или бугорчатой поверхностью, покрытой темными жилами мицелиальных тяжей. Освобождение спор пассивное. Споровая масса внутри аском пронизана нитями капиллиция. Грибы обитают в почве. Микоризные симбиотрофы **Elaphomycetales**
- Аскомы другого типа 9
9. Микроскопические аскомы типа клейстотечий без придатков, стенки сложены одним-двумя слоями тонкостенных клеток. Погружены в субикулюм или заключены в склероциеподобную строму с капиллицием или без него. Сапротрофы, паразиты растений и животных **Eurotiales**
- Аскомы типа перитеций, плектотечий с придатками или типа клейстотечий без придатков. Расположены на субстрате, среди субикулюма или в стромах. Сапротрофы, паразиты растений и животных 10
10. Аскомы типа перитеций, темноокрашенные, мелкие, шаровидные или грушевидные, часто с длинным выводным хоботком с перифизами, с беспорядочно расположенными сумками и одноклеточными спорами. Освобождение спор со слизью (жгутом или капельками). Сапротрофы или паразиты высших растений, преимущественно деревьев **Microascales**
- Аскомы типа плектотечий с рыхлой, мало отличающейся от вегетативных гиф паутинистой оболочкой или оболочкой из рыхло расположенных, толстостенных темноокрашенных гиф с крючкообразными выростами. Аскомы типа клейстотечий с перидием и внутренней тканью, похожей на глебу, с камерами, образуются на крупной древовидной строме. Сапротрофы, патогены-дерматофиты животных и человека **Onygenales**
11. Аскомы типа клейстотечий с хорошо развитыми придатками различного строения. Сумки битуникатные, располагаются одиночно либо пучком на доньшке клейстотечия. Мицелий преимущественно поверхностный, белый или сероватый. Облигатные паразиты растений. **Erysiphales**
- Аскомы типа перитеций с придатками либо без них 12
12. Сумки с прототуникатной стенкой, при созревании лизируются. Освобождение спор из аскомы со слизью. Унитуникатные сумки после созревания поочередно вытягиваются, внедряясь в горлышко перитеция и, благодаря наличию апикального аппарата в виде кольца, активно отбрасывают споры. Аскомы типа перитеций с придатками или без них. Споры одно- или многоклеточные, со слизистым чехлом и придатками, окрашены. Стенки перитециев кожистые, темные. Перитеции свободные или утопленные в субстрат. Сапротрофы на почве, помете животных, гниющей древесине **Sordariales**
- Сумки с унитуникатной стенкой, устойчивые или ослизняющиеся только в основании 13
13. Основания зрелых сумок погружены в желатинообразную массу. Остатки сумок и споры освобождаются вместе со слизью через устье перитеция, снабженного перифизами. Строма отделена от тканей растения-хозяина темной каймой толстостенных, округлых клеток **Diaporthales**
- Освобождение спор из сумок и перитеция без слизи 14

14. Перитеции формируются в дифференцированных на ткани стромах. Аскоспоры септированные, нитчатые, вытянутые, по длине почти равные сумке. Апикальный аппарат сумок в виде головки или шапочки. Сумки расположены гимениальным слоем. В цикле развития присутствует стадия склероция, который всегда прорастает различно окрашенной стромой, несущей перитеции **Clavicipitales**
 — Стромы не дифференцированы на ткани. Аскоспоры не вытянутые 15
15. Аскомы и стромы, если присутствуют, ярко окрашены, мягкие, мясистые или восковидные . **Hypocreales**
 — Другие признаки 16
16. Хорошо развитые экзостромы, подушковидные, булавовидные или разветвленные. Аскомы типа перитеций, черные, углистые, свободные или развиваются в стромах. Сумки цилиндрические. Споры всегда одноклеточные. Паразиты на цветковых растениях, мхах, папоротниках, грибах, лишайниках, миксомицетах, насекомых. Большинство видов — сапротрофы на древесине, других растительных остатках, почве. Большинство из них космополиты **Xylariales**
 — Стромы другие 17
17. Эндостромы яркоокрашенные, образуются на листьях и стеблях травянистых растений. На нижней стороне листа растения-хозяина в эндостроме образуются сначала пикниды, продуцирующие конидии, затем перитеции с неамилоидными сумками и одно- или многоклеточными бесцветными аскоспорами **Phyllachorales**
 — Экто- и эндостромы диатрипоидного и вальсоидного типов образуются на ветвях древесных и кустарниковых растений. После разрушения и отпадения эктостромы получает развитие эндострома с перитециями. Верхний слой эндостромы со временем превращается в жесткую темную корку, окружающую отверстия перитециев **Diatrypales**
18. Локулы (камеры) содержат одну сумку; аскоспоры различной величины. Аскомы типа мириотетий светлоокрашенные, красно-бурые или бурые, подушковидные или неправильной формы, развиваются на экзо- и эндостромах, плотных и твердых по консистенции. Сапротрофы, паразиты растений и насекомых, гиперпаразиты на грибах. На поверхности листьев в местах поражения появляются серые пятна, окруженные пурпурной каймой, либо окрашенные бородавки **Myriangiales**
 — В локулах находится несколько сумок; локулы расположены вблизи базального слоя 19
19. Аскострома распростертая, плоская. Клейстотециоидные аскомы типа псевдотетий шаровидные или подушковидные, с лизигенной порой, иногда с сосочковидным устьищем или без них, нередко со щетинками (придатками). Мицелий темный. Споры септированные, иногда муральные, темно-бурые. Паразиты на листьях древесных растений **Capnodiales**
 — Аскострома не плоская 20
20. Аскострома лодковидной, стручковидной формы, растрескивается продольной щелью. Аскомы темные до черных, типа гистеротетий, клейстотетий, псевдотетий, последние — мелкие с небольшим сосочковидным устьищем и порой, иногда с черными или темно-бурыми мицелиальными щетинками (придатками). Сапротрофы, паразиты, микобионты лишайников **Pleosporales**
 — Строма иной формы 21
21. Стромы корочковидные или пельтоидные (т. е. дисковидные мицелиальные образования с центральной ножкой). Аскомы типа псевдотетий либо погружены в ткань питающего растения или в строму, либо поверхностные, мелкие, черные. Поры лизигенные. Споры от светлых до темно-бурых, от одноклеточных до муральных. Покоящиеся структуры — псевдотетии. Сапротрофы и паразиты растений. **Dothideales**
 — Другие признаки. Виды тропического, субтропического и реже умеренного климата 22
22. Аскомы типа тириотетий, подушковидные либо в виде щитка с радиальной структурой, нередко объемные стромой. Мицелий темно-бурый. Споры одноклеточные либо с двумя-тремя перегородками, окрашенные либо нет. Паразиты растений. **Asteriales**

— Аскомы типа псевдотеций, развивающиеся в тканях растения-хозяина либо поверхностные, располагаются одиночно или группами, иногда объединены в строму, шаровидные, подушковидные, с порусом и щетинками (придатками), черные или светлоокрашенные. Мицелий светлый. Споры светлые или бурые, с одной или многими перегородками, муральные **Chaetothiales**

23. Аскомы подземные. Гимениальный слой из сумок и парафиз находится внутри почти замкнутого плодового тела. Сумки без апикального аппарата. Перидий гладкий, бородавчатый, покрыт мицелиальными тяжами **Tuberales**

— Аскомы надземные типа апотеций, несущие гимениальный слой на внешней стороне шляпки. Сумки с апикальным аппаратом для активного отбрасывания спор. Плодовые тела чечевицевидные, чашевидные, блюдцевидные, головчатые, шляпковидные, сидячие или на ножках 24

24. Апикальный аппарат сумок оперкулятный, открывается крышечкой. Сумки с хорошо выраженной ножкой от широкобулавовидных до цилиндрических. Парафизы всегда присутствуют. Споры всегда без септ **Pezizales**

— Апикальный аппарат иноперкулятный 25

25. Споры септированы либо нет, иногда нитевидные, игловидные. Аскомы от чечевицевидных до шляпковидных на ножке. Внешняя поверхность (экзоэксципул) различается по строению псевдоткани, часто несет волоски (придатки). В цикле развития может присутствовать стадия склероция **Helotiales**

— Другие признаки 26

26. Макромицеты, паразиты и ксилотрофы. Апотеции формируются на шаровидных стромах, прорывающихся через кору древесных растений. **Cyttariales**

— Микромицеты, паразиты на хвойных. Апотеции формируются в тканях растения-хозяина, преимущественно под эпидермисом. Ко времени созревания спор гимениальный слой оказывается открытым. Сумки вначале развиваются как битуникатные, затем оболочка сумок становится унитуникатной **Phacidiales**

Грибы подкласса тафриновые (*Taphrinomycetidae*) в большинстве руководств отнесены к эндомицетам, как не имеющие плодовых тел в цикле развития. Однако они резко отличаются не только от эндомицетов, но и от других сумчатых грибов. Эта группа, возможно, в филогенетическом отношении является связующим звеном между базидиальными и сумчатыми грибами. В цикле развития их присутствуют длительные дикариотическая и диплоидная стадии существования вегетативного мицелия, что характерно не для сумчатых грибов, а для базидиальных. На сравнительно мощно развитом мицелии, между клетками эпидермиса и кутикулой растения-хозяина образуются сумки. Ко времени созревания спор эпидермис и кутикула под действием гиф прорываются, освобождая сумки, расположенные довольно плотным слоем на вегетативных гифах, в результате чего сумки оказываются на поверхности листовой пластинки. Расположение сумок столь ску-

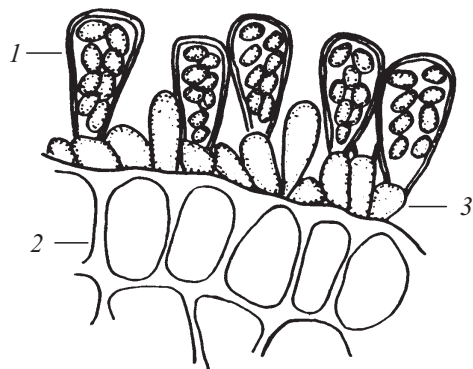


Рис. 43. Расположение сумок видов тафриновых грибов на ткани растения-хозяина [91]:

1 — сумки; 2 — клетки растения-хозяина;
3 — подстилающие сумки клетки-ножки

ченное, что напоминает гимениальный слой. Сумки цилиндрической или булавовидной формы расположены на базальных клетках. В сумках формируется восемь аскоспор. Освобождение спор активное (рис. 43). Грибы вызывают деформацию тканей растений.

Ниже приведена система сумчатых грибов, отличающаяся от уже рассмотренных. Она включает 12 порядков, для выделения которых используются те же характерные особенности строения аском, что и в других системах.

Ключ для определения порядков Ascomycotina [68]

1. Сумки битуникатные	2
— Сумки унитуникатные	4
2. Аскокарпы клейстотециоидные, на белом мицелии, покрывающем живые листья и стебли растений; парафизоидная ткань отсутствует	Erysiphales
— Признаки иные	3
3. Аскокарпы апотециоидные, сумки в гимениальном слое, с парафизоидами, образующими эпителий	Lecanidiales
— Аскокарпы перитециоидные, парафизоиды имеются или отсутствуют	Dothideales
4. Аскокарпы апотециоидные	5
— Аскокарпы перитециоидные	7
5. Сумки оперкулятные	Pezizales
— Сумки иноперкулятные	6
6. Апотеции типично дисковидные	Helotiales
— Апотеции удлинённые, почти закрытые, открываются продольной щелью	Rhytismatales
7. Парафизы имеются	8
— Парафизы отсутствуют	9
8. Перитеции с удлинёнными шейками, обычно погружены в хорошо развитые стромы вальсоидного или диатрипоидного типа; сумки в пучке; аскоспоры аллантоидные	Diatrypales
— Перитеции одиночные или погружены в стромы различного строения; сумки в гимении; аскостромы различного строения	Sphaeriales
9. Сумки в гимении, с рано ослизняющимися ножками, свободно располагающиеся в перитеции	Diaporthales
— Сумки в пучке	10
10. Перитеции одиночные, более или менее поверхностные; аскоспоры обычно одноклеточные, часто окрашенные и окруженные слизистым чехлом. Преимущественно сапротрофы на почве и на помёте животных	Sordariales
— Признаки иные	11
11. Перитеции чаще всего погружены в хорошо развитые яркоокрашенные стромы различного строения; сумки с толстым апикальным колпачком; аскоспоры обычно нитевидные. Преимущественно паразиты насекомых, иногда грибов или сосудистых растений	Clavicipitales
— Перитеции одиночные, на субиккулюме либо в стромах различной формы и окраски; сумки с апикальным кольцом; аскоспоры различного строения. Обитают преимущественно на сосудистых растениях, иногда на грибах	Hypocreales, Polystigmatales

6.3. АСКОМЫ ТИПА КЛЕЙСТОТЕЦИЙ

Клейстотеции — округлые, полностью замкнутые плодовые тела, содержащие сумки, но никогда парафизы. Парафизы — характерный признак гимениального слоя высоко-развитых сумчатых грибов.

Прообразом клейстотеция сумчатых грибов следует считать спороцисту аскоферовых грибов (*Ascospaeriales*), вызывающих микозы пчел и их гибель. Образуется спороциста после полового процесса из аскогона — самой большой клетки таллома. При этом трихогина аскогонов копулирует с гифами (дейтерогамия, см. табл. 2). После плазмогамии внутри нее к аскогону растет голый, лишенный стенки дикариотический протопласт, который ветвится внутри аскогона, образуя сумки [63]. Оболочка сумок ко времени созревания спор ослизняется (рис. 44), комочки аскоспор после разрыва оболочки аскогона (спороцисты) оказываются освобожденными и легко прилипают к телу здоровых пчел.

Возврат к единой неклеточной оболочке (спороцисте) характерен и для другой группы грибов этого порядка (*Monascaceae*). Вначале у них образуются типичные клейстотеции с хорошо выраженным тонким перидием клеточного строения, у ряда видов перидий может состоять из рыхло переплетающихся гиф. Однако независимо от этого ко времени созревания спор и разрушения стенок сумок масса аскоспор оказывается одетой тонкой единой оболочкой. На этом эволюционное развитие талломов аскоферовых грибов остановилось, линия оказалась тупиковой. Об этом свидетельствуют узкая субстратная специализация и малочисленность видов, хотя урон от их жизнедеятельности значителен, особенно в пчеловодстве [63].

Другой путь формирования клейстотециев связан с образованием воздушного мицелия и увеличением за счет этого таллома. Формирование сумок шло под защитой этого мицелия, среди мицелия. Одновременно происходила концентрация сумок на аскогенных гифах, пучками или веточками в определенных местах мицелия, рыхло переплетенные гифы которого послужили примитивной оболочкой сумок, или протоперидием. Образовалось примитивное плодовое тело — *плектотеций*. Однако даже на этом уровне морфологическая структура перидия была усложнена. Стенки гиф, слагающие перидий, образовали выросты — придатки, наподобие тому, как это происходило с отрогами у зигомицетов (см. рис. 37). Придатки со временем приобрели утолщенные стенки, стали многоклеточными, когтисто разветвленными и окрашенными (рис. 45). Все это способствовало большей аккумуляции солнечной энергии и скорейшему созреванию спор в сумках. Кроме того, клубочек переплетенных гиф перидия, внутри которого находятся сумки с аскоспорами, может быть каким-либо способом

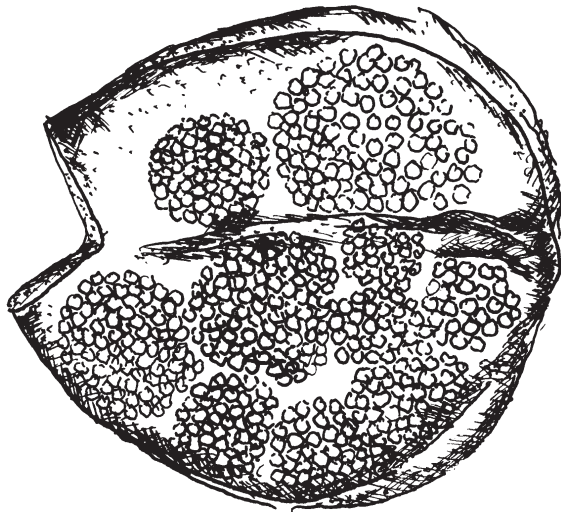


Рис. 44. Спороциста аскоферовых грибов (*Ascosphaera apis*) с комочками спор после разрушения стенок сумок [91]

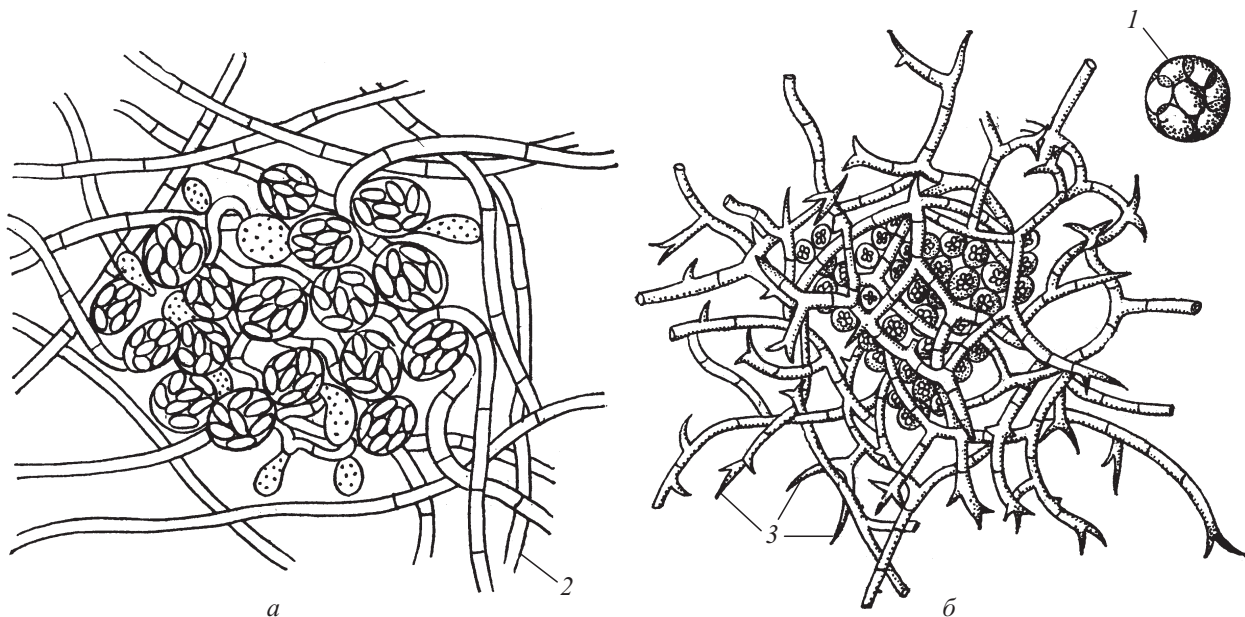


Рис. 45. Плектотеции (примитивные клейстотеции) [63]:
 а — зуроциевых (*Byssochlamys nivea*); б — онигеновых (*Gymnoascus reessii*);
 1 — сумки со спорами; 2 — вегетативные гифы; 3 — придатки

перенесен в другие места, на другой субстрат, например, зацепившись крючковатыми придатками за насекомое или животное.

Одновременно с аскогоном формируется плотная оболочка клейстотеция. Прилегающие к нему гифы усиленно делятся, или во всех направлениях делится одна гифальная вздутая клетка. Из части вновь образовавшихся клеток организуется центр развития плодового тела, его центральная паренхима — ложе, на котором или среди которого развиваются после полового процесса дикариотический мицелий и сумки. Другая, периферическая, часть формирует плотный защитный слой клеток, или перидий. У более примитивных видов он однослойный и вначале неокрашенный. Сумки в таких клейстотециях расположены в беспорядке среди стерильных гиф, затем стенки сумок разрушаются и споры оказываются внутри клейстотеция.

Далее получил развитие перидий как защитная структура. Стенки его клеток становятся толстыми и окрашенными. Вся структура превращается в жесткую склероциеподобную конструкцию с утолщенными стенками, защищающими длительное время споры внутри себя. Этот тип плодового тела характерен для грибов группы порядков плектомицеты, в частности для зуроциевых (рис. 46). Примитивные клейстотеции поло-

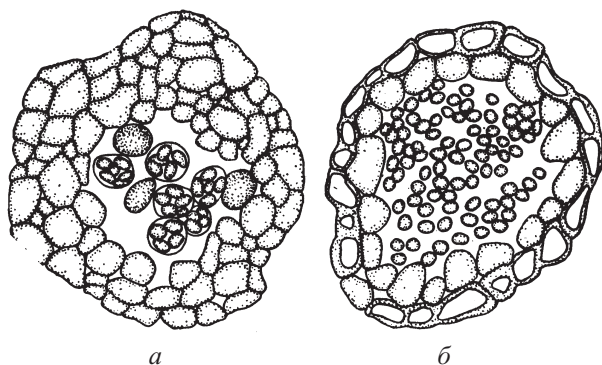


Рис. 46. Клейстотеции *Eurotium* sp. с целыми сумками (а) и после разрушения стенок сумок (б). Аскоспоры находятся свободно в полости клейстотеция [91]

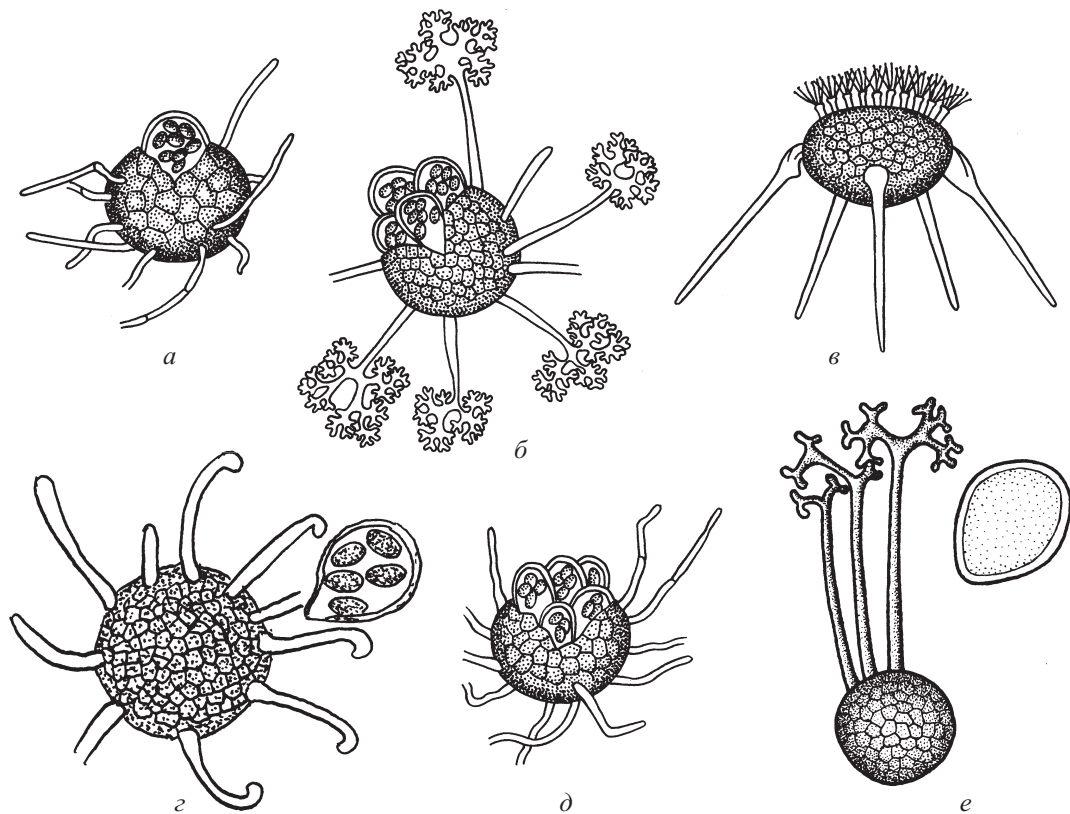


Рис. 47. Клейстотеции мучнисторосяных грибов [19]:

a — сферотека (*Sphaerotheca*); *б* — микросфера (*Microsphaera*); *в* — филлактиния (*Phyllactinia*);
г — унцинуля (*Uncinula*); *д* — эризифа (*Erysiphe*); *е* — подосфера (*Podosphaera*)

жили начало следующим двум формальным, филогенетически не связанным между собой линиям развития плодовых тел.

Первая линия эволюции клейстотециев связана с продолжением их развития на рыхлом воздушном мицелии. Одновременно с формированием перидия на определенных его клетках образовались придатки, которые приподняли и отделили клейстотеций от субстрата и воздушного мицелия. Своего совершенства клейстотеции достигли у мучнисторосяных грибов (*Erysiphaceae*). Это семейство в большинстве руководств отнесено к группе порядков пиреномицеты подкласса зуаскомицетида. Однако эту группу составляют виды с унитуникатной сумкой, а эризифовые грибы имеют битуникатную сумку, поэтому логичнее было бы включать их в подкласс локулоаскомицетида. В развитии клейстотециев эризифовых грибов отмечается несколько прогрессивных изменений. Размеры клейстотеция значительно увеличались и достигли у некоторых родов 300 мкм. В связи с этим возросло количество клеток, слагающих перидий, усложнилось строение придатков. По расположению на клейстотециях выделяют верхушечные, экваториальные и базальные (в основании аскомы) придатки. Благодаря им клейстотеции ко времени созревания спор цепляются друг за друга, образуя комочки, и так разносятся ветром на новые субстраты. По другому принципу шло формирование сумок внутри полости клейстотеция. У эризифовых пока еще

отсутствуют стерильные клетки между сумками (парафизы), но образуется центральная паренхима, и сумки могут располагаться на ней пучками. Заметно меняется форма сумок — от овальных до широкобулавовидных с ясно выраженной ножкой, хотя ни прогимениального, ни гимениального слоя внутри клейстотеция еще нет. По существу такие клейстотеции представляют собой простейшую локулу, или камеру, внутри которой формируются сумки (рис. 47). Плодовые тела эризифовых грибов вобрали в себя признаки клейстотециев плектомицетных грибов, а именно строение перидия. Дальнейшее развитие аскомы типа клейстотеций получили с образованием лизигенной поры и, благодаря этому, переходом клейстотеция в перитеций — открытое плодовое тело сумчатых грибов.

Ключ для определения подсемейств и родов Erysiphales (Из [19] с изменениями)

1. Мицелий эктофитный, очень редко частично эндофитный. Конидиеносцы развиваются из поверхностного мицелия. Клейстотеции шаровидные или вдавленные снизу, редко сверху, разного диаметра. Придатки мицелиальные или обособленные от мицелия. Сумка одна или их много. Аскоспор по 2–8 . . . **Erysiphoideae** — 2
 - Мицелий частично эндофитный, быстро исчезающий. Конидиеносцы развиваются из эндомицелия. Клейстотеции шаровидные, не вдавленные, чаще крупные. Придатки обособленные от мицелия, двух типов. Сумок много. Аскоспор чаще по 2 **Phyllactinioideae, Phyllactinia**
2. Клейстотеции всегда с одной сумкой. 3
 - Клейстотеции с двумя или многими сумками 4
3. Придатки простые или на концах слаборазветвленные, гибкие, извилистые, расположенные в нижней части клейстотеция, мало отличимые от грибницы и переплетающиеся с ней **Sphaerotheca**
 - Придатки прямые, жесткие, расположены экваториально или на вершине клейстотециев, хорошо отличимые от грибницы, более или менее дихотомически разветвленные на концах. **Podosphaera**
4. Придатки одного типа 5
 - Придатки двух типов: первые — на вершине клейстотециев, нежные, слабо заметные, вторые — экваториальные, в основном спирально извитые, на концах дихотомически разветвленные **Medusosphaera**
5. Придатки простые или на концах слаборазветвленные, извилистые, расположены в нижней части клейстотециев, малоотличимые от грибницы и переплетающиеся с ней **Erysiphe**
 - Придатки прямые, жесткие, расположенные экваториально, по всей поверхности клейстотециев или пучком на вершине, хорошо отличимые от грибницы 6
6. Придатки на концах более или менее дихотомически разветвленные, часто повторно, с конечными ветвями, прямыми или дугообразно изогнутыми **Microsphaera**
 - Придатки простые, реже вильчато разветвленные, на концах крючкообразно согнутые или спирально закрученные **Uncinula**

Вторая линия эволюции клейстотециев, пожалуй, более важная в прогрессе морфологических структур всех систематических групп. Она также берет начало от плектомицетов — грибов с прототуникатной сумкой. Воздушный мицелий вокруг пучка или цепочек сумок получил дальнейшее развитие в плотный клубок, более массивный, чем простой перидий. Возникла *stroma* — плотное гифальное образование. Для плектомицетных грибов характерными оказались еще и склероциеподобные стромы. *Склероций* — плотное гифальное образование, имеющее перидий. Обычно склероции служат грибам в качестве

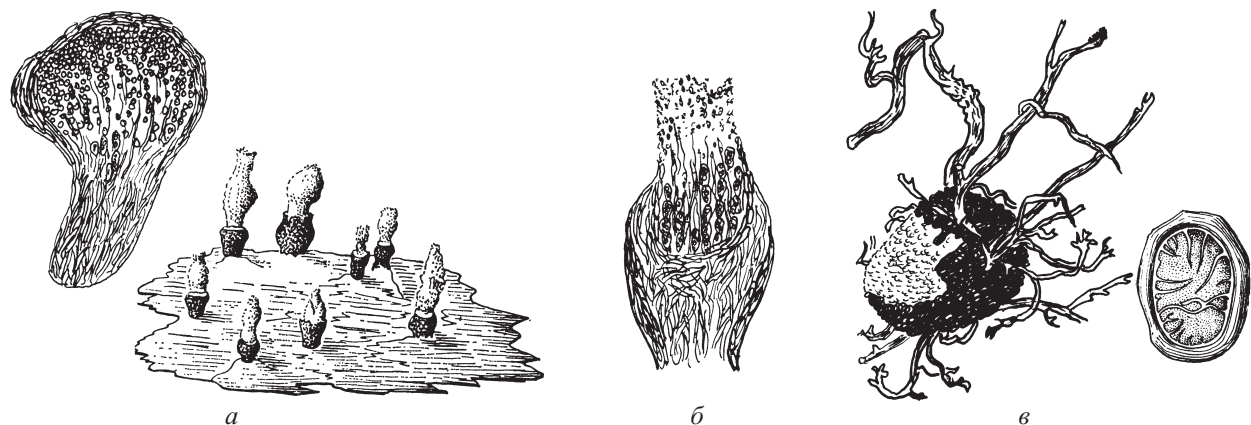


Рис. 48. Клейстотеции некоторых видов грибов группы порядков плектомицеты [63]:
 а — онигена лошадиная (*Onygena equina*); б — трихокома странная (*Trichocoma paradoxa*);
 в — трюфель олений (*Elaphomyces*)

покоящихся структур для перенесения неблагоприятных условий среды. Они всегда прорастают стромой. Склероциеподобные стромы плектомицетных грибов — очень мелкие структуры, хотя могут включать в себя до восьми клейстотециев. Собственная оболочка клейстотециев быстро разрушается, и строма выглядит как один клейстотеций с толстой оболочкой (до 200 мкм). Такие аскомы характерны для зуроциевых грибов.

Формирование собственной стенки плодовых тел внутри стромы необязательно. В этом случае уплотненные поверхностные гифы стромы служат защитой сумкам. Естественно, талломы таких грибов мелкие. Клейстотеции обычно располагаются в верхней части стромы. Сама строма иногда приподнимается на стромоподобной ножке над субстратом, например, как у онигены лошадиной — *Onygena equina*, порядок Onygenales (рис. 48). Ее клейстотеции — довольно крупные образования до 5 мм в диаметре, имеют хорошо развитый гигроскопический *капиллиций* — толстостенные клетки без плазменного содержимого.

Капиллиций встречается также в клейстотециях у видов другого порядка плектомицетных грибов — зуроциевых, например у трихокомы странной (*Trichocoma paradoxa*). Плодовые тела у этого вида характеризуются неограниченным ростом, что связано с особенностями формирования сумок цепочками из аскогенных гиф (см. рис. 48). Споры созревших сумок освобождаются после их разрушения. Одновременно разрушается верхняя часть клейстотеция, и споры освобождаются полностью. Место этих сумок и спор занимают более молодые нижние сумки. Для разрыхления споровой массы в таких клейстотециях служит капиллиций. Характерная особенность аском зуроциевых грибов на стромоподобных ножках — образование сумок по вертикали цепочкой. Такой способ не встречается больше ни у одной группы грибов.

Пожалуй, самое большое развитие получила строма у другого представителя онигеновых грибов — обитающего в тропиках вида рода дендросферы (*Dendrosphaera eberhardtii*), сапротрофа на древесине. Строма достигает в высоту 25 см и представляет собой длинную стерильную ножку с вершиной, разветвленной наподобие дерева. На каждой веточке образуется бокаловидный клейстотеций с хорошо выраженным перидием. Для всех ониге-

новых грибов характерно беспорядочное расположение сумок в плодовых телах. Но клейстотеций дендросферы поделен на камеры, подобно глебе гастеромицетов. Это облегчило распространение спор после разрушения перидия.

Особое место среди плектомицетов занимают виды рода элафомицес (*Elaphomycetales*). С точки зрения трофических отношений с другими организмами это наиболее продвинутая группа. Они являются симбиотрофами, в отличие от других представителей этой группы порядков — сапротрофов и паразитных грибов. Пока найдено всего 30 видов, наиболее распространенный — трюфель олений, названный так за внешнее сходство с трюфельными грибами. Обитает в почвах и образует микоризу со многими деревьями и кустарниками. Клейстотеции элафомицесов в зрелом состоянии достигают размеров 5 см, имеют многослойный перидий с гладкой или бугорчатой поверхностью, иногда покрываются коркой, состоящей из темных гиф. Шаровидные или грушевидные сумки в плодовом теле располагаются в беспорядке между вегетативными гифами в виде «жилок» (см. рис. 48). Прототуникатные сумки после созревания спор разрушаются, и споры заполняют клейстотеции. Грибы имеют острый запах, по которому животные их легко находят и поедают. Для человека грибы не съедобны. Многослойный перидий, наряду с капиллицием и глебой, — морфологические структуры, редкие для аском плектомицетов. Они характерны для базидиом гастероидных грибов класса базидиомицеты. У сумчатых грибов многослойный перидий встречается еще только у аском трюфельных грибов (группа порядков дискомицеты).

Рассматривая пути формирования морфологических структур, обеспечивающих первичную репродукцию (споры полового происхождения), не следует забывать и о бесполом размножении грибов и коэволюции этих способов. Для онигеновых грибов характерен талломный тип образования конидий, и реже встречается бластический. Для порядка эуроциевые свойствен бластический способ образования конидий. Последний более совершенен в эволюционном плане, так как более продуктивен. С этих позиций онигеновые грибы, несмотря на то что имеют высокоорганизованную строму и, по существу, сложные аскомы, в общем эволюционном плане стоят на более низкой ступеньке, нежели эуроциевые. В развитии эуроциевых грибов несовершенная стадия стала доминирующей. В организации сумчатого спороношения сложно устроенные онигеновые грибы своей плодущей стромой предвосхитили возникновение плодовых тел высших грибов. Приобретения репродуктивной фазы оказались значительнее таковых анаморфы.

6.4. АСКОМЫ ТИПА ПЕРИТЕЦИЙ

Перитеции — полузамкнутые плодовые тела, большей частью округлые или кувшиновидные, с узким отверстием на вершине, с перидием или, реже, без него (тогда перитеций обязательно располагается в строме). Самая главная часть перитеция — место образования сумок, которые находятся на доньшке, формируя у высокоразвитых грибов гимениальный слой. Этот слой состоит из сумок и стерильных клеток — парафиз (рис. 49). Грибы, имеющие подобную организацию гимениального слоя, называют аскогимениальными. Строение парафиз и их происхождение — важнейший систематический признак. Настоящие парафизы образуются из слоя клеток, лежащих под аскогимениальным слоем, сумки

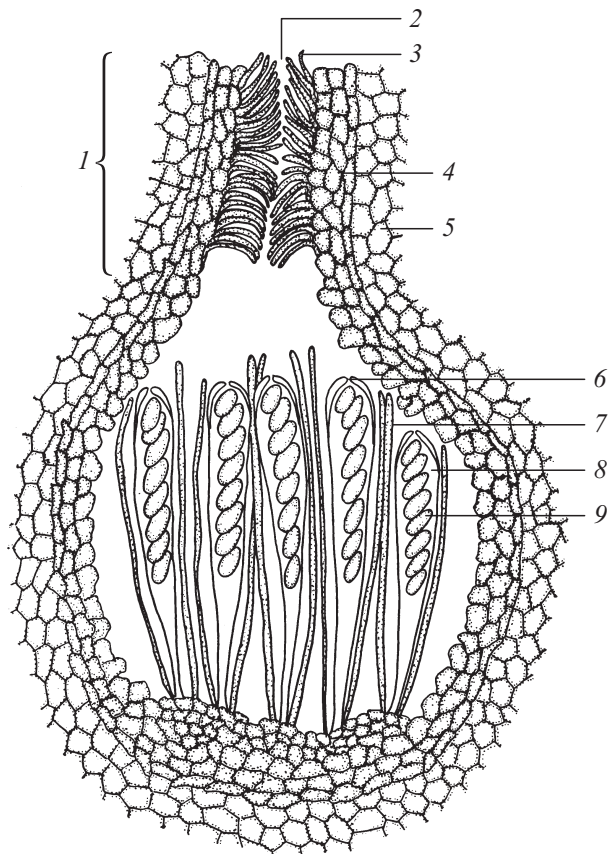


Рис. 49. Строение аскомы типа перитеций у видов группы порядков пиреномицеты [91]:

- 1 — горлышко; 2 — отверстие — устье, остиоля;
 3 — перифизы; 4 — стенка перитеция; 5 — строматическая ткань;
 6 — апикальный аппарат сумки; 7 — парафизы;
 8 — сумка; 9 — аскоспоры

врастают между ними. Парафизы могут быть по своему строению простыми или ветвиться, иметь различия в организации апикауса, быть амилоидной или декстриноидной природы. Парафизы другого типа — апикальные — растут в полости перитеция от верхней части к основанию. Сумки в этом случае вырастают между парафизами снизу.

Форма перитециев может быть самой разнообразной: шаровидной, приплюснуто-шаровидной, эллипсоидной, грушевидной, бутыльчатой. Стенка перитеция, или перидий, может быть тонкой, мягкой, прозрачной и состоять из одного-двух слоев клеток либо быть многослойной, толстой, а по консистенции — твердой, углистой, жесткой. Перитеции бывают яркоокрашенными, или

почти светлыми, или темно-бурыми (до черных). Поверхность их различная: гладкая, бугорчатая, покрытая волосками либо щетинками. Вершина перитеция часто имеет цилиндрический выводной канал, заканчивающийся отверстием — *остиолей*. Иногда отверстием служит пора, или порус, тогда стенки перитеция на этом месте уплотняются и сосочковидно или клиновидно вытягиваются. Канал для выхода сумок и спор внутри покрыт нежными волосковидными выростами гиф — *перифизами*, направленными к выходу из остиоли.

По концепции Латтрелла, систематика грибов, имеющих плодовые тела типа перитеций, основана на «трех китах» — трех признаках аскомы. Это природа стенки перитеция — строматическая или настоящая, строение сумки и развитие центра карпофора (карпоцентра) [24]. Карпоцентр определяет наличие или отсутствие парафиз и расположение сумок на доньшке перитеция. По этому признаку среди пиреномицетов выделено к настоящему времени пять типов развития аском, которые соответствуют пяти основным порядкам: диапортовые (*Diaporthales*), ксилляриевые (*Xylariales*), гипокрейные (*Hypocreales*), диатриповые (*Diatrypales*), сордариевые (*Sordariales*).

У диапортовых и ксилляриевых сумки развиваются гимениальным слоем вдоль стенки перитеция. У гипокрейнных, диатриповых, сордариевых формирование сумок связано с развитием центральной паренхимы. Они могут располагаться пучком в центре паренхимы или гимениальным слоем по краю. Безусловно, в систематике этих порядков учитываются

и другие признаки, такие как форма сумки, выраженность ее ножки, способность последней к ослизнению, наличие парафиз и развитие апикального аппарата. Он полностью отсутствует у порядка гипокрейные. Амилоидные структуры в апикальных аппаратах сумок встречаются у ксилариевых и диатриповых, хитиноидные — у сордариевых, диапортовых, гипокрейных.

Главная функция любого типа плодовых тел — обеспечить воспроизводство и распространение первичных либо вторичных репродуктивных структур — спор. У грибов с плодовыми телами типа перитеций известны три пути освобождения спор [63]. Первый характерен для видов, входящих в группу порядков плектомицеты, например для микроасковых (рис. 50), и в группу порядков пиреномицеты — хетомиевых грибов, включаемых обычно в порядок сордариевые. Они имеют прототуникатные сумки, освобождение спор из которых происходит после их разрушения, или лизиса. В перитеции образуется слизь, и аскоспоры вместе со слизью выходят жгутом из остиоли. У хетомиевых грибов слизь со спорами в виде комочков задерживается на верхушке перитеция специальными апикальными, или верхушечными, придатками. Потом слизь подсыхает, и споры разносятся ветром. Перитеции хетомиевых грибов по строению напоминают клейстотеции мучнисторосяных грибов. Кроме верхушечных придатков — важнейшего диагностического признака, у них имеются латеральные и базальные придатки (рис. 51). Они обычно прямые, толстые и окрашенные. Хетомиевые — очень живучие грибы, обитают на всевозможных субстратах, среди них много видов-космополитов.

Второй путь освобождения спор из перитеция встречается у видов порядка диапортовые (группа порядков пиреномицеты). Ножки сумок или почти вся сумка ослизняются после созревания спор. Такие сумки вместе со слизью свободно находятся в полости перитеция. Выход спор осуществляется вместе с сумками или их остатками: попадая в горлышко перитеция, они выталкиваются вместе со слизью к выходу.

При упорядоченном расположении сумок в основании перитеция может реализоваться третий путь освобождения спор. Сумки поочередно, по мере созревания спор, удлиняются за счет растяжения стенок, достигают остиоли и, выходя за ее пределы, выбрасывают споры. После этого стенки сумки спадают, она опускается в полость перитеция, а ее место занимает новая (рис. 52). Из самой сумки споры также могут выходить не все сразу, а поочередно, как это происходит у видов рода кордицепс (*Cordyceps*) порядка спорыньевые, имеющих сколекоспоры (см. рис. 15) и поровый апикальный аппарат. Такая длинная спора

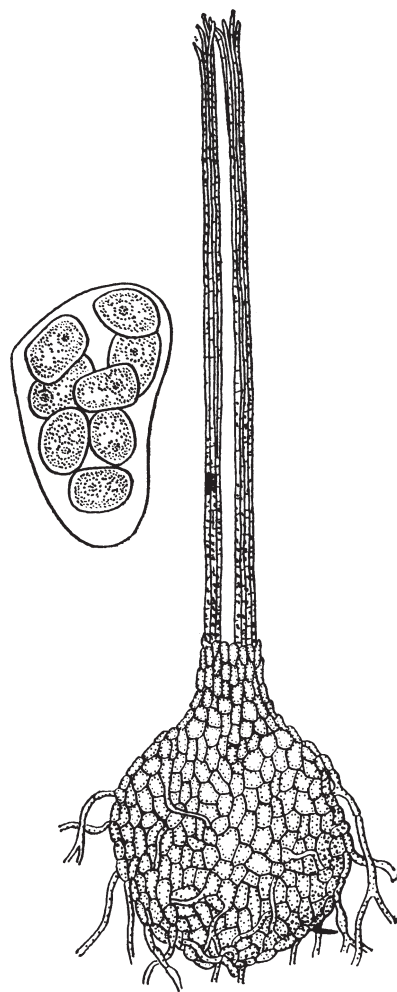


Рис. 50. Перитеций и сумка цератоцистиса бахромчатого (*Ceratocystis fibriata*, порядок Microascales) [63]

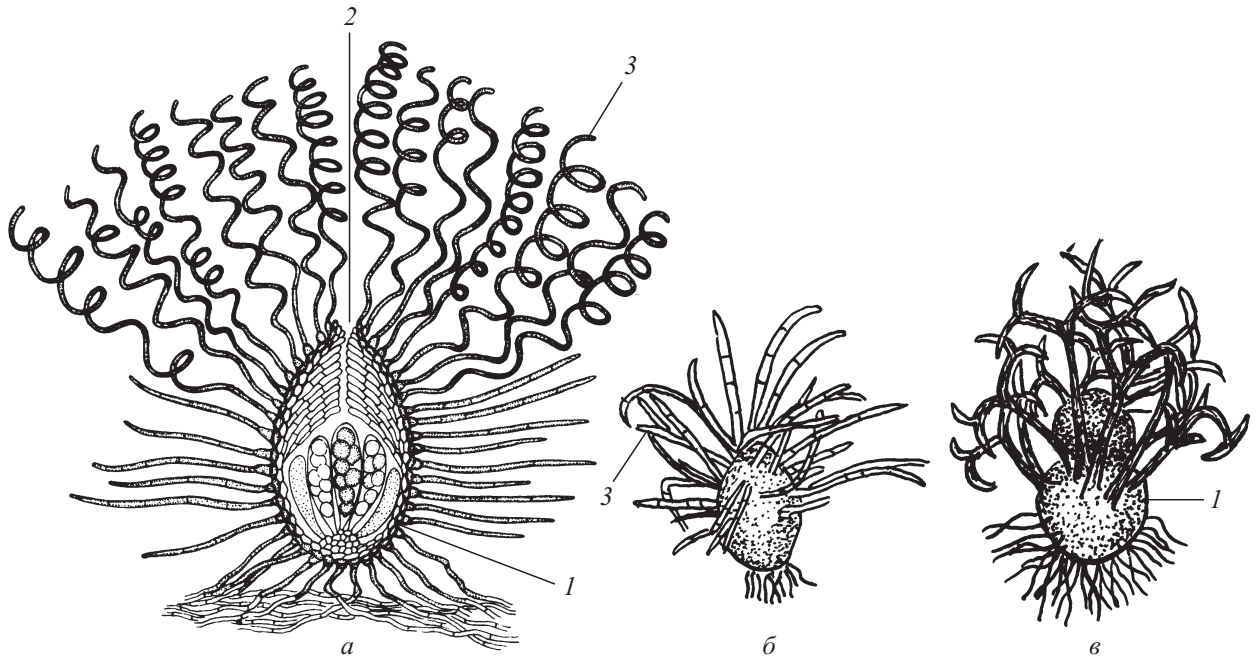


Рис. 51. Строение перитерциев хетомиевых грибов [65, 80]:

a — *Chaetomium uniporum*; *б* — *Ch. aureum*; *в* — *Ch. indicum*; 1 — стенка (перидий);
2 — выводное отверстие (устьице); 3 — волоски (придатки): апикальные, латеральные, базальные

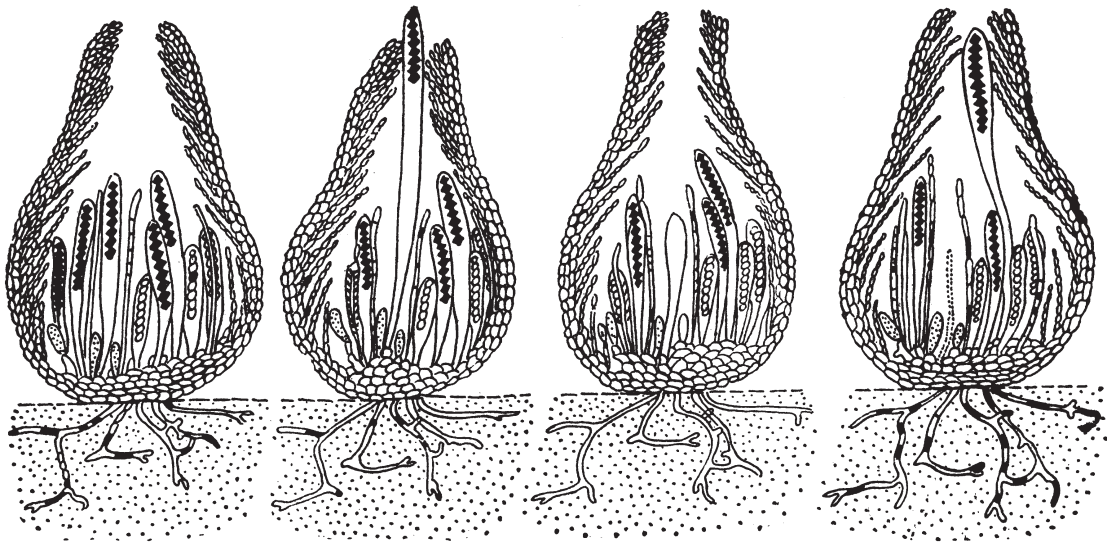


Рис. 52. Выбрасывание аскоспор из перитерциума сордарии [63]

упирается в пору и выстреливает под действием тургорного давления, возникшего в сумке (см. рис. 21).

Ниже приводятся ключи для определения порядков пиреномицетов.

Ключ для определения порядков группы пиреномицеты [24]

1. Парафизы отсутствуют, или рано исчезают, или скудные 2
— Парафизы имеются 4
2. Сумки образуются последовательно **Coronophorales**
— Сумки образуются иначе 3
3. Сумки образуются в базальном пучке или гимениальным слоем по краю центральной паренхимы **Hypocreales**
— Сумки образуются гимениальным слоем вдоль перитециальной стенки **Diaporthales**
4. Апикальный аппарат хитиноидный 5
— Апикальный аппарат амилоидный 6
5. Сумки образуются в пучке или гимениальным слоем по краю центральной паренхимы **Sordariales**
— Сумки образуются гимениальным слоем вдоль перитециальной стенки **Ceratostomatales**
6. Сумки образуются в пучке или гимениальным слоем по краю центральной паренхимы **Diatrypales**
— Сумки образуются гимениальным слоем вдоль перитециальной стенки **Xylariales**

Ключ для определения порядков группы пиреномицеты [80]

1. Перитеции яркоокрашенные, фиолетовые, желтые, оранжевые, редко темно-бурые, одиночные или в строге **Hypocreales**
— Перитеции всегда темно-бурые или черные 2
2. Перитеции не имеют выводного отверстия, а открываются в результате растрескивания стенки на верхушке **Coronophorales**
— Перитеции имеют выводной канал и выводное отверстие 3
3. Сумки окружены парафизами 4
— Сумки без парафиз или они имеются в незрелых плодовых телах 5
4. Перитеции одиночные или в строге. Сумки цилиндрические, цилиндрически-булавовидные. Споры разнообразной формы, одноклеточные или с перегородками **Sphaeriales**
— Перитеции расположены в хорошо развитой строге, которая может быть подушковидной, булавовидной или разветвленной. Сумки цилиндрические. Споры всегда одноклеточные **Xylariales**
5. Перитеции в строге, с длинными выводными каналами, выступающими верхушками на строге или на субстрате, сумки цилиндрические или булавовидные, с ножкой, иногда с растворяющейся при созревании оболочкой **Diaporthales**
— Перитеции образуются в мясистой, часто высокодифференцированной строге. Сумки удлинненно-цилиндрические, отходящие от основания пучком **Clavicipitales**

Сопутствующие структуры аском. Важнейшее значение в развитии аском типа перитеций имеют сопутствующие структуры — субиккулом, строма, склероций. Усложнение их в процессе эволюции шло именно в такой последовательности и привело в конце концов к возникновению сложных аском — строматоидных плодовых тел со множеством перитециев.

Мицелий паразитных грибов часто развивается на поверхности тканей пораженного растения в виде войлочного, мучнистого или паутинистого налета. На таком мицелии образуются клейстотеции и перитеции. Гриб прикрепляется к субстрату с помощью при-

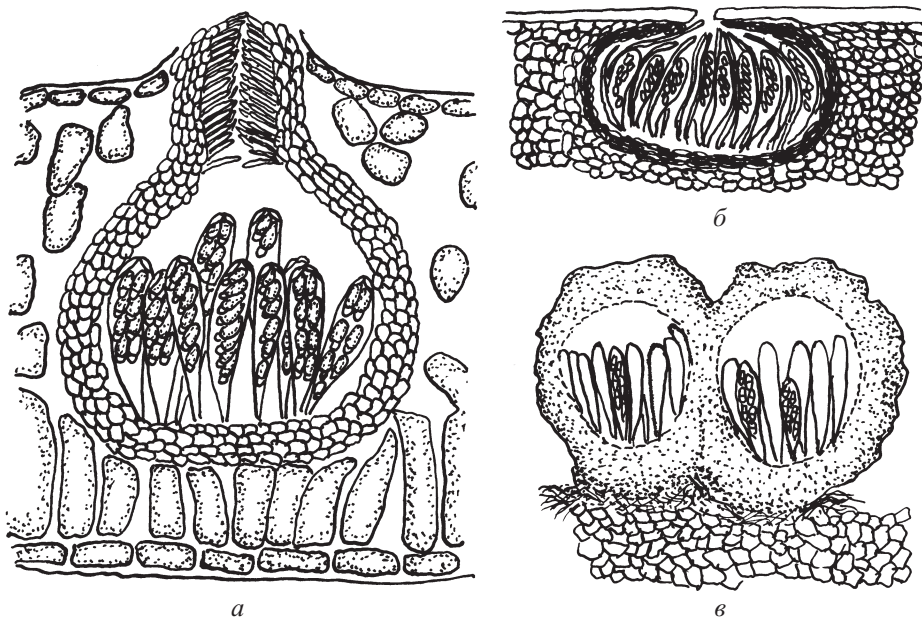


Рис. 53. Плодовые тела пиреномицетов, погруженные в ткани листа (а, б) и поверхностные в строме (в) [80, 91]:

а — гномония (*Gnomonia*, Diaporthales); б — гипонектрия (*Hyponectria*, Hypocreales);
в — бертия (*Bertia*, Coronophorales)

сосок, выступающих непосредственно из мицелия или из вздутий на гифах — апрессориев. От них, в свою очередь, отходят отростки — гаустории, внедряющиеся в клетки растения-хозяина или между клетками. Кроме того, мицелий грибов может развиваться полностью в тканях растения и быть эндофитным (эндотрофным), позднее может развиваться и поверхностный (эктофитный, или эктотрофный) мицелий.

Эти два типа мицелия и являются исходными структурами при образовании сложных и простых плодовых тел пиреномицетов. Разросшийся и уплотненный эктотрофный мицелий положил начало *субикулуму*. Встречающиеся в литературе характеристики этой структуры близки по смыслу: мицелиальное сплетение, мицелиальная подушечка, мицелиальная подслонка, войлочное мицелиальное сплетение, гифальный субикулум и т. д.

Эволюция субикулума пиреномицетов, по-видимому, шла по двум направлениям. Соответственно выделились две группы грибов.

1. Мицелиальные структуры типа субикулума слабо выражены. Для защиты плодовых тел используются непосредственно ткани растения. Перитеции частично, доньшком, углублены в ткань или погружены полностью (рис. 53). Развитие таких грибов часто происходит внутри тканей растения, и только ко времени созревания сумок и спор перитеции своими остиями пропарывают эпидермис и выходят наружу. Такие грибы обычно имеют микроскопические размеры и заметны только после отмирания поврежденных тканей растения. Листья растения становятся пятнистыми.

2. Субикулум хорошо развит за счет увеличения массы и уплотнения слагающих его гиф. У одних видов перитеции оказались полупогруженными в пышно разросшийся суби-

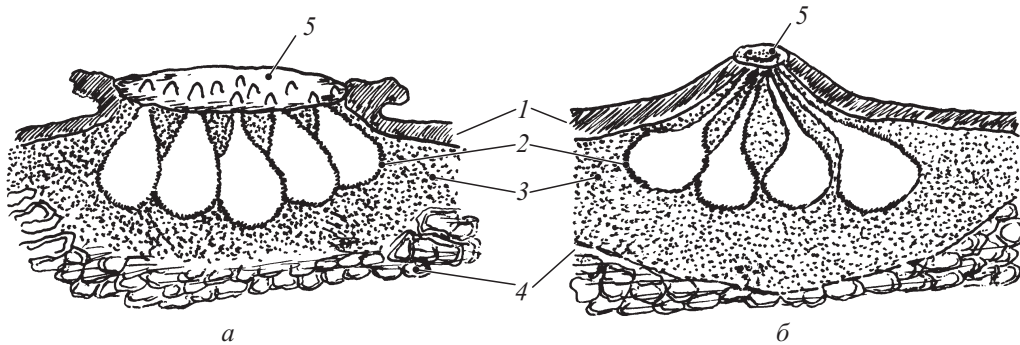


Рис. 54. Типы прорываемости эндостром пиреномицетов [80]:

а — диатрипоидная пустула с раздельными шейками (*Diatrype*, *Diatrypales*);
б — вальсоидная пустула со скученными шейками (*Valsa*, *Diaporthales*); 1 — эпидермис; 2 — перитеции;
 3 — строма; 4 — эктостроматический диск; 5 — ткань растения

кулюм, а у других — полностью погруженными в плотно сплетенный субикулум. Такой уплотненный субикулум стал еще одной морфологической структурой — *стромой*.

У пиреномицетов известны два типа стром: развивающиеся внутри субстрата и на поверхности субстрата. Эндостромы обычно невелики, так как их размеры ограничиваются какой-то определенной частью или тканью растения, и расположены внутри листовой пластинки либо под корой поврежденного дерева или кустарника. Нередко они включают в себя и части субстрата, в котором развиваются. В мякоти стром закладываются и развиваются плодовые тела типа перитеций. Ко времени созревания спор строма прорывается наружу, остии перитециев оказываются открытыми и споры имеют свободный выход. Расположение перитециев в стромах и характер выхода остии на поверхность стромы — важнейший систематический признак. Развитие стромы между корой и древесиной заканчивается, когда она прорывается наружу. Строма может прорываться на поверхность вальсоидными пустулами со скученными шейками, диатрипоидными пустулами с раздельными шейками и диатрипоидным сплошным конгломератом вследствие отпадения коры (рис. 54). Последний вариант возникает благодаря скученности стром.

Стромы пиреномицетов, развивающиеся на поверхности субстрата (экзостромы), образуют простые и сложные плодовые тела. У простых в одной стромах содержится одно плодовое тело. Строма сложных плодовых тел несет множество погруженных в нее перитециев (рис. 55). Несмотря на такие размеры и сложную конфигурацию стромы, плодовые тела обычно не дифференцированы на ткани. Это одно из отличий пиреномицетов, имеющих строматоидные плодовые тела, от сумчатых и базидиальных макромицетов, плодовые тела которых всегда имеют тканевое строение. Промежуточное положение занимают клавиципитальные грибы (порядок *Clavicipitales*): их стромы дифференцированы на ткани (рис. 56).

Кроме того, в цикле развития клавиципитальных грибов обязательно присутствует еще одна морфологическая структура — *склероций*. Он образуется из разросшихся вегетативных гиф для перенесения неблагоприятных условий среды. Разросшиеся гифы уплотняются, над уплотнением образуется покровная ткань — перидий, состоящий из толстостенных гиф. Склероций обязательно прорастает стромой после периода покоя, чаще всего весной. Обычно склероции клавиципитальных грибов включают в себя мумифицирован-

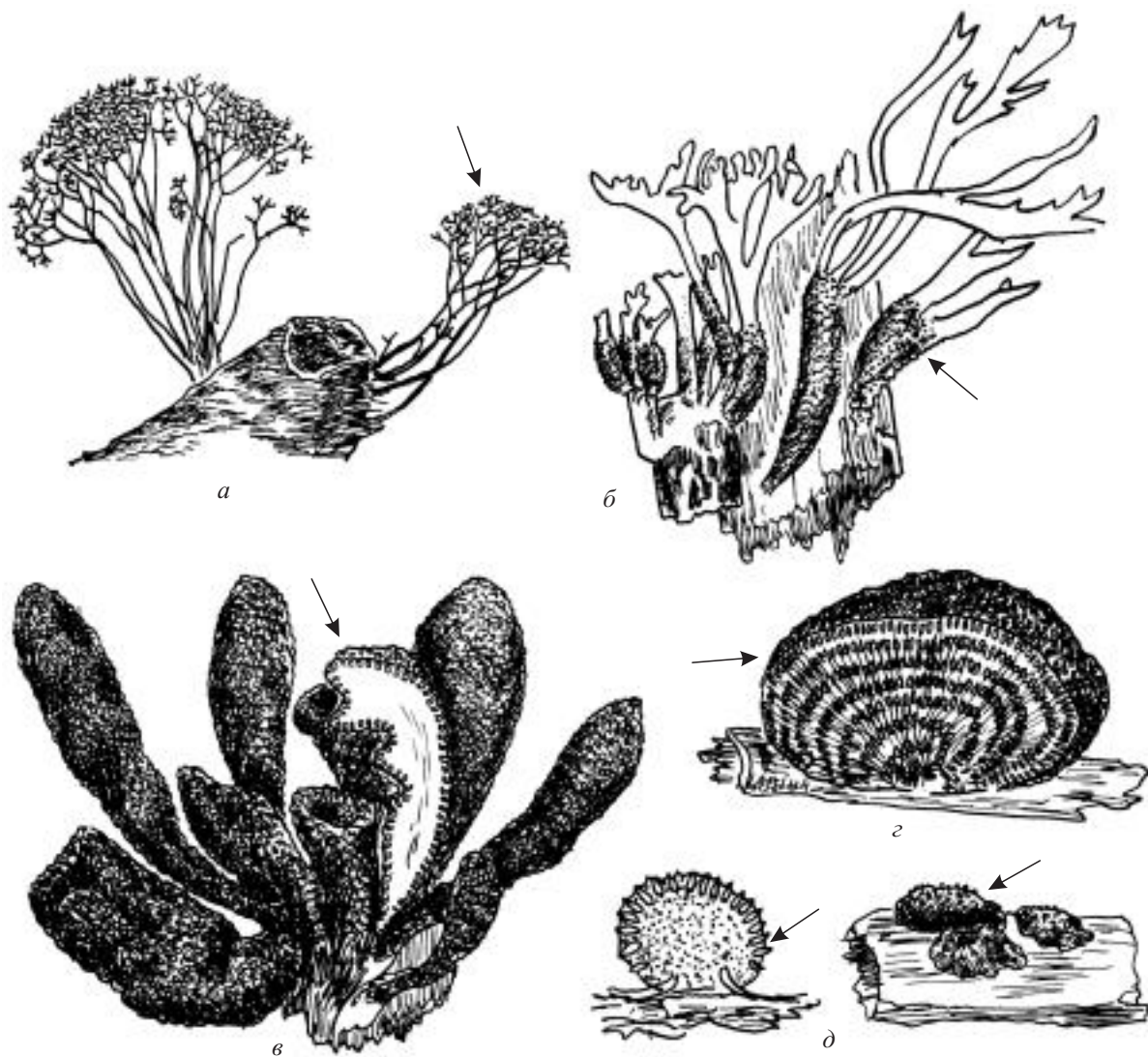


Рис. 55. Сложные плодовые тела некоторых видов грибов порядка ксилляриевые [63]:
 а — тамномицес (*Thamnomycetes*); б, в — ксиллярия (*Xylaria*); г — дальдиния (*Daldinia*);
 д — гипоксилон (*Hypoxylon*); стрелками показаны места расположения перитициев на стромах

ные части субстрата. В качестве его служат зерна злаков, тела насекомых и плодовые тела гипогейных (подземных) грибов (см. рис. 56).

Эволюция аском типа перитиций шла по нескольким направлениям.

1. Развитие перитициев от простых свободных с однослойным тонкостенным мяско-мясистым перидием к плодовым телам с многослойным перидием из толстостенных гиф, от неокрашенных клеточных стенок к окрашенным, темно-бурым. Параллельно с этим развивались перитиции с углистой жесткой многослойной стенкой перидия и стромы. В этом случае аскомы обычно микроскопические. Реже, например у ксилляриевых грибов, они достигли значительных размеров, а перитиции образуют несколько слоев — новый слой возникает над старым (см. рис. 55, г).

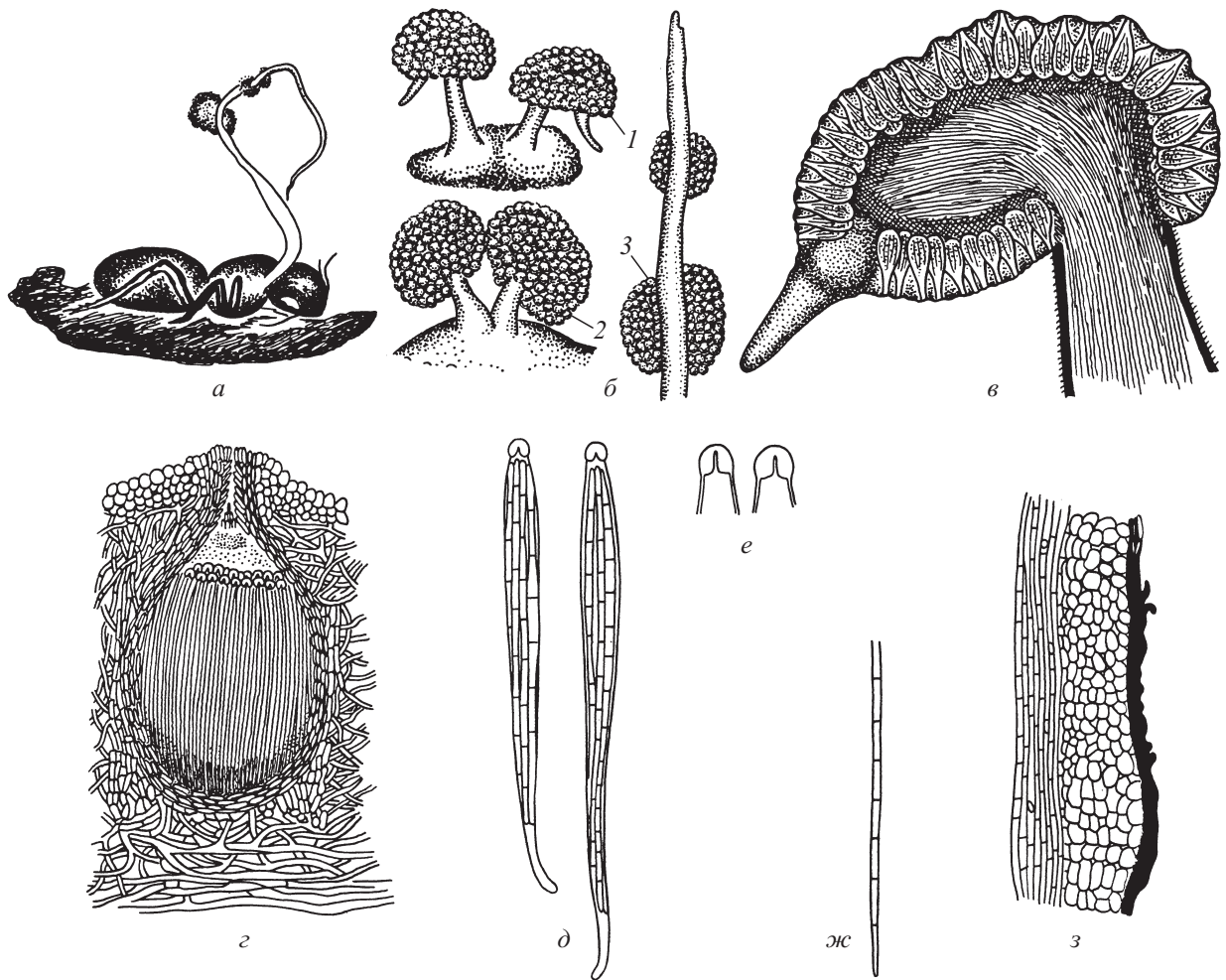


Рис. 56. Морфологические структуры клавиципитальных грибов (*Cordyceps unilateralis*) [52]:

a — внешний вид стром на муравье; *б* — различное размещение перитециев на строме (1 — промежуточное, 2 — терминальное, 3 — боковое); *в* — продольный срез через плодущую часть стромы; *г* — продольный срез через перитеций; *д* — аски; *е* — головки асок; *ж* — аскоспора; *з* — дифференцированная на ткани стромы

2. Развитие аскогенных гиф от простого пучка в клейстотециях мучнисторосяных грибов через слой сумок, расположенных на перитециальной ткани у большинства видов пиреномицетов, до гимениального слоя на центральной паренхиме в перитециях спорыньевых грибов.

3. Совершенствование способа освобождения спор от выхода из перитеция со слизью после разрушения сумок до упорядоченного освобождения индивидуальной сумки, поднимающейся над гимениальным слоем и над остиолей перитеция. Этот способ повторился у более высокоразвитых аскомицетов — у аскоболовых грибов (*Ascobolus purpuraceus*) из группы порядков дискомицеты. Одновременно совершенствовался апикальный аппарат сумок, ответственный за активное освобождение спор.

4. Развитие мицелиальных покоящихся структур от тканей перидия, способных защитить вегетативные и генеративные гифы, к формированию склероциеподобных стром, а затем и склероциев.

5. Совершенствование сопутствующих структур и появление строматоидных и склероциальных тканей с функциональной дифференциацией. Совершенная строма клавиципитальных грибов имеет стерильную ножку и плодущую головку с центральной стерильной и периферической плодущей частью, где закладываются карпоцентры и формируются перитеции.

Следующим шагом в совершенствовании сумчатых грибов стало создание аском типа апотечий — плодовых тел, дифференцированных на ткани и имеющих открытый гимениальный слой. Первые ткани грибов появились благодаря дифференциации стромы перитециальных грибов.

6.5. АСКОМЫ ЛОКУЛОАСКОМИЦЕТИД

В отличие от истинных пиреномицетов, имеющих унитарную сумку, у локулоаскомицетид (подкласс *Loculoascomycetidae*) сумки с двойной оболочкой (рис. 57). Они

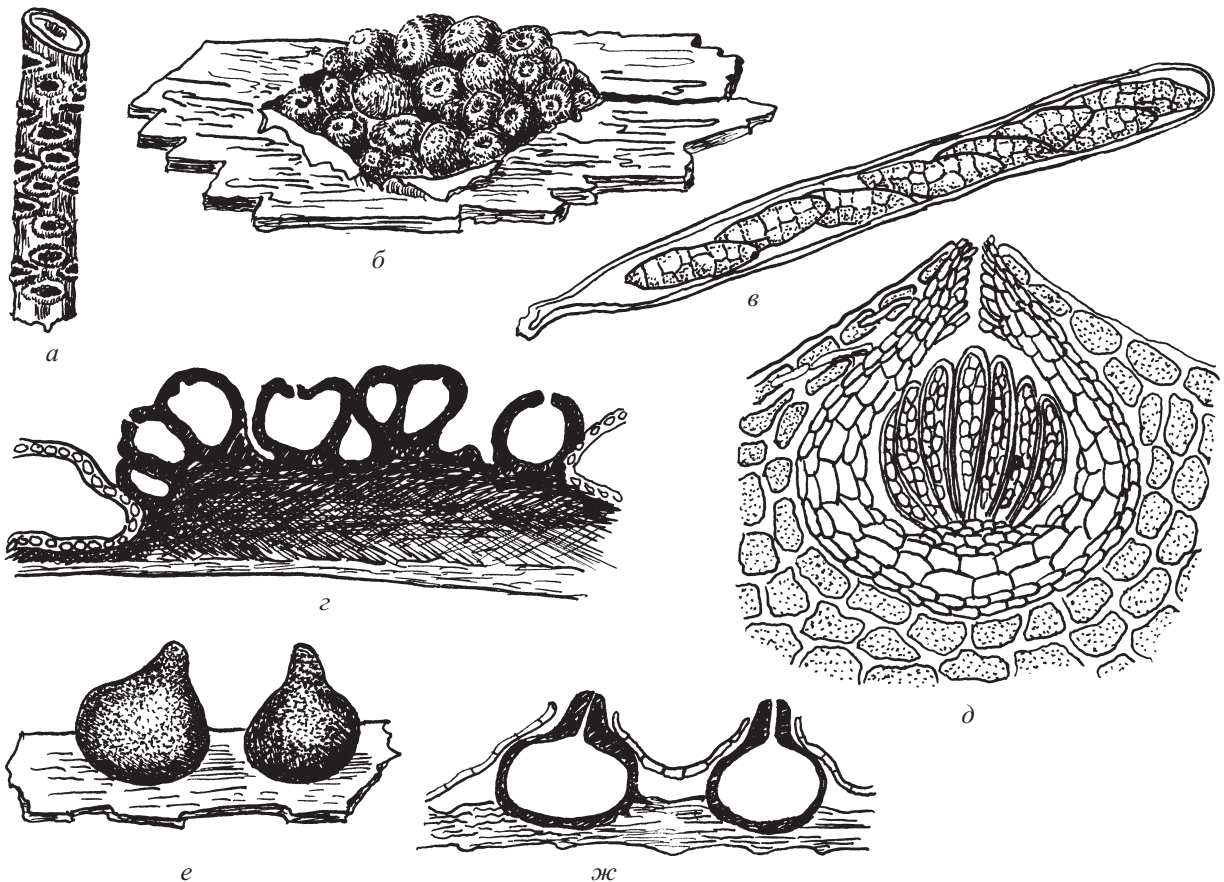


Рис. 57. Плодовые тела локулоаскомицетид [24, 63]:

a — ветвь питающего растения с плодовыми телами, *б* — плодовые тела, *в* — сумка со спорами, *г* — поперечный разрез стромы и плодовых тел кукубитарии караганы (*Cucubitararia caraganae*, Pleosporales); *д* — поперечный разрез плодового тела микосфереллы точковидной (*Mycosphaerella punctiformis*, Dothideales) с сумками и спорами; *е* — плодовые тела, *ж* — поперечный разрез плодовых тел оффиоболуса побегового (*Ophiobolus fruticum*, Pleosporales)

развиваются в локулах, возникающих вследствие разрушения отдельных участков компактной грибной ткани, остатки которой находятся между сумками. В зависимости от строения и места прикрепления гиф, разделяющих сумки, эти тканевые структуры называют интертециальной тканью, интераскальной псевдопаренхимой, парафизоидами, псевдопарафизами.

Разделение подкласса на порядки проводится преимущественно по строению плодовых тел: клейстотециевидные — порядок капнодиальные (Capnodiales), перитециоидные — плеоспоральные (Pleosporales) и дотидеальные (Dothideales), апотециоидные — гистеральные (Hysteriales), в виде щитка — гемисферовые (Hemisphaeriales). Не меньшее значение имеет тип развития, приводящего к вполне определенному расположению внутренних элементов аском. Так, у гемисферовых грибов сумки развиваются кольцом по краю щитка, оставляя свободным центр плодового тела, иногда занятый псевдопаренхимой, в противоположность, например, дотидеальным, где пучок сумок занимает центр плодового тела, или плеоспоральным грибам, у которых сумки развиваются преимущественно гимениальным слоем. Расположение сумок является более надежным классификационным признаком, чем наличие или отсутствие парафизоидной ткани, служащее обычно для разделения порядков плеоспоральные и дотидеальные [24].

Клейстотеци и представляют собой простейшую локулу, полость, в которой одиночно или пучком на центральной паренхиме развиваются мешковидные, овальные или широкобулавовидные битуникатные сумки. Этот тип плодовых тел характерен для видов порядка эризифовые (Erysiphales) [63]. По другим источникам [24], виды этого семейства, как имеющие битуникатные сумки, отнесены к локулоаскомицетидам, к порядку капнодиальные (Capnodiales). Среди них есть грибы с плодовыми телами, являющимися переходными формами от полностью закрытого клейстотеция к перитецию с лизигенной порой, открывающейся ко времени созревания спор в сумках. В некоторых руководствах плодовые тела этого типа отнесены к перитециоидным. Главным признаком при отнесении видов к порядку капнодиальных является беспорядочное расположение сумок и отсутствие псевдопарафиз (рис. 58).

Псевдотеци и — плодовые тела почти шаровидной формы с одной или многочисленными локулами (рис. 59). Все они относятся к группе перитециоидных аском. Могут быть голыми или со щетинками, черными, реже коричневыми, одиночными и свободными, могут располагаться на поверхностном мицелии либо быть погруженными в подушковидную, корочковидную или пельтоидную (дисковидную с центральной ножкой) строму. Главным признаком

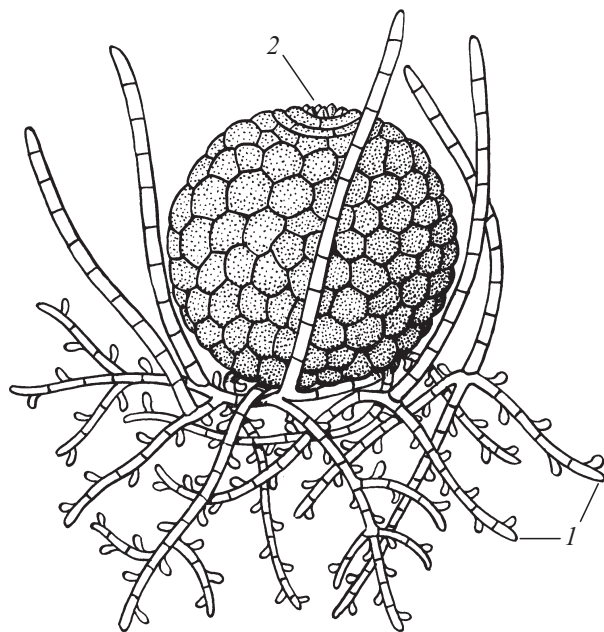


Рис. 58. Псевдотеции мелиолы (*Meliola*, Capnodiales) [98]:

1 — коралловидные придатки; 2 — лизигенная пора

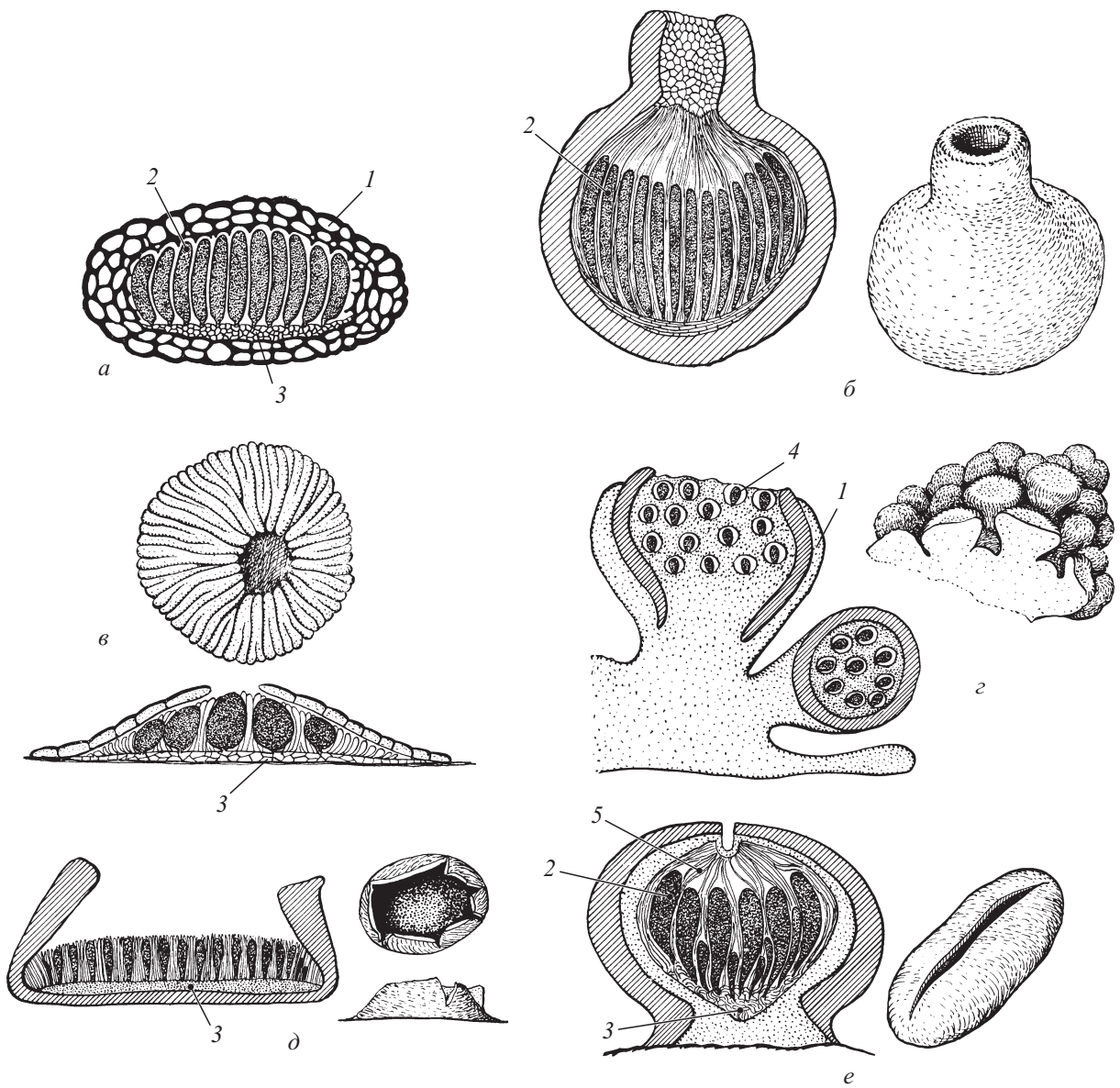


Рис. 59. Типы плодовых тел локулоаскомицетид [98]:

a — псевдотеции дотиоральных (Dothiorales), *б* — дотидаельных (Dothideales) грибов; *в* — тириотечий капнодиальных грибов (Capnodiales); *г* — мириотечий порядка мирингиальные (Myriangiales); *д* — псевдоапотечий порядка фасцидальные (Phacidiales); *е* — гистеротечий гистеральных грибов (Hysteriales); 1 — аскострома; 2 — сумки псевдогимения; 3 — центральная псевдопаренхима; 4 — локулы; 5 — хаматеции

при выделении систематических групп является расположение сумок относительно хаматеция, если он есть. *Хаматеций* — совокупность гифальных элементов центра плодового тела, таких как остатки интераскальной ткани, псевдопарафизы.

Т и р и о т е ц и — щитовидные уплощенные плодовые тела. В многочисленных локулах внутри тириотечия развиваются сумки, окруженные нитевидными псевдопарафи-

зами. Стенка тириотециев состоит из радиально или меандрически (извилисто) расположенных клеток.

Г и с т е р о т е ц и и — вытянутые в длину плодовые тела, открывающиеся при созревании щелью. Хаматеций образован редкими и довольно многочисленными нитевидными псевдопарафизами или дезинтегрированными остатками ткани центра плодового тела. Сумки образуют гимениальный слой, поэтому гистеротеции относятся к апотециоидным плодовым телам.

К гистеротециям близко примыкают плодовые тела типа псевдотециев фацидиевых грибов (*Phacidiales*), относимых чаще всего к унитарным дискомицетам. Однако в онтогенезе некоторых представителей этого таксона плектенхима с аскогонами закладывается на первых стадиях в отдельных локулах и только к периоду зрелости преобразуется в единый гимениальный слой.

М и р и о т е ц и и — подушковидные, строматоидные плодовые тела со многими локулами, расположенными в беспорядке. В центре плодовых тел, в хаматеции, образуется несколько локул, в которых развивается одна сумка со спорами.

Разные подходы к выделению систематических групп локулоаскомицетид и пиреномицетов привели к тому, что в существующей микологической литературе имеется несколько систем этих грибов, причем их объем и содержание существенно различаются. Ниже дается ключ для определения порядков локулоаскомицетид на основе одного из последних исследований грибов этого подкласса.

Ключ для определения порядков подкласса *Loculoascomycetidae* [24]

- | | |
|--|--------------------------|
| 1. Аскокарпы апотециоидные | Hysteriales |
| — Аскокарпы перитециоидные | 2 |
| 2. Поверхностный мицелий, на котором развиваются аскокарпы, имеется. | 3 |
| — Поверхностный мицелий отсутствует. | 5 |
| 3. Сумки расположены беспорядочно | Capnodiales |
| — Сумки расположены по-другому | 4 |
| 4. Сумки расположены пучком | Dimeriales |
| — Сумки расположены кольцом по краю щитовидного плодового тела | Hemisphaeriales |
| 5. Сумки расположены пучком | Dothideales |
| — Сумки расположены по-другому | 6 |
| 6. Сумки расположены в отдельных локулах, разделенных интертециальной тканью, или беспорядочно | Pseudosphaeriales |
| — Сумки образуют гимениальный слой | Pleosporales |

6.6. АСКОМЫ ТИПА АПОТЕЦИЙ

Апотеции — аскомы линзовидной, чашевидной формы, сидячие или приподнятые на ножке, фертильные (плодоносные) головки или шляпки различной формы, несущие на своей внешней поверхности гимениальный слой.

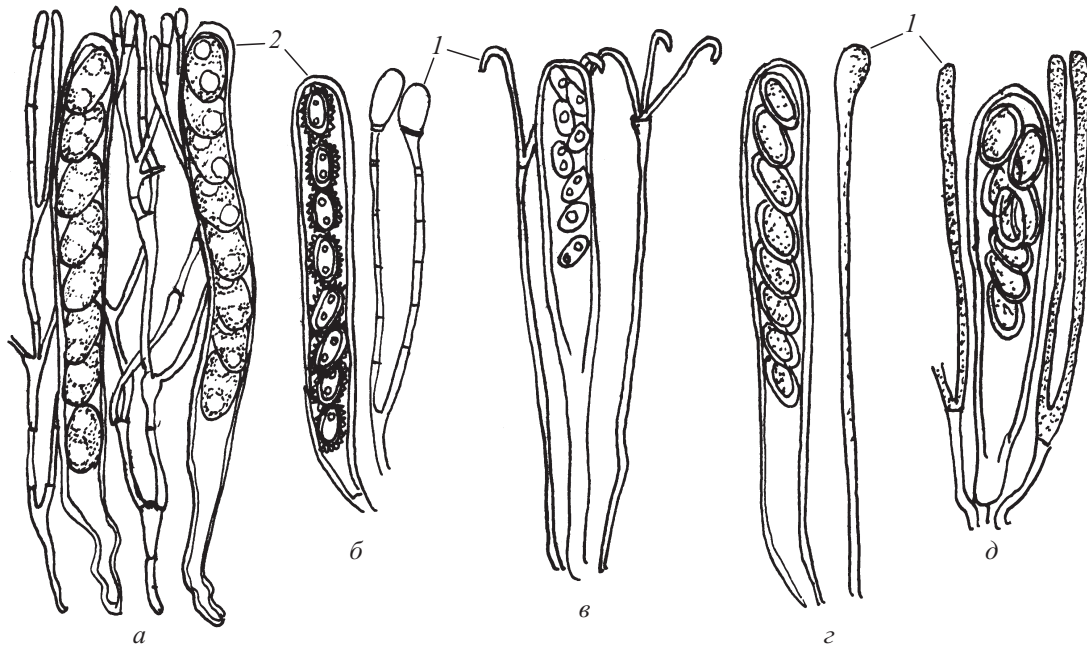


Рис. 60. Парафизы гимениального слоя дискомицетов порядка пецициевые [79]:

а — септированные, многократно разветвленные (*Sarcoscypha*);

б — септированные, разветвленные в основании (*Lachnea*); в — разветвленные на вершине (*Melanochroia*);

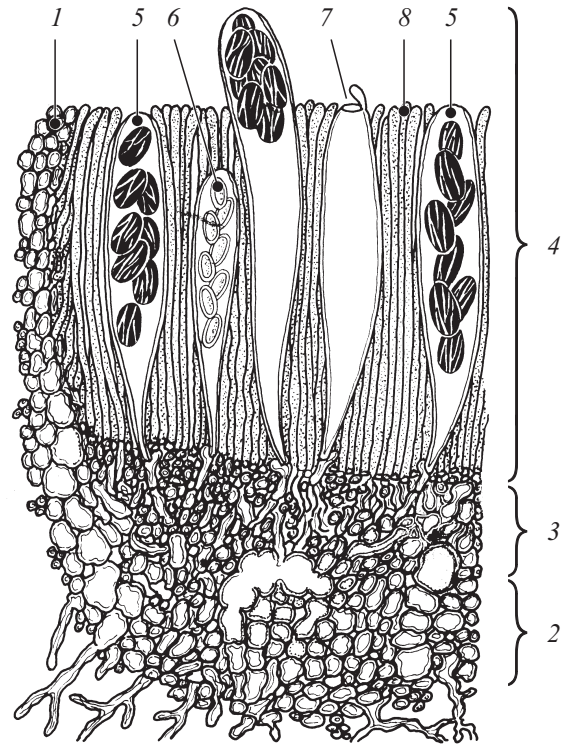
г — простые (*Peziza*); д — заполненные капельками масла (*Lasiobolus*); 1 — апикус, вершина парафизы; 2 — сумки

Грибы, имеющие плодовые тела типа апотечий, традиционно объединены в группу порядков дискомицеты, которая включает в себя пять порядков: гелоциевые (*Helotiales*), фацидиевые (*Phacidiales*), циттариевые (*Cyttariales*), пецициевые (*Pezizales*), трюфельевые (*Tuberales*). В названии этой группы отражена классическая форма аском в виде диска с выпуклой, вогнутой или плоской поверхностью. Главной морфологической структурой аском дискомицетов является гимениальный слой. Его формируют сумки и стерильные клетки — парафизы. Вначале образуется слой парафиз, а затем между ними вырастают сумки (см. рис. 39). Парафизы представляют собой удлиненные клетки, простые или септированные, могут быть разветвленными. Апикальная клетка многоклеточной парафизы или несколько верхушечных клеток отличаются по строению от нижележащих (рис. 60). Длина парафиз равна длине сумок или чуть более. Апикус окрашивается препаратами йода в синий или бурый цвет. Эта характеристика используется при идентификации грибов и обычно при их описании отмечается наряду с другими признаками. Предназначение парафиз — создать матрицу гимениального слоя, удерживающую сумки в вертикальном положении; это способствует высвобождению спор. У некоторых дискомицетов, в частности видов семейства аскоболевые (*Ascobolaceae*), сумки приподнимаются над гимениальным слоем, повторяя один из способов освобождения спор у пиреномицетов. Поэтому у них гимениальный слой аском, имеющих вид толстой линзочки, становится щетинистым (рис. 61).

Наличие гимениального слоя, состоящего из сумок и парафиз, — главный отличительный признак дискомицетов. На уровне порядков ведущим признаком является строение сумки, и особенно апикального аппарата (см. рис. 41, 42). Соответственно строению

Рис. 61. Строение плодового тела типа апотеций у аскоболоуса пурпурового (*Ascobolus purpuraceus*) [95]:

1 — эксципул, мясистая стерильная часть апотеция, состоящая из двух слоев, внешний слой образует защитный покров; 2 — внутренний, или медулярный, слой апотеция (эндоэксципул); 3 — субгимениальный слой; 4 — гимениальный слой; 5 — сумка с аскоспорами; 6 — аскоспоры; 7 — оперкулятный апикальный аппарат сумки; 8 — парафизы



апикального аппарата различают оперкулятных и иноперкулятных дискомицетов. Первые выделены в порядок пецициевые. У гелоциевых грибов апикальный аппарат поровый или открывающийся щелью. У трюфельевых грибов сумки не имеют апикального аппарата в силу специфики обитания под землей, аскомы этих грибов полностью разрушаются, освобождая споры.

Форма сумок — от широкобулавовидных у более примитивных форм до цилиндрических. Этот разброс повторяется во всех порядках, еще раз доказывая конвергентность развития крупных и малых филогенетических ветвей грибов.

Гимениальный слой, как правило, располагается на поверхности плодового тела, которая представляет собой сочетание нескольких типов тканей, выполняющих определенную функцию в аскоме. В общем строении аском дискомицетов просматриваются конвергентные линии развития от простых примитивных тел, очень мелких, в которых гимениальный слой расположен почти на субиккуломе, до плодовых тел с хорошо развитыми тканями (рис. 62).

Эволюция аском типа апотеций. У примитивных видов субгимений не развит и сумки располагаются на мицелиальном сплетении, как у обитающих на навозе видов семейства аскоболовые (порядок пецициевые). Часто гифы таких аском имеют желатинозные стенки, и мякоть вследствие этого может быть студенистой. Аскомы — обычно мелкие лепешечки, бугорочки, могут сливаться, образуя коросточки. У видов с более совершенными аскомами гимений формируется на хорошо развитом субгимениальном слое. Плодовые тела имеют

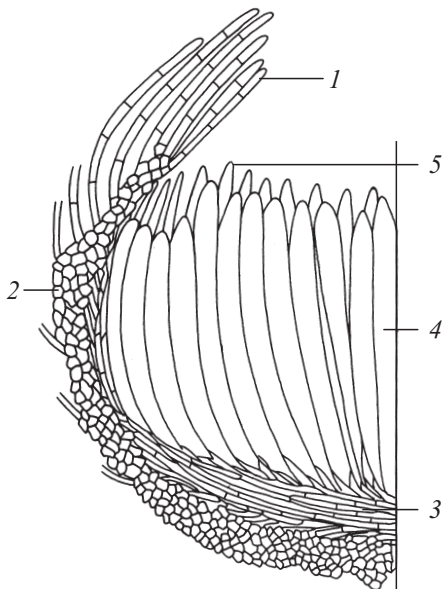


Рис. 62. Строение плодового тела гелоциевых грибов [74]:

1 — волоски; 2 — экзоэксципул; 3 — медулла; 4 — сумки; 5 — парафизы

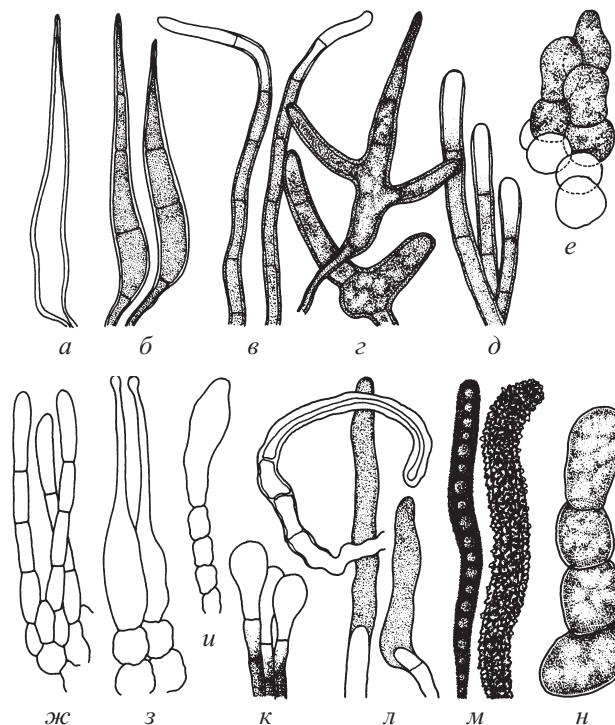


Рис. 63. Разнообразие микроstructures эксципула в апотециях оперкулятных (пецициевые, а-е) и иноперкулятных (гелоциевые, ж-н) дискомицетов [95]:

а — ласиобол (*Lasiobolus*); б — скутеллиния (*Scutellinia*); в — сепультария (*Sepultaria*); г — хейлимения (*Cheilymenia*); д — антракобия (*Anthracobia*); е — пецица (*Peziza*); ж — дасисцифа (*Dasyscypha*); з — гиалосцифа (*Hyaloscypha*); и — гименосцифа (*Hymenoscypha*); к — моллизия (*Mollisia*); л — кугрикулярия (*Kugricularia*); м — дасисциргус (*Dasyscyrgus*); н — белониум (*Belonium*)

вид подушечек, линзочек, дисков, часто прикрепленных к субстрату всей нижней поверхностью.

Дальнейшая эволюция дискомицетных грибов связана с образованием подстилающего субгимений слоя — медуллы, или эндоэксципула. Одновременно возник и получил развитие внешний слой эксципула — экзоэксципул, который стал вы-

полнять функцию покровной ткани. Строение его, например у гелоциевых, широко используется в диагностике (см. рис. 10). Кроме того, внешние клетки эксципула разрастаются, образуя так называемые волоски, щетинки различного строения (рис. 63). У гелоциевых такие волоски могут нести кристаллы солей, что свидетельствует об использовании их в качестве выводящих структур, а не только защитных. При формировании аском распростертой или линзовидной формы волоски эксципула вначале прикрывают гимений полностью и лишь с открытием последнего остаются по краю гимениального диска.

Дальнейшая дифференциация тканей аском у дискомицетов шла по пути формирования стерильной центральной части: сперва образовалась конусовидная, а затем и цилиндрическая ножка, несущая либо апотеций (пецициевые), либо фертильную головку (гелоциевые). Аскомы с фертильной головкой могут быть внешне очень похожими на аскомы пецициевых грибов (рис. 64, д). Края диска-головки могут быть прикрепленными к стерильной ножке и составлять с ней одно целое или быть свободными (рис. 64, а).

В цикле развития некоторых гелоциевых грибов семейства склеротиниевые (*Sclerotiniaceae*) присутствует стадия склероция. Эта группа как бы повторила цикл развития клавиципитальных грибов. Из всех дискомицетов гелоциевые грибы в филогенетическом отношении наиболее близки к пиреномицетам. Возможно, наличие склероция свидетельствует как раз об этом. Из склероция у пиреномицетов вначале развивается строма, а потом в ней формируются перитеции, у склеротиниевых образуются плодовые тела, дифференцированные на ткани. Возможна и такая интерпретация: плодовое тело типа апотеций и есть дифференцированная на ткани строма, и это является заключительным этапом эволюции стромы.

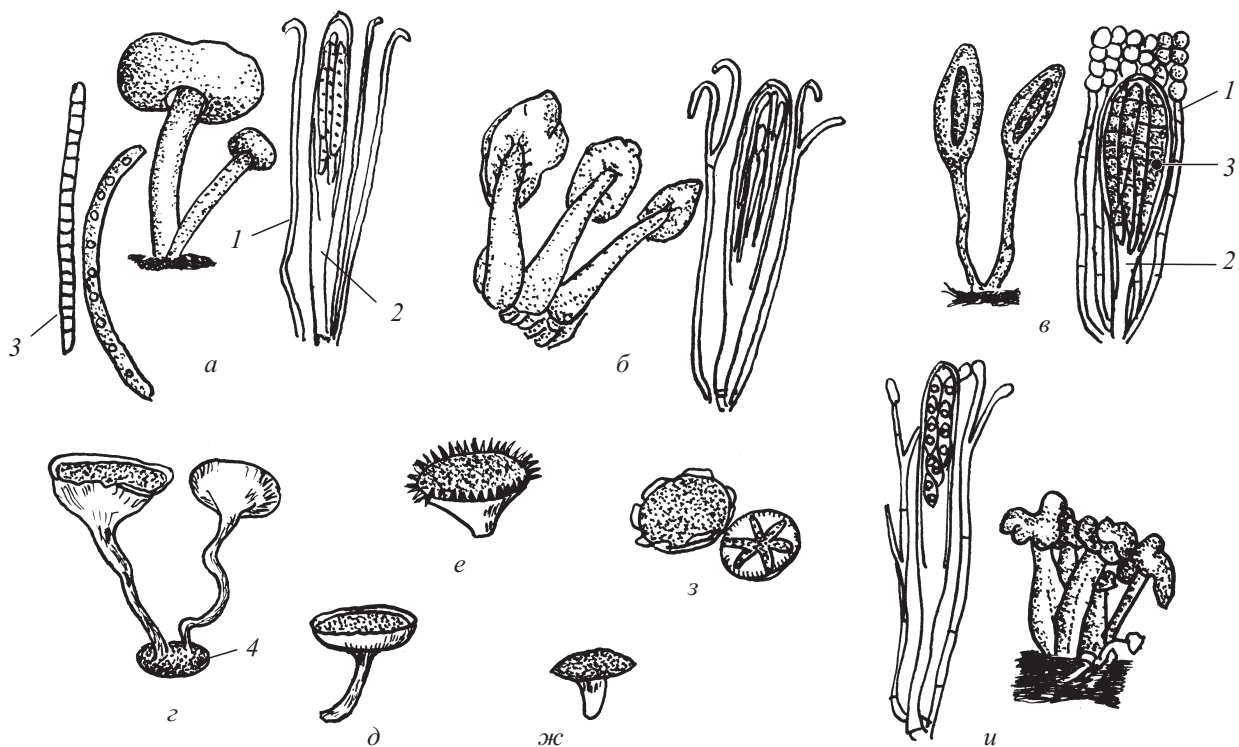


Рис. 64. Аскомы гелосциевых грибов [91, 98]:

a — гудония (*Gudonia*); *б* — спатулярия, или рыжая лопаточка (*Spathularia*); *в* — геоглоссум (*Geoglossum*);
г — склеротиния (*Sclerotinia*); *д* — омброфила (*Ombrophila*); *е* — гелотиум (*Helotium*);
ж — дасисцифа (*Dasyscyphus*); *з* — трохила (*Trochila*); *и* — леотия (*Leotia*);
 1 — парафизы; 2 — сумки; 3 — споры; 4 — склероций

Строма как основная морфологическая структура повторилась у циттариевых грибов, широко распространенных в южном полушарии в Америке и Австралии (рис. 65). Стромы этих грибов — своеобразная копилка, кладовая питательных веществ. Апотемии формируются на внешней поверхности стромы, наподобие сложных плодовых тел ксилляриевых и клавиципитальных грибов. Стромы циттариевых мясистые или студенистые, так как состоят из гиф с сильно желатинизированными стенками. У многих видов апотемии вначале шаровидные, утопленные в мякоть стромы, ко времени созревания становятся открытыми и часто окрашенными. Многие виды съедобны. Трофическая группа — ксилотрофы.

Совершенно по-иному устроены аскомы пецициевых грибов. Дальнейшее усиленное развитие у них получил гипотеций (лежащий ниже гимениального слоя), за счет центральной медуллы сформировалась ножка. Благодаря ей аскомы

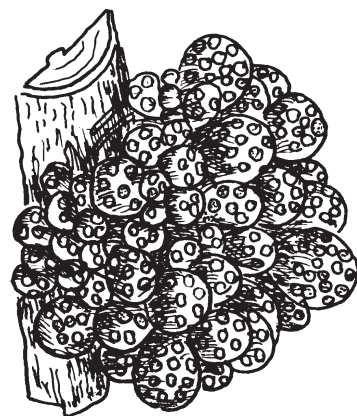


Рис. 65. Шаровидные строны с апотемиями одного из видов циттариевых грибов [63]

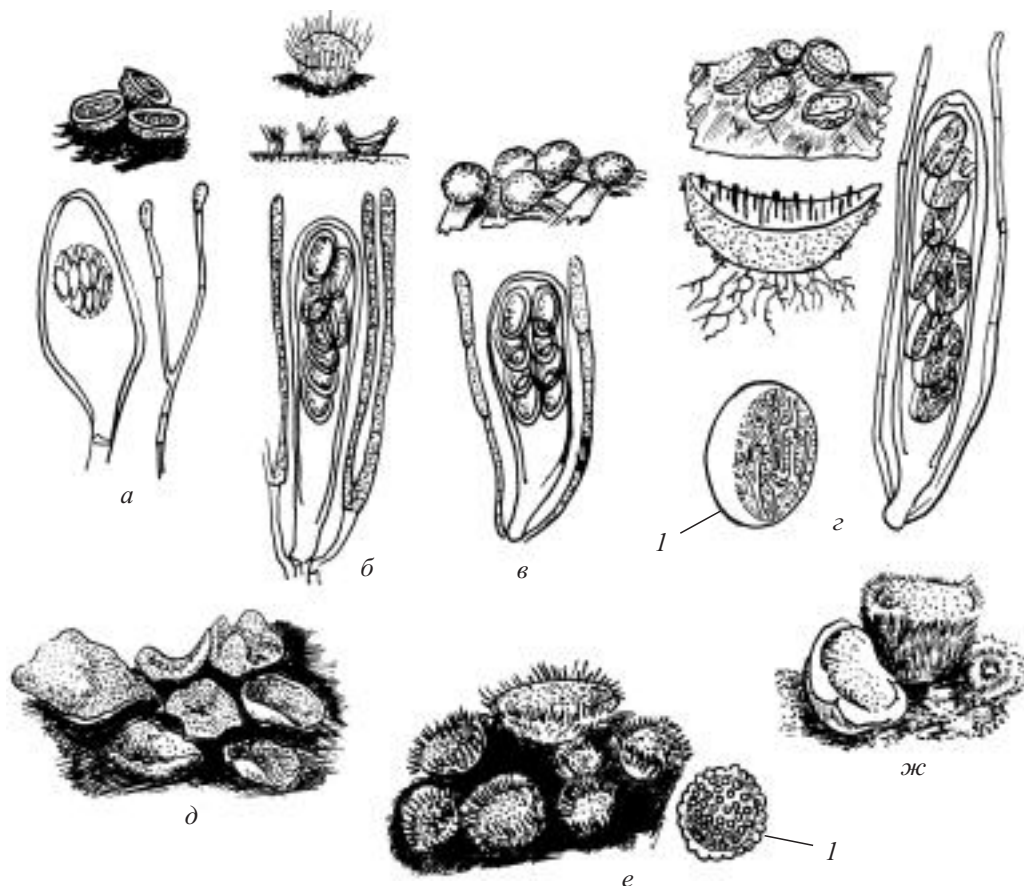


Рис. 66. Чечевицеобразные апотеции пецициевых грибов [79]:

а — рипоробиус (*Rhyporobius crustaceum*); б — лазиоболус (*Lasiobolus equinus*);
 в — аскофанус (*Ascophanus carneus*); г — аскоболус (*Ascobolus stercorarius*); д — гумария (*Humaria rutilans*);
 е — сфероспора (*Sphaerospora trechispora*); ж — лахнея (*Lachnea hemisphaerica*); 1 — споры

приподнялись над субстратом. Гимениальный слой вначале выпуклый, у более продвинутых — плоский, затем вогнутый. Апотеций стал походить на толстое плоское блюдце, напоминая по форме бобы чечевицы. Такие апотеции получили название чечевицеобразных (рис. 66).

Параллельно шло увеличение площади гимениального слоя. Это происходило за счет увеличения плоского блюдцеобразного апотеция, а также разрастания его краев. Плодовые тела стали напоминать по форме чашу, бокальчик, урну и получили название чашевидных (рис. 67). В классическом виде такие тела имеют грибы рода пецица (*Peziza*). Даже в пределах одного рода можно заметить разнообразие аском — от почти сидячих до приподнятых на хорошо развитой ножке. Эволюция формы аском связана именно с чашевидными апотециями. Одна из линий развития вела к образованию ножки не только за счет увеличения медуллы, но и путем «стягивания» чаши апотеция в месте прикрепления его к субстрату. В результате получились аскомы, имеющие конусообразную сморщенно-жилковатую ножку и далее — цилиндрическую с жилковато-ячеистой поверхностью.

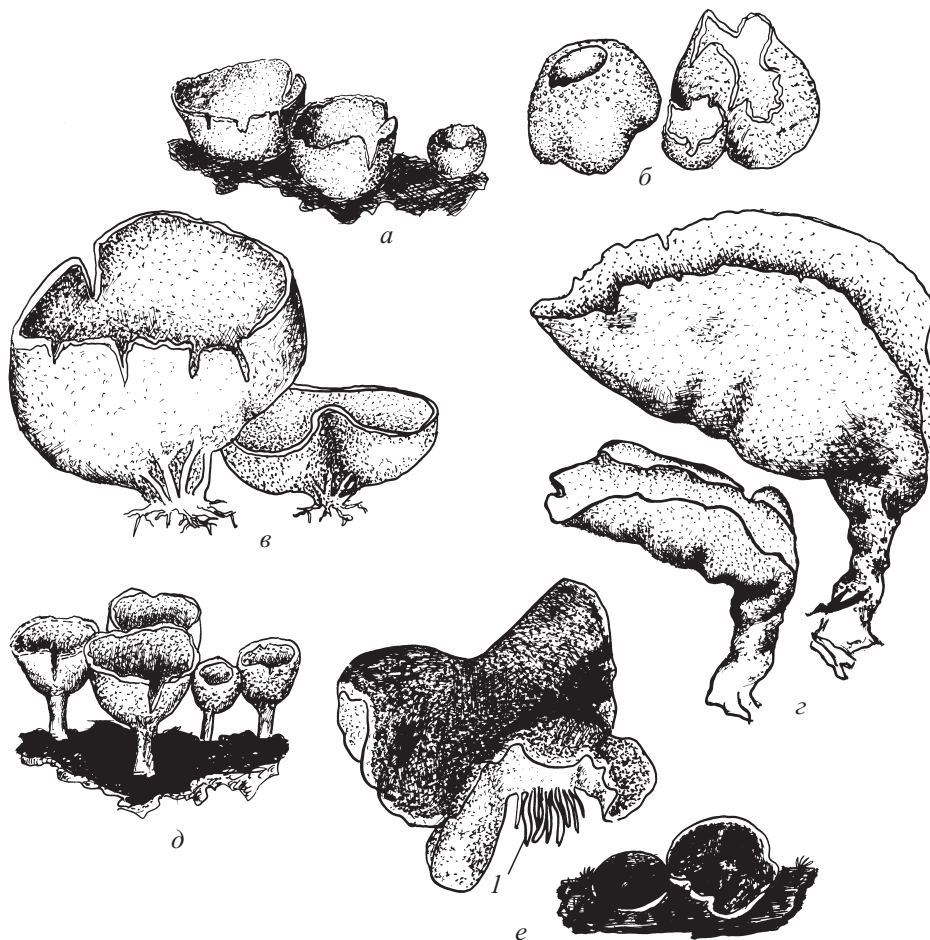


Рис. 67. Чашевидные апотеции пецициевых грибов (ориг.):

a — пецица фиолетовая (*Peziza violaceae*); *б* — пецица бородавчатая (*P. verrucosa*); *в* — пецица крупная (*P. macropus*); *г* — «ослиные уши» (*Otidea onotica*); *д* — геопиксис углелюбивый (*Geopyxis carbonaria*); *е* — ризина вздутая (*Rhizina inflata*); *1* — ризоиды

Общая направленность эволюции аском — формирование ножки и увеличение площади гимения (рис. 68). В результате гимениальный слой оказался приподнятым над субстратом, тем самым обеспечивалось лучшее рассеивание спор, кроме того, многократно возрастала репродуктивная мощь аском. Однако среди характерных для пецициевых одноножковых аском есть «сороконожка» — ризина вздутая (*Rhizina inflata*, Rhizinaceae). Аскомы этого гриба, полупогруженные в субстрат или распростертые по субстрату, прикрепляются к нему множеством ризоидов — корневидных выростов. Такой же тип прикрепления характерен для слоевищ лихенизированных грибов и более не встречается ни у одной группы грибов.

Бокало- или чашевидные апотеции за счет увеличения площади гимения путем сморщивания поверхности и изменения формы от вогнутой, затем плосковогнутой, плосковыпуклой, к бугристо-выпуклой или морщинисто-выпуклой образовали последнюю группу аском — шляпковидных (головковидных). Они напоминают тюрбан, шапочку,

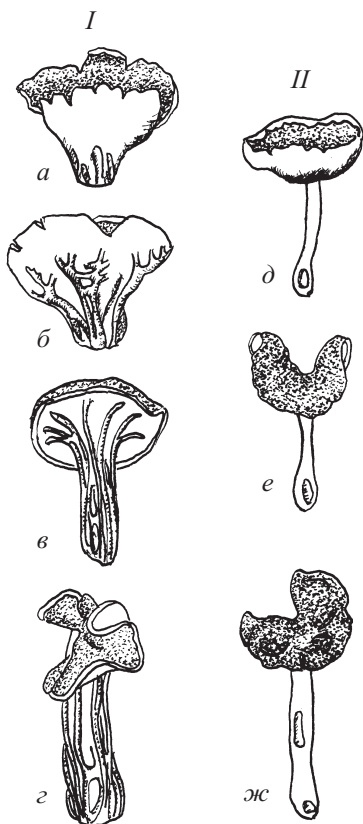


Рис. 68. Эволюция аском типа апотечий у рода гелвелла (*Helvella*) [98]:

I — формирование лакунарно-бороздчатой ножки (а — *H. leucomelaena*, б — *H. acetabulum*, в — *H. queletiana*, з — *H. lacunosa*); II — формирование цилиндрической ножки с почти гладкой поверхностью (д — *H. macropus*, е — *H. ephippium*, ж — *H. elastica*)

колпак, шляпку на ножке (рис. 69). Плодовые тела такого типа имеют сморчки (*Morchella*), строчки (*Gyromitra*), сморчковые шапочки (*Verpa*) и др. Шляпки могут быть со свободными или приросшими к ножке краями (рис. 70).

Особое место среди дискомицетов занимают трюфельные грибы, развитие и жизнь которых происходит под землей. Их аскосы представляют собой апотечии со сморщенной, сжатой поверхностью гимения. Нижняя поверхность апотечия также меняет свою конфигурацию, прикрывая внутренние ткани (медуллу, или эндоэксципул, субгимений) и образуя плотную корку — перидий. Он может быть гладким, бородавчатым, может растрескиваться. Однако перидий полностью не смыкается, оставляя в некоторых частях гимениальный слой открытым.

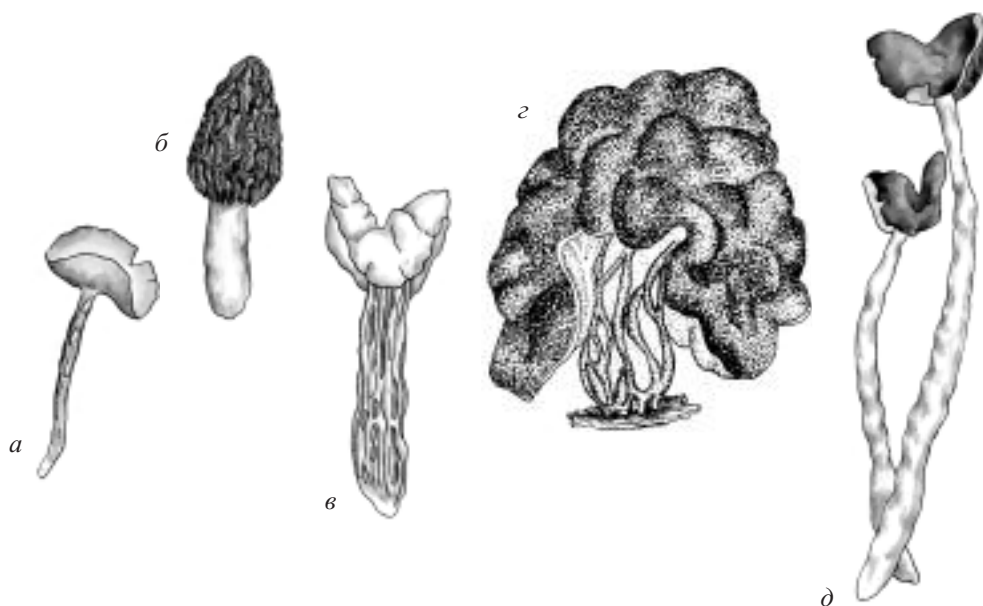
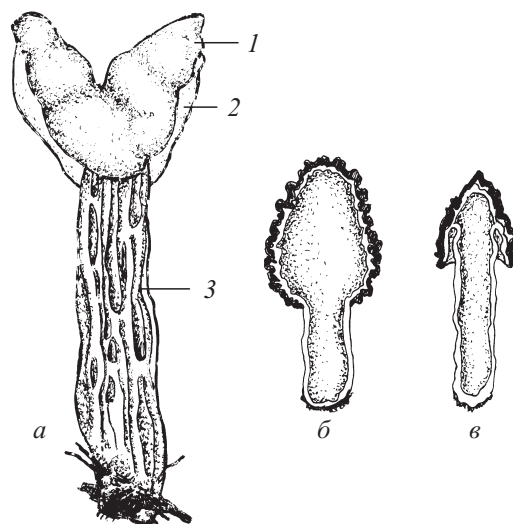


Рис. 69. Шляпковидные аскосы типа апотечий у пецициевых грибов (ориг.):

а — макроподия крупная (*Macropodia macropus*); б — сморчок конический (*Morchella conica*); в — лопасти курчавый (*Helvella crispa*); з — гелвеллелла круглоспоровая (*Helvellella sphaerospora*); д — гелвелла упругая (*Helvella elastica*)

Рис. 70. Морфологические признаки, используемые при определении видовой принадлежности дискомицетов: *a* — *Helvella crispa* (1 — гимениальный слой (сумки, аскоспоры, парафизы), 2 — стерильная часть апотеция (экзо- и эндоэципул), 3 — ножка); *б* — *Morchella* sp. — шляпка, присросшая к ножке, *в* — свободная шляпка



В онтогенезе трюфельных грибов обязательно присутствует начальная стадия развития плодового тела, близкая к формированию типичного апотеция (рис. 71). В процессе развития аском происходит разрастание всех тканей, образование внутренних камер, в которых сумки оказываются перемешанными с парафизами. Стерильные ткани гипотеция называются у трюфельных грибов внутренними венами (жилами), а покрывающие плодовое тело тяжи — внешними венами (жилами). Освобождение спор у трюфельных происходит после разрушения перидия, а из сумок — пассивно, после их разрушения. Поэтому апикальный аппарат у сумок отсутствует полностью, а форма сумок широкобулавовидная, так как гимениальный слой рыхлый.

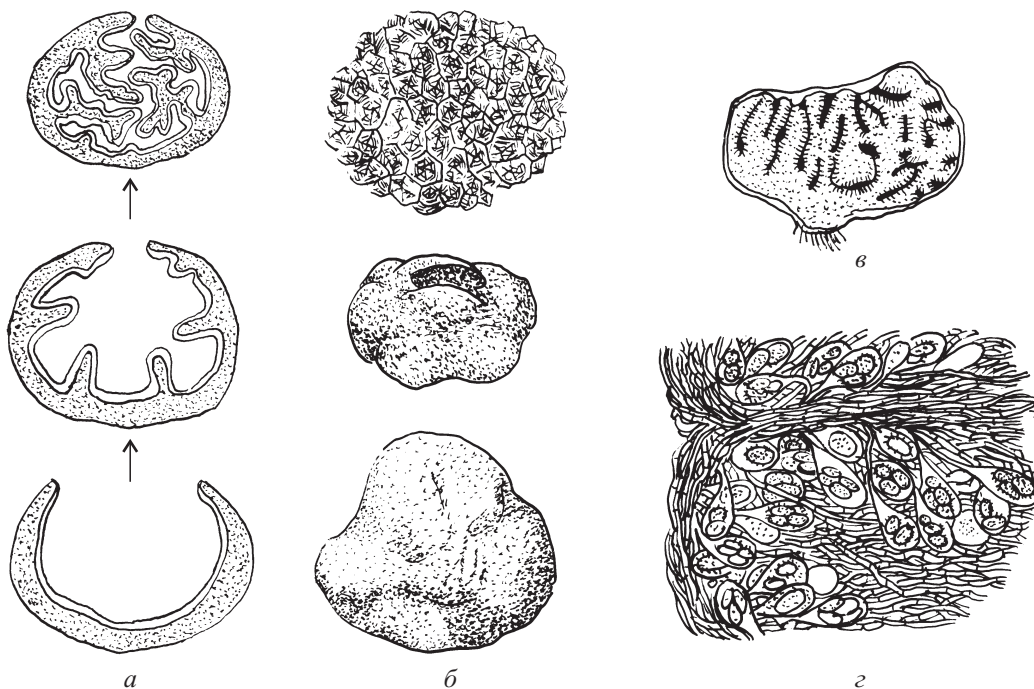


Рис. 71. Аскомы трюфельных грибов [92]:

a — схема формирования аском; *б* — внешний вид аском; *в* — вид на разрезе (видны полости, на поверхности которых располагается гимениальный слой); *г* — гимениальный слой с сумками и многочисленными парафизами

Филогенез этой группы грибов связан в первую очередь с подземным способом существования. Трюфельные оказались одной из немногих групп сумчатых грибов, достигших вершины трофической эволюции — они исключительно симбиотрофы. Образуют микоризу (грибокорень) со многими широколиственными древесными и кустарниковыми породами и некоторыми хвойными. Однако подземное развитие наложило отпечаток на строение аска: гимений потерял свою правильную, регулярную структуру; эволюционного изменения формы сумок от мешковидной, овальной, широкобулавовидной до цилиндрической, как в других группах грибов, не произошло. Сумки остались широкоовальными или широкобулавовидными, хотя ножки у них хорошо развиты. Распространение спор происходит или после разрушения аска пассивно с почвенными водами на небольшие расстояния, или после поедания животными. Споры имеют толстый экзоспориум и проходят желудочно-кишечный тракт животных, оставаясь жизнеспособными.

Глава 7

БАЗИДИОМА

7.1. МЕСТО БАЗИДИОМЫ В ЖИЗНЕННОМ ЦИКЛЕ

Базидиома — плодовое тело базидиальных грибов — специализированное талломное образование из функционально дифференцированных тканей, несущее базидии.

Органов, в которых происходит половой процесс, наподобие архикарпа и антеридия сумчатых грибов, у базидиомицетов нет. В половом процессе по типу соматогамии участвуют два гаплоидных, или первичных, мицелия. При этом происходит слияние цитоплазмы, а ядра объединяются в пары — дикарионы, которые при образовании новых клеток делятся синхронно, и вновь образующийся мицелий всегда содержит дикарионы. Кроме того, гаплоидные ядра могут сливаться в гетерокариотическом мицелии, образуя диплоидные ядра, при этом некоторые из них являются гетерозиготными. В диплоидном ядре между хромосомами может проходить кроссинговер. Иногда после этого вновь возникают гаплоидные ядра, генетически отличные от исходных. Эти новые гаплоидные ядра потом опять могут участвовать в гетерокариотических комбинациях. Такое явление названо парасексуальным циклом, оно характерно для многих групп грибов, в том числе и для базидиальных.

Передача ядерного материала при образовании новой клетки базидиальных грибов происходит не только через долипору в септе, но и при помощи специальных каналов — пряжек, которые соединяют дочернюю клетку с материнской в обход септы. Пряжки у базидиальных грибов играют роль крючка, который у сумчатых образуется загибом вершины делящейся дикариотической клетки (см. рис. 38). Период жизни гаплоидного мицелия в цикле развития базидиального гриба очень короткий. После прорастания базидиоспор и плазмогамии первичных мицелиев все последующее существование таллома проходит в стадии дикариона. У сумчатых грибов, наоборот, наиболее протяженна гаплоидная стадия, дикариотическая — короткая. Аскомы сложены двумя типами гиф — гаплоидными и дикариотическими, последние принимают участие в формировании только плодущей части (см. рис. 39). Базидиомы образованы в основном дикариотическими гифами (рис. 72, 73).

Формирование тканей базидиом идет за счет видоизменения генеративных (дикариотических) гиф, часто теряющих плазменное содержимое. Такие гифы играют роль либо защитных, либо запасных, либо проводящих и являются третичными, в отличие от гаплоидных — первичных и дикариотических — вторичных.

Грибница после прорастания спор и плазмогамии первичных мицелиев развивается во всех направлениях по радиусу. Плодовые тела образуются на внешней стороне грибни-

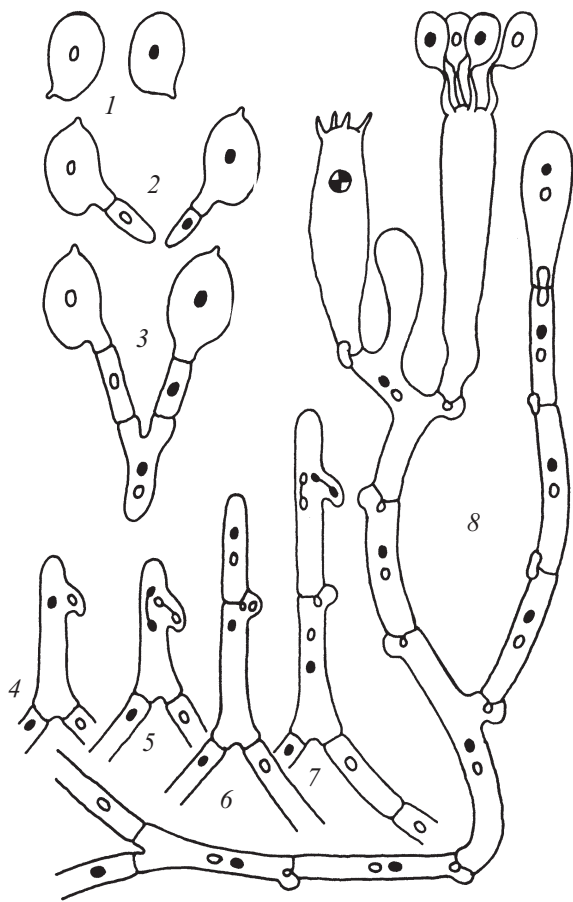


Рис. 72. Цикл развития базидиомцета [95]:

1 — споры; 2 — первичный (гаплоидный) мицелий; 3 — вторичный (дикариотический) мицелий; 4–7 — передача ядерного материала при делении гиф с помощью пряжек; 8 — развитие базидий, завершение полового процесса в них (кариогамия, мейоз и митоз) и образование экзогенно на стеригмах базидиоспор

цы по кругу. Такие скопления плодовых тел грибов у разных народов признавались магическими, колдовскими и назывались «ведьмиными кругами» (рис. 74). В местах образования будущих плодовых тел грибов мицелий ветвится, уплотняется до небольших комочков не более 2 мм в диаметре. Эти образования носят названия *примордиев* — зачатков плодовых тел. Примордии являются покоящимися структурами, способными переносить длительное воздействие неблагоприятных факторов среды. При благоприятных условиях от времени образования примордия до появления плодового тела проходит от нескольких часов до нескольких недель, в зависимости от биологических особенностей вида и погодных условий. В примордии уже заложено все, что необходимо для формирования макро- и микро-структур плодовых тел.

Продолжительность жизни таллома грибов зависит от многих факторов как биологического, так и абиотического характера. Часто она ограничивается объемом субстрата, на котором обитает гриб и который он использует в качестве источника питательных веществ. Обычно отдельные виды потребляют определенные органические вещества, остальную органику используют другие виды грибов с иным направлением метаболизма. Поэтому в природе существует сукцессия (смена) видов и состава грибных группировок на субстратах. Кроме того, на развитие грибных сообществ и отдельных видов влияют погодные условия.

Грибница живет очень долго при непрерывном функционировании биогеоценоза, целостности и восполняемости его компонентов, таких как биомасса растений и животных,

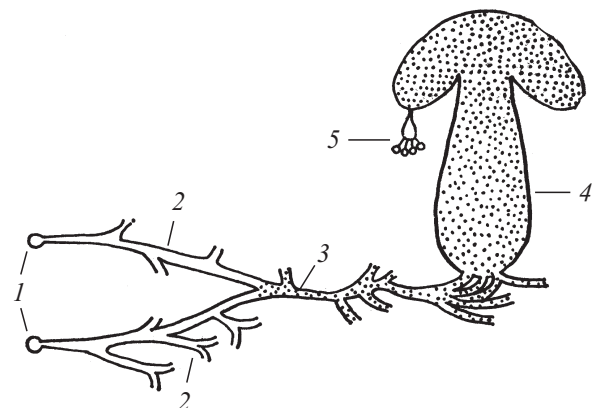


Рис. 73. Цикл развития шляпочного базидиального гриба [63]:

1 — базидиоспоры; 2 — гаплоидный мицелий;
3 — дикариотический мицелий; 4 — плодовое тело;
5 — базидия с базидиоспорами



Рис. 74. Рост грибницы и образование «ведьминого круга» (ориг.):

1 — базидиомы (плодовые тела); 2 — ризоморфы, мицелиальные тяжи, мицелий; 3 — примордии

мортмасса, почва. Грибы обитают на органических субстратах, осуществляя их деструкцию до простых соединений, которые вновь используются в круговороте вещества и энергии в биогеоценозах. Биологически оправданно, что грибница при наступлении неблагоприятных для роста и развития периодов может переходить в состояние покоя, или анабиоза. Такая особенность характерна для субстратной части таллома грибов. Науке известны факты жизни грибниц на протяжении 600–700 и более лет. Например, такая продолжительность жизни отмечена для гумусного сапротрофа американских прерий — дождевика гигантского.

В отличие от субстратного мицелия, плодовые тела базидиомицетов в большинстве случаев короткоживущие. Особенно это касается мяскомясистых макромицетов из группы порядков агарикоидных грибов. Базидиомы некоторых эфемерных навозниковых грибов существуют всего 1,5–2 ч. У красного мухомора от начала развития примордия до гибели базидиомы проходит 1,5–2 месяца, надземная фаза длится 2–3 недели. В отличие от агарикоидных грибов, у многих гетеробазидиальных грибов, таких как оксидия железистоопушенная (народное название — «ведьино масло»), базидиомы могут многократно впадать в анабиоз, высыхая до состояния ломкой корочки, опять оживать после наступления дождливой погоды, и так в течение всего вегетационного периода, возможно, на протяжении нескольких лет, пока пригоден субстрат.

В силу особенностей строения гифальной системы базидиомы многих трутовых грибов многолетние. Кроме генеративных гиф, образующих гимениальный слой, у них имеют-

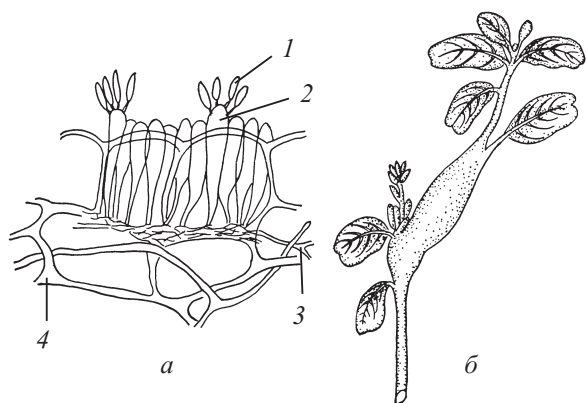


Рис. 75. Расположение мицелия экзобазидиума брусничного (*Exobasidium vaccinii*) в тканях (а) и внешний вид (б) пораженного растения [91]:

- 1 — базидиоспоры; 2 — базидии; 3 — мицелий;
4 — стенки поврежденных клеток брусники

ся особые гифы, которые быстро теряют плазменное содержимое, становятся толстостенными и нередко окрашенными, некоторые утрачивают перегородки. Трама базидиом и частично трама гименофора, сложенные этими гифами, играют в базидиомах трутовых грибов роль матрицы, через которую прорастает генеративный мицелий, образуя гимениальный слой всякий раз в продолжение предыдущего. За вегетационный период нарастает 1-2 слоя. Многолетние плодовые тела трутовых грибов от этого становятся слоистыми, и по ним можно определить примерный возраст базидиомы.

Грибы, имеющие микроскопические размеры таллома и плодовых тел, объединяют в условную группу *микромикетов*. К базидиальным микромикетам относятся все виды подкласса телиоспоромицетицы (*Teliosporomycetidae*), некоторые гетеробазидиомицетицы (*Heterobasidiomycetidae*) и небольшая группа холобазидиомицетид (*Holobasidiomycetidae*).

Последние характеризуются простой организацией таллома, напоминающей таковую у тафринных грибов (*Taphrinales*). Эта группа представлена экзобазидиальными (*Exobasidiales*) грибами. Для них свойственно расположение спорогенных клеток почти гимениальным слоем на тканях растения и на субкулюме (рис. 75).

Все грибы с крупными плодовыми телами относятся к условной группе *макромикетов*. Как сумчатые, так и базидиальные грибы в ходе эволюции приобрели дифференцированный таллом. Кроме субстратного и воздушного мицелия, часть их таллома пошла на формирование плодовых тел. У аскомицетов плодовые тела — это по существу дифференцированная на ткани строма, несущая гимениальный слой. У сумчатых грибов все звенья возникновения и эволюции макроаском прослеживаются достаточно четко. Из базидиомицетов лишь немногие в цикле развития имеют строму, у подавляющего большинства формирование плодовых тел происходит непосредственно на мицелии.

Отдельные систематические группы сумчатых и базидиальных грибов имеют близкие по форме плодовые тела. Это, например, некоторые дисковидные гетеробазидиомицеты и сумчатые дискомицеты с морщинистым гименофором; рогатиковые грибы и небольшая группа сумчатых ксилляриевых грибов со сложными, кустистыми плодовыми телами; гипогейные гастеромицеты и трюфельные грибы, имеющие желвакообразные плодовые тела. В первом случае за счет морщинистого гименофора увеличилась площадь гимения, во втором — за счет ветвления увеличилась площадь строма, при этом в ней размещается большее количество микроскопических плодовых тел — перитециев. В третьем случае форму плодовых тел обуславливает гипогейный образ жизни.

7.2. КЛАССИФИКАЦИЯ БАЗИДИОМИЦЕТОВ ПО СТРОЕНИЮ БАЗИДИИ И ТИПУ РАЗВИТИЯ БАЗИДИОМ

Естественная классификация базидиальных грибов основана на строении спорогенного органа — базидии, а также на расположении базидий в талломе гриба: непосредственно на мицелии или на специально организованных для этого плодовых телах. В последнем случае особенности строения и развития плодовых тел имеют решающее значение.

Базидия — орган полового спороношения базидиальных грибов, где завершается половое развитие (кариогамия, мейоз, митозы) и формируются гаплоидные базидиоспоры. Споры образуются экзогенно на внешней стороне базидии, на специальных выростах — стеригмах. Внутри стеригм находится канал, по которому содержимое будущей споры — ядро и часть плазмы — перетекает из базидии. Количество стеригм (спор на одной бази-

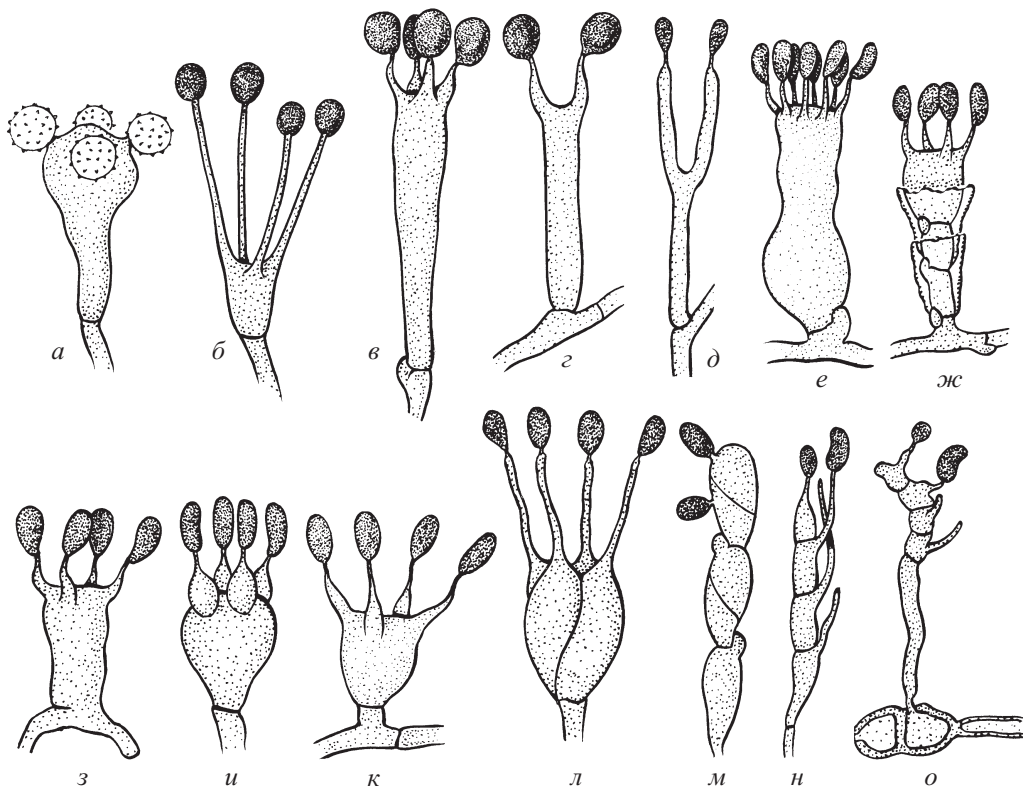


Рис. 76. Холобазидии (а–к) и фрагмобазидии (л–о) [98]:

а — булавовидная, споры почти сидячие (*Astraeus*, Sclerodermatales); б — булавовидная с длинными стеригмами (*Bovista*, Lycoperdales); в — узкобулавовидная с пряжкой в основании (*Oudemansiella*, Agaricales); г — почти цилиндрическая с согнутыми короткими стеригмами (*Clavulina*, Aphyllophorales); д — цилиндрическая с двумя крупными цилиндрическими стеригмами (*Dacryomyces*, Dacryomycetales); е — урноподобная (*Sistotrema*, Gasteromycetes); ж — пролиферирующая, прорастающая внутри других гиф (*Repetobasidium*, Heterobasidiomycetidae); з — сидячая, цилиндрическая (*Henasma*, Heterobasidiomycetidae); и — шаровидная с крупными стеригмами, отделенными перегородками (*Tulasnella*, Heterobasidiomycetidae); к — широкобулавовидная с крупными стеригмами (*Ceratobasidium*, Heterobasidiomycetidae); л — яйцевидная продольно септированная с длинными цилиндрическими стеригмами (*Exidia*, Tremellales); м — шаровидная в цепочках, с продольными перегородками (*Sirobasidium*, Tremellales); н — четырехклеточная с поперечными перегородками (*Hirneola*, Auriculariales); о — телеитоспора, проросшая фрагмобазидией (*Puccinia*, Uredinales)

дии) — важный диагностический признак. На базидии образуется чаще четное (2-4), реже нечетное число спор — от 1 до немногим более 10. Кроме того, базидия может быть одноклеточной либо иметь перегородки и быть сложной по строению. Одноклеточная базидия, или холобазидия, характерна преимущественно для подкласса холобазидиомицетиды. Септированные базидии, или фрагмобазидии, — определяющий признак гетеробазидиомицетид и телиоспоромицетид (рис. 76).

Холобазидии холобазидиомицетид могут быть булавовидными, урноподобными (расширенными в нижней части и сужающимися вверх), утриформными (мешковидными), стенки их могут быть толстыми или тонкими. Базидии с сильно утолщенными стенками называют крассобазидиями. Холобазидии встречаются также у дрожалковых грибов (гетеробазидиомицетиды) — у них получили гиперразвитие стеригмы (см. рис. 76).

Фрагмобазидии с поперечными перегородками встречаются у ржавчинных и головневых грибов, у дрожалковых кроме поперечных могут быть косые и продольные перегородки. В септированных базидиях обычно различают про-, гипо- и эпибазидии. Настоящие, четко выраженные гипо- и эпибазидии встречаются лишь у порядка аурикуляриевые (*Auriculariales*). В остальных случаях так называемые эпибазидии являются по сути стеригмами, которые сильно изменились по величине и форме (рис. 77).

Размеры и форма базидий, особенно их строение, — хорошие признаки для разграничения многих видов и групп базидиальных грибов. В некоторых случаях учитывается соотношение длины спор и базидий, величина стеригм, наличие пряжки в основании базидии.

Важными систематическими признаками являются также положение базидии в талломе (наличие гимениального слоя) и тип развития плодовых тел. Виды подкласса холобазидиомицетид делятся на две группы: экзобазидиальные грибы (*Exobasidiales*), имеющие примитивный гимений (протогимений), но не имеющие плодовых тел, и виды, имеющие гимениальный слой, — *гименомицеты*. У последних гимениальный слой расположен на плодовых телах на специально организованной для этого ткани, называемой *гименофором*.

Диаметрально противоположными являются два типа развития плодовых тел гименомицетов. *Гимнокарпный* тип развития — гимениальный слой с самого начала и до созревания спор развивается открыто, без защиты какими-либо покровными структурами. *Ангиокарпный* (эндогенный) тип развития — плодовое тело открывается только после созревания спор. Гимениальный слой защищен от неблагоприятных воздействий на всем протяжении развития базидиомы или хотя бы на

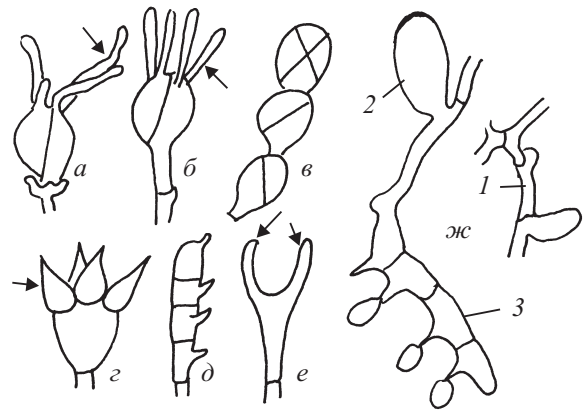


Рис. 77. Базидии гетеробазидиомицетид [73]:

a — тремеллоидная головчатая; *б* — тремеллоидная с базальной ножкой; *в* — тремеллоидные в цепочке; *г* — туласеллоидная; *д* — аурикуляриоидная; *е* — дакримицетоидная; *ж* — фрагмобазидии с пробазидией (1), гипобазидией (2) и эпибазидией (3); стрелками показаны стеригмы

каком-либо его этапе. Первый тип свойствен видам порядка афиллофоровые (Aphyllophorales), второй — видам группы порядков гастеромицеты. Между ними располагается группа агарикоидных грибов (Agaricales *s. l.*). Она включает в свой состав четыре порядка: полипоровые (Polyporales), болетовые (Boletales), агариковые (Agaricales), сыроежковые (Russulales). Эта группа характеризуется разнообразием типов развития плодовых тел. Для некоторых групп тип развития изучен довольно хорошо, описано происхождение и развитие покровных тканей. На этом основании выделено еще несколько разновидностей типа развития. Далее каждая группа описывается комплексом признаков, характерных исключительно для нее (см. разд. 1.5).

7.3. БАЗИДИОМЫ АФИЛЛОФОРОВЫХ ГРИБОВ

Макроструктуры базидиом

В настоящее время систематика афиллофоровых грибов строится с обязательным учетом и макроскопических, и микроскопических структур базидиом. Строение гименофора и базидиом в целом также имеет значение на всех уровнях. Применявшаяся ранее «классическая» система афиллофоровых грибов основывалась на признании ведущими признаками формы плодового тела и гименофора. Примером конвергентного развития плодовых тел разных систематических групп может служить образование гладкого, бородавчатого и игольчатого гименофоров. Семейство ежовиковых грибов (Hydnaceae *s. l.*), выделенное ранее по наличию игольчатого или бородавчатого гименофора, оказалось сборным, формальным в систематическом отношении [6, 69]. В результате углубленных микроскопических и биохимических исследований объем семейства собственно ежовиковых, или гидновых, грибов (Hydnaceae *s. str.*) был уменьшен до нескольких видов, что составило примерно сотую часть видов грибов с ежовиковым гименофором. Остальные распределились по нескольким семействам, причем большая часть отнесена к телефоровым грибам (Thelephogaceae), у которых в мякоти базидиом найдено весьма специфическое соединение — телефоровая кислота [63].

Общий вид базидиом. Афиллофоровые грибы — в основном сапротрофы на древесине, некротрофные паразиты (на живых деревьях), гумусные сапротрофы и небольшая группа — напочвенные микоризные симбиотрофы. С учетом консистенции ткани, формы плодовых тел, продолжительности жизни, условий обитания афиллофоровые грибы подразделяют на две условные группы: 1) жестко-, твердо-, кожистомясистые и 2) мягкомысистые. Первая группа включает в себя виды как с однолетними, так и с многолетними плодовыми телами. Вторая объединяет виды, обитающие на почве, элементах подстилки, полуразрушенной и разрушенной древесине и характеризующиеся в основном шляпковидными базидиомами, с ножкой или без нее, живущими один вегетационный период (рис. 78). У афиллофоровых грибов выделяют пять типов плодовых тел: резупинатные, распростерто-отогнутые, сидячие, дифференцированные на шляпку и ножку, а также клавариоидные [63, 71].

Наиболее упрощенные плодовые тела — *распростертые* по субстрату, эта форма сохраняется на всех стадиях развития плодового тела. Такие базидиомы растут всей пери-

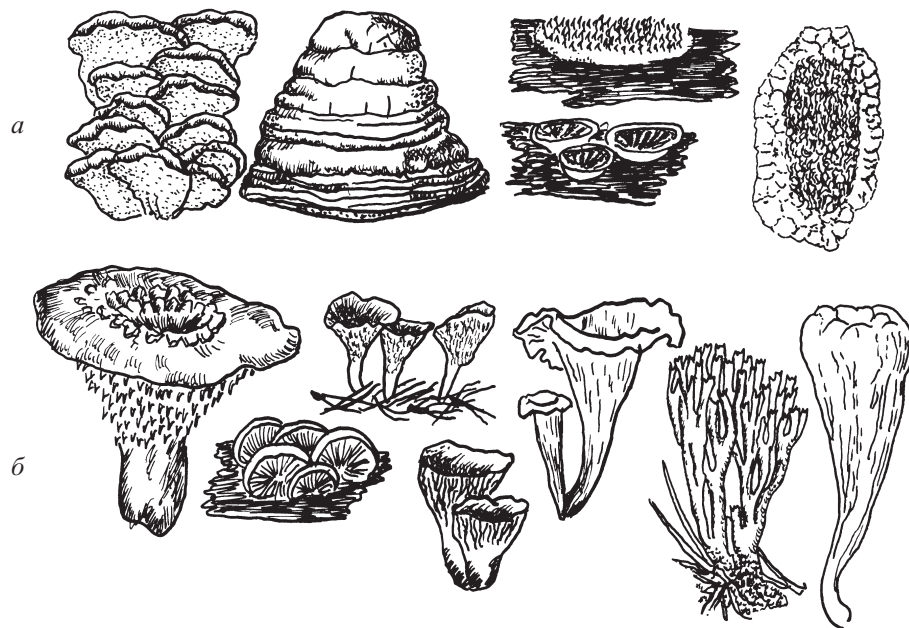


Рис. 78. Разнообразие базидиом грибов порядка афиллофоровые [8]:

a — виды с твердомясистыми, кожистыми и пленчатыми базидиомами;
б — виды с мягкомясистыми однолетними базидиомами

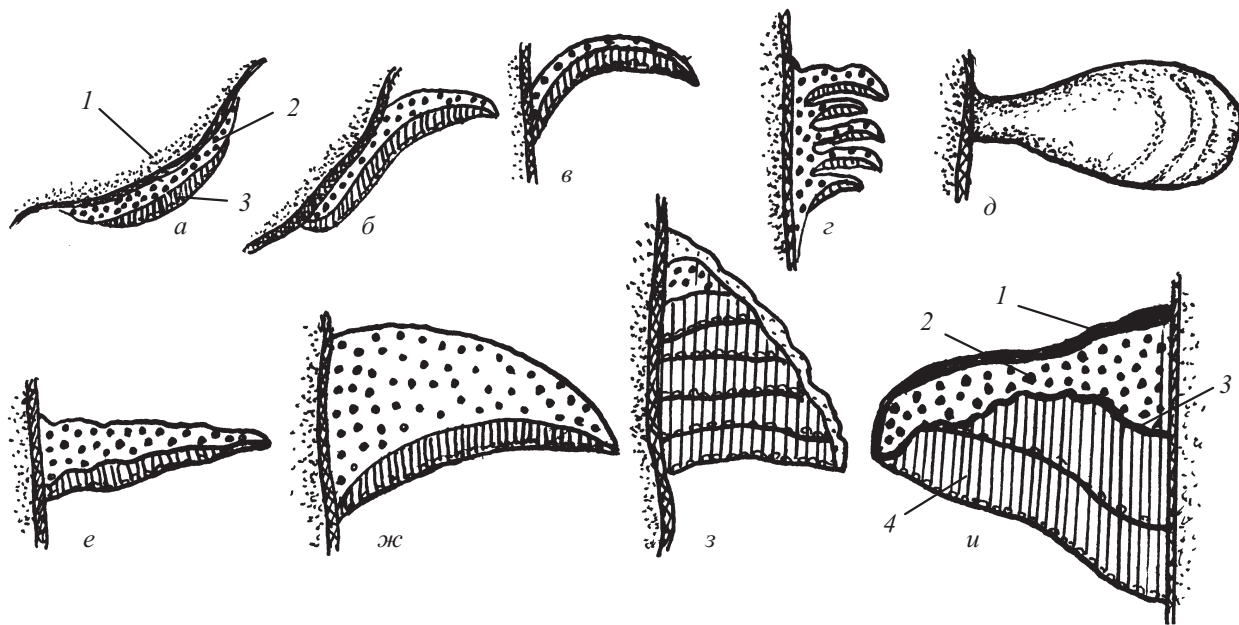


Рис. 79. Типы плодовых тел твердомясистых афиллофоровых грибов [8]:

a — распростертое (1 — субстрат, 2 — подстилка в контактной зоне между субстратом и трамой (мякотью), 3 — гименофор); *б* — распростерто-отогнутое; *в* — отогнутое, раковиннообразное; *г* — черепитчатое; *д* — шпательевидное; *е* — сидячее плоское; *ж* — сидячее подушковидное; *з* — копытовидное; *и* — разрез многолетнего плодового тела (1 — корковый слой, 2 — трама, 3 — «черная линия» из желатинозных гиф между трамой и гименофором, 4 — трубчатый слоистый гименофор)

ферической частью более или менее равномерно, но не достигают больших размеров. Иногда происходит слияние базидиом, обитающих рядом на одном субстрате. Почти одновременно с плодовым телом развивается и гименофор на нем. Он покрывает поверхность базидиомы или сплошь, или оставляя стерильной периферическую часть. Она может быть войлочной, мучнистой, пленчатой и т. д. Обычно часть базидиомы, находящаяся в соприкосновении с субстратом, называется подстилкой. Все эти особенности плодового тела являются систематическими признаками, характеризующими тот или иной вид (рис. 79).

Распростерто-отогнутые плодовые тела — следующая стадия эволюционного развития резупинатных плодовых тел. В зрелом состоянии распростертые вначале плодовые тела периферической частью отделяются от субстрата, образуя зачаточную шляпку, с внешней стороны которой появляется

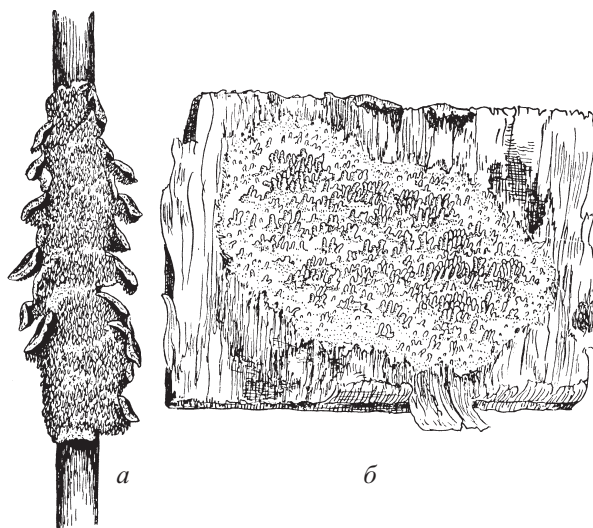


Рис. 80. Распростерто-отогнутые (а) и распростертые (б) жесткомясистые базидиомы афиллофоровых грибов [69]:

а — ирпекс молочно-белый (*Irpex lacteus*);
б — саркодонтia желтоватая (*Sarcodontia subochraceae*)

кожица или иные покровные структуры (рис. 80). Обычно формирование гименофора таких плодовых тел идет от центра, и отогнутые края могут оставаться стерильными.

Разрастание внутренней трамы отогнутых плодовых тел привело к формированию *сидячих* плодовых тел, гименофор которых может далеко сбегать по подстилке или конусообразной, как бы срезанной части шляпки.

Разрастание боковой трамы отогнутой шляпки может также приводить к образованию зачаточной или хорошо развитой ножки, на которой шляпка оказывается отодвинутой от субстрата. Этим создаются лучшие условия для распространения спор.

Перечисленные типы плодовых тел встречаются у собственно трутовых грибов, обитающих на древесине. Их гименофор всегда обращен вниз.

Шляпковидные плодовые тела с центральной, боковой или эксцентрической ножкой более характерны для мягкомясистых афиллофоровых грибов. Гименофор таких плодовых тел расположен на нижней поверхности шляпок, избегает на ножку либо покрывает боковую поверхность базидиомы. Эта группа отличается большим разнообразием плодовых тел (рис. 81). Они могут быть компактными, конусовидными, иметь шляпку и ножку, быть глубоковоронковидными, урноподобными, иметь выпуклую или вогнутую шляпку и т. д. Разнообразна поверхность шляпок: в виде легко сдирающейся тонкопленчатой кожицы, опушенная, волокнистая, чешуйчатая, щетинистая, блестящая, матовая, с выступающими каплями окрашенной жидкости или сухая. Многие виды из этой группы легко узнаются по форме плодовых тел и строению гименофора.

Так, группа клавариоидных (рогатиковых) грибов (*Clavariaceae*) резко отличается от других афиллофоровых необычной формой плодовых тел. Они булавовидные, коралло-

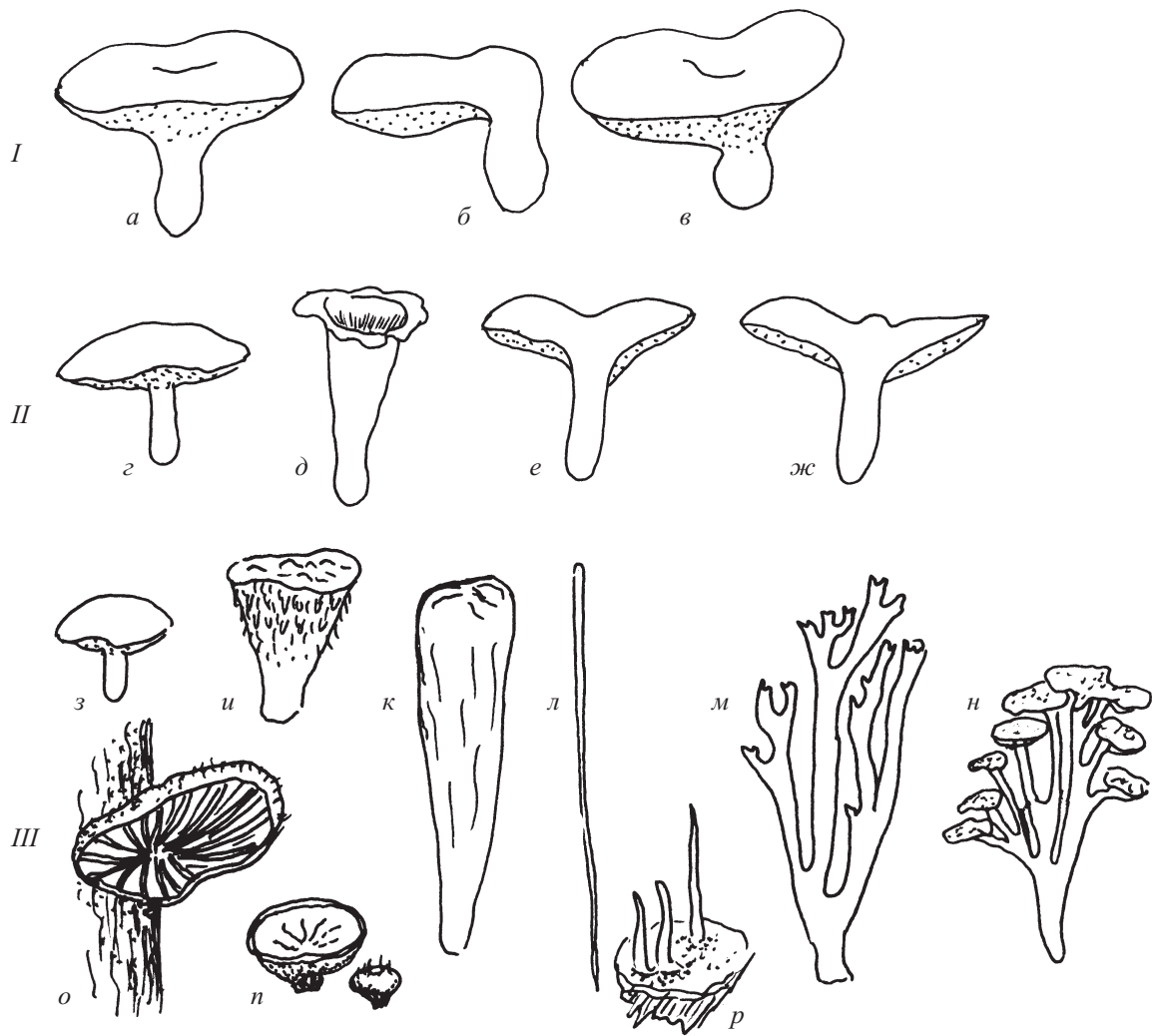


Рис. 81. Типы базидиом мягкомясистых афиллофоровых грибов (ориг.):

I — по расположению ножки (*a* — центральная, *б* — боковая, *в* — эксцентрическая); *II* — по форме шляпки (*г* — выпуклая, *д* — воронковидная, *е* — вдавленная, *ж* — вдавленная с бугорком в центре); *III* — по общей форме (*з* — шляпковидная, *и* — конусовидная, *к* — булавовидная, *л* — нитевидная, *м* — коралловидная, *н* — многшляпковая, *о* — подвешенная со спинной стороны, *п* — цифеллоидная, *р* — шиловидная)

видные, многократно разветвленные с гладким, складчатым или морщинистым гименофором. Он расположен на боковых плоскостях этих удивительных плодовых тел. Особенно большое значение при определении грибов этой группы придается строению верхних веточек, а также изменению на воздухе цвета всех частей плодового тела при нарушении целостности тканей (рис. 82).

Окраска базидиом, в том числе и тканей, и ее изменение на воздухе при нарушении целостности базидиом является хорошим диагностическим признаком. Для афиллофоровых грибов наиболее характерна темно-бурая, рыже-бурая, бурая окраска ткани. В определении грибов на видовом и родовом уровнях имеют значение также вкус и запах мякоти.

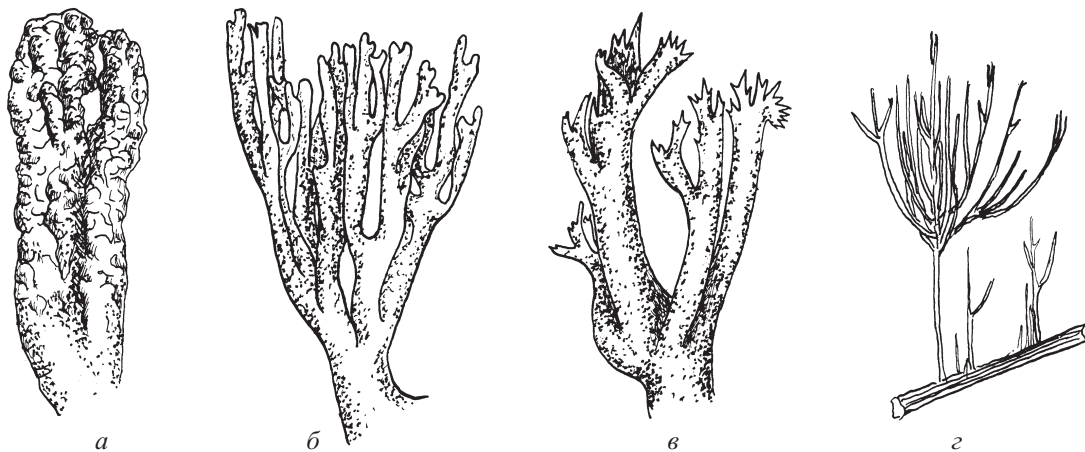


Рис. 82. Коралловидные базидиомы рогатиковых грибов [92]:

a — малоразветвленные, толстые, морщинистые (клавулина морщинистая, *Clavulina rugosa*); *б* — разветвленные с притупленным окончанием ветвей (рамария, *Ramaria* sp.); *в* — разветвленные с зубчатым окончанием ветвей (клавулина гребенчатая, *Clavulina cristata*); *г* — древовидно разветвленные с прямыми волосовидно-тонкими, копьевидными или кисточковидными окончаниями ветвей (птеруля многораздельная, *Pterula multifida*)

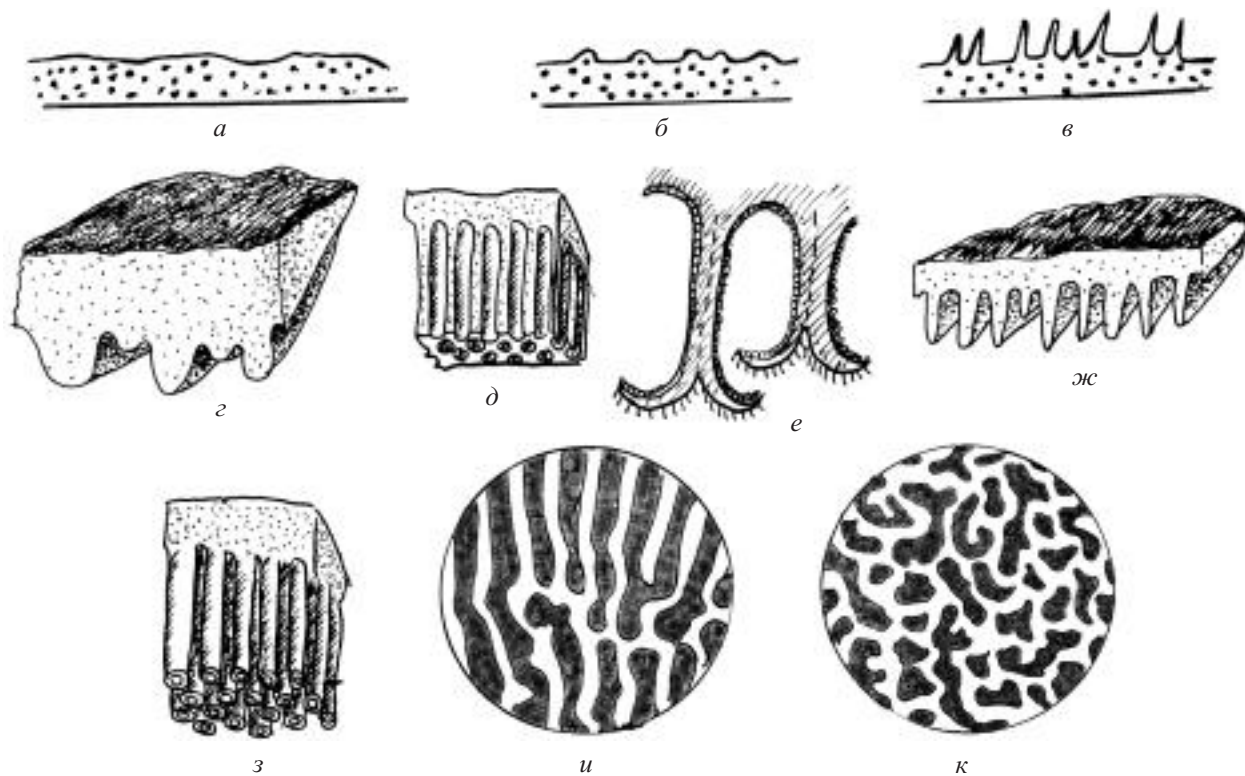


Рис. 83. Типы гименофора афиллофоровых грибов (ориг.):

a — гладкий; *б* — бородавчатый; *в* — игольчатый; *г* — жилковатый; *д* — пористый; *е* — с раздвоенным лезвием пластинок; *ж* — пластинчатый; *з* — трубчатый; *и, к* — лабиринтообразный (дедалиевидный)

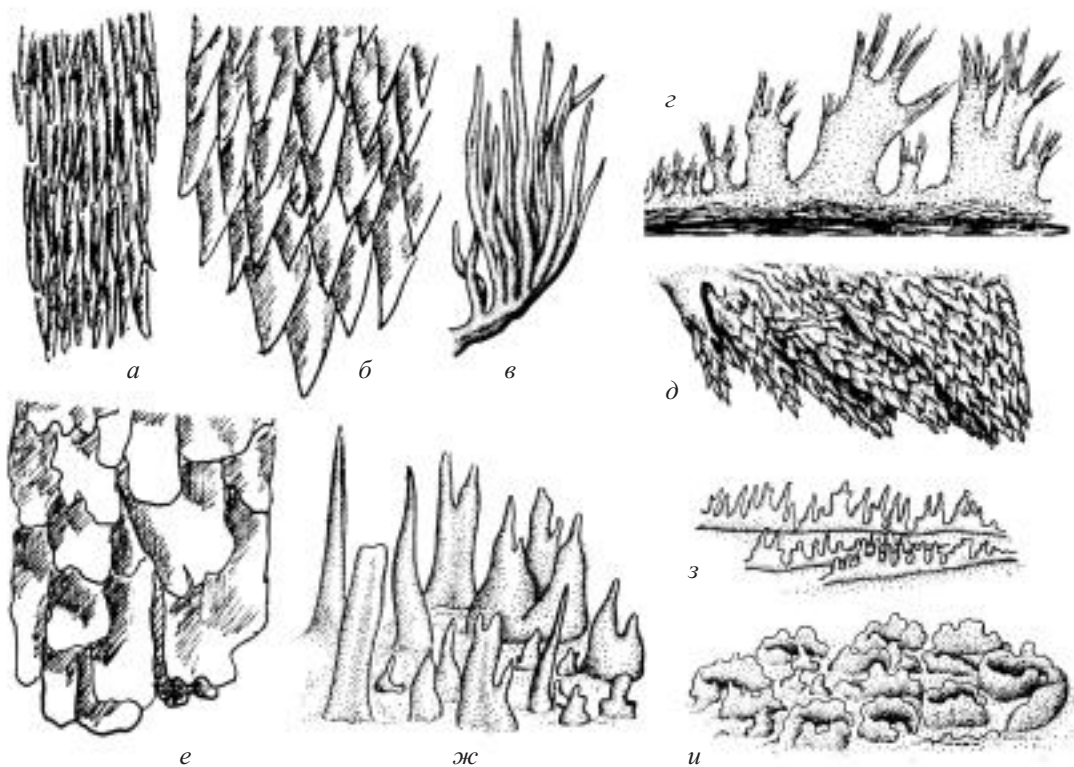


Рис. 84. Типы ежовикового гименофора афиллофороидных грибов [69]:

а — игольчатый; *б* — толстоигольчатый; *в* — шипы конечного ветвления плодового тела гриба гериций коралловидный (*Hericium coralloides*); *г* — шипы, заканчивающиеся кисточковидно, *д* — слившиеся в конические пучки, *е* — с тупой вершиной, *ж* — с острой или рассеченной вершиной; *з* — пластинчатовидно соединенные, *и* — неправильно сетчатовидно соединенные зубцы

Гименофор может быть гладким, бородавчатым, игольчатым или шипиковидным, жилковатым, пористым (когда стенки трубочек срослись и их нельзя отделить друг от друга), пластинчатым (пластинки расположены радиально), концентрически пластинчатым (пластинки расположены концентрическими кругами), пластинчатым с раздвоенным лезвием пластинок, трубчатым (трубочки можно отделить друг от друга), лабиринтовидным, или дедалиевидным (рис. 83). Существует также много переходных форм, например, между пористым гименофором и пластинчатым, бородавчатым и ежовиковым (игольчатым). В пределах перечисленных типов, в свою очередь, существует большое разнообразие. Так, ежовиковый гименофор у молодых грибов бородавчатый, а в зрелом состоянии может нести тонкие шипы, одиночные либо сросшиеся, имеющие тупую вершинку или сплюснутые почти до пластин. В одних случаях наблюдается равномерное расположение одиночных шипов, в других шипы измененной формы сконцентрированы в неправильные образования, в третьих сложно устроенные шипы располагаются на конусообразных выростах (рис. 84). Развитие гименофора шляпочных ежовиковых грибов идет от центральной части низа шляпки к ножке и к краю шляпки, поэтому нормально развитый гименофор находится в центре.

Для многих систематических групп грибов, имеющих как мяскомясистые, так и твердомясистые базидиомы, характерен пористый гименофор. Он может быть сложен из слоя трубочек, легко отделимых друг от друга или сросшихся, располагаться на однолетних или многолетних плодовых телах. В последнем случае он будет состоять из нескольких слоев трубочек. Размеры, очертания, равномерность развития стенок трубочек и пор, которыми они заканчиваются, создают бесконечно разнообразный рисунок пор и гименофора в целом. Недоразвитие стенок на одной стороне и более интенсивное их развитие — на другой создают лабиринтообразный (дедалиевидный) гименофор, часто переходящий в пластинчатый. Поры в конце своего развития могут расщепляться вдоль, придавая гименофору вид игольчатого. Такой гименофор из расщепленных трубочек называется ирпексовидным, так как чаще всего встречается у видов рода ирпекс (*Irpex*).

Важной особенностью в характеристике базидиом является прикрепление гименофора к мякоти шляпки. Он может быть трудноотделимым и составлять с мякотью шляпки одно целое или, наоборот, легко отделяться от нее.

Микроструктуры базидиом

Афиллофоровые (трутовые) грибы (Aphyllophorales) отличаются от других гименомицетов сложностью **гифальной системы**. К настоящему времени в ней выделяют до шести типов гиф, но чаще три: генеративные, скелетные и связывающие [8, 12–16].

Генеративные (дикариотические, вторичные) гифы своим происхождением обязаны слиянию гиф первичного мицелия. Они тонкостенные, ветвящиеся, с нежелатинозными, субжелатинозными или желатинозными стенками, сильно разбухающими при увлажнении, с пряжками, дают начало субгимениальным веточкам, несущим базидии (рис. 85). Кроме того, генеративные гифы служат исходным материалом для формирования других типов гиф. Это гифы неограниченного роста, часто с анастомозами. Иногда генеративные гифы имеют вторично утолщенные стенки и в этом случае приобретают сходство со скелетными гифами. Отличить их можно по наличию перегородок и прямых переходов от тонкостенных к толстостенным участкам.

Скелетные гифы — это толстостенные гифы неограниченного роста, развивающиеся из генеративных гиф в ростовой зоне, как правило, совсем не ветвящиеся или с дихотомически разветвленными концами, без перегородок или с отдельными ложными перегородками. Толстостенность и отсутствие плазменного содержимого указывают на механическую функцию этих гиф в базидиоме. Скелетные гифы всегда можно видеть в растущем крае плодовых тел. Они обуславливают пробковую консистенцию плодовых тел трутовых грибов.

Связывающие гифы имеют ограниченный рост, сильно ветвятся, как правило, имеют утолщенные стенки ярко-коричневого цвета; как и скелетные гифы, быстро теряют плазменное содержимое и выполняют в базидиоме механическую функцию. Иногда они дают на уровне базидий от 3 до 8 толстостенных ответвлений — лучей без перегородок и пряжек.

Если плодовые тела состоят только из генеративных гиф, гифальная система называется мономитической, если из генеративных и скелетных или из генеративных и связывающих — димитической. Если в плодовых телах гифальная система представлена тремя

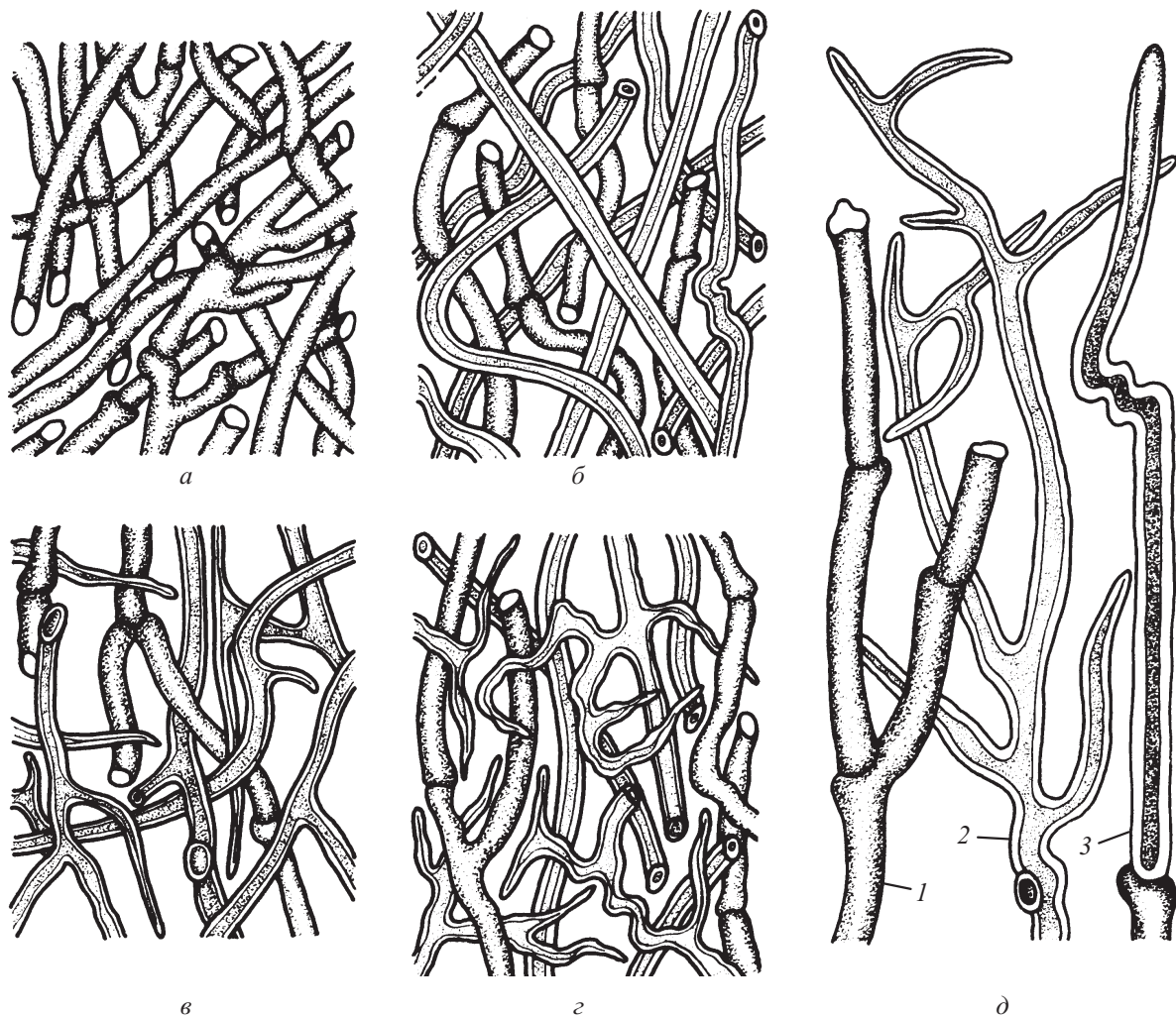


Рис. 85. Типы гифальной системы афиллофоровых грибов [94]:

a — мономитическая с генеративными гифами; *б* — димитическая с генеративными и скелетными гифами; *в* — димитическая с генеративными и связывающими гифами; *г* — тримитическая с генеративными, скелетными и связывающими гифами; *д* — типы гиф (*1* — генеративные, *2* — связывающие, *3* — скелетные)

типами гиф, она называется тримитической. Однако эта довольно простая «классическая» система дифференциации гиф не охватывает всего разнообразия. В сложных случаях некоторые специалисты предлагают использовать более общее деление на генеративные и вегетативные (скелетные и связывающие) гифы. Соответственно гифальная система определяется как мономитическая или гетеромитическая. Тип гифальной системы плодовых тел — характерный и устойчивый для данного вида признак. В то же время он определяет консистенцию плодовых тел, т. е. является элементом приспособительной эволюции [12–14, 17].

От строения гифальной системы, от соотношения гиф разных типов и характера расположения их в базидиоме напрямую зависит консистенция мякоти плодовых тел афиллофоровых грибов. Например, у гименохетовых (*Hymenochaetaceae*) с мономитической и димитической гифальной системой плотное параллельное расположение толстостенных

гиф обуславливает деревянистую консистенцию базидиом (ложный трутовик, *Phellinus igniarius*), несколько более рыхлое, переплетающееся расположение — пробково-деревянистую консистенцию (трутовик однобокий, *Ph. conchatus*).

У видов семейства стереумных грибов (*Stereaceae*) резупинатные плодовые тела с пленчатой консистенцией мякоти, плотно приросшие к субстрату, состоят только из гимениального слоя с плохо различимыми гифами. В распростерто-отогнутых плодовых телах мягкопленчатой консистенции обычно различают два слоя — гимениальный и базальный. При этом гифы базального слоя, рыхло переплетаясь, образуют ячейки. Благодаря этому базидиомы быстро поглощают влагу, сильно увеличиваясь в размерах, и становятся губчатыми. Восково-хрящеватые распростерто-отогнутые базидиомы состоят из трех слоев. Гифы срединного слоя плотно переплетены и расположены радиально или параллельно субстрату, имеют желатинозные либо субжелатинозные оболочки и также разбухают при увлажнении. Распростерто-отогнутые и шляпковидные плодовые тела мягкокожистой консистенции характеризуются отсутствием или слабым развитием коркового слоя, а гифы волосков отходят от срединного слоя, состоящего из плотно переплетенных, расположенных параллельно субстрату генеративных и скелетных гиф. У жесткокожистых распростерто-отогнутых и шляпковидных базидиом стереумных грибов развиты три слоя, причем срединный образован генеративными и плотно сплетенными скелетными гифами, расположенными параллельно субстрату, а корковый — плотно переплетенными, расположенными параллельно субстрату толстостенными скелетными гифами, покрытыми красновато-бурым аморфным веществом (*Stereum hirsutum*) [37].

Базидии. Форма базидий имеет значение в разграничении крупных систематических групп. У афиллофоровых грибов встречаются базидии булавовидные, утриформные, цилиндрические и др. Значение имеет размер базидии, большей частью в качестве видового признака. Однако для многих групп из-за трудности наблюдения характеристика базидий теряет свое значение.

Стерильные элементы гимения и трамы у афиллофоровых грибов чрезвычайно разнообразны, как разнообразно и их происхождение. Появление и развитие таких элементов связано с гифальной системой. Слагающие траму базидиом различного типа гифы могут завершаться в гимениальном слое или в траме различными стерильными структурами. Одни развиваются из окончаний субгимениальных веточек рядом с базидиями. Это гимениальные цистиды, глеоцистиды, базидиолы, цистидиолы, везикулы, дендрогифиды, акантогифиды. Другие являются окончанием толстостенных скелетных гиф срединного или, реже, базального слоя. Это траматические цистиды, псевдоцистиды, акантофизы (рис. 86).

Цистиды бывают тонкостенными, толстостенными или с желатинозными, разбухающими стенками, могут быть с мелкозернистой бесцветной инкрустацией, окрашенные или нет (рис. 87). По происхождению — гимениальные или траматические.

Глеоцистиды могут быть узковеретеновидными, округлыми, грушевидными, мешковидными или неправильной формы, расширенными в средней части и суженными к основанию и вершине. Они заполнены бесцветным или желтоватым маслянистым содержимым, сильно преломляющим свет.

Дендрогифиды — сильно разветвленные окончания генеративных гиф — образуют сплошной слой над базидиями, могут быть окрашенными или бесцветными.

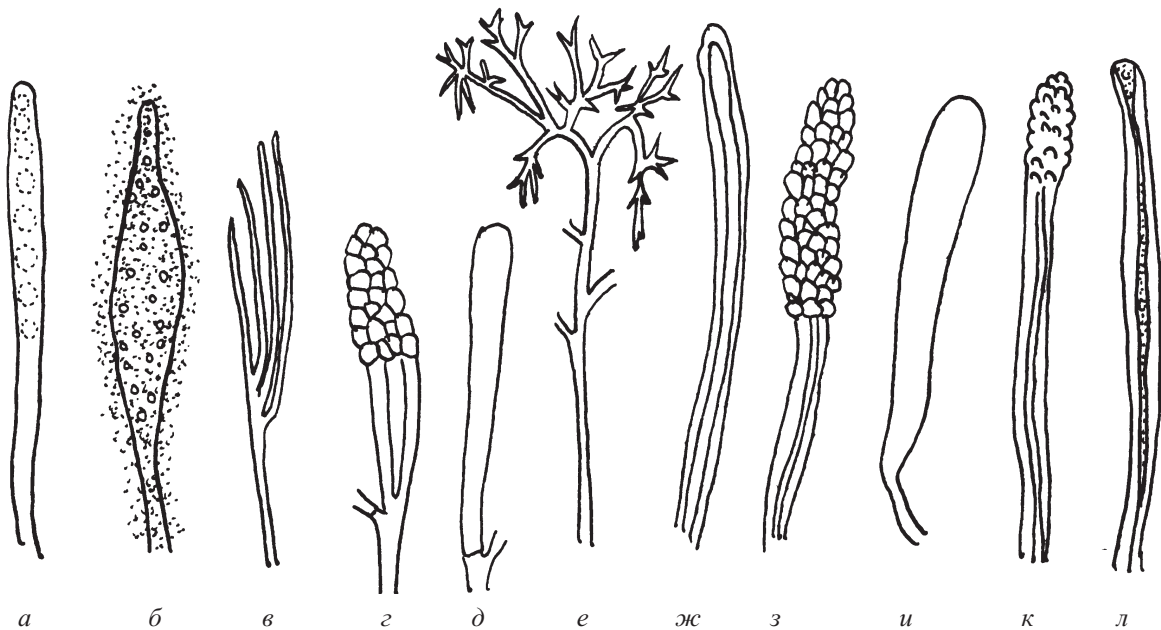


Рис. 86. Стерильные элементы базидиом стереумовых грибов [37]:

а, б — глеоцистиды; в — цистидиолы; г, д — гимениальные цистиды; е — дендрогифиды; ж-и — траматические цистиды; к — акантофизы; л — псевдоцистиды

Базидиолы развиваются из окончаний субгимениальных веточек и не отличаются по размерам от молодых базидий. У некоторых стереумовых грибов базидиолы имеют пальчатые выросты.

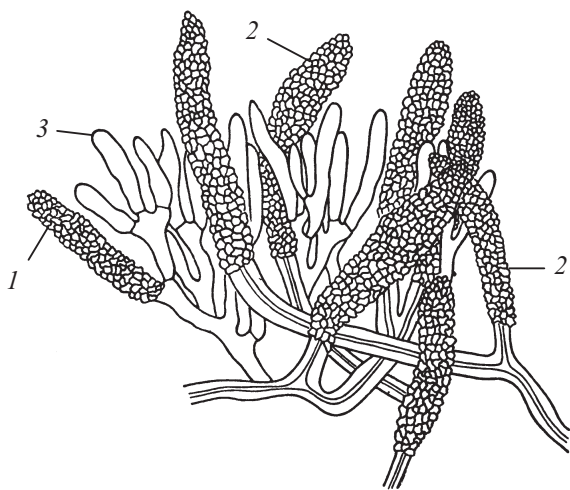


Рис. 87. Цистиды различного происхождения у стереумовых грибов [37]:

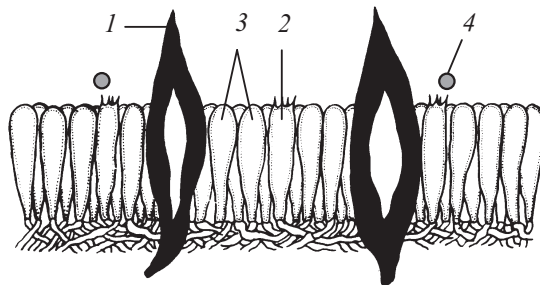
1 — образованные генеративными гифами из окончаний субгимениальных веточек; 2 — траматические, возникшие на окончаниях скелетных гиф; 3 — незрелые базидии

Псевдоцистиды образуются у некоторых групп афиллофоровых грибов. Они толстостенны и заполнены бесцветным или окрашивающимся на воздухе содержимым. Визуально это можно обнаружить при пальпации гимениального слоя: при нарушении стенок псевдоцистид на коже остаются бурые пятна. Псевдоцистиды аналогичны млечным гифам, характерным для других групп базидиальных грибов. Они играют роль проводящих структур. Псевдоцистиды, оканчивающиеся пальчатыми выростами по всей длине или на отдельных участках, называются *акантофизами*. Обычно акантофизы покрыты толстым слоем желто-бурого аморфного вещества.

Траматические цистиды имеют толстые стенки и различаются по форме, окраске, размерам, часто инкрустированы кристаллами или аморфным веществом.

Рис. 88. Строение гимениального слоя
гименохетовых грибов [94]:

1 — щетинки; 2 — базидии; 3 — базидиолы; 4 — споры



Наиболее легко определяемыми стерильными элементами трамы и гимениального слоя афиллофоровых грибов являются *щетинки* — особые толстостенные выросты скелетных или генеративных гиф, которые развиваются в субгимении и выступают между базидиями. Они характерны для видов семейства гименохетовых грибов (Hymenochaetaceae). С точки зрения диагностики имеют значение форма и размеры щетинок (рис. 88). Различают прямые, шиловидные, конусовидные щетинки, со вздутым основанием или согнутые, когтевидные. Иногда встречаются на поверхности шляпок в волосках опушения.

Типы развития гименофора

Характерными признаками при выделении семейств афиллофоровых грибов являются строение гифальной системы, гимениального слоя и наличие в них стерильных элементов. Систематическое значение имеет и то, как формируется на гименофоре гимениальный слой — сплошным слоем или прерывисто.

Если придерживаться точки зрения, что плодовое тело базидиомициетов (как и сумчатых дискомицетов, см. разд. 6.6) есть не что иное, как дифференцированная на ткани строма, то при прерывистом формировании гимениального слоя каждый изолированный участок расположения спорогенных органов можно рассматривать как отдельное плодовое тело.

К о р т и ц и о и д н ы й тип развития гименофора имеет большая часть видов семейств кортициоидных (Corticiciaceae), кониофоровых (Coniophoraceae), калопоровых (Calopogonaceae) грибов. Формирование сплошного гимениального слоя у наиболее примитивных видов происходит непосредственно на субикулюме (подстилке), состоящем из рыхлого или плотного переплетения генеративных гиф, с пряжками либо без них. На подстилке формируется субгимений из более плотно сплетенных тонкостенных генеративных гиф. На нем образуется палисадный слой базидий и сопутствующих им стерильных элементов гимения. Наличие гимениального слоя, расположенного на субгимении, — признак, определяющий базидиому.

У примитивных представителей кортициоидных грибов базидии несут по 6–8 спор. Полагают, что эта группа имеет каких-то общих с сумчатыми грибами предков. Некоторые филогенетические системы базидиальных грибов построены именно на этом положении. Плодовые тела кортициоидных грибов типично пленчатые, очень тонкие, почти невидимые, только у кожистых видов толщина может достигать нескольких миллиметров. Консистенция плодовых тел паутинистая, мясистая, кожистая или даже деревянистая, иногда слизистая или желатинозная, в сухом состоянии твердо-роговидная. Плодовые тела могут быть прочно прикрепленными к субстрату либо легко отделимыми. Систематическое зна-

чение у распростертых базидиом имеет строение их края. Он может быть мучнистым, радиально-волокнистым и т. д. Гименофор у большинства видов гладкий, у других — бородавчатый или шиповатый, реже складчатый. Как исключение встречаются виды с короткотрубчатым (пористым) гименофором — разновидностью складчатого. Разнообразие типов гименофора отражает основную линию его эволюции — увеличение площади спороносного слоя за счет изменения структуры поверхности. Для кортициоидного типа гименофора характерно то, что все его структуры фертильны. Кортициоидный тип представляет особую ветвь морфологического развития гименофора.

Кониофоровые грибы также характеризуются большим разнообразием плодовых тел: от пленчатого до мясистого, с неровным, неправильно-бугорчатым или почти гладким гименофором, а также складчатым, лабиринто-сетчатым до почти пористого, короткотрубчатого с фертильными краями трубочек. Определяющим признаком семейства, кроме перечисленных, является строение оболочки спор: она толстая, темно-желтая и окрашивается реактивом «cotton blue» (хлопчатобумажный синий).

Отличительными признаками видов семейства калопоровые являются отсутствие пружек на гифах, мономитическая гифальная система. Гименофор на ранних этапах формирования складчатый, но скоро сливающийся в трубочки, края которых покрыты базидиями (фертильные).

Плодовые тела у наиболее примитивных калопоровых распростертые, с небольшими отгибами по краю (начало формирования шляпок), однолетние. Среди калопоровых встречаются виды, у которых в развитии гименофора присутствуют черты и кортициоидных, и пориоидных грибов. Гименофор вначале мерулоидный (складчатый), позднее короткотрубчатый, а затем края трубочек вертикально расщепляются и гименофор становится ирпексовидным. Дальнейшее развитие получили распростертые плодовые тела с отогнутыми краями. Сформировались черепитчатые шляпкообразные мясистые многолетние плодовые тела с пористым слоистым гименофором. Образование нового слоя происходит на тонкой прослойке стерильной ткани как на субикулюме. Такое строение имеет распространенный вид калопоровых грибов — оксипорус тополевый (*Oxyporus populinum*). Характерной особенностью плодовых тел этого вида является то, что поверхность белых шляпок всегда покрыта водорослями и мхами.

Ц и ф е л л о и д н ы й тип развития гименофора свойствен семействам цифелловых (Cyphellaceae), фистулиновых (Fistulinaceae) и шизофилловых (Schizophyllaceae) грибов. Гимениальный слой у этой группы грибов сформирован прерывисто. Плодовые тела цифелловых небольшие, высотой несколько миллиметров и еще меньше диаметром. По форме бокальчатые, чашевидные, бочковидные или почти цилиндрические, прикрепляются к субстрату суженным основанием либо короткой ножкой. Поверхность плодовых тел опушенная или почти гладкая, от белой до бурой, устьице нередко с волосками. Консистенция базидиом кожистая, они способны полностью высохнуть и оживать после дождя. Внутренняя поверхность образована гладким или складчатым гименофором. Плодовые тела одиночные или расположены группами. Между ними иногда растет рыхлый либо паутиновый мицелий. По образу жизни цифелловые грибы — сапротрофы на древесине, большей частью мезофиты.

Фистулиновые грибы включают два монотипных рода, из которых широко распространён в умеренной зоне северного полушария род фистулина (*Fistulina*). Встречается в районах произрастания дуба и каштана съедобного, по организации структур телеоморфы напоминает клавицепсовые грибы (Ascomycetes, Clavicipitales), у которых множество плодовых тел располагается по периферии стромы. У фистулины множество бокальчатых плодовых тел, не сросшихся между собой и имеющих короткие ножки, которыми они прикрепляются к нижней поверхности общей для всех плодовых тел шляпки. По существу она несёт функцию стромы клавицепсовых грибов, являясь площадкой для размещения плодовых тел. Шляпки фистулиновых грибов однолетние, языковидные или консолевидные, у основания часто переходящие в короткую ножку. Слой цифеллоидных плодовых тел на нижней стороне шляпки носит название гименофора, на котором располагается прерывистый гимениальный слой. Гифальная система мономитическая, имеющая проводящие гифы (латициферы) с оранжево-красным соком, дающим окраску всему плодовому телу.

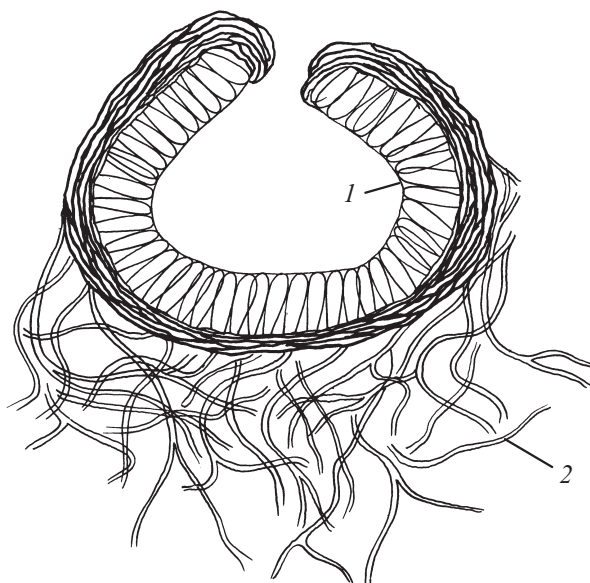


Рис. 89. Разрез цифеллоидного плодового тела строматосцифы бахромчатой [17]:

1 — гимениальный слой; 2 — гифы стромы

Семейство шизофилловых грибов включает два рода. У представителя одного из них — строматосцифы бахромчатой (*Stromatoscypha fibratum*) — базидиомы однолетние, состоят из многочисленных чашечек, тесно сближенных на общей строме. Чашечки вначале шаровидные, закрытые, затем раскрываются верхушечной порой и становятся диско-видными или чашевидными; сначала они разобщенные, затем сближаются и становятся неправильными из-за взаимного давления. В конце концов образуется трубчатый гименофор пористого типа. Строма, на которой расположены плодовые тела, резупинатная, пленчатая, более или менее жесткая, легко отделяющаяся от субстрата или приросшая (рис. 89).

Несколько другой тип цифеллоидных плодовых тел характерен для щелелистника обыкновенного (*Schizophyllum commune*). Его множественные удлиненные базидиомы расположены с нижней стороны шляпок, их боковые стороны касаются друг друга, образуя своеобразные пластинки, радиально расходящиеся от суженного основания. Края этих двойных пластинок плотно прилегают друг к другу во влажном состоянии. При сухой погоде они разделяются и каждое плодовое тело замыкается, прикрывая лежащий внутри гименофор от высыхания. Общая шляпка этих сложных базидиом достигает 5 см в диаметре. Поверхность щетинистая, волосатая, от беловатой до серой. Шляпки от сидячих до почти распростертых с отогнутым краем, часто подвешенные, прикрепляющиеся к субстрату суженным основанием, вееро-видные, половинчатые, округлые, срастающиеся боками или расположенные черепитчато, кожистые, упругие.

Систематические группы

Особенности развития в онтогенезе гимения и гименофора изучены у многих систематических групп грибов [16, 41]. Наряду с перечисленными характеристиками при определении грибов используются более доступные для изучения макро- и микропризнаки, такие как строение спор, трамы, наличие щетинок и млечных гиф, определенных биохимических соединений и т. д. Для каждого таксона выявляется один или несколько неповторимых признаков. Ниже дается краткая характеристика ряда семейств афиллофоровых грибов.

П о р и е в ы е (Poriaceae). Форма плодовых тел — от распростертых до распростерто-отогнутых и сидячих. Распростертые базидиомы имеют вид более или менее мягкой пленки или пластины, плотно прилегают к субстрату либо отстают от него, имеют край паутинистый, плесневидный или толстый ватообразный. Распростерто-отогнутые плодовые тела наиболее разнообразны и нестандартны по форме; сидячие встречаются реже. Консистенция мякоти самая разнообразная: восковидная, субжелатинозная, мясистая, кожистая, пробково-деревянистая, губчатая, волокнистая. По цвету у большинства видов мякоть белая, древесинно-желтая, кремовая, розовая. Небольшая группа характеризуется яркой окраской ткани — киноварно-красной, оранжевой, желтой, глинистого цвета. Поверхность шляпки может быть покрыта ясно выраженной коркой или тонкой кожей; при отсутствии таковых поверхность в разной степени опушена: голая, шероховатая, бархатистая, волосатая или щетинистая. Она может быть зональной, концентрически бороздчатой, морщинистой. Гименофор у большинства пориевых трубчатый. Он состоит из одного или нескольких слоев сросшихся боками трубочек. У некоторых видов (ирпекс молочно-белый, *Irpex lacteus*) трубочки расщепляются с образованием лопатчатых или зубчатых выростов либо шипов. Многим пориевым свойствен лабиринтовидный или пластинчатый гименофор. Виды родов тиромицес (*Tyromyces*), кориолюс (*Coriolus*), лензитес (*Lenzites*), пикнопорус (*Pycnoporus*), дедалиопсис (*Daedaleopsis*), фомитописис (*Fomitopsis*) являются обычными в студенческих сборах.

Отличительным признаком семейства являются гиалиновые споры с гладкой тонкой или толстой оболочкой.

Г а н о д е р м о в ы е (Ganodermataceae). Плодовые тела сидячие, шляпкообразные, с более или менее развитой боковой или эксцентрической ножкой, реже с центральной. Характерной особенностью базидиом является толстая блестящая или матовая корка. Строение и расположение составляющих ее клеток весьма своеобразны и могут служить таксономическим признаком на уровне рода. Плодовые тела однолетние или многолетние. Ткань пробково-деревянистая. Характерным признаком на уровне семейства является строение спор, имеющих хорошо развитую двойную оболочку. Наружная оболочка — эписпорий — бесцветная, гладкая. Нижележащий эндоспорий — с выростами, погруженными в эписпорий. Наиболее обычны трутовики плоский и лакированный (*Ganoderma applanatum*, *G. lucidum*).

Г и м е н о х е т о в ы е (Hymenochaetaeae). Главным отличительным признаком является наличие щетинок и щетинкоподобных элементов в гимении и ткани грибов. Плодовые тела однолетние и многолетние, весьма разнообразны и относятся ко всем известным морфологическим типам. Мякоть под действием щелочей приобретает темно-бурый или

черный цвет (так называемая ксантохроидная реакция). Гименофор различных родов может быть гладким, бугорчатым, шиповидным, лабиринтоподобным и концентрически пластинчатым. Последний тип не встречается более ни у одной группы грибов. Большинство гименохетовых имеет трубчатый гименофор. Экологические группы: паразиты на живых растениях, сапротрофы на древесине и малочисленная группа — сапротрофы на почве. Обычный вид — гименохета табачная (*Hymenochaeta tabacina*).

А л ь б а т р е л л о в ы е (Albatrellaceae) грибы обитают на почве, корнях деревьев; однолетние. У напочвенных видов с центральной или эксцентрической ножкой края шляпок иногда срastaются, как и множественные ножки, которые могут иметь одно основание. Ткань светлой окраски, споры гиалиновые, различной формы, с гладкими стенками. Гименофор трубчатый, однослойный.

Б о н д а р ц е в и е в ы е (Bondarceviaceae) представлены одним родом. Характерным отличием семейства и рода являются шаровидные споры с толстыми цианофильными стенками, орнаментированными валикообразными, сильно амилоидными гребнями. По внешнему виду плодовые тела сходны с базидиомами альбатрелловых грибов. Встречаются в горных лесах на корнях пихты.

Большую группу составляют мягкомясистые афиллофоровые грибы, обитающие на растительных остатках подстилки, на валеже, на почве. Как правило, характеризуется плодовыми телами, дифференцированными на шляпку и ножку (см. рис. 81). Гименофор ежовиковый, гладкий, морщинистый, жилковатый и у небольшой группы — пористый. Для некоторых семейств тип гименофора имеет диагностическое значение.

Мягкомясистые шляпочные базидиомы с ежовиковым гименофором характерны для большой группы т е л е ф о р о в ы х (Thelephoraceae) грибов родов саркодон (*Sarcodon*) и гиднеллум (*Hydnellum*), распространенных в Сибири в светлохвойных сосновых лесах. Также часто встречаются некоторые виды родов феллодон (*Phellodon*) и аурискальпиум, или шишколюб (*Auriscalpium*). Самым важным признаком семейства являются бурые, шиповатые, бугорчатые споры. У многих видов мякоть плодовых тел имеет запах кумарина. Особенно крупные плодовые тела, до 30 см в диаметре, встречаются среди саркодонов. Виды этого рода обитают на почве, образуя крупные «ведьмины круги» диаметром в несколько десятков метров; симбиотрофы. Меньшего размера круги образуют многие виды гиднеллумов. Их своеобразные конусовидные, плотные, жестко-пробковой консистенции плодовые тела весьма живописной розовой, бурой, голубой окраски хорошо заметны. Характерной особенностью базидиом гиднеллумов, как и видов рода телефора (*Thelephora*), является обрастание препятствий, возникших в месте формирования плодовых тел (веточек, стебельков растений и т. д.). Некоторые виды (*Thelephora terrestris*) могут вызывать удушение сеянцев в питомниках.

Ежовиковый гименофор имеют представители немногочисленного семейства собственно е ж о в и к о в ы х, или гидновых (Hydnaceae), грибов. Составляющие его виды относятся к группе микоризных симбиотрофов. Базидиомы шляпочные с ножкой, рыжеватые, со светлой тканью. Споры неамилоидные, гладкие, бесцветные. Наиболее обычен гиднум выемчатый (*Hydnum repandum*).

Своеобразные шипы имеют виды г е р и ц и е в ы х (Hericiaceae) грибов. Плодовые тела шляпочные или древовидно разветвленные, иногда желвакообразные либо состоящие

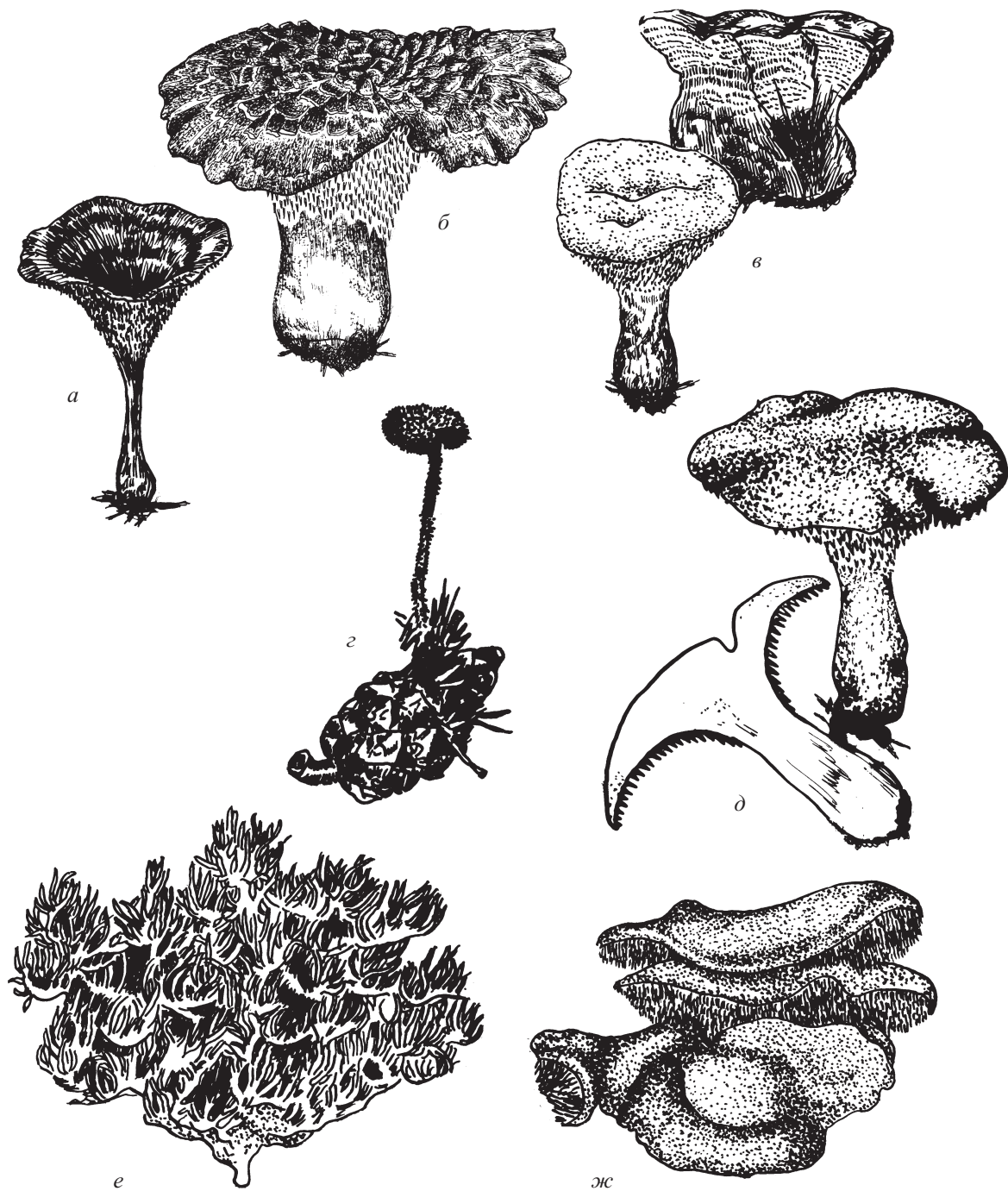
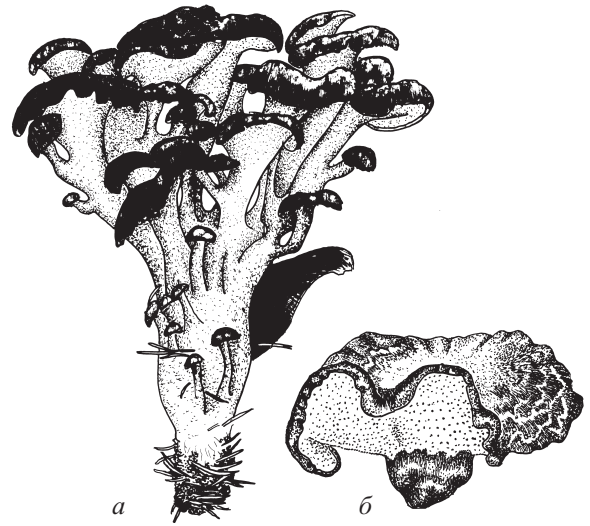


Рис. 90. Мягкомясистые базидиомы с ежевиковым гименофором [69]:

a–г — телефоровые (*a* — гиднеллум зональный, *Hydnellum zonatum*; *б* — саркодон черепитчатый, *Sarcodon imbricatus*; *в* — гиднеллум компактный, *Hydnellum compactum*; *г* — шишколоб обыкновенный, *Auriscalpium vulgare*); *д* — гидновые (глухая лисичка, или гиднум выемчатый, *Hydnum repandum*); *е, ж* — герициевые (*е* — герициум альпийский, *Hericium alpestre*; *ж* — герициум кудрявый, *H. cirrhatum*)

Рис. 91. Мягкомясистые базидиомы афиллофоровых грибов с трубчатым (пористым) гименофором (ориг.):

а — остейна (*Osteina obducta*);
б — болетопсис чернеющий (*Boletopsis leucomelaena*)



из черепитчато-прижатых, сросшихся у основания лопастей (шляпок), сидячие или на короткой ножке, как исключение — распростертые, распростерто-отогнутые или в виде полукруглой шляпки, белые, желтоватые либо с розовым оттенком. Шипы обычно свисающие, различной длины. Споры амилоидные, гладкие, широкоэллипсоидные (рис. 90).

Мягкомясистыми базидиомами с трубчатым гименофором характеризуются виды семейства болетопсидеи (*Boletopsidaceae*) грибов. В Сибири встречается один монотипичный род — болетопсис чернеющий (*Boletopsis leucomelaena*), чаще в сосновых лесах на супесчаных почвах. Это один из характерных видов в группировках грибов в Среднем Приангарье. Плодовые тела однолетние, с центральной или эксцентрической ножкой, длина которой всегда меньше диаметра шляпки (рис. 91). Консистенция мякоти жесткомясистая. Гименофор короткотрубчатый, отделяющийся от ткани. Шляпка и ножка покрыты тонкой сероватой кожицей. Встречается «ведьмиными кругами» с довольно плотным расположением плодовых тел. Вероятный микоризный симбионт сосны.

Группа шляпочных грибов с напочвенными мягкомясистыми базидиомами и гладким, морщинистым и жилковатым гименофором объединяет виды семейств рогатиковых и лисичковых грибов, обитающих в основном на почве и являющихся микоризными симбиотрофами и сапротрофами.

Рогатиковые грибы (*Clavariaceae*) имеют плодовые тела булавовидной, почти цилиндрической формы, растущие вертикально вверх или разветвленные, в том числе многократно. В этом случае форма плодовых тел становится коралловидной (рис. 92). Вся поверхность плодового тела, кроме

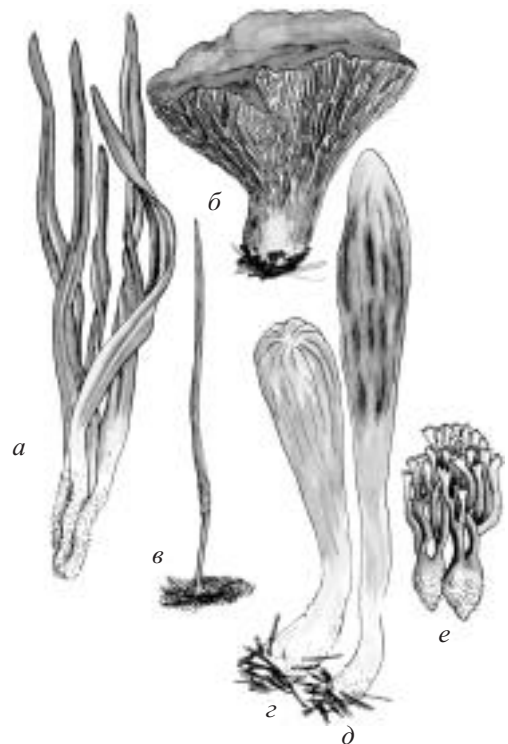


Рис. 92. Базидиомы рогатиковых грибов (ориг.):

а — клавария пурпуровая (*Clavaria purpurea*); б — гомфус булавовидный (*Gomphus clavatus*); в — клавариадельфус камышовый (*Clavariadelphus junceus*); г — клавариадельфус усеченный (*C. truncatus*); д — клавариадельфус пестиковый (*C. pistillaris*); е — рамария гребенчатая (*Ramaria stricta*)

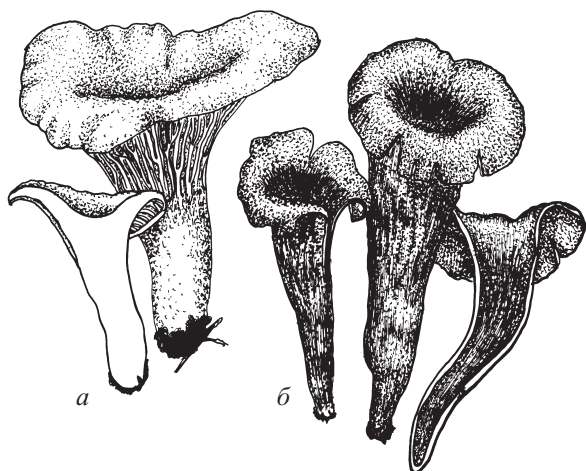


Рис. 93. Базидиомы лисичковых грибов (ориг.):

a — лисичка рыжая (*Cantharellus cibarius*), гименофор жилковатый; *б* — ворончник рожковидный (*Craterellus cornucopoides*), гименофор гладкий или слегка морщинистый

ножки и частей, обращенных вверх, покрыта гимениальным слоем. Гимениальный слой образован базидиями, несущими 4, реже 2 споры, и стерильными клетками — базидиолами, цистидами, глеоцистидами. Споры шаровидные, овальные, цилиндрические, веретеновидные, сигмовидные, с гладкой или орнаментированной оболочкой (шиповатые, шероховатые, ребристые), неамилоидные, гиалиновые или слегка окрашенные. Окраска плодовых тел многообразна и нередко характерна для видов. При определении видов широко используют изменение окраски отдельных частей плодового тела, особенно окончания ветвей, при надавливании и нарушении целостности, а также запах и вкус мякоти.

Л и с и ч к о в ы е грибы (*Cantharellaceae*) характеризуются базидиомами, дифференцированными на шляпку и ножку. Пло-

довые тела весьма своеобразны: от толстомясистых, почти плоских, до тонкомясистых, воронковидных, глубокотрубковидных, с отвернутыми, иногда лопастными краями. Гименофор гладкий, морщинистый, жилковатый, расположен на нижней стороне шляпки (рис. 93). Цвет плодовых тел — от рыжевато-серого до интенсивно черного [5, 29]. Ниже приводится ключ для определения некоторых семейств афиллофоровых грибов, в котором используются различные макро- и микроскопические признаки.

Ключ для определения семейств порядка *Aphyllorphorales* [17]

1. Гименофор трубчатый, шиповидный, пластинчатый (базидиомы пробковые) или ложнопластинчатый (базидиомы гибкие, мягкокожистые) 2
 - Гименофор гладкий, низкородавчатый или мерулиоидный 6
2. Гименофор ложнопластинчатый из сросшихся боковыми стенками цифеллоидных базидиом, с образованием анастомозирующих пластинок. Базидиомы гибкие, мягкокожистые. **Schizophyllaceae**
 - Гименофор трубчатый или шиповидный, если пластинчатый, то базидиомы пробковые 3
3. Ткань бурая. Споры окрашенные или бесцветные 4
 - Ткань белая. Споры бесцветные. Отдельные чашевидные трубочки закладываются на общей подстилке, впоследствии сливаясь с формированием порообразного гименофора **Schizophyllaceae**
4. Споры гладкие. Генеративные гифы без пряжек. Щетинки обычны в гимении, иногда присутствуют в ткани **Hymenochaetaceae**
 - Споры орнаментированные или гладкие. Генеративные гифы с пряжками. Щетинок в гимении нет, иногда имеются цистиды 5
5. Споры окрашенные, орнаментированные **Ganodermataceae**
 - Споры гладкие, бесцветные **Polyporaceae**
6. В гимении многочисленные щетинки **Hymenochaetaceae**

- Щетинок в гимении нет, иногда имеются цистиды 7
7. Базидиомы распростертые, гименофор гладкий или мерулиоидный. Споры окрашенные, с толстыми гладкими стенками **Coniophoraceae**
- Базидиомы распростертые, распростерто-отогнутые, коралловидно-разветвленные или лопатчатые. Гимений гладкий, изредка низкородавчатый либо порообразный. Споры с гладкой, шероховатой или бородавчатой бесцветной, иногда слегка желтоватой оболочкой **Lachnocladiaceae**

7.4. БАЗИДИОМЫ АГАРИКОИДНЫХ ГРИБОВ

Система Agaricales s. l.

Группа порядков агарикоидных грибов включает основное разнообразие съедобных и ядовитых видов. Они имеют макроскопические базидиомы мясистой, хрящеватой, реже почти кожистой консистенции. В строении базидиомы различают шляпку с гладким, пластинчатым, трубчатым или пористым гименофором, расположенным на ее нижней стороне, и ножку, которая у большинства видов центральная или эксцентрическая, реже латеральная (боковая). У некоторых видов ножка отсутствует вовсе. Базидиомы однолетние. Трофические группы представлены сапротрофами, паразитными грибами и симбиотрофами, причем последняя группа является основной по количеству видов среди всех макромицетов.

Большое разнообразие агарикоидных грибов, сложность их морфологии и анатомии, малая изученность географического распространения, биологии и экологии, онтогенеза, филогенетических связей с другими группами грибов, полиморфизма вызывают к ним большой научный интерес. До сих пор система агарикоидных грибов подвергается пересмотру практически на всех уровнях, существует несколько ее интерпретаций, что связано с недостаточной изученностью мировой флоры этой группы и редкой встречаемостью многих видов. В систематическом плане группа не является единой, и выделение таксонов основывается в ряде случаев только на анатомо-морфологических признаках.

Разными авторами в разное время в группе агарикоидных грибов выделялось от 3 до 10 порядков. Количество родов также варьирует: от 78 [98] до 205 [100]. Критерии, используемые для выделения таких таксономических категорий, как семейство, род, вид, весьма различны [36, 66, 68].

В настоящее время наиболее признанными являются системы Зингера [103] и Мозера [100]; в данном пособии принята последняя.

Группа порядков агарикоидных грибов (Agaricales s. l.)

По [100]	По [103]
Порядок полипоровые (Polyporales)	Подпорядок болетовые (Boletineae)
Семейство полипоровые (Polyporaceae)	Семейство шишкогрибовые (Strobilomycetaceae)
Порядок болетовые (Boletales)	Семейство болетовые (Boletaceae)
Семейство шишкогрибовые (Strobilomycetaceae)	Семейство свинушковые (Paxillaceae)
Семейство болетовые (Boletaceae)	Семейство мокруховые (Gomphidiaceae)
Семейство свинушковые (Paxillaceae)	Подпорядок агариковые (Agaricineae)
Семейство мокруховые (Gomphidiaceae)	Семейство вешенковые (Pleurotaceae)

Порядок агариковые (Agaricales)	Семейство гиgroфоровые (Hygrophoraceae)
Семейство гиgroфоровые (Hygrophoraceae)	Семейство рядовковые (Tricholomataceae)
Семейство рядовковые (Tricholomataceae)	Семейство энтоломовые (Entolomataceae)
Семейство энтоломовые (Entolomataceae), или розовопластинниковые (Rhodophyllaceae)	Семейство мухоморовые (Amanitaceae)
Семейство плутеевые (Pluteaceae)	Семейство агариковые (Agaricaceae)
Семейство мухоморовые (Amanitaceae)	Семейство навозниковые (Coprinaceae)
Семейство агариковые (Agaricaceae)	Семейство больбитиевые (Bolbitiaceae)
Семейство навозниковые (Coprinaceae)	Семейство строфариевые (Strophariaceae)
Семейство больбитиевые (Bolbitiaceae)	Семейство паутинниковые (Cortinariaceae)
Семейство строфариевые (Strophariaceae)	Семейство креpidотовые (Crepidotaceae)
Семейство креpidотовые (Crepidotaceae)	Подпорядок сыроежковые (Russulineae)
Семейство паутинниковые (Cortinariaceae)	Семейство сыроежковые (Russulaceae)
Порядок сыроежковые (Russulales)	Семейство бондарцевиевые (Bondarzeviaceae)
Семейство сыроежковые (Russulaceae)	

Агарикоидные грибы занимают промежуточное положение между двумя крупными таксономическими группами холобазидиомицетов — афиллофоровыми грибами и группой порядков гастеромицеты. Для первых характерен гимнокарпный тип развития базидиом, для вторых — ангиокарпный. У агарикоидных грибов встречаются все известные типы развития базидиом.

Порядок полипоровые можно считать переходным между афиллофоровыми и агарикоидными грибами. Для него свойственны моно- и димитическая гифальные системы, гемиангиокарпный и, в большей мере, гимнокарпный типы развития, однолетние базидиомы, пористый и пластинчатый гименофоры и сапротрофный тип питания. Порядок объединяет часть видов семейства полипоровые порядка афиллофоровые, имеющих дифференцированные на ножку и шляпку базидиомы и гемиангиокарпный тип развития, а также большую часть родов семейства вешенковые [103].

Макроструктуры базидиом

Внешний вид плодовых тел. Общее представление о строении базидиом агарикоидных грибов можно получить на примере мухоморовых грибов (рис. 94). У некоторых групп грибов какие-то части базидиомы могут или иметь иное строение, или отсутствовать. Тогда плодовое тело будет характеризоваться двумя самыми главными частями — шляпкой и гименофором, который расположен снизу на шляпке. Такие базидиомы встречаются у некоторых видов вешенковых, креpidотовых. У многих групп отсутствуют общее и частное покрывала.

Общий вид базидиомы с возрастом изменяется. Увеличивается в размерах и меняет форму шляпка, удлиняется ножка, разрываются общее и частное покрывала и т. д. (рис. 95). Окраска пластинок у зрелых грибов более интенсивная, чем у молодых. Поэтому для целей определения собирают и изучают базидиомы всех стадий развития.

При изучении формы базидиомы прежде всего обращают внимание на наличие ножки и ее расположение относительно центра шляпки. Ножка может быть центральной, сме-

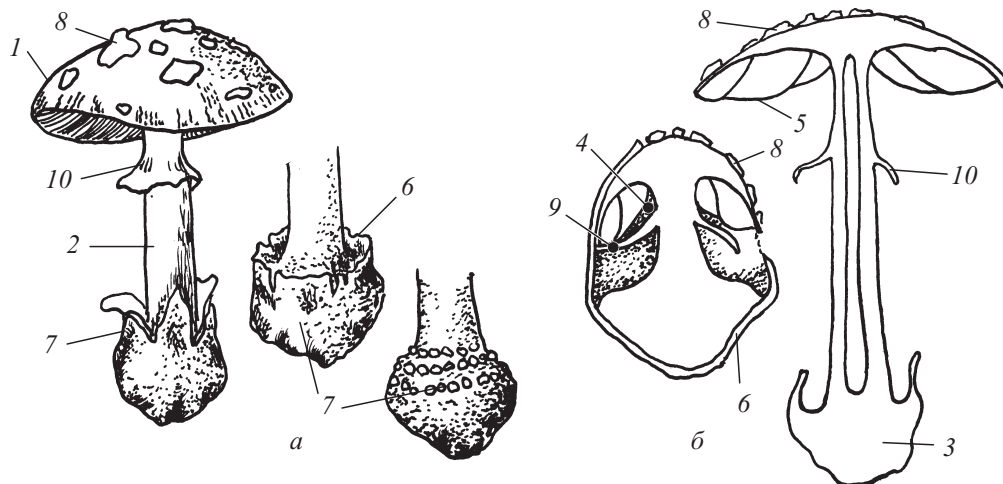


Рис. 94. Строение базидиом мухоморовых грибов:

- a* — общий вид базидиомы; *б* — разрез молодого и зрелого плодового тела; 1 — шляпка; 2 — ножка; 3 — основание ножки; 4 — пластиночная камера; 5 — пластинчатый гименофор; 6 — общее покрывало; 7 — вольва; 8 — остатки общего покрывала в виде чешуй на шляпке; 9 — частное покрывало; 10 — кольцо на ножке, остатки частного покрывала

щенной, или эксцентрической, боковой, или латеральной (рис. 96), с общим или частным покрывалом либо без него.

Шляпка. Форма шляпок многообразна, причем похожие шляпки могут встречаться в совершенно разных систематических группах. Однако для некоторых групп форма шляпки характерна, как, например, подушковидная для болетовых грибов: маслят, подосиновиков, белых и т. д. Плоские или плоскоуглубленные шляпки часто встречаются у сыроежковых, яйцевидные — у навозников, конические — у мицен, псатирелл, галерин, воронковидные — у говорушек, омфалин (рис. 97).

Поверхность шляпки характеризуется следующим образом: по состоянию — сухая, гигрофанная, желатинозная, слизистая в разной степени; по внешнему виду — гладкая матовая или блестящая, волокнистая, чешуйчатая, с остатками общего и частного покрывал (рис. 98).

Сухая поверхность обычно выглядит матовой, замшевой, никогда не становится слизистой или липкой, ни в сырую, ни в сухую погоду. Характерна, например, для шляпок моховиков (*Xerocomus*), ксеромфалин (*Xeromphalina*), чесночников (*Marasmius*). Сухая поверхность шляпок образована гифами, стенки которых не желатинозны. Сухая матовая поверхность,

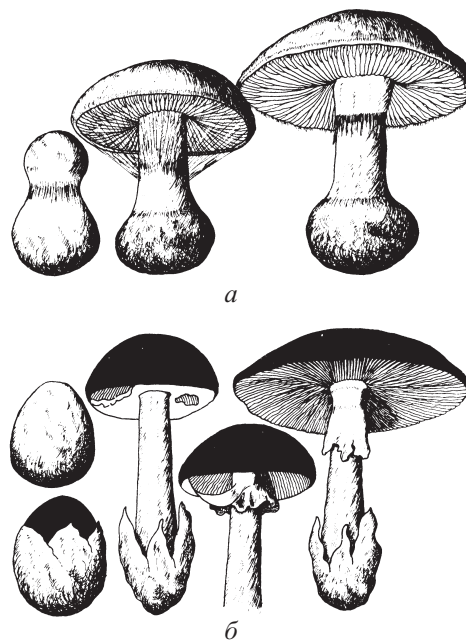


Рис. 95. Изменение с возрастом формы базидиом [95]:

- a* — паутинника; *б* — мухомора

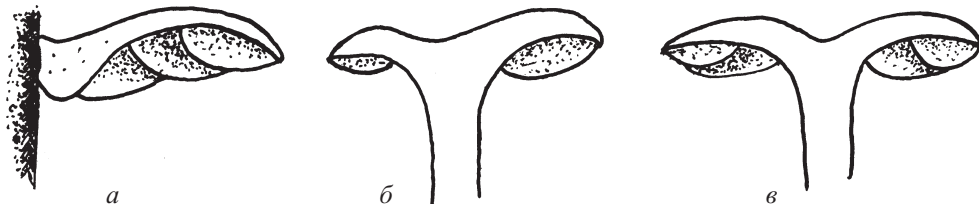


Рис. 96. Расположение ножки базидиомы (ориг.):
 а — боковая (латеральная); б — эксцентрическая; в — центральная

например у чесночников, образована пилеипеллисом, который построен по типу эпителия, клетки гиф расположены перпендикулярно поверхности шляпки гимениевидным слоем. Кроме того, у многих чесночников эти клетки метельчато-разветвленные (рамеальный тип пилеипеллиса).

Гигрофанная поверхность — напитанная влагой. Это состояние хорошо заметно на подсыхающей шляпке, когда ее край, где мякоть тонкая и быстрее высыхает, становится более светлым, матовым. Центральная часть такой шляпки интенсивно окрашена, напитана влагой. Иногда этот признак настолько характерен, что отражен в названии рода, например гигроцибе (*Hygrocybe*).

Слизистая поверхность шляпок особенно заметна в сырую погоду. Она может быть липко-пачкающей, потом блестящей, сухой; вне зависимости от погоды может быть слизистой: чуть пачкающей палец при касании, когда палец со шляпки легко соскальзывает, или липко-пачкающей, когда палец прилипает, а чаще всего снимается со слизью. Слизистой и липкой может быть вся поверхность шляпки, или только ее края, или центральная часть. Такая поверхность может являться признаком общего покрывала, которое встречается у многих групп грибов (гигрофоры, маслята, паутинники и др.). Слизистая поверхность шляпки свидетельствует о том, что пилеипеллис сложен в разной степени желатинозными гифами.

Желатинозная поверхность образована желатинозными гифами и несколько напоминает слизистую. Часто желатинозные гифы располагаются слоями или слоем, а самые поверхностные структуры пилеипеллиса сложены по-другому — маложелатинозными или нежелатинозными гифами. Желатинозная поверхность выглядит студенисто-слизистой. Если до нее дотронуться кончиком препаровальной иглы или пальцем, то можно обнаружить, что наружная поверхность шляпки легко сдвигается относительно нижележащих слоев. Такая поверхность шляпок характерна для видов родов гоенбуелия (*Hohenbuehelia*) и резупинатус (*Resupinatus*) семейства рядовковых грибов.

Волокнистая поверхность шляпки дала название большому роду грибов семейства паутинниковые — волоконница (*Inocybe*). Обычно такая поверхность характеризуется продольно или радиально расположенными волокнами, с трещинами, в которых просматривается мякоть шляпки. Кроме того, волокнистая поверхность может быть вросшеволокнистой, от тонко- до грубоволокнистой, волокнистой слегка или тонкочешуйчатой, войлочной-волокнистой и т. д.

Войлочная и *щетиная* поверхность зависит от мощности развития вертикального слоя гиф тканей пилеипеллиса. По внешнему виду такая шляпка может быть бархатистой,

замшевой, замшево-фетровой, бархатисто-прижато-волосистой, тонко- или грубовойлочной, войлочно-шерстистой, пушисто-войлочной, волосисто-щетиистой.

Чешуйчатая поверхность часто является продолжением развития предыдущей. При этом войлочный или щетиистый пилеипеллис равномерно развит либо локально распределен по поверхности и образует чешуйки волокнами, направленными почти параллельно поверхности шляпки или вертикально. Их нельзя убрать прикосновением пальца без повреждения поверхности. Величина чешуек, их форма варьируются в зависимости от местоположения на шляпке — в центре или по краю. На шляпке чешуйки нередко образуют неясные или ясные зоны. Середина шляпки может быть чешуйчатой, а край нет, или наоборот. Поверхность молодых базидиом может быть вначале гладкой, потом волокнисто-чешуйчатой или другой. Происхождение чешуй часто связано с разрывом пилеипеллиса, при этом в разрывах обнажается мякоть шляпки. Такие чешуи характерны для шляпок видов рода макролепюта (*Macrolepiota*, Agaricaceae).

У сыроежковых грибов иногда встречаются подобные чешуи, но поверхность-

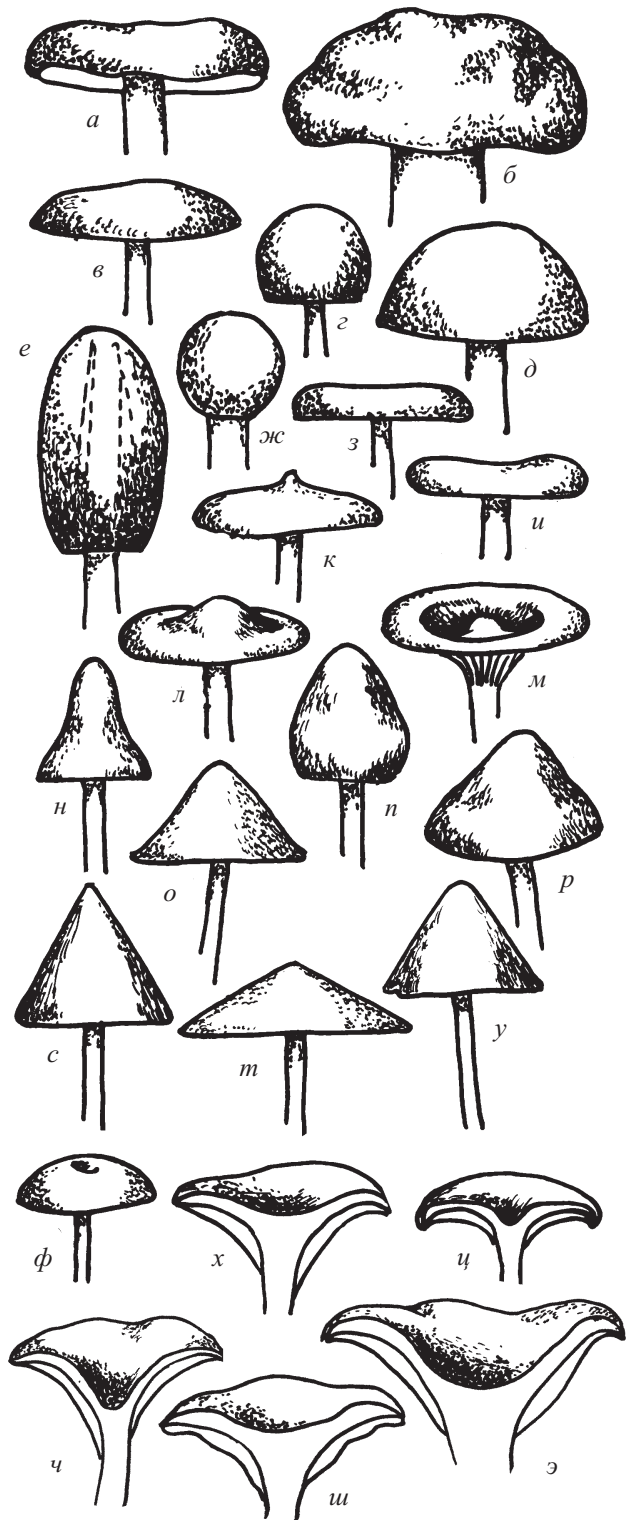


Рис. 97. Форма шляпок базидиом агарикоидных грибов [92]:

а — плоскоподушковидная; б — выпуклоподушковидная; в — плосководчатая; г — полушаровидная; д — выпукловодчатая; е — яйцевидная; ж — шаровидная; з — плоская; и — плоская с углубленной серединой; к — с выпуклой сосочком верхушкой; л — с выпуклой тупой верхушкой; м — воронковидная с выпуклой верхушкой; н — колокольчатая; о — конусовидно-колокольчатая; п — тупоколокольчатая; р — плоскоколокольчатая; с — остроколокольчатая; т — плоско- или ширококоническая; у — тупоконическая; ф — уплощенно-выпуклая с вдавленной серединой; х — плосковоронковидная; ц — глубоковдавленная; ч — глубоковоронковидная, чашевидная; ш — чашевидная; э — глубоковоронковидная, чашевидная; ш — чашевидная; э — глубоковоронковидная, чашевидная



Рис. 98. Морфологическое разнообразие поверхности базидиом у агарикоидных грибов (а–е — ориг.; ж — [30]):

а — оттопыренно-волокнисто-чешуйчатая (чешуйчатка оттопыренно-чешуйчатая, *Pholiota squarrosoides*); б — рыхло-чешуйчатая вначале, затем прижаточешуйчатая, почти восковидная у зрелых базидиом (рядовка обутая, *Tricholoma caligatum*); в — сетчато-морщинистая с бородавчато-зернистыми ребрами (плютей умбровый, *Pluteus umbrosus*); г — гладкая слабослизистая с концентрическими зонами (рыжик деликатесный, *Lactarius deliciosus*); д — матовая, сухая, вначале однородная, затем ареолированная (сыроежка зеленоватая, *Russula virescens*); е — шелковистая, радиально-волокнистая, трещиноватая с белым мучнистоподобным налетом (волоконница заостренная, *Inocybe fastigiata*); ж — волокнистая вначале, затем растрескивающаяся на части с крупными, широкими, часто расположенными, концентрическими кругами, чешуйками, в промежутках между которыми видна трама шляпки (гриб-зонтик краснеющий, *Macrolepiota rhacodes*)

ные структуры шляпки в местах разрыва как бы растягиваются в большей мере, чем собственно чешуи, или разрываются. Образуется так называемая ареолированная поверхность. К последнему типу близка трещиноватая поверхность, особенно зрелых базидиом, большей частью связанная с погодными условиями — сухостью воздуха во время плодоношения.

Псевдоchешуйчатую поверхность образуют остатки общего покрывала. Их всегда можно отделить от поверхности шляпки без поврежденияpileипеллиса, по консистенции мякоти они обычно отличаются отpileипеллиса шляпки. Такие чешуи и волокнисто-войлочный налет характерны для мухоморовых грибов (*Amanitaceae*), имеющих развитое

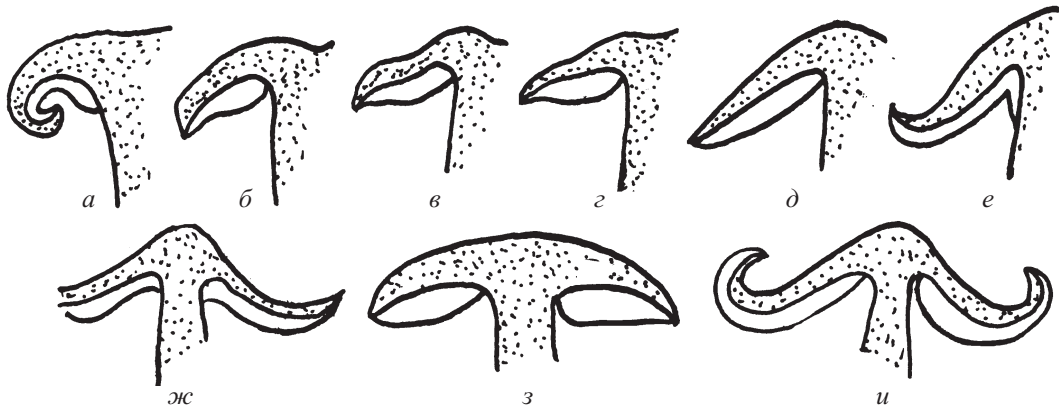


Рис. 99. Край шляпки (ориг.):

a — подвернутый; *б-г* — в разной степени скошенный; *д* — ровный; *е, ж* — приподнятый; *з* — тупой; *и* — завернутый кверху

общее покрывало. У других видов оно может оставаться на шляпке как паутинистый налет, мелкие чешуйки, быть мраморно-пятнистым, похожим на мучнисто-сланцеватый налет, мучнисто-припорошенным, белесым (как плоды сливы), одного цвета со шляпкой или отличающимся от нее.

Зональную поверхность образуют зоны на шляпке, при этом происхождение зон различно. В одном случае они образованы тканями с разной степенью гигрофанности и вследствие этого более интенсивно окрашены. В другом случае зоны определяются различным строением пилеипеллиса и выглядят в большей степени шерстистыми, войлочными и т. д.

К р а й ш л я п к и в большинстве случаев несет дополнительную информацию о строении и развитии базидиом. Это наиболее изменчивая ее часть, что отчетливо видно при сравнении края молодых и зрелых плодовых тел (рис. 99). С возрастом край шляпки становится лопастным, волнистым, этим значительно увеличивается площадь гименофора. Распределение мякоти по радиусу шляпки хорошо заметно на шляпках гигрофанного типа. Край у них просвечивающе-полосатый, иногда почти до центрального диска. Если слой мякоти очень тонкий, то пилеипеллис как бы обтягивает пластинки и тогда край шляпки (или почти вся она) становится ребристо-бороздчатым, складчатым, как, например, у навозниковых. Кроме того, после созревания спор шляпки и пластинки могут расплываться. Ребристый край характерен для многих видов, наиболее известные из них — мухоморы, сыроежки. У последних кожица шляпки может не доходить до конца пластинок, оставляя их открытыми, легко отделяться почти целиком или частично, быть приросшей к траме шляпки. Край шляпки несет основную информацию о наличии частного покрывала, которое по своей структуре обычно отличается от пилеипеллиса: это могут быть по-иному расположенные волокна, лоскуты, обрывки пленчатого покрывала, комочки слизи и т. д. Волокнистые чешуйки пилеипеллиса по краю могут иметь вид ресничек (род *Ripartites*). Край шляпки может отличаться по цвету.

Гименофор — часть базидиомы, несущая гимениальный слой и расположенная на нижней стороне шляпки. Наиболее распространенные типы гименофора — пористый, трубчатый и пластинчатый, очень редко встречаются гладкий и жилковатый.

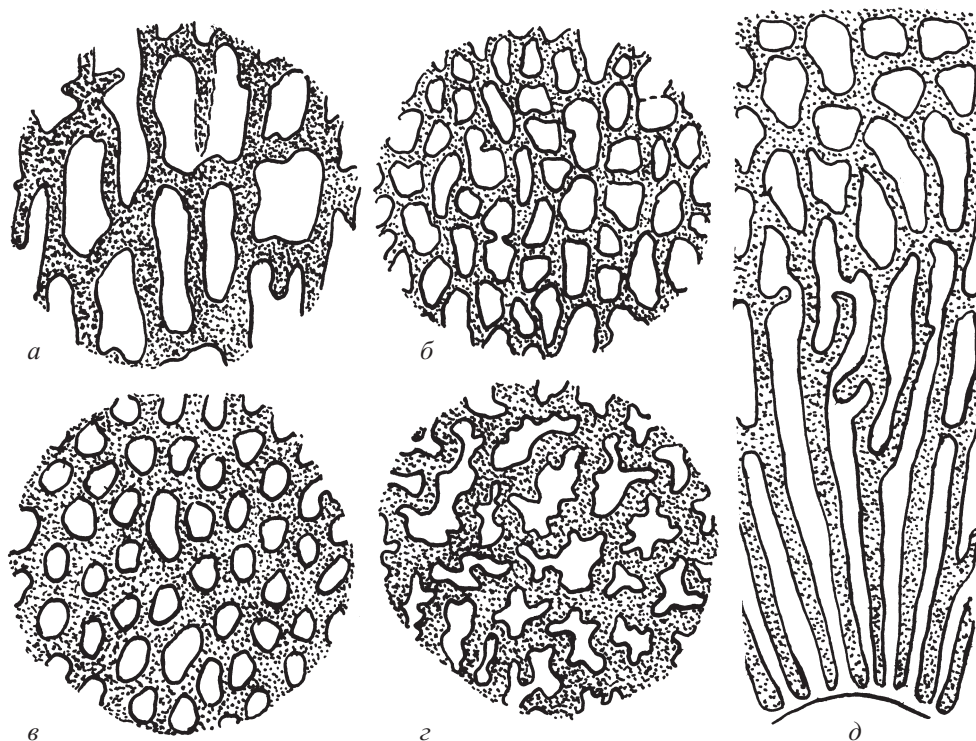


Рис. 100. Виды пор пористого гименофора [92]:

a — удлиненные; *б* — округло-угловатые; *в* — округлые; *г* — неправильные узорчато-сетчатые; *д* — смешанной формы (трубчатый гименофор у ножки переходит в пластинчатый)

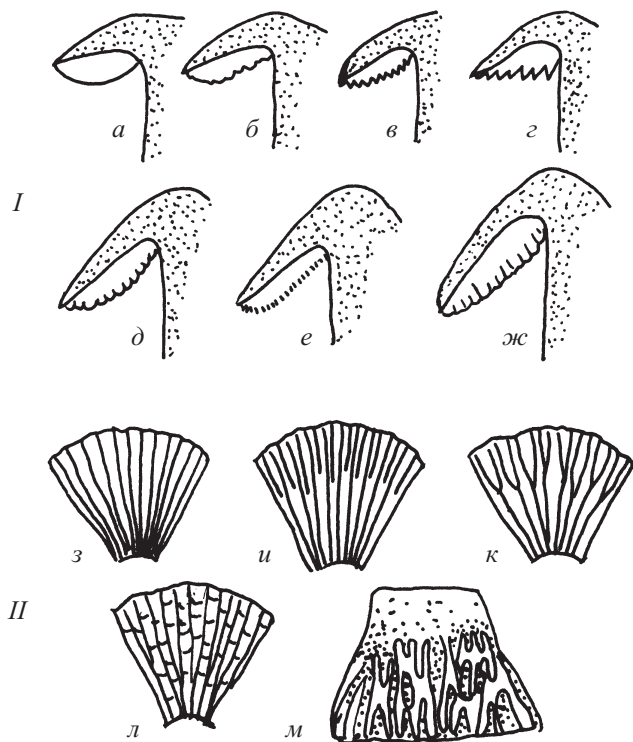
Пористый и трубчатый гименофоры близки: и тот и другой имеют поры (рис. 100). У трубчатого гименофора стенки трубочек обычно свободно прилегают друг к другу, и их легко разделить. Такой гименофор встречается у подберезовиков и белых грибов. Трубочки пористого гименофора срастаются между собой, и соседние поры имеют общую стенку. Для характеристики трубчатого и пластинчатого гименофоров имеет значение также то, насколько легко трубочки отделяются от мякоти шляпки, важнейшими признаками являются форма и цвет пор, изменение цвета при надавливании и нарушении целостности. Форма пор, особенно у видов с низбегающим на ножку гименофором, меняется по мере развития базидиомы — поры становятся более вытянутыми, решетчатыми.

Пластинчатый гименофор возник позднее трубчатого в результате слияния и недоразвития стенок камер глебы (гименофора) секотиоидных (агарикоидные гастеромицеты) предков агарикоидных грибов. Такой тип гименофора характерен для всех порядков агарикоидных грибов, в отличие от трубчатого, встречающегося только у болетовых, и пористого, свойственного лишь полипоровым и болетовым грибам.

Пластинчатый гименофор у многих групп имеет анастомозы — маленькие перегородки между пластинками — либо разветвленные пластинки. Пластинки гименофора могут быть разной длины или одинаковые, с пластиночками, с анастомозами, вильчатые у ножки, у края шляпки, расположенные часто или редко. Край пластинок также разнообразен по строению и может быть ровным, волнистым, выгрызенным, пильчатым и зубчатым, опу-

Рис. 101. Типы пластинок:

I — по строению края гименофора (*a* — гладкий, *б* — неровный, *в*, *г* — зубчатый, пильчатый, *д* — волнистый, *е* — опушенный, *ж* — трещиноватый); *II* — по взаимному расположению на гименофоре (*з* — все одной длины, *и* — разной длины, *к* — вильчатые, *л*, *м* — с анастомозами)



шенным иначе, чем сама пластинка, окрашенным и т. д. (рис. 101). Иногда пластинки располагаются не только на собственно нижней поверхности шляпки, но и бывают прикреплены к верхней части ножки. Расположение пластинок относительно точки перехода мякоти шляпки в мякоть ножки является диагностическим признаком, который используется для изучения гименофора любого типа, в том числе и афиллофоровых грибов (рис. 102).

Кроме перечисленных признаков, широко используются цвет пластинок и равномерность окраски боковых сторон, края пластинок и пор трубчатых грибов. Цвет пластинок у видов с окрашенными спорами меняется по мере созревания спор. Пример тому — изменение цвета от белого, кремового до почти черного у навозниковых и шампиньоновых грибов.

Ножка — важнейшая структурная часть базидиомы. Назначение ее — приподнять над субстратом шляпку с гименофором, обеспечив этим лучшие условия для рассеивания спор. Форма ножки и особенности строения ее частей широко используются в таксономическом определении грибов (рис. 103). Верхняя часть ножки часто является местом прикрепления гименофора. У многих видов верхняя часть ножки конусообразно расширена и гименофор частично продолжается на ножке, избегая по ней пластинками или трубочками, иногда почти до основания. Например, сеточка, окрашенная или белая, встречается на ножке базидиом маслят, болетусов (белых грибов), болетинусов (решетников), псилоболетинусов. Кроме того, покровная ткань (стипитипеллис) во время роста ножки вытягивается, разрывается, оставаясь на ножке в виде мелких или крупных чешуек. В зависимости от строения стипитипеллиса ножка может быть с мучнистым налетом, зернистая, с капельками выступающего на поверхности млечного сока (рис. 104).

Основание ножки связано с субстратом и у многих видов является корневидным. Субстрат, на котором обитают такие грибы, расположен глубоко в подстилке. Основание часто бывает уплощенным, покрытым щетинистым, ворсистым, войлочным мицелием, может иметь тяжи, шнуры или быть корневидно разветвленным. Вздутое основание ножки — характерный признак многих групп, таких, например, как мухоморы, многие шампиньоны, паутинники, болетовые грибы.

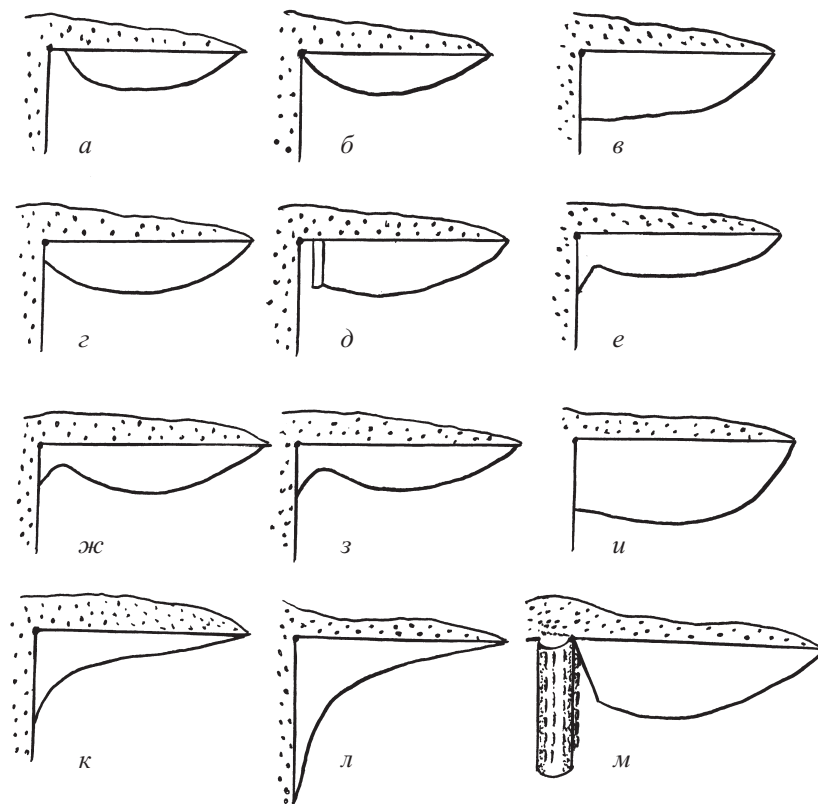


Рис. 102. Типы пластинок базидиом агарикоидных грибов по расположению относительно точки разделения шляпки и ножки (рисунок К. А. Каламезс):

a — свободные; *б* — прикрепленные; *в* — приросшие; *г* — узкоприросшие; *д* — приросшие воротничком (колларимумом); *е* — приросшие зубчиком; *ж* — выемчато приросшие; *з* — выемчато приросшие зубцом; *и* — закругленно приросшие; *к* — слабоизбегающие; *л* — сильноизбегающие; *м* — свободные с нисходящими линиями на ножке

Строение ножки на разрезе — один из постоянных признаков базидиом. Ножка у многих видов трубчатая, на всем протяжении тонкая, хрупкая, иногда волосовидная. Последняя характерна для видов с мелкими базидиомами (мицены, чесночники, ксеромфалины). У видов с толстомясистыми базидиомами ножки могут иметь полости, иногда заполненные рыхлой тканью (встречается у сыроежковых грибов), или бывают камерными (валуй).

Большую информацию о развитии базидиом несут остатки общего и частного покрывала, которые длительное время сохраняются, соответственно, в основании ножки и вверху в виде вольвы и кольца.

Общее покрывало (*velum universale*). Самыми главными, бросающимися в глаза признаками строения базидиом мухоморовых грибов являются общее и частное покрывала. Остатки общего покрывала на раскрытых и зрелых базидиомах можно обнаружить на поверхности шляпки в виде белых, легко стирающихся лоскутков, бородавочек, паутинистомучнистого налета. Они могут сохраняться долго, на протяжении жизни базидиомы, или легко смываться дождем у старых базидиом. Микроструктуры покрывала и шляпки никак не связаны. Остатки общего покрывала в основании ножки в виде мешочка или сапожка

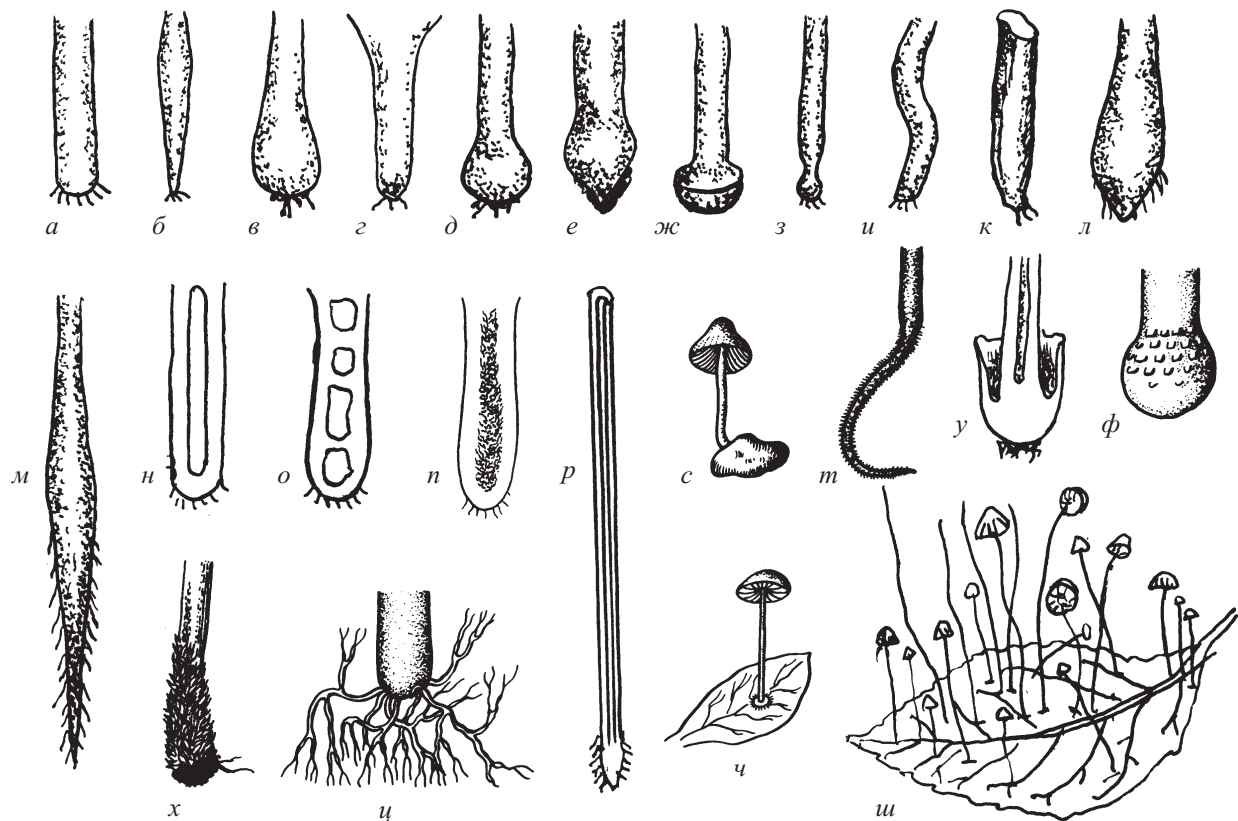


Рис. 103. Ножки базидиом агарикоидных грибов [27, 94, 101]:

а — цилиндрическая; *б* — веретеновидная; *в* — булавовидная; *г* — конусообразная, расширенная кверху; *д* — с клубневидным основанием; *е* — вздутоверетеновидная в основании; *ж* — с окаймленным клубнем; *з* — перетянутая в основании; *и* — с прогибами; *к* — уплощенно-сдавленная с боков; *л* — широковеретеновидная к основанию; *м* — веретеновидная укореняющаяся; *н* — цилиндрическая, пустотелая; *о* — с многочисленными камерами, пустотами; *п* — выстланная — середина заполнена рыхлой, отличающейся от стенок ножки трамой; *р* — трубчатая; *с* — вырастающая из склероция; *т* — суженная в основании, укореняющаяся; *у* — с вольвой в основании; *ф* — клубневидно утолщенная с поясками бородавок, остатками общего покрывала; *х* — слегка булавовидная в основании, щетинисто-опушенная; *ц* — с корневыми тяжами мицелия; *ч* — с базальным диском в основании; *ш* — нитевидная

называются *вольвой*. Вольва может быть свободной или приросшей и оставаться на поверхности ножки в виде волокнистых поясков или рядов бородавочек, валиков и т. д. (рис. 105). Характер общего покрывала и его остатков на ножке, особенности микроскопического строения — наличие или отсутствие сфероцист, их количество — широко используются в систематике грибов. Общее покрывало у других групп агарикоидных грибов не столь ярко выражено, как у мухоморовых. Оно может быть войлочным, волокнистым, паутинистым, слизистым и др.

Частное покрывало (*velum parziale*). Кроме общего покрывала, базидиомы агарикоидных грибов, в том числе и большинства мухоморовых, имеют частное. У грибов, имеющих оба покрывала, частное расположено под общим и прикрывает гименофор вплоть до его созревания. Одним краем оно прикреплено к шляпке, другим — к ножке, поэтому при разрыве остается или по краю шляпки, или кольцом на ножке, или на шляпке и ножке одновре-

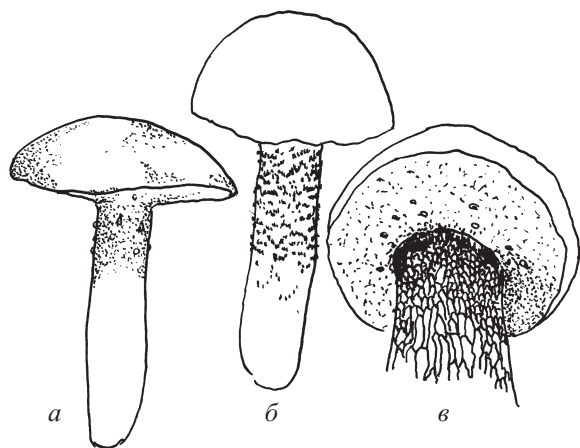


Рис. 104. Поверхность ножки болетовых грибов (ориг.):

- а — зернистая (маслята, *Suillus* sp.);
- б — чешуйчатая (обабки, *Leccinum* sp.);
- в — сетчатая (болетусы, *Boletus* sp.)

Трама базидиом, или мякоть, может быть гигрофанной, сухой, плотной, твердой, упругой, резиновой, волокнистой, сырообразной, хрящеватой, жесткой, жесткокожистой или мягкомясистой. С возрастом базидиом трама может сильно меняться. У полипоровых

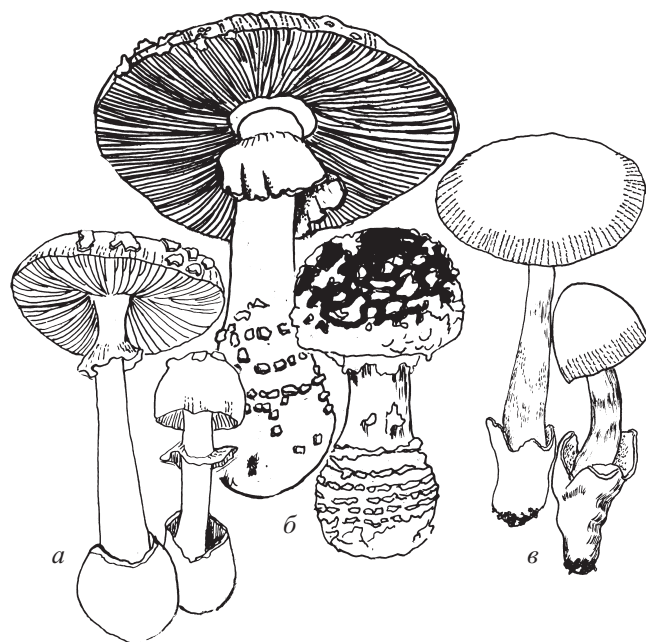


Рис. 105. Базидиомы мухоморовых грибов (ориг.):

- а — мухомор вонючий (*Amanita citrina*);
- б — мухомор красный (*A. muscaria*);
- в — поплавок серый (*Amanitopsis vaginata*)

менно. Частное покрывало может быть паутистым, пленчатым или слизистым, войлочно-волокнистым, волокнисто-чешуйчатым. Оно может быть ярко выраженным, как у мухоморовых грибов или шампиньонов, и сохраняться на зрелых плодовых телах либо мало мощным и быстро исчезающим (рис. 106). Поэтому для определения грибов надо собирать как молодые, так и зрелые базидиомы. Наличие частного покрывала, вместе с другими признаками, характеризует систематические группы грибов. Так, паутистое покрывало имеют грибы семейства паутинниковые, оно встречается и у других групп агарикоидных грибов, хотя и не столь явно выраженное. Широко распространены слизистые общее и частное покрывала, например, у болетовых, гигрофоровых, строфариевых грибов.

грибов она становится плотной, до жестко-пробково-деревянистой или хрящеватой, у болетовых (маслята, обабки) из твердой, плотной она делается мягкой и рыхлой, сминающейся при надавливании. У некоторых агариковых грибов (чесночник, *Marasmius*) мякоть высушенных при сухой и жаркой погоде базидиом после дождя оживает. Этот признак настолько характерен, что является диагностическим при определении рода.

Характеристика мякоти будет неполной без определения вкуса и запаха. Вкус мякоти в разных частях базидиомы может быть различным, причем он может проявиться не сразу: вначале — пресный, потом острый, горький, перечный и т. д.

Запах лучше проявляется в момент сбора, потому что при подсыхании базидиомы он становится менее заметным. Базидиомы многих грибов пахнут фруктами, миндалем, анисом, редькой, хре-



Рис. 106. Остатки частного покрывала в виде кольца на ножке базидиом агарикоидных грибов (ориг.):
a — светло-желтое двойное кольцо (внутреннее — слизистое, наружное — пленчатое, толстое, пухлое) масленка листовничного (*Suillus grevillei*); *б* — двойное кольцо шампиньона (*Agaricus* sp.); *в* — пленчатое, снаружи серовато-сиреневое, внутри белое кольцо масленка настоящего (*Suillus luteus*); *г* — кольцо, образованное разрывом двойного общего покрывала (внутреннего — соломенно-желтого, наружного — пурпурового, разрывающегося на чешуйки) у болетинуса азиатского, или решетника (*Boletinus asiaticus*); *д* — кольцо раструбом кверху, по строению поверхности и цвету идентичное шляпке и ножке ниже кольца, внутри белое волокнистое, у цистодермы кольценожковой (*Cystoderma fallax*); *е* — войлочное кирпично-розовое кольцо огневки, или рядовки перевязанной (*Tricholoma focale*); *ж* — кольцо повислое, гладкое, пленчатое, беловатое или серовато-фиолетовое у мухомора порфиривого (*Amanita porphyria*); *з* — вначале торчащее вверх, затем повислое кольцо аннеллярии полуяйцевидной (*Annellaria semiovata*)

ном. Могут быть неприятные запахи, например хлора, старой селедки (запах триметиламина), кошачьих испражнений.

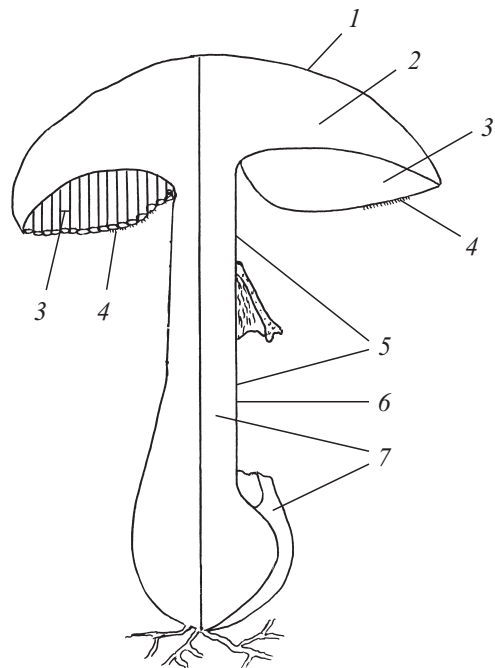
Цвет мякоти и его изменение на воздухе (резкое или постепенное побурение, покраснение, посинение) тоже характерны и важны для определения грибов. Например, у подосиновика желто-бурого мякоть на воздухе сереет, чернеет (поэтому их в быту называют черными грибами), у подосиновика красно-бурого — синее, у обабка окисляющегося — розовеет, а основание ножки становится голубовато-зеленоватым. У сыроежковых грибов характерную окраску мякоти придает окисляющийся на воздухе млечный сок.

Особенности вкуса, цвета, запаха часто находят отражение в названии видов — млечник пахучий, млечник лиловеющий, масленок перечный, марасмиус чесночный и т. д.

Микроструктуры базидиом

Все макроструктуры базидиом — шляпка, гименофор, ножка, общее и частное покрывала сложены грибными тканями. Покровные ткани различаются по месту расположения: на поверхности шляпки это pileipellis, на ножке — stipeipellis, на гименофоре — гименипеллис (гимений, гимениальный слой); все внутренние части базидиом, лежащие под покрывными структурами, объединены понятием «трама» (рис. 107).

Микроструктуры трамы шляпки и ножки. Гифальная система агарикоидных грибов может включать один или два типа гиф. Последний вариант встречается у видов порядка полипоровые, по строению гифальной системы они близки к афиллофоровым грибам. Трама сыроежковых грибов, кроме обычных генеративных гиф с характерными для базидиомицетов удлиненными формами и тонкими стенками, содержит гнезда круглых клеток, называемых *сфероцистами*. Такая трама является неоднородной, гетеромерной (рис. 108).



Гнезда сферических клеток нарушают механическую прочность тканей, поэтому базидиомы сыроежек (род *Russula*) хрупкие, ломкие, особенно пластинки. У другого рода семейства сыроежковые — груздей (*Lactarius*) — сфероцисты в пластинках располагаются только у основания, а в ткани шляпки и ножки встречаются так же часто, как и у сыроежек. Кроме того, трама груздей вся пронизана толстыми млечными гифами. Наличие сфероцист — основной признак для отнесения видов к порядку сыроежковые.

Для порядков болетовые и агариковые характерна гомеомерная трама, состоящая только из гиф.

Рис. 107. Расположение микроструктур в базидиомах агарикоидных грибов:

1 — pileipellis, pileocystidia; 2 — трама: гифы, сфероцисты; 3 — базидии, базидиолюлы, pleurocystidia, сфероцисты (в траме пластинки); 4 — cheilocystidia; 5 — caulocystidia; 6 — stipeipellis; 7 — сфероцисты

У некоторых групп агариковых грибов в мякоти базидиом встречаются млечные гифы, а также метулоиды — толстостенные гифы, конечные клетки которых у зрелых базидиом проникают в гимениальный слой метулоидными цистидами. В плодовых телах болетовых грибов встречаются олеоцистиды, происхождение которых, как и метулоидных цистид, связано с трамой.

Микроструктуры гименофора. Гименофор состоит из двух частей. Внутренняя стерильная часть называется мякотью, или трамой. На внешней поверхности трамы формируются субгимениальный и гимениальный слои гименофора.

Строение трамы гименофора изучают на поперечном разрезе пластинки или продольном разрезе трубочки. Учитывают размеры и форму гиф, их расположение относительно друг друга. Различают несколько типов трамы (рис. 109):

- правильная (регулярная) — сложена гифами, расположенными более или менее параллельно и направленными от основания пластинки к ее краю;
- неправильная (иррегулярная) — состоит из беспорядочно переплетающихся гиф;
- неправильная (иррегулярная) с гнездами сфероцист — округлых клеток, хорошо отличимых от основной ткани;
- билатеральная — состоит из медиастратума (тонкого параллельного слоя гиф центральной части пластинки) и гиф, отходящих от него под углом к гимениальному слою и краю пластинки;
- псевдобилатеральная — по расположению гиф аналогична билатеральной траме, но отклоняющиеся от центральной части гифы — широкобулавовидные;
- инверсная — крупные булавовидные гифы направлены к центральной оси пластинки, при этом медиастратум не выражен.

Между трамой и гимениальным слоем располагается субгимениальный слой (субги-

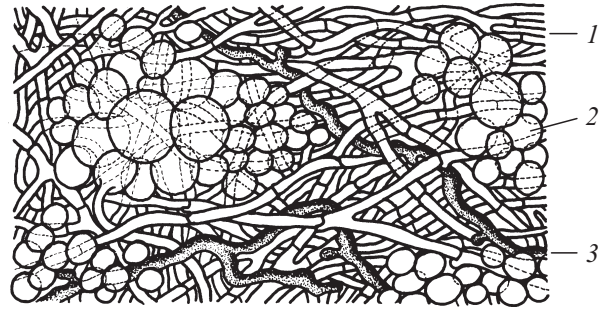


Рис. 108. Строение гетеромерной трамы у грибов порядка сыроежковые [95]:

1 — гифы трамы; 2 — сфероцисты; 3 — млечные гифы

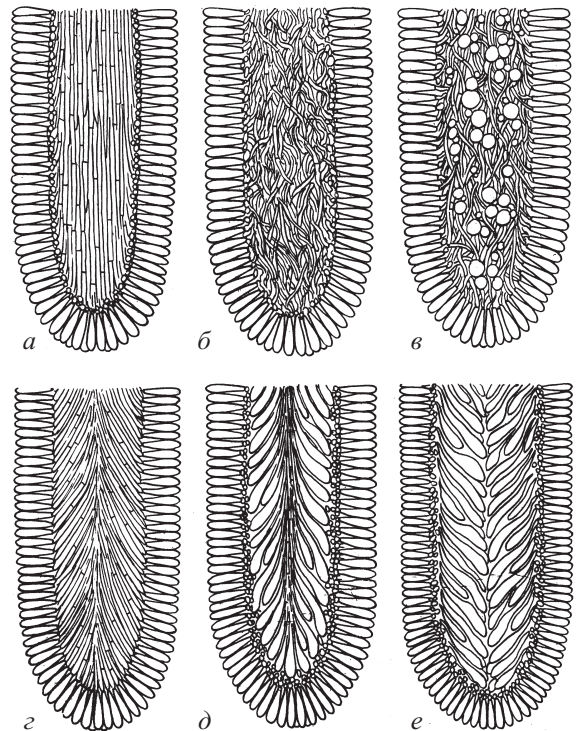


Рис. 109. Строение трамы гименофора агарикоидных грибов [98]:

a — правильная (регулярная); *б* — неправильная (иррегулярная); *в* — иррегулярная с гнездами сфероцист; *г* — билатеральная; *д* — псевдобилатеральная; *е* — инверсная

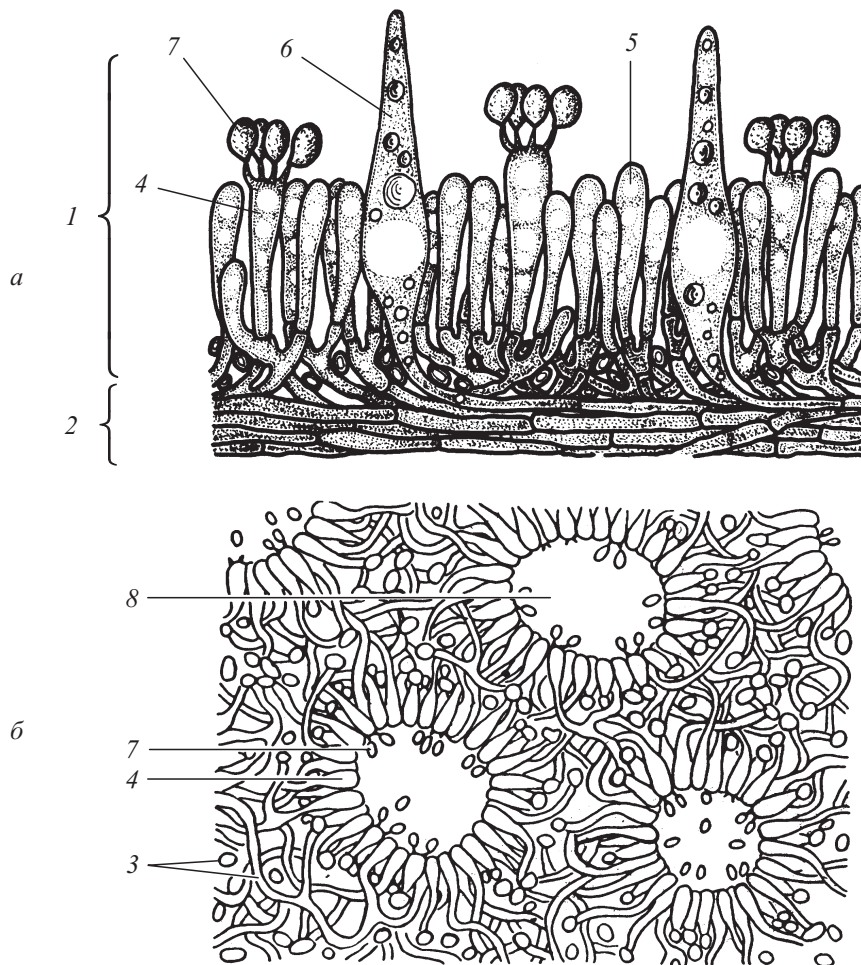


Рис. 110. Строение пластинчатого (а) и трубчатого (б) гименофора агарикоидных грибов [91, 95]:

1 — гимениальный слой; 2 — субгимений; 3 — trama; 4 — базидии; 5 — базидиолы; 6 — цистиды;
7 — споры; 8 — поры

мений). Он относительно однороден и особого таксономического значения в определении грибов не имеет.

Гимениальный слой покрывает наружную поверхность пластинок и внутреннюю поверхность трубочек (рис. 110). Он состоит из базидий, на которых экзогенно, на стеригмах, образуются базидиоспоры, базидиол — недоразвившихся базидий или их стерильных аналогов, а также стерильных клеток — цистид. Последние обычно значительно крупнее базидий и возвышаются над гимениальным слоем.

Базидии агарикоидных грибов однородны по форме — чаще всего булавовидные. Обычно они несут четыре споры, однако иногда могут встречаться одновременно одно-, двух-, трехспоровые или только двухспоровые базидии. Морфология базидий имеет особое значение при определении многих таксономических групп. У некоторых навозниковых грибов встречаются базидии с утолщенными стенками. Базидии гигрофоровых грибов очень узкие и длинные, в шесть и более раз длиннее споры. Базидии и споры созревают не

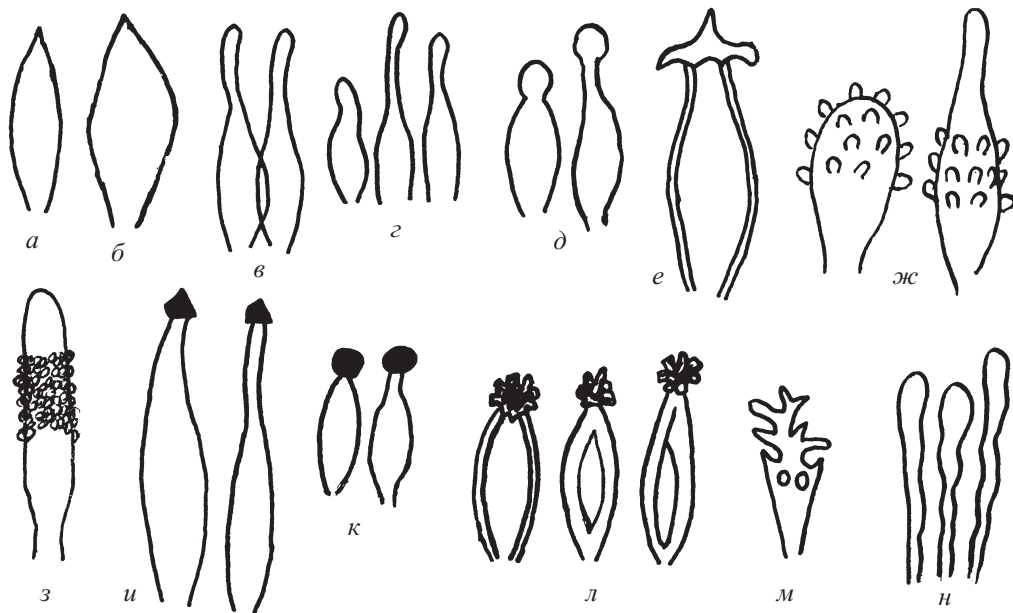


Рис. 111. Цистиды гимениального слоя базидиом агарикоидных грибов:

а — ланцетовидные; *б* — широколанцетовидные; *в, г* — бутылковидные; *д* — головчатые; *е* — толстостенные с выростами; *ж* — зернистые, бородавчатые; *з* — цилиндрические с инкрустацией; *и* — метулоидные с гарпуновидной шапочкой кристаллов; *к* — тонкостенные с шапочкой кристаллов; *л* — толстостенные с шапочкой кристаллов; *м* — ветвистые; *н* — булабовидные

одновременно, поэтому в гимениальном слое имеются и молодые базидии (базидиолы), на которых еще не появились стеригмы, и вполне сформировавшиеся. Объем базидии почти равен суммарному объему развивающихся на ней спор [27].

Споры агарикоидных грибов одноклеточные, с многослойной оболочкой (см. рис. 102). Обычно выделяют эндоспорий — тонкий и бесцветный внутренний слой, затем эписпорий — самый толстый слой; у видов с окрашенными спорами он окрашен. Внешний слой, или экзоспорий, обычно орнаментированный — шиповатый, ребристый, бородавчатый, амилоидный. Эписпорий может быть свободным на значительной части поверхности споры, образуя «пузыри». Такие споры называются калиптранными. На апикальном конце споры имеется пора, или каллус, — тонкостенное выпуклое место. Около апикуса часто выражен гладкостенный супраапикулярный диск. Споры агарикоидных грибов асимметричны. Строение оболочки спор, их форма и цвет, цвет спорового порошка — константные признаки, они имеют большое таксономическое значение.

Цистиды (стерильные элементы гимения) образуются в субгимениальном слое, так же как и другие элементы гимения — базидии и базидиолы. Цистиды, местоположение которых ограничивается боковой поверхностью пластинок или внутренней поверхностью трубочек, называются *плевроцистидами*, а расположенные по краю пластинок или по краю пор трубочек — *хейлоцистидами*. Цистиды, встречающиеся вpileипеллисе шляпки, называются *pileоцистидами*, в стипитипеллисе ножки — *каулоцистидами* (см. рис. 107).

В проводящих системах трамы образуются также цистидоподобные структуры. Это крупные, толстостенные, большого диаметра гифы, заканчивающиеся цистидоподобными

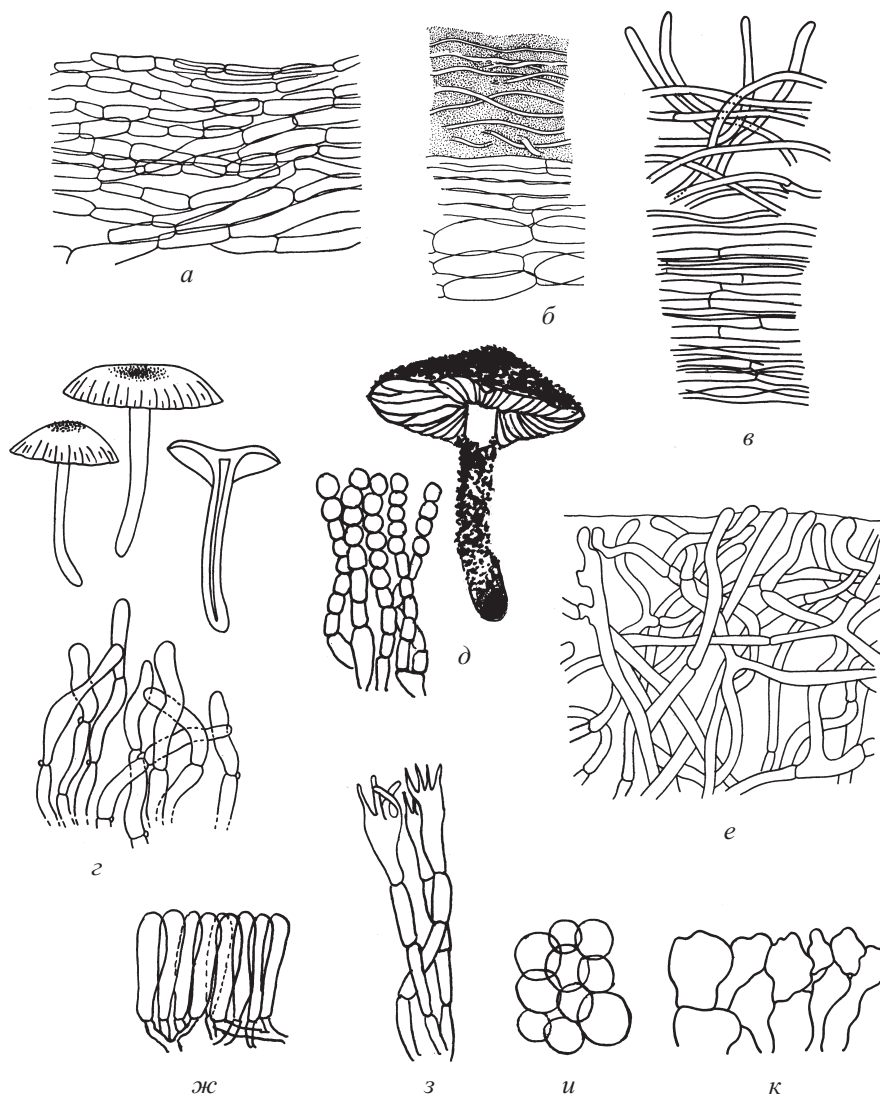


Рис. 112. Типы pileipellis агарикоидных грибов [50, 67, 100]:

a — кутикс паутичника фиолетового (*Cortinarius violaceum*); *б* — иксокутикс гигроцибе (*Hygrocybe fornicata*); *в* — иксокутикс куфифиллюса сиреневого (*Cuphophyllus subviolaceus*); *г* — триходермис псевдогигроцибе (*Pseudohygrocybe calciphila*), *внизу* — элементы чешуек центра шляпки; *д* — триходермис цистодермы зернистой (*Cystoderma granulatum*), *слева* — элементы чешуек pileipellis; *е* — иксотриходермис гигрофоруса (*Hygrophorus pudorinus*); *ж* — гименодермис; *з* — рамеальный тип pileipellis чесночника веточкового (*Marasmius ramealis*); *и* — эпителий меланофиллюма ежевидноключего (*Melanophyllum echinatum*); *к* — эпителий камарофиллопсиса вонючего (*Camarophyllopsis foetens*)

клетками. Они со временем могут проникать в гимениальный слой как на краю пластинок, так и на боковых поверхностях [27]. К числу псевдоцистид принадлежат *лактиферы* (латициферы) — толстые гифы, несущие млечный сок. Они характерны для многих групп, в том числе для груздей. У некоторых видов грибов порядка болевые встречаются *олеоцистиды* — со смолистой инкрустацией стенок, нередко окрашенные. Толстостенные *метулоиды*, берущие начало в траме гименофора, также относятся к псевдоцистидам. Они встре-

чаются в базидиомах некоторых полипоровых (панус грубый, *Panus rudis*), агариковых (волоконница, *Inocybe*) и часто несут шапочку кристаллов. Окрашенные псевдоцистиды с желтым содержимым получили название *хризоцистид*. Они характерны для чешуйчаток (*Pholiota*), строфарий (*Stropharia*), ложных опят (*Hypholoma*) в семействе строфариевых грибов (*Strophaceae*).

Форма цистид, особенно их апикуса, широко используется при определении видов. Он может быть широкоовальным, заостренным, лопатовидным, вильчатым, с выростами в виде рогов или клюва, бородавчатым, гарпуновидным, древовидным, головчатым, может нести шапочку кристаллов, слизь, в которой находятся кристаллы, и т. д. (рис. 111). Содержимое цистид также является характерным признаком многих групп. Оно может быть амилоидным, зернистым, с крупными каплями, окрашиваться в коричневый цвет при воздействии гидроксидом калия. Кристаллы на цистиде некоторых видов рода хруплянка (*Psathyrella*) становятся оливково-зелеными после обработки водным раствором аммиака.

Микроструктуры пилеипеллиса и стипитипеллиса. Пилеипеллис и стипитипеллис — покровные ткани шляпки и ножки — часто по своему строению близки. Выделяют пять типов пилеипеллиса (рис. 112).

Кутис — сухой или влажный, но не клейкий, на вид гладкий. Состоит из недифференцированных или слабодифференцированных гиф приблизительно одного диаметра, расположенных более или менее параллельно поверхности шляпки, лишь иногда с отдельными торчащими гифами или пучками гиф.

Иксокутис — клейкий или слизистый, при подсыхании блестящий. Отличается от кутиса тем, что его внешний слой состоит из более тонких желатинизированных гиф. Расположение гиф — параллельно поверхности шляпки.

Триходермис — сухой или слегка влажный, но не клейкий, на вид матовый, шероховатый, мелкочешуйчатый. Состоит из гиф, расположенных перпендикулярно поверхности шляпки. Клетки гиф обычно несколько отличаются по диаметру или по форме от клеток мякоти шляпки. Пучки торчащих гиф часто образуют чешуйки.

Иксотриходермис — клейкий или слизистый, при подсыхании обычно блестящий. Отличается от триходермиса тем, что его внешний слой образован более тонкими, желатинизированными гифами. Эти гифы расположены так же, как и в триходермисе, — перпендикулярно поверхности шляпки.

Эпителлий — сухой или влажный, но не клейкий, обычно гигрофанный, под микроскопом гимениевидный. Состоит из видоизмененных гиф, окончания которых расположены перпендикулярно поверхности шляпки и образованы деформированными (сильно расширенными и укороченными), плотно прилегающими друг к другу клетками.

Систематические группы

Ключ для определения порядков группы Agaricales s. l. [77]

1. Гименофор трубчатый либо пластинчатый. Если пластинчатый, то пластинки темноокрашенные, дугообразно спускающиеся на ножку, с веретеновидными оливково-бурыми спорами или с многочисленными анастомозами, образующими на ножке сетчато-ячеистый узор. **Boletales**

— Гименофор пористый либо пластинчатый, последний часто с пильчатым краем, всегда светлоокрашенный, белый, кремовый, сероватый, низбегающий на ножку линиями либо образующий сеточку. Плодовые

тела с центральной, эксцентрической либо боковой ножкой, сидячие, у большинства видов мясистые, реже почти сухие, кожистые или почти деревянистые. Поверхность войлочно-волосистая либо гладкая. У немногих видов — частное покрывало, быстро исчезающее. Споры белые, кремовые, серые. Гифальная система моно-, димитическая. Обитают исключительно на растительных остатках и древесине **Polyporales**

— Гименофор пластинчатый, пластинки иные 2

2. Мякоть гетерогенная, споры орнаментированные, амилоидные, шаровидные или широкоовальные **Russulales**

— Мякоть гомогенная **Agaricales**

Ключ для определения семейств группы Agaricales s. l. (Из [27] с изменениями)

1. Гименофор пластинчатый 2

— Гименофор трубчатый 18

2. Трама гетеромерная, с гнездами сфероцист. Споровый порошок белый, кремовый, охристый. Споры с амилоидной орнаментацией. Карпофоры (базидиомы, плодовые тела) с млечным соком, если без него — ломкие; шляпки часто яркие **Russulaceae**

— Трама гомеомерная, состоящая только из гиф. 3

3. Пластинки свободные 4

— Пластинки прикрепленные или низбегающие. 5

4. Споровый порошок белый, карпофоры с вольвой, а если без вольвы, то шляпка слизистая; либо споровый порошок розовый, карпофоры с вольвой или без нее **Amanitaceae**

— Споровый порошок белый, бледный, темный, почти черный. Карпофоры без вольвы, обычно с частным покрывалом, шляпка не слизистая. **Agaricaceae**

5. Споровый порошок белый, бледный, желтоватый, розовый, охристый 6

— Споровый порошок бурый, темный, черный 11

6. Споры розовые, угловатые или ребристые. **Rhodophyllaceae (Entolomataceae)**

— Споры не розовые, а если розовые, то не угловатые и не ребристые 7

7. Шляпка боковая или эксцентрическая. Обитают обычно на древесине 8

— Шляпка с центральной, реже с эксцентрической ножкой 9

8. Весь карпофор и споры розовые, шляпка со студенистым слоем. Обитают на сухой древесине клена мелколистного. **Tricholomataceae**

— Карпофор не розовый, а если розовый, то без студенистой прослойки. Обитают на сухой древесине бархата (феллодендрона). Споровый порошок белый, сиреневатый, розовый **Pleurotaceae**

9. Шляпка зернистая или шелковистая, до 1 см диаметром, весь карпофор лиловый **Agaricaceae**

— Шляпка не зернистая; если лиловая, то не шелковистая и диаметром более 1 см 10

10. Пластинки толстые, шляпка слизистая, гигрофанная, часто яркая. Споры гладкие, бесцветные **Hygrophoraceae**

— Пластинки не толстые (тогда споры различной формы), а если толстые, то розовые или лиловые, а споры округлые, шиповатые **Tricholomataceae**

11. Шляпка с центральной, редко эксцентрической ножкой 12

— Шляпка боковая. Споровый порошок бурый. Обитают на сухой древесине 17

12. Споры имеют пору 13

— Споры без поры 15

13. Покров шляпки клеточный. Споры бурые **Bolbitiaceae**
 — Покров шляпки из гиф 14
14. Шляпка ребристая, тонкая. Ножка обычно трубчатая. Споровый порошок темный, черный . . . **Coprinaceae**
 — Шляпка мясистая, гладкая. Ножка сплошная, с пленчатым кольцом и кортиной (вельмом). Споровый порошок бурый или черный. **Strophariaceae**
15. Споровый порошок черный, пластинки толстые. Споры веретеновидные. **Gomphidiaceae**
 — Споровый порошок бурый. 16
16. Карпофоры с кортиной, реже с пленчатым кольцом, или без покрывала, и тогда споры шероховатые либо фасолевидные, гладкие **Cortinariaceae**
 — Карпофоры без покрывала. Край шляпки загнутый. Пластинки низбегающие. Споры эллипсоидные **Paxillaceae**
17. Шляпка плотная, мясистая. Споры гладкие **Paxillaceae**
 — Шляпка тонкая. Споры гладкие или шероховатые. **Crepidotaceae**
18. Споровый порошок бурый, оливково-бурый, желтый, розовый **Boletaceae**
 — Споровый порошок черный, порфиновый. **Strobilomycetaceae**

Порядок полипоровые (Polyporales). Грибы порядка полипоровые характеризуются плодовыми телами с центральной, эксцентрической, укороченной или вовсе отсутствующей ножкой. Они могут быть мясистыми, сухими, кожистыми, почти деревянистыми, мягкопробковыми. Поверхность шляпок — гладкая или войлочно-волосистая либо чешуйчатая. Гименофор пластинчатый или пористый, с частным покрывалом или без него. Споры — цилиндрические, удлинненно-эллипсоидные или аллантаидные, неамилоидные. Споровый порошок белый, кремовый или лиловый, сероватый. Гимениальный слой содержит хейлоцистиды. Плевроцистиды присутствуют или нет, большей частью метулоидные толстенные.

По строению гименофора и консистенции мякоти выделяют два основных типа базидиом (рис. 113). У плодовых тел с пористым гименофором мякоть пробковая, кожистая, упругая или жестковатая. Пластинчатые полипоровые грибы чаще всего относятся к мягкомясистым грибам. Гифальная система сложена одним или двумя типами гиф. Все полипоровые грибы — ксилотрофы.

Порядок представлен одним семейством — полипоровые и шестью родами. Виды родов полипорус (*Polyporus*), вешенка (*Pleurotus*), панус (*Panus*), пилолистник (*Lentinus*) широко распространены в группировках грибов и обычны в студенческих сборах.

Порядок болетовые (Boletales). Все мягкомясистые агарикоидные базидиомицеты, имеющие трубчатый гименофор, отнесены к порядку болетовых грибов. Это виды семейства шишкогрибовых и болетовых грибов. По сходству микроскопического строения гимениального слоя и по биохимическим признакам (состав пигментов) в этот порядок включены два семейства пластинчатых грибов — темноспоровые свинуховые и мокруховые.

Плодовые тела легко разделяются на шляпку и ножку. У большинства видов гименофор легко отделяется от мякоти шляпки. У видов с трубчатым гименофором трубочки легко делимы или сросшиеся, трама трубочек билатеральная. Почти все виды надзем-

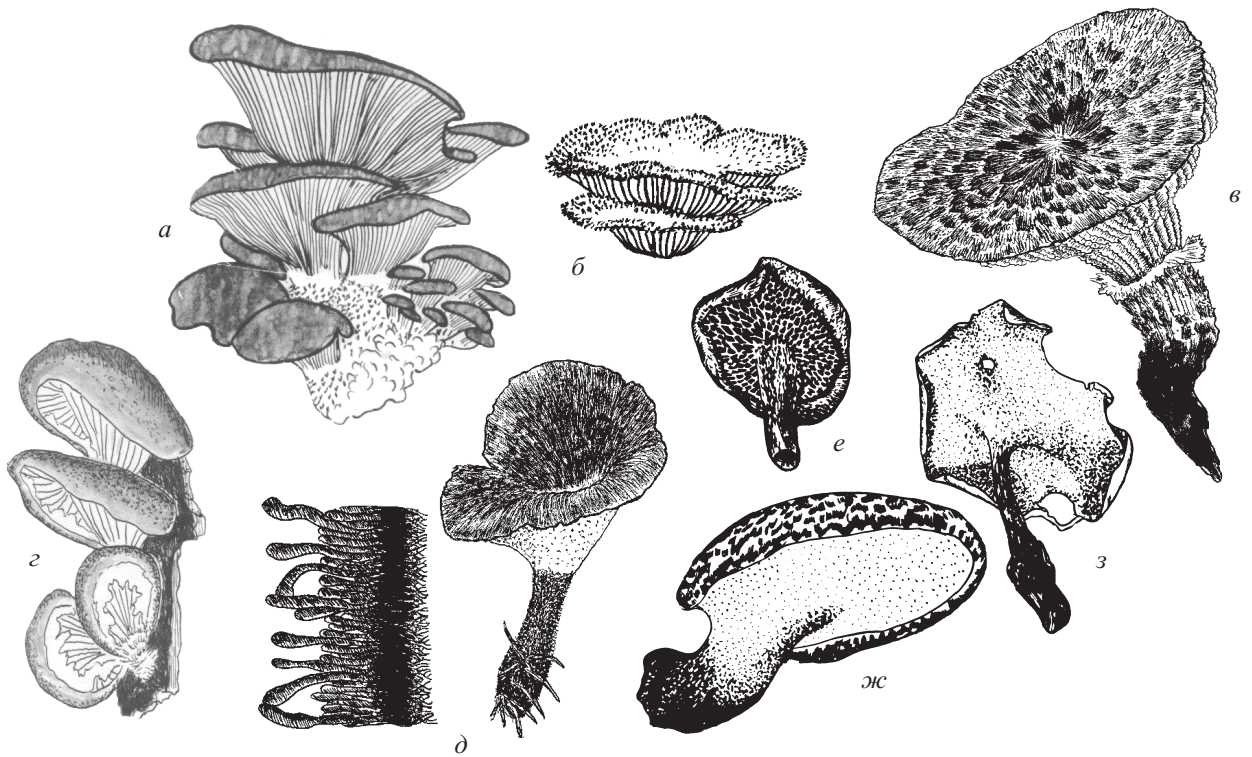


Рис. 113. Базидиомы видов порядка полипоровые (а-г — ориг., д-з — [8]):

а — вешенка устричная (*Pleurotus ostreatus*); б — панус грубый (*Panus rudis*); в — лентинус чешуйчатый, шпальный гриб (*Lentinus lepideus*); г — вешенка покрытая (*Pleurotus calyptratus*); д — полипорус черноногий (*Polyporus melanopsis*), слева — строение стипитипеллиса; е — полипорус крупнопоровый (*Polyporus arcularius*); ж — полипорус чешуйчатый, или заячий трутовик (*P. squamosus*); з — полипорус зимний (*P. brumalis*)

ные, кроме монотипного рода хамониксии (*Chamonixia*) с подземными плодовыми телами. В филогенетическом отношении он является гастероидным предком болетовых грибов и относится к агарикоидным гастеромицетам [44, 97]. Плодовое тело хамониксии желвакообразное с колумеллой, переходящей в ножку, глеба камерная или трубчатая, перидий хорошо выражен, экзоперидий шерстистый, тип развития плодового тела — ангиокарпный. У других болетовых встречается гимнокарпный, псевдоангиокарпный тип развития. Общее покрывало войлочное-пленчатое, слизистое или отсутствует. Частное покрывало проявляется по-разному. Трама мяскомясистая, мономитическая. Споры эллипсоидные, от цилиндрических до веретеновидных,

хорошо выражен, экзоперидий шерстистый, тип развития плодового тела — ангиокарпный. У других болетовых встречается гимнокарпный, псевдоангиокарпный тип развития. Общее покрывало войлочное-пленчатое, слизистое или отсутствует. Частное покрывало проявляется по-разному. Трама мяскомясистая, мономитическая. Споры эллипсоидные, от цилиндрических до веретеновидных,



Рис. 114. Базидиомы грибов порядка болетовые (ориг.):

а — болетовые (Boletaceae); б — свинушковые (Paxillaceae); в — мокруховые (Gomphidiaceae)

гладкие или орнаментированные, бесцветные или окрашенные, неамилоидные, всегда цианфильные, редко с неясной порой. Цистиды в некоторых родах имеются. Типичные плодовые тела представлены на рис. 104, 106, 114.

Ключ для определения семейств порядка Boletales [77]

1. Гименофор трубчатый 2
 — Гименофор пластинчатый 3

2. Споровый порошок бурый, оливково-бурый, желтый, розовый. Шляпка подушковидная, выпуклая, сухая или слизистая, гладкая, волокнистая, короткоопушенная, мелкочешуйчатая, вросшечешуйчатая. Окраска различная: красно-, каштаново-, оливково-, оранжево-, желто-бурая, иногда почти белая, серая, нередко пятнистая, неравномерная. Мякоть вначале твердая, затем мягкая, сминающаяся, у большинства видов белая или желтоватая, у многих на изломе и при надавливании меняет окраску. Вкус мякоти пресный, приятный, реже горький, жгуче-перечный. Гименофор трубчатый, легко отделимый от мякоти шляпки. Трубочки срощенные между собой или свободные, легко разделимые. Гименофор у ножки различно прикрепленный, низбегающий или свободный, у молодых базидиом светлый, почти белый или иной, затем сероватый, грязно-бурый, желтый, оливково-табачный, желто-бурый. Поры трубочек округлые или вытянутые, угловатые, нередко с неровными или косо срезанными краями, мелкие или крупные, часто окрашены иначе, чем трубочки. Споры гладкие, удлинено-овальные, веретеновидные, яйцевидные, окрашенные. Ножка центральная, плотная, очень редко с полостями, цилиндрическая, ровная, к основанию расширяющаяся или сужающаяся, иногда почти клубневидно вздутая. Поверхность продольно-волокнистая, мелкочешуйчатая или бородавчатая, с капельками жидкости либо с ячеисто-сетчатым узором от низбегающих иногда почти до основания стерильных пор, иногда со слизистым, пленчатым, войлочно-волокнистым одинарным либо двойным кольцом. **Boletaceae**

Семейство включает в себя 12 родов. Наиболее распространены и часто встречаются виды родов болетинус (*Boletinus*), масленок (*Suillus*), моховик (*Xerocomus*), кальципорус (*Chalciporus*), болетус (*Boletus*), обабок (*Leccinum*). Род псилоболетинус, или синяк (*Psiloboletinus*), — эндемик Сибири

— Споровый порошок черный, порфиновый. Шляпка войлочная, чешуйчатая. Трубочки гименофора серые, черные, грязно-розовые, порфирово-бурые, от давления буреющие или чернеющие. Трама шляпки белая, желтоватая, на разрезе буреющая, синеющая, краснеющая, чернеющая. Ножка чешуйчатая, бархатистая, ребристая, серая, охристая, розово-бурая, черно-бурая. Базидиомы с пленчатым покрывалом либо без него. Симбиотрофы в широколиственных лесах **Strobilomycetaceae**

Семейство насчитывает три малочисленных рода

3. Споры веретеновидные, удлинено-овальные, гладкие, дымчато- или оливково-бурые, в массе темно-бурые, почти черные. Шляпка выпуклая, часто с бугорком, слизистая или липкая либо сухая волокнистая, розовая, каштаново- или желто-бурая. Пластинки нисходящие, дугообразные, толстые, редкие, вначале светлые, затем темноокрашенные от спор. Покрывало слизистое или волокнистое. Ножка сплошная, плотная, цилиндрическая, продольно-волокнистая, иногда с неровными поясками — остатками слизистого или волокнистого покрывала **Gomphidiaceae**

— Споры овальные или почти шаровидные, гладкие, мелкобородавчатые. Споровый порошок от кремово-белого до бурого или оливково-бурого. Базидиомы без покрывала, гимнокарпные, преимущественно крупные, мясистые. Шляпка выпуклая, вдавленная либо широковоронковидная, с подвернутым вниз краем — гладким, войлочным или бахромчато-опушенным, сухая либо слабослизистая, коричнево-бурая с оливковым, розово-красноватым или желтым оттенком, реже оранжевая. Мякоть светлее поверхности, на изломе или при надавливании, так же как и все части базидиомы, буреющая. Вкус пресный либо горький. Пластинки нисходящие на ножку, частые, легко отделяющиеся от мякоти шляпки, у одних видов довольно толстые и узкие с анастомозами, напоминающими линейные неправильной формы поры, у других видов пластинки тонкие, частые, розовато-бурые, оранжевые, оливково-бурые. Ножка преимущественно центральная, реже эксцентрическая или боковая, может отсутствовать; упругая, сплошная, редко полая, часто толстая, продольно-волокнистая или войлочно-опушенная, одного цвета со шляпкой или темнее **Paxillaceae**

Порядок агариковые (Agaricales) [100]. Плодовые тела мягко-, упруго- либо жесткомясистые, в большинстве случаев со шляпкой и с ножкой, плевротоидные, цифеллоидные или резупинатные, с однородным пластинчатым либо с разнопластинчатым гименофором, редко секотиоидной формы. Трама мономитическая. Споры гиалиновые, пигментированные, амилоидные, декстриноидные, цианофильные, орнаментированные либо гладкие. Общее и частное покрывала выражены либо отсутствуют. Цистиды различных типов в гимениальном слое и покровных тканях базидиом. Симбиотрофы, сапротрофы, реже паразиты.

Ключ для определения семейств порядка Agaricales s. str. [77]

1. Споры в зрелости бесцветные или светлоокрашенные — розовые, желтоватые, кремовые, светло-буроватые. 2
— Споры в зрелости интенсивно окрашенные — желто-бурые, фиолетово-, пурпурно- или черно-бурые. 8
2. Споры и пластинки в зрелости розовые 3
— Споры бесцветные или светлоокрашенные, но не розовые 4
3. Споры шаровидные и овальные, с несколькими выпуклыми продольными ребрами или угловатыми выростами, реже мелкобородчатые. Грибы обитают на почве **Entolomataceae**
— Споры овальные, гладкие. Грибы обитают преимущественно на древесине **Pluteaceae**
4. Базидии очень длинные — в 6–7 раз длиннее спор. Споры бесцветные, овальные, гладкие. Пластинки толстые, восковидные, образованные билатеральной или правильной трамой **Hygrophoraceae**
— Базидии короче. Признаки плодовых тел иные 5
5. Обитают на почве, подстилке, опаде, но не на древесине. Базидиомы с общим и частным покрывалами, от которых с возрастом остаются на ножке кольцо и вольва, или только вольва, или только кольцо. Базидиомы мясистые, загнивающие после созревания спор 6
— Обитают на древесине и на почве. Базидиомы без вольвы, очень редко с кольцом, после созревания иногда засыхающие. Если базидиомы крупные, плотно- и деревянисто-мясистые — то на древесине; если мелкие, перепончато-мясистые — тогда преимущественно на почве, опаде, мелких веточках и других растительных остатках. 7
6. Базидиомы только с вольвой или с вольвой и кольцом на ножке. Шляпка гладкая, иногда с бородавками или лоскутками от покрывала или очень слизистая, часто с рубчатым краем. Споры бесцветные, почти всегда гладкие, шаровидные и широкоовальные. Грибы обитают на почве. **Amanitaceae**
— На ножке только кольцо — тонкое, пленчатое или рыхлое, толстое, часто войлочное, иногда подвижное или исчезающее. Грибы обитают на гумусе, подстилке, на различных растительных остатках, преимущественно на открытых травянистых местах, на полях и лугах, в оранжереях, реже в лесах **Lepiotaceae**
(В данной интерпретации семейство объединяет белоспоровые виды четырех родов, целиком включенные Мозером [100] в семейство Agaricaceae)
7. Базидиомы мясистые, средних и крупных размеров — шляпка более 5 см в диаметре, уховидная, раковинно-видная, языковидная или широковоронковидная. Ножка часто отсутствует — тогда шляпка боковая или сидячая; реже ножка боковая или центральная. Обитают в основном на древесине. **Pleurotaceae**
(Виды семейства, за небольшим исключением, помещены Мозером [100] в порядок Polyporales)
— Плодовые тела с центральной или эксцентрической ножкой, различных размеров, формы и окраски. Обитают преимущественно на почве, на подстилке, отмерших и живых плодовых телах грибов, местах костров, гумусе и т. д. Если грибы растут на древесине, то ножка коричневая бархатисто-опушенная или с красными чешуйками, иногда деревянистая, с кольцом, а также нитевидная — тогда плодовые тела мелкие, перепончато-мясистые, растут часто пучком **Tricholomataceae**

8. Споры охряно-, желто- или ржаво-бурые 9
 — Споры пурпурно-, фиолетово- или черно-бурые 15
9. Грибы обитают преимущественно на древесине 10
 — Грибы обитают на подстилке и различных растительных остатках, на гумусе, навозе 14
10. Плодовые тела от мелких до средних, шляпка 2–4 см в диаметре, боковая или сидячая, уховидная или раковинovidная, без ножки. Пластинки веерообразные, грама правильная. Споры охряно-бурые, иногда светлые, грязно-кремовые, без поры прорастания. **Strepitaceae**
 — Плодовые тела с развитой центральной ножкой 11
11. Плодовые тела мяскомясистые, средних и крупных размеров — шляпка от 3 до 12 см в диаметре. 12
 — Плодовые тела мелкие — шляпка 2–3 см в диаметре, тонко- и перепончато-мясистые 13
12. Споры гладкие или неравномерно-гребенчатые (орнаментация оболочки различима только под электронным микроскопом), коричнево-бурые. Ножка с пленчатым или волокнистым кольцом, которое иногда с возрастом исчезает. В гимениальном слое имеются хейло- или хризоцистиды **Strophariaceae**
 — Споры бородавчатые или шероховатые **Cortinariaceae**
13. Обитают на отмершей древесине и других растительных остатках. Плодовые тела неярко окрашенные, с сухой хрупкой мелкочешуйчатой либо волокнистой шляпкой, длинной полой ножкой. Споры могут быть гладкими или бородавчатыми, неравнобокими. Край пластинок обычно с хейлоцистидами . . **Cortinariaceae**
 — Обитают на лесном гумусе, среди мхов, на остатках древесины. Плодовые тела мелкие, хрупкие, с более или менее конусовидной шляпкой, часто перепончато-мясистой, полупрозрачной, радиально-рубчатой; с тонкими и редкими пластинками и нитевидной ножкой **Cortinariaceae** (род *Galerina*)
14. Плодовые тела средних и крупных размеров (шляпка от 3 до 10 см в диаметре) с волокнистыми или хлопьевидными остатками по краю шляпки, с паутинистыми поясками, реже с пленчатым кольцом на ножке, часто со сфероцистами в покровных тканях. Споры ржаво- или табачно-бурые, как исключение — светлые, почти белые, главным образом бородавчатые или шероховатые, иногда угловато-бугристые или звездчатой формы. Если споры звездчатые, тогда плодовые тела с более или менее конической радиально-волокнистой шляпкой, часто чешуйчатой или трещиноватой **Cortinariaceae** (род *Inocybe*)
 — Плодовые тела мелкие (шляпка до 3 см в диаметре) или средних размеров (шляпка 5–6 см), тонкомясистые, хрупкие, иногда слизистые, с расплывающимися в дождливую погоду пластинками, встречаются в лесах и садах, реже на полях и лугах **Bolbitiaceae**
15. Споры черные или черно-бурые, большей частью непрозрачные, с порой прорастания, овальные, лимонovidные, изредка корончатой формы. Плодовые тела короткоживущие; у некоторых видов пластинки и мякоть после созревания расплываются каплями чернильно-черной жидкости **Coprinaceae**
 — Споры пурпурно- или фиолетово-бурые 16
16. Плодовые тела плотно- и толстомясистые, крупные, шляпка до 15 см в диаметре, с общим и частным покрывалами. Шляпка сухая, шелковистая, волокнисто-чешуйчатая, реже гладкая. Мякоть хорошо развитая, белая, на изломе иногда розовеет или желтеет. Споры в зрелости пурпурно-бурые, почти черные, у молодых плодовых тел розовато-буроватые. Ножка часто короткая, толстая, с кольцом — войлочным или пленчатым, иногда двойным. Встречаются на полях, лугах, выгонах, у хозяйственных построек на удобренной почве, на гниющих древесных и других растительных остатках, реже в лесах **Agaricaceae**
 — Плодовые тела от мелких (шляпка 1–3 см в диаметре) до средних (3–7 см в диаметре), тонкомясистые, часто хрупкие 17
17. Шляпка слизистая или сухая, иногда яркоокрашенная, может быть с остатками покрывала по краю, с лилово-, желто- или оливково-коричневыми пластинками и эпикутисом из гиф. Ножка длинная, нередко слизистая, упругая, часто с волокнистым или узким пленчатым кольцом. Споры темно-бурые, с фиолетовым или темно-пурпуровым оттенком, гладкие, овальные, с порой прорастания. Цистиды часто многочисленны.

Обитают на гумусе и удобренной почве, навозе, древесных и других растительных остатках в лесах, на лугах и болотах **Strophariaceae**

— Мелкие и средних размеров плодовые тела хрупкой, часто очень нежной консистенции, преимущественно с конусовидной, по краю рубчатой шляпкой, с клеточным эпикутисом, с приросшими черными или черно-фиолетовыми пластинками, темно-пурпуровыми гладкими спорами с порой прорастания, многочисленными вытянутыми хейлоцистидами и хрупкой белой ножкой. Обитают на гумусе и остатках древесины в садах, лесах, парках **Coprinaceae**

Семейство энтоломовые (Entolomataceae). Плодовые тела гимнокарпные, от мелких до средних, преимущественно тонко- и мяскомясистые, после созревания загнивающие. Шляпка полушаровидная, конически-колокольчатая, затем — плоскораспростертая или воронковидно вдавленная, сухая, часто гигрофанная, мелкочешуйчатая или гладкая, нередко радиально-рубчатая; в основном буроватых, сероватых тонов, неяркая, если гигрофанная, то при высыхании светлеет. Пластинки приросшие или нисходящие, беловатые, сероватые или буроватые, в зрелости розовые от спор, с правильной трамой. Споры от шаровидно- или овально-угловатых до ромбовидных или звездчатых, реже мелкобородчатые или ребристые, розовые. Цистиды лишь у немногих видов. Ножка центральная, цилиндрическая, продольно-волокнистая, сплошная или полая, часто одного цвета со шляпкой. Сапротрофы и симбиотрофы.

Семейство плютеевые (Pluteaceae). Базидиомы гимнокарпные или гемиапгикокарпные, с общим покрывалом или нет, с центральной ножкой, легко отделяющейся от шляпки. Шляпка ширококолокольчатая, затем выпуклая или плоская, с прямым тонким краем, гладковолокнистая, бархатистая или тонкочешуйчатая, морщинистая, шелковистая или слизистая, у большинства видов неярко окрашенная. Мякоть мягкая, гифы с пряжками или без них. Пластинки свободные, широкие, белые, затем розовые или буровато-розовые, нередко с хлопьевидно-опушенным краем, образованные инверсной трамой. Споры в массе розовые, иногда с буроватым или красноватым оттенком, овально-яйцевидные, гладкие. Цистиды имеются у большинства видов — бутылковидные или булавовидные, иногда толстостенные, с роговидными выростами на верхушке или веретеновидно вытянутые. Ножка цилиндрическая, сплошная, продольно-волокнистая, у рода *Volvariella* — с широкой свободной вольвой. Обитают в лесах на пнях и других остатках древесины, на удобренной почве в огородах, садах, полях. Базидиомы появляются на протяжении всего лета и осенью. Отличаются широким ареалом, многие виды космополитные.

Семейство гигрофоровые (Hygrophoraceae) [35, 50]. Базидиомы (рис. 115) гимнокарпные, реже вторично ангиокарпные или первично ангиокарпные, мясистые или не очень, загнивающие после созревания. Шляпка и ножка сросшиеся, плохо отделяющиеся друг от друга. Шляпка плосковыпуклая или коническая, иногда распростертая, часто яркой окраски — желтая, оранжевая, кроваво-красная, буроватая, может быть и белая; нередко липкая, покрытая слоем слизи, которая спускается на ножку, либо гигрофанная, влажная, либо сухая. Пластинки у большинства видов толстые, редкие, образованы билатеральной или правильной трамой, восковидные, светлые. Споры бесцветные, в массе белые, овально-эллипсоидные, гладкие, как правило, неамилоидные. Базидии длинные — в 6–7 раз длиннее спор, двух-четырёхспоровые. Цистиды обычно отсутствуют, в редких случаях

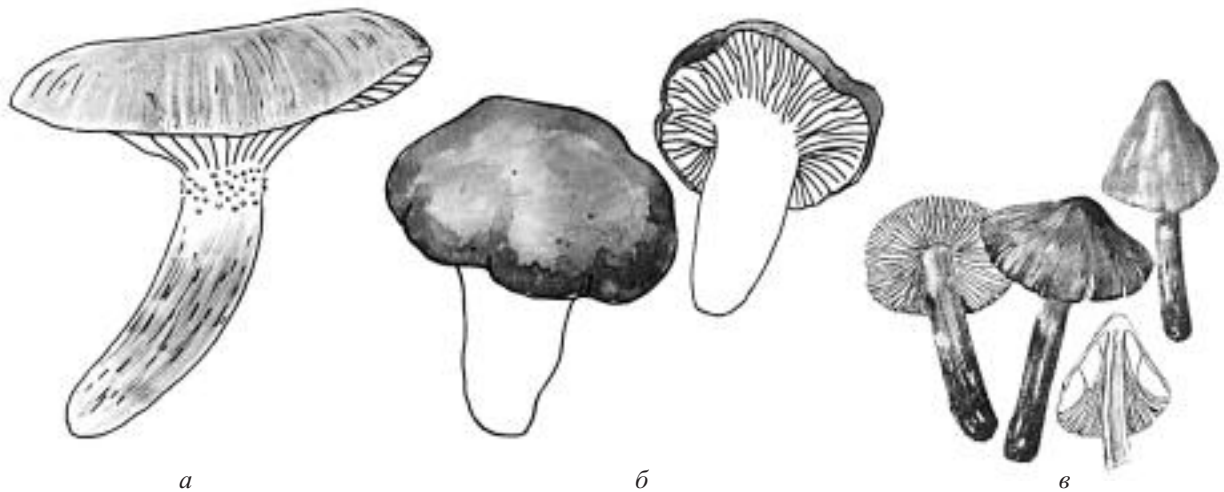


Рис. 115. Базидиомы видов семейства гиgroфоровые (ориг.):

a — гиgroфорус ароматный (*Hygrophorus agathosmus*); *б* — гиgroфорус березовый (*H. melizeus*);
в — гиgroцибе конический (*Hygrocybe conica*)

имеются хейлоцистиды. Ножка центральная, сплошная, реже полая, цилиндрическая, продольно-волоknистая, с мучнисто-отрубевидным налетом или мелкочешуйчатая, иногда слизистая.

Обитают в различных лесах на почве, гумусе, лесной подстилке, реже на остатках древесины. Сапротрофы, симбиотрофы. Многие гиgroфоровые — типичные обитатели открытых пространств, растут среди травы на лесных опушках, лугах и пастбищах. Отличаются широким ареалом, встречаясь на всех континентах, кроме Антарктиды; многие виды — космополиты.

Семейство аманитовые, или мухоморовые (*Amanitaceae*). Базидиомы (см. рис. 94, 95, 105) гемиангиокарпные, с общим и частным покрывалами, средних и крупных размеров. Шляпка вначале полушаровидная или ширококолокольчатая, затем выпуклая или плоская, реже вдавленная, нередко с рубчатым краем, гладкая, влажная или слизистая, красная, желтая или менее яркая — светло-буроватая, с легкими оттенками, вплоть до белой, часто с остатками покрывала в виде более или менее крупных лоскутков или бородавок. Мякоть базидиом мягкая, хорошо развитая, не меняющая цвета на изломе, после созревания загнивающая. Гифы с пряжками. Пластинки свободные, широкие, иногда с коллариумом, образованные билатеральной, реже неправильной или смешанной трамой. Споры порошок белый. Споры широкоовальные или шаровидные, у подавляющего большинства видов — гладкие, с тонкой оболочкой, бесцветные, иногда амилоидные. Цистиды отсутствуют. Базидии обычно четырехспоровые. Ножка центральная, цилиндрическая или булавовидная, сплошная, затем полая, с кольцом и вольвой (род *Amanita*), или только с кольцом (род *Limacella*), или только с вольвой (род *Amanitopsis*), гладкая, продольно-волоknистая, реже хлопьевидно-, чешуйчато-опушенная или слизистая.

Мухоморовые грибы в основном симбиотрофы. Плодоносят летом и осенью. Широко распространены, но приурочены главным образом к умеренным зонам обоих полушарий. В семействе много ядовитых грибов.

Семейство плевротовые, или вешенковые (Pleurotaceae) [27]. Шляпка боковая, эксцентрическая, редко с центральной ножкой (см. рис. 113), мясистая, сухая или упругая. Пластинки с цельным или зубчатым краем, белые, охристые, редко розовые. Споровый порошок белый, розоватый, сиреневатый. В мякоти у некоторых родов имеется желатинозный слой. Споры цилиндрические, эллипсоидные, шаровидные, аллантаидные, у двух родов — амилоидные. У ряда родов имеются метулоиды. Все виды, кроме одного, растут на древесине, преимущественно сухой.

Семейство трихоломовые, или рядовковые (Tricholomataceae) [35, 100]. Плодовые тела (рис. 116–119) главным образом гимнокарпные, реже гемиангиокарпные, очень варьирующие по окраске, консистенции тканей и особенно размерам. Шляпка от 2 до 5 см в диаметре, коническая, колокольчатая, более-менее выпуклая или плоская, воронковидная или широковогнутая, почти всегда правильно-округлая. Пилеипеллис волок-

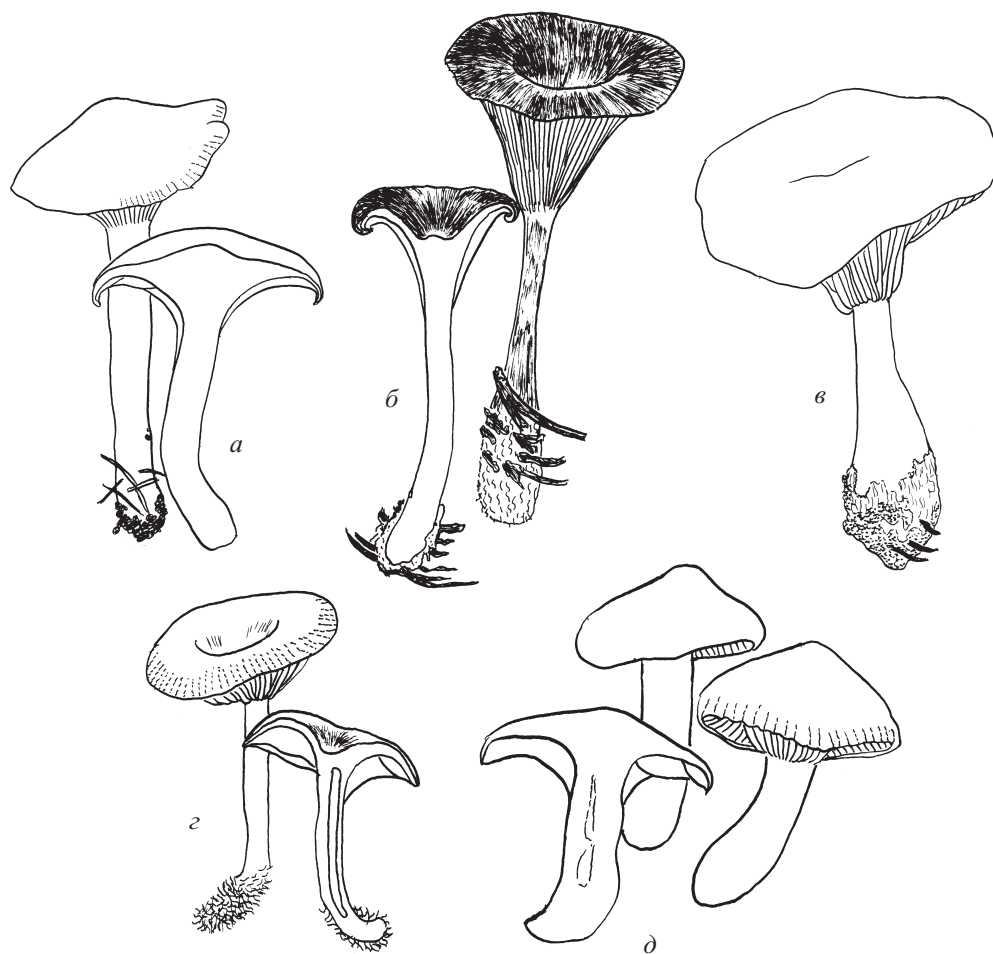


Рис. 116. Клитоцибевидные базидиомы рядовковых грибов (ориг.):

- a* — леписта узкопластинковая (*Lepista irina*); *б* — клитоцибе бледная, лисичка, говорушка (*Clitocybe gibba*);
в — говорушка булабовидно-ножковая (*C. clavipes*); *г* — говорушка серая (*C. metachroa*);
д — говорушка пахучая (*C. odora*)

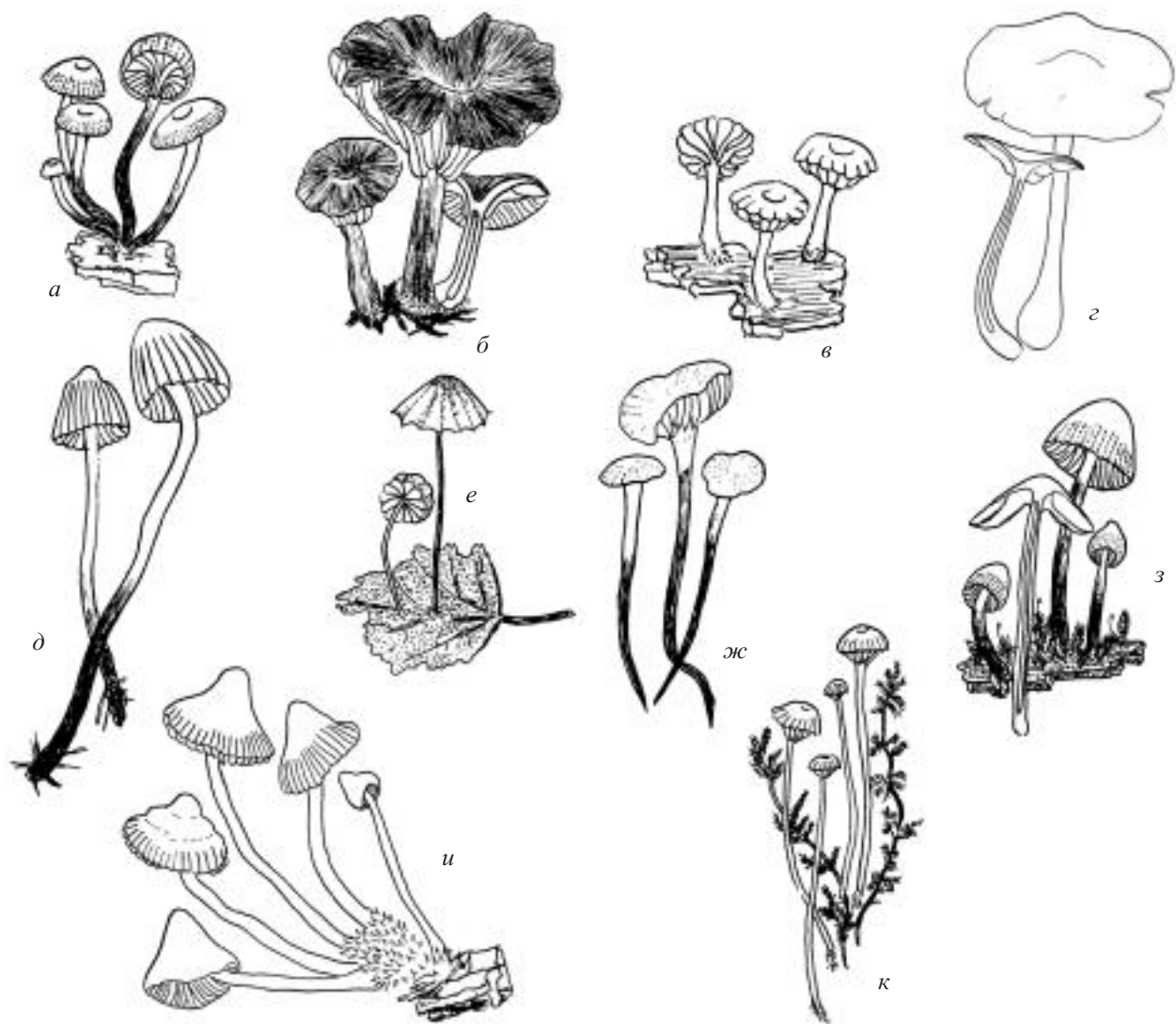


Рис. 117. Омфалиновидные (а–в), миценовидные (г–и), коллибиевидные (к) базидиомы рядовковых грибов (ориг.):

а — ксеромфалина колокольчатая (*Xeromphalina campanella*); б — омфалина желтопластинковая (*Omphalina chrysophylla*); в — омфалина пустошная (*O. erycetorum*); г — коллибия дуболюбивая (*Collybia dryophilla*); д — мицена кровяноножковая (*Mycena haematopoda*); е — марасмиус сухой (*Marasmius siccus*); ж — марасмиус чесночный (*M. scorodionius*); з — мицена клейкая (*Mycena viscosa*); и — мицена щелочная (*M. alcalina*); к — рикенелла шпенек (*Rickinella fibula*)

нистый, чешуйчатый или гладкий, слизистый, липкий или сухой. Мякоть крупноплодных видов хорошо развита, толстая, плотной консистенции, почти всегда светлоокрашенная, редко меняющая окраску на воздухе, у мелкоплодных видов — тонкомясистая или перепончато-мясистая, нередко почти прозрачная. Чаще всего плодовые тела после созревания загнивающие, с неживающей мякотью, но имеются виды с плодовыми телами, которые засыхают, а при увлажнении способны оживать. Гифы преимущественно с пружками.

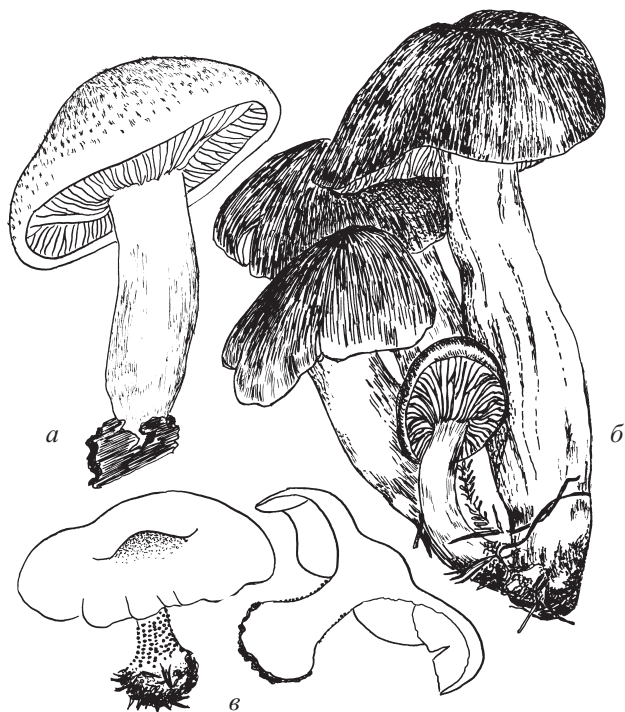


Рис. 118. Трихоломовидные базидиомы рядовковых грибов (ориг.):

- a* — трихоломопис красный (*Tricholomopsis rutilans*);
б — лиофиллум скученный (*Lyophyllum decastes*);
в — меланолейка коротконожковая (*Melanoleuca brevipes*)

Пластинки приросшие, свободные или выемчатые, более или менее нисходящие, узкие или широкие, частые или редкие, иногда с коллариумом, образованные смешанной, полуправильной или неправильной, очень редко билатеральной трамой, почти всегда светлоокрашенные или белые, иногда пятнистые, край окрашен иначе, чем остальная часть пластинки. Споровый порошок у большинства видов чисто белый, реже с кремовым, розовым или желтоватым оттенком. Споры чаще всего овально-эллипсоидные, гладкие, но у отдельных видов

веретеновидные или цилиндрические, шероховатые или бородавчатые; иногда споры амилоидные. Цистиды широко варьируют по размерам и форме, чаще всего это хейлоцистиды; имеются, однако, не у всех видов. Базидии преимущественно четырехспоровые, но могут быть двух- и трехспоровые. Ножка, как правило, центральная, реже эксцентрическая или боковая; в основном цилиндрическая, ровная, волосовидная или нитевидная, иногда к основанию равномерно расширенная или суженная, полая или сплошная, реже основание ножки вздутое или корневидно вытянутое. Стипители гладкий, продольно-волокнистый или чешуйчатый. Ножка упругая или очень ломкая, иногда при надломе выделяющая

млечный сок; в отдельных случаях имеет кольцо — тонкое, пленчатое или войлочное, рыхлое. Плодовые тела образуются с ранней весны до поздней осени, у отдельных видов — даже после устойчивых заморозков. Сапротрофы, паразиты, симбиотрофы. Отличаются широким ареалом, очень многие представители семейства — космопо-



Рис. 119. Опенковидные базидиомы рядовковых грибов (ориг.):

- a* — опенок осенний (*Armillariella mellea*);
б — опенок зимний (*Flammulina velutipes*)

литы. Трихоломовые — одно из самых крупных и гетерогенных семейств грибов порядка агариковые. Оно насчитывает около 100 родов и более 600 видов. На территории России выявлено значительно меньше видов.

Семейство крепидотовые (Crepidotaceae). Плодовые тела (рис. 120) гимнокарпные, мяскомясистые и тонкомясистые, загнивающие после созревания, мелкие и средних размеров. Шляпка сидячая или боковая, раковинообразная, веерообразная, почковидно-изогнутая, уховидная или лопатовидная.

Пилеипеллис сухой, часто войлочно- или бархатисто-опушенный, реже гладкий, слизистый. Мякоть тонкая, седоватая, не меняющая окраску на изломе, иногда частично ослизненная, студневидная, желатинозная. Гифы с пряжками или без них. Пластинки преимущественно веерообразные, тонкие, образованные правильной или полуправильной трамой, сначала беловатые, затем буроватые. Споры эллипсоидные или почти шаровидные, гладкие или шероховатые, мелкобородавчатые, в массе охряно- или красновато-бурые, с хейлоцистидами. Ножка чаще отсутствует или рудиментарная: иногда боковая, сплошная, обычно войлочно-волосистая. Обитатели лесов: сапротрофы на пнях, валеже, мелких древесных остатках, реже на хвое, стеблях травянистых растений, на почве.

Семейство строфариевые (Strophariaceae). Плодовые тела (рис. 121) гемингиокарпные, с быстро исчезающим общим покрывалом, у ряда видов — с частным

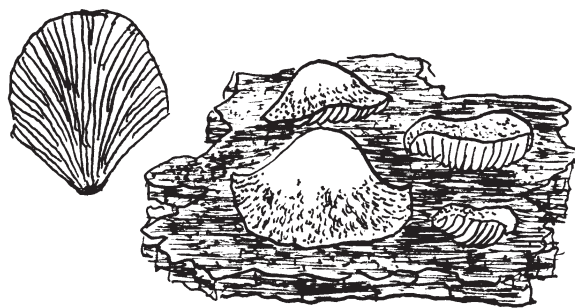


Рис. 120. Базидиомы гриба крепидотус мягкий (*Crepidotus mollis*) (ориг.)

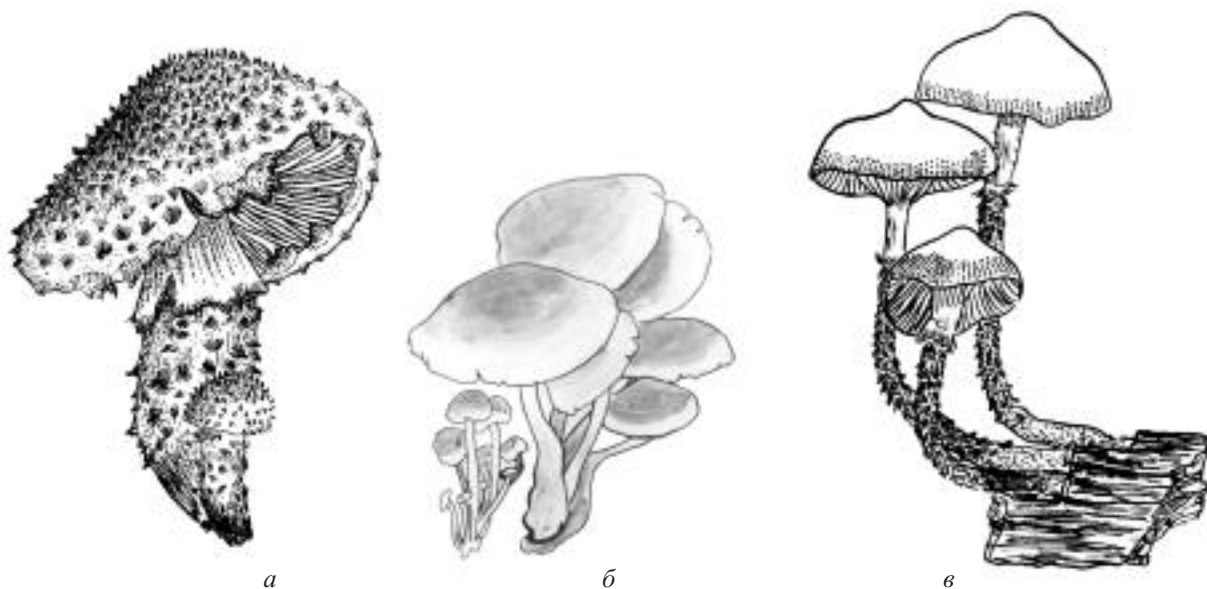


Рис. 121. Опенковидные базидиомы строфариевых грибов (ориг.):

a — чешуйчатка светло-охристая (*Pholiota squarrosoides*); *б* — опенок ложный (*Hypholoma fasciculare*); *в* — опенок летний (*Kuehneromyces mutabilis*)

покрывалом, среднемясистые и тонкомясистые, после созревания загнивающие, мелкие и средних размеров, реже крупные. Шляпка преимущественно полушаровидная, реже коническая, колокольчатая, с возрастом более или менее распростертая, влажная, слизистая или сухая, чешуйчатая, волокнистая или гладкая, различной окраски — от желто-охряной и кирпично-красной до зеленовато-оливковой, иногда с фиолетовым оттенком, с возрастом иногда выцветающая. Мякоть мягкая, преимущественно светлая, окраску на изломе не меняет. Гифы с пряжками. Пластинки приросшие, иногда с выемкой или зубчиком. Трама пластинок правильная. Споры желто-, фиолетово- или пурпурно-бурые, под микроскопом часто с оливковым оттенком, гладкие, яйцевидно-овальные, реже веретеновидные, как правило, с порой прорастания. Хейлоцистиды у большинства видов вытянуто-бутылчатые или ланцетовидные, реже булавовидно-головчатые; плевроцистиды имеются лишь у немногих видов. Нередки крупные мешковидно-вытянутые желто-бурые хризоцистиды. Ножка центральная, часто длинная (длина больше диаметра шляпки), цилиндрическая или со вздутым основанием, вначале обычно сплошная, с возрастом — полая, часто упругая или жесткая, продольно-волокнистая, реже слизистая, с волокнистым или пленчатым кольцом или его следами в виде волокнистого пояса, нередко чешуйчатая. Сапротрофы на подстилке, древесных и навозных остатках, гумусе, реже паразиты древесных растений. Отличаются широким распространением. Многие виды — космополиты.

Семейство паутинниковые (Cortinariaceae) [67]. Плодовые тела (см. рис. 95, а, 122) с правильной шляпкой и центральной ножкой, очень редко плевротоидные. Пластинки приросшие, реже прикрепленные к ножке. Гимений на начальных стадиях развития плодового тела закрыт вельюмом (покрывалом), который к моменту созревания спор разрывается и гимений становится открытым. Вельюм паутинистый (кортинариоидный), очень редко пленчатый, у многих видов во взрослых плодовых телах полностью исчезает. У некоторых видов имеется вольва, обычно рудиментарная. Споровый порошок различных оттенков бурого цвета или беловатый. Споры всегда двудерные, с толстой двух-, трех- или четырехслойной оболочкой. Иногда четвертый наружный слой (периспорий) прирастает не полностью и вздувается в виде пузырьков. Споры почти всегда с орнаментированной оболочкой, шероховатой или бородавчатой, с супраапокулярным диском или без него, без поры прорастания, за исключением спор нескольких видов рода галерина (*Galerina*), но часто с каллусом. Цистиды имеются, но не у всех представителей семейства; они различной формы, от тонкостенных до толстостенных, метулоидных. Трама пластинок регулярная. Покровный слой шляпки в виде кутиса, т. е. образован радиально-параллельным переплетением гиф, иногда бывает клеточно-гименодермным. Обитают на почве, подстилке, среди мхов, реже на древесине, обычно в лесах, реже в тундрах, полярных пустынях, на болотах и лугах. Симбиотрофы и сапротрофы на различных растительных остатках.

Семейство больбитиевые (Bolbitiaceae). Плодовые тела (рис. 123, а, б) гимангиокарпные, с общим покрывалом, которое быстро исчезает, иногда и с частным покрывалом, тонкие, хрупкие, мелкие или средних размеров, после созревания загнивающие. Шляпка ширококолокольчатая или выпукло-распростертая, радиально-складчатая или рубчатая, гигрофанная, слизистая, влажная или сухая. Пилеипеллис из вытянутых или шаровидных клеток. Мякоть светлоокрашенная, при высыхании бледнеющая, тонкая, мягкая, реже хорошо развитая, плотная. Пластинки приросшие или свободные, образованные пра-

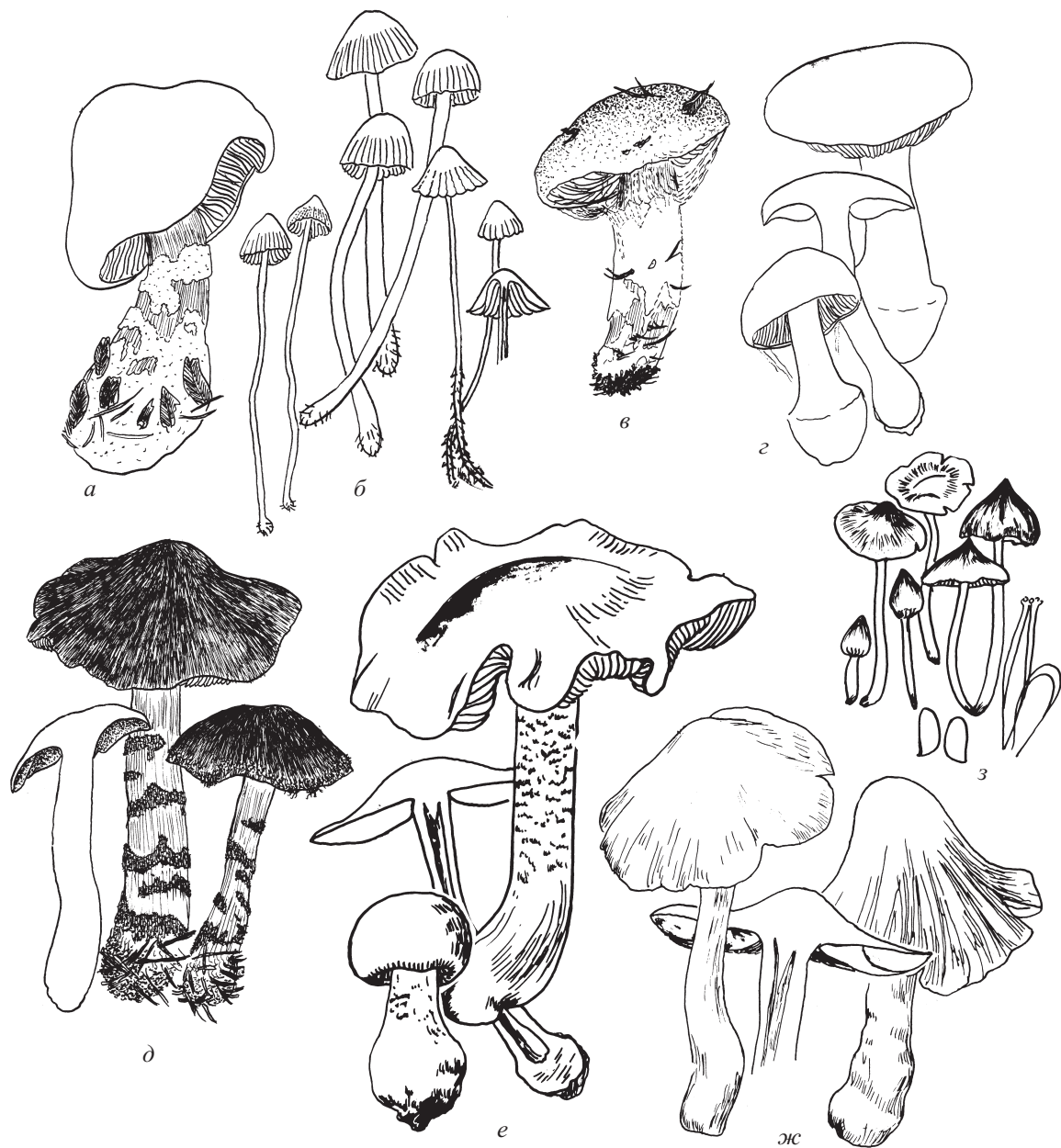


Рис. 122. Базидиомы паутинниковых грибов (а-д — ориг., е-з — [99]):

а — паутинник двухкольцовый (*Cortinarius bivelus*); б — галерина (*Galerina* sp.); в — паутинник слизистый (*Cortinarius mucosus*); г — паутинник многообразный (*C. multiformis*); д — паутинник браслетчатый (*C. armillatus*); е — гебелома горчичная (*Hebeloma sinapizans*); ж — волоконница краснеющая (*Inocybe patouillardii*); з — волоконница землистоплатинчатая (*I. geophylla*)

вильной трамой, светлоокрашенные, к зрелости темнеющие от спор, часто с более светлым хлопьевидно-опушенным краем. Споры преимущественно гладкие, охристо-, ржаво- или табачно-бурые, с порой прорастания, хорошо различимой у большинства видов. Хейлоцистиды головчатые или бутылчатые, имеются почти у всех видов; плевростидиды встреча-

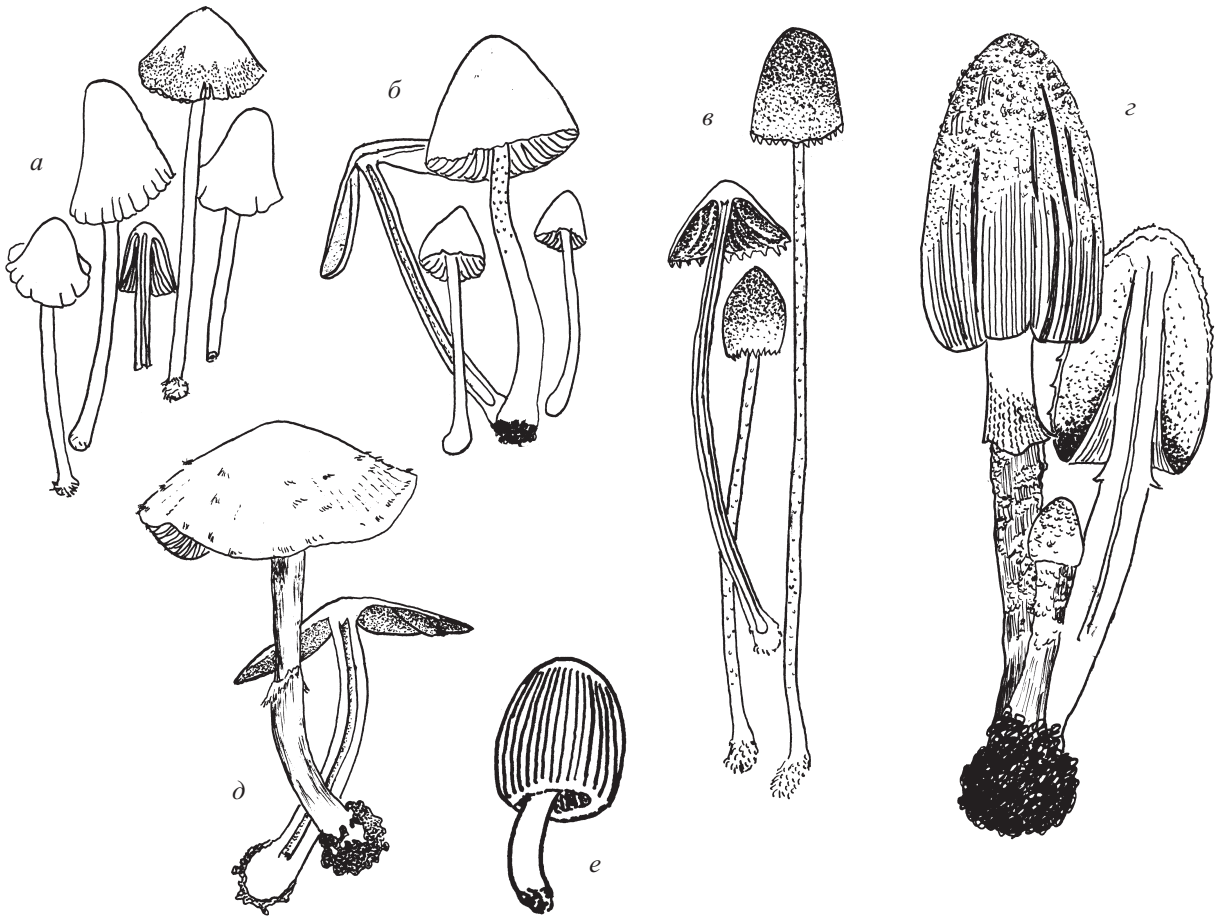


Рис. 123. Базидиомы большбитиевых (а, б) и навозниковых (в–е) грибов (ориг.):

а — колпачок молочно-белый (*Conocybe lactea*); б — колпачок Риккена (*Conocybe rickenii*);
 в — панеол, пестрец загадочный (*Panaeolus sphinctrinus*); г — навозник чернильно-серый (*Coprinus atramentarius*);
 д — хруплянка Кондолля (*Psathyrella candolleana*); е — навозник корончатоспоровый (*Coprinus angulatus*)

ются значительно реже. Ножка центральная, цилиндрическая или расширенная у основания, мясистая, упругая или тонкая, хрупкая, нитевидная, с кольцом или без него. Стипителии иногда с каулоцистидами. Встречаются на лугах и полях, в лесах, на навозе, лесной подстилке, реже на остатках древесины. Плодоносят на протяжении почти всего летне-осеннего сезона.

Семейство коприновые, или навозниковые (*Coprinaceae*). Плодовые тела (см. рис. 106, е, 123, в–е) гемиангиокарпные, с общим или частным покрывалом, которое обычно рано исчезает или остается в виде легко стирающегося налета, волокнистых обрывков на шляпке, реже — кольца (пояска) и вольвы на ножке. Шляпка вначале яйцевидная, или полушаровидная, или коническая, по мере роста плодового тела становится выпуклой или распростертой; обычно радиально-морщинистая или просвечивающе-полосатая, неярко окрашенная — серых, бурых тонов, часто гигрофанная, гладкая, нередко хлопьевидно- или волокнисто-опушенная, чешуйчатая. Мякоть тонкая, светлоокрашенная,

часто очень ломкая, в зрелости у многих видов быстро расплывающаяся каплями темной жидкости (автолиз). Гифы с пряжками, реже без них. Пластинки свободные или приросшие, иногда с зубчиком, вначале светлые, затем резко темнеющие от темноокрашенных спор, обычно с хлопьевидно-опушенным краем, нередко после созревания спор расплывающиеся. Трама пластинок правильная. Споры яйцевидные или лимоновидные, реже почти шаровидные, с порой прорастания, темноокрашенные — пурпурно-бурые, темно-бурые до черных, крапчатые, с толстой, иногда прозрачной оболочной, преимущественно гладкие, изредка бородавчатые или шероховатые. Хейлоцистиды у большинства видов имеются; они обычно бутылковидные, тонкостенные, в отдельных случаях — толстостенные (типа метулоидов), булавовидно-головчатые, веретенновидные. Плевроцистиды встречаются значительно реже, так же как пиелоцистиды и каулоцистиды. Ножка обычно цилиндрическая, полая (особенно к зрелости), нередко возле пластинок имеет светлый мучнистый налет, чаще гладкая, светлоокрашенная, иногда с кольцом или пояском, которые располагаются не только в верхней части, но и ближе к основанию, часто волокнисто-опушенному, иногда расширенному или корневидно вытянутому. Сапротрофы. Обитают в лесах, лугах, полях, парках, садах, на экскрементах, гумусе, растительных остатках, полуразложившейся и сильно разложившейся древесине. Плодоносят с весны до осени.

Семейство агариковые, или шампиньоновые (*Agaricaceae*) [30, 31]. Плодовые тела (см. рис. 98, ж, 106, б, 112, д, 124) с правильной шляпкой и центральной ножкой. Шляпка толстомясистая или тонкомясистая, яйцевидная, колокольчатая, полуокруглая, позже выпукло-распростертая, с бугорком в центре или без него, иногда выгнутая; поверхность голая, шелковисто-волокнистая, чешуйчатая (чешуйки часто образуются от разрыва кожицы), ячеистая, отрубистая, зернистая, мучнистая от сфероцист. Эпикуткула сформирована палисадной, гимениеподобной ложнопаренхимной тканью, нитчатыми гифами со сфероцистами. Пластинки свободные,



Рис. 124. Базидиомы и споры видов семейства агариковые (а-в — [30], г — ориг.):

а — гриб-зонтик краснеющий (*Macrolepiota rhacodes*); б — цистодерма пахучая (*Cystoderma carcharias*); в — лепиота щитовидная (*Lepiota clypeolaria*); г — шампиньон полевой (*Agaricus arvensis*); стрелками показаны споры

приросшие, прикрепленные, тонкие, частые. Цвет пластинок зависит от окраски спор, которая изменяется с возрастом гриба. Часто кроме пластинок имеются пластиночки, иногда двух-трех типов. Трама пластинок правильная или неправильная, амилоидная. Споры порошок белый, кремовый, охристый, зеленовато-оливковый, пурпурно- или темно-коричневый, черно-бурый, иногда цвет меняется при высыхании. Споры под микроскопом гиалиновые, соломенно-желтые, медово-желтые, коричневатые, амилоидные лишь в супраапикулярной зоне, декстриноидные, цианофильные, с метахроматичным или неметахроматичным эндоспориумом, очень вариабельные по форме, с латеральным апикусом, часто с супраапикулярной депрессией, с порой прорастания или без нее, гладкие, шероховатые, бородавчатые, с двумя, реже одним ядром. Базидии булавовидные, четырехспоровые, у небольшого числа видов двухспоровые. Цистиды разных типов имеются или отсутствуют. Ножка центральная, цилиндрическая или веретеновидная, часто в основании с клубневидным образованием, ватообразная или фистулезная, с одним-двумя кольцами или без них, голая, шелковистая, волокнистая, над кольцом голая, под ним — часто с хлопьевидно-чешуйчатым налетом. У большинства видов имеется частное покрывало, остающееся в виде кольца на ножке, для некоторых видов характерно также общее покрывало. Вольва у большинства видов отсутствует, у некоторых имеется — чашевидная, часто рудиментарная. Мякоть плотная или рыхлая, с запахом или без него, ее цвет у многих видов при автооксидации изменяется. Тип развития карпофоров разный. Обитают в лесах, на лесных опушках, полянах, лугах, полях, в степях, пустынях, полупустынях, теплицах, оранжереях на перегнойных почвах, подстилке, навозе, реже на трухлявой древесине.

Порядок сыроежковые (Russulales), семейство сыроежковые (Russulaceae) [18]. Сыроежковые грибы выделяются из всех мяскомясистых агарикоидных грибов тем, что в мякоти плодовых тел, наряду с обычными продолговатыми клетками, имеются гнезда

сфероцист, а также толстые крупные гифы, содержащие млечный сок. Споры имеют орнаментированный амилоидный экзоспорий. Типы развития плодовых тел: у большей части бореальных видов гимнокарпный, у тропических видов — несколько вариантов ангиокарпного. По этим признакам сыроежковые грибы более других семейств агарикоидных грибов близки к агарикоидным гастеромицетам. Последние очень редки и в большинстве отечественных руководств по определению грибов не приводятся.

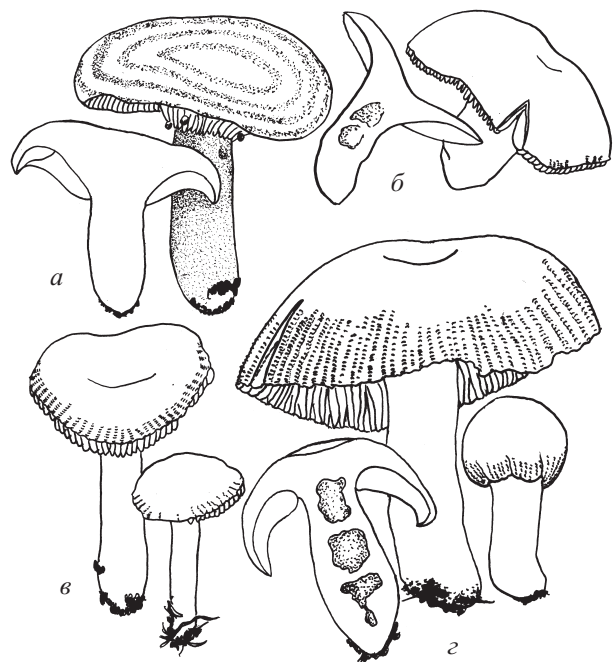


Рис. 125. Базидиомы грибов порядка сыроежковые (ориг.):

- а — млечник извилистый, серушка (*Lactarius flexuosus*);
 б — сыроежка съедобная (*Russula vesca*);
 в — сыроежка хрупкая (*R. fragilis*); г — сыроежка
 вонючая, валуй (*R. foetens*)

Плодовые тела (см. рис. 98, з, д, 125) со шляпкой и центральной ножкой. Шляпка выпуклая, ровная, вогнутая, воронковидно-вдавленная. Край тупой, острый, округлый, прямой, подогнутый, гладкий, ребристо-бороздчатый, опушенный, лохматый, бахромчатый. Поверхность сухая или слизистая, голая, бархатистая, чешуйчатая, волокнистая, по цвету белая, желтая, красная, бурая, зеленая, голубая или смешанных тонов. Пластинки приросшие, избегающие, тонкие или толстые, частые или редкие, с пластиночками либо без них, вильчатые или с анастомозами, от белых до ярко-желтых. Ножка цилиндрическая, булаво-видная, суженная книзу, сплошная или с полостями, трубчатая, сухая или слизистая, белая или цвета шляпки. Покрывало имеется, общее или частное. Мякоть плотная или рыхлая, хрупкая, гетеромерная (с группами овальных или шаровидных клеток — сфероцист, окруженных гифами), с редкими или частыми млечными сосудами, на вкус пресная, сладковатая, острая, жгучая или горькая, запах различный. Споры порошковые от белого до охристого, желтого. Споры амилоидные, с различной орнаментацией. Базидии двух- и четырех-споровые, булаво-видные. Цистиды ланцетовидные, часто с придатком или без него. Кутикула шляпки сухая или желатинозная, составленная гифами, клетками, дерматоцистидами и примордиальными гифами в различных сочетаниях. Все виды образуют эктотрофную микоризу с древесными породами и кустарниками. Семейство содержит два рода многочисленных и распространенных видов — род сыроежки (*Russula*) и род грузди (*Lactarius*).

Ключ для определения родов семейства сыроежковые [18]

1. Млечный сок имеется, обильный (вытекает на разрезе каплями). Шляпка вогнутая или воронковидная, с опушенным подвернутым или прямым краем. Мякоть плотная. Пластинки гибкие. Трама пластинок близ края без сфероцист. *Lactarius*
- Млечного сока нет. Шляпка ровная, слегка вдавленная, с прямым краем. Мякоть и пластинки очень ломкие. Трама пластинок близ края со сфероцистами. *Russula*

7.5. БАЗИДИОМЫ ГАСТЕРОИДНЫХ ГРИБОВ

Гастеромицеты — самая интересная группа базидиальных макромицетов. Предполагают, что она является предковой для большинства существующих групп агарикоидных и афиллофоровых грибов. К настоящему времени выявлено около 2000 видов гастероидных грибов. Большая часть их обитает в тропиках. На территории России и сопредельных стран обнаружено около 200 видов. Большинство из них космополиты, а по трофической ориентации — сапротрофы на гумусе, древесине и другой растительной мортмассе.

У гастеромицетов хорошо развитый многоклеточный мицелий, обильно разветвленный и погруженный в субстрат. Гифы мицелия часто имеют желатинозные стенки, кроме того, они образуют видимые невооруженным глазом мицелиальные тяжи, с помощью которых грибы оккупируют субстрат — богатую гумусом почву, трухлявую древесину мелких и крупных валежин. На грибнице формируются базидиомы, причем располагаются они «ведьмиными кругами», как и плодовые тела других групп базидиомицетов, обитающих на обширных по площади субстратах. Такие скопления характерны для гумусных сапротрофов и микоризных симбиотрофов.

Макро- и микроструктуры базидиом

Общая характеристика плодовых тел. В жизненном цикле различных групп гастероидных грибов субстрат играет значительную роль [97]. У многих видов развитие базидиом связано с почвой. Среди них выделяют виды подземные, или гипогейные, полуподземные и надземные, или эпигейные. Форма базидиом зависит от места обитания. Для гипогейных видов характерны шаровидные, клубневидные, желвакообразные плодовые тела. Такая форма сохраняется до полного созревания спор внутри базидиомы, а затем покровные структуры разрушаются и споры оказываются свободными. Многие гипогейные гастеромицеты поедаются животными, при этом споры, пройдя через желудочно-кишечный тракт, сохраняют жизнеспособность. У эпигейных видов, среда обитания которых — поверхностные слои почвы либо другого субстрата, базидиомы очень разнообразны по форме. Они могут быть шаровидными, цилиндрическими, конусообразными, бокальчатыми, кубковидными, блюдцевидными, а также могут иметь хорошо развитые шляпку и ножку. В последнем случае покровные структуры базидиом (перидий) ко времени созревания спор разрываются, обнажая плодущую головку, или шляпку, и гастеромицеты приобретают сходство с агарикоидными грибами. Затем гименофор превращается в порошок, что характерно только для базидиом гастеромицетов.

Тип развития базидиом — ангиокарпный и гемиагиокарпный. Первый характерен исключительно для гастеромицетов. При этом развитие спор до их полного созревания происходит под прикрытием перидия, наподобие общего покрывала мухоморовых грибов. После созревания спор перидий полностью или частично разрушается, освобождая споры. Такое развитие базидиом характерно почти для всех групп гипогейных гастеромицетов.

Гемиагиокарпный тип развития базидиом более характерен для эпигейных гастеромицетов. Общий перидий остается закрытым до начала созревания спор, а затем разрывается, обнажая плодущую часть — глебу, и развитие спор завершается открыто.

Перидий и глеба — основные элементы строения, свойственные всем систематическим группам гастеромицетов. Другие структуры могут присутствовать или отсутствовать и характеризуют таксоны более низких рангов.

Перидий — это общий покров закрытых плодовых тел из одного, трех, а иногда и большего числа слоев. Строение перидия — важный диагностический признак при определении гастеромицетов. Наружный слой перидия, или *экзоперидий*, в свою очередь может быть однослойным или состоять из нескольких слоев. У земляных звезд (*Geastrum*) он трехслойный (рис. 126). Экзоперидий раньше других слоев разрушается, растрескивается или опадает кусочками. Он может быть тонким и гладким, пушистым и мягким, покрыт шипами, бородавками, чешуйками. Средний слой перидия — *мезоперидий*, имеющийся у некоторых гастеромицетов, псевдопаренхимный, а у веселковых грибов (*Phallales*) — студенистый. Внутренний, прилегающий к глебе слой перидия, или *эндоперидий*, может быть сросшимся с трамой или свободным. В первом случае от эндоперидия отходят пластинки трамы, во втором — трама прикреплена к центральной части глебы или свободна. Эндоперидий может открываться правильным отверстием на вершине, неправильным разрывом или многими отверстиями, а может разрушаться и опадать, оставляя глебу голой.

В перидии выделяют следующие элементы строения: *перистом* — образование, окружающее отверстие, которым открывается эндоперидий у земляных звезд; *дворик* —

слегка вдавленный участок, прилегающий к перистому, лежащий несколько ниже его и резко отграниченный от остальной части эндоперидия; *носик* — суженная верхняя часть перидия у еще закрытых плодовых тел. Базидиомы земляных звезд иногда оказываются полностью изолированными от мицелия, так как лопасти лопнувшего экзоперидия, заворачиваясь вниз, отрывают базидиому от субстрата, приподнимая ее над ним (рис. 127).

Глеба — плодущая часть базидиомы гастеромицетов, в которой развиваются базидии и созревают споры. Строение глебы — важнейший диагностический признак для выделения порядков гастеромицетов, оно определяется на разрезе базидиомы. Глеба всегда находится внутри плодового тела непосредственно под перидием и состоит из стерильных и генеративных гиф, на которых образуются базидии. Глеба может быть сплошной, а может представлять собой ряд изолированных либо сообщающихся между собой камер. Стенки камер сложены параллельными или переплетающимися гифами и образуют траму камер. Стенки камер гастеромицетов, подобно пластинчатому гименофору агарикоидных грибов, принято условно называть пластинками. На них формируется гимениальный слой. Форма камер, наличие и степень развития гимениального слоя определяют тип развития глебы (рис. 128). Чаще всего выделяют пять типов [82].

При *равномерном* типе развития глебы базидии располагаются по всей глебе, гнездами или одиночно. Гимениальный слой не выражен (семейство тулостомовые, *Tulostomataceae* — *Tulostoma*, *Battarraea*).

При *лакунарном* типе в глебе выделяется ряд замкнутых камер (лакун), в которых развиваются базидии, расположенные неправильно, пучками, не образующими сплошного гимениального слоя (меланогастровые — *Melanogastraceae* и склеродерматовые — *Sclerodermataceae*).

Коралловидный тип характеризуется развитием сообщающихся камер от периферии к центру, при этом центральная часть остается стерильной, образуя колумеллу (стебелек), переходящую в стерильное основание. Камеры глебы вытянуты радиально, а пластинки разветвлены. Базидии образуют на стенках камер гимений (дождевиковые — *Lycoperdaceae*, геастровые — *Geastraceae*).

При развитии глебы по *многошляпковому* типу образуется несколько щитовидных сплетений гиф, на которых возникают коралловидно разветвленные пластинки трамы, растущие сверху вниз и образующие камеры с правильным гимением (некоторые роды семейств гистерангиевые — *Hysterangiaceae* и клятрациевые — *Clathraceae*).

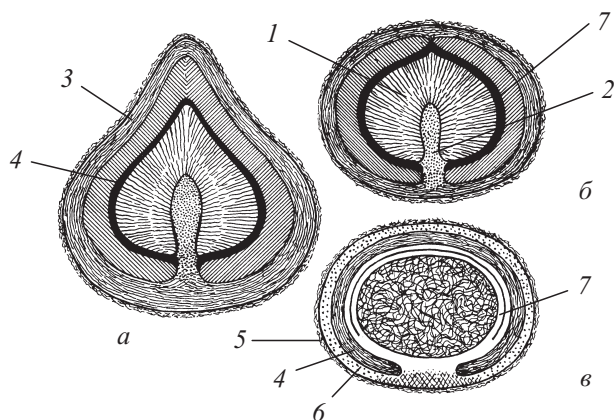


Рис. 126. Строение молодых базидиом земляных звезд (*Geastrum*), порядок дождевиковые (*Lycoperdales*) [99]:

a — земляная звезда тройная (*Geastrum triplex*); *б* — земляная звезда сводчатая (*Geastrum formicatum*); *в* — астреус гигрометрический (*Astraeus hygrometricus*); 1 — глеба; 2 — колумелла; 3 — экзоперидий; 4 — волокнистый слой экзоперидия; 5 — мицелиальный слой экзоперидия; 6 — псевдопаренхимный слой экзоперидия; 7 — эндоперидий

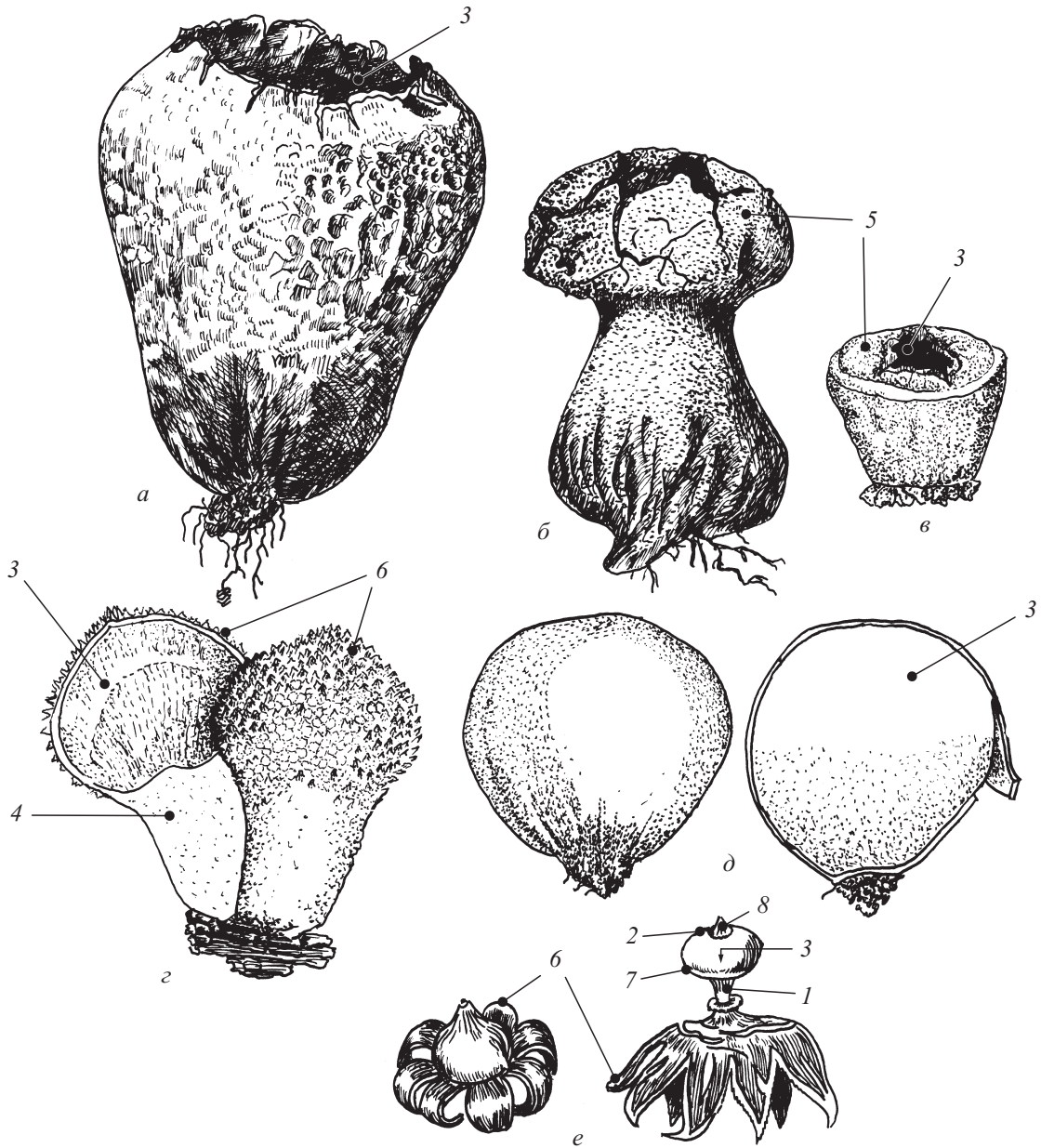


Рис. 127. Базидиомы грибов некоторых родов порядка дождевиковые [44; 82]:

a, б — кальватия, головач (*Calvatia*); *в* — васселлум, урночка (*Vascellum*); *г* — дождевик (*Lycoperdon*); *д* — лангерманния, ватовик (*Langermannia*); *е* — звездчатка, земляная звезда (*Geastrum*); 1 — апофиза; 2 — дворик; диск; 3 — глеба; 4 — ложная ножка; 5 — перидий; 6 — экзоперидий; 7 — эндоперидий; 8 — перистом

Одношляпковый тип характеризуется тем, что первая камера глебы формируется под вершиной перидия. Развивающиеся при этом пластинки ветвятся, анастомозируют, образуя камеры. До созревания пластинки глебы напоминают гименофор агариковых грибов, а к моменту созревания — глебу представителей семейства гименогастровые (Hymenogastreae). Данный тип развития глебы свойствен базидиомам семейств агарикоидных гастеромицетов.

Гимений. Пластинки глебы, отделяющие одну камеру от другой, состоят из собственно трамы, субгимения и гимениального слоя. Собственно трама находится в середине пластинки. По обеим сторонам от нее расположен субгимений, состоящий обычно из коротких клеток. Иногда он отсутствует и базидии формируются непосредственно из гиф трамы. Базидии, выстилающие внутреннюю поверхность камер глебы, образуют гимений, или гимениальный слой. У низших форм гастеромицетов базидии располагается на стенках камер без определенного порядка (*Melanogaster*). У более развитых форм базидии размещаются пучками или равномерно по всей камере, не образуя, однако, правильного гимениального слоя (*Leucogaster*, *Tulostoma*, *Schizostoma*, *Battarraea*, *Queletia*). Наконец,

у высокоорганизованных гастеромицетов гимениальный слой палисадный, правильный, покрывающий всю поверхность стенок камер. В большинстве случаев он состоит только из базидий, но имеются виды с гимением из базидий и цистид. Последние представляют собой клетки различной формы и более крупные, чем базидии. Кроме того, трама пластинок у некоторых групп содержит млечные гифы, а экзоспорий имеет амилоидную орнаментацию. Такие грибы с совершенным гимением, развитой трамой, млечными гифами, со сложным строением оболочки базидиоспор составляют группу агарикоидных гастеромицетов. Среди них имеются виды, филогенетически близкие к некоторым группам агариковых, болетовых и сыроежковых [3, 44, 61, 82, 90, 97]. Однако распространение спор у большинства видов гастеромицетов пассивное, через разрушение всех структурных элементов глебы.

Б а з и д и и в большинстве случаев короткобулавовидные, однако встречаются и яйцевидные, удлинненно-булавовидные и обратнойцевидные. У большинства гастеромицетов споры развиваются на вершине базидии, но у некоторых (*Tulostoma*) образуются на разной высоте на ее боковых сторонах (рис. 129). Чаще на базидии развивается по 4 споры, но встречаются двух- и восьмиспоровые (*Dictyophora*). У некоторых видов (*Calastoma*, *Rhizopogon*) базидии могут нести до 8–14 спор. Сидячие споры характерны для низших гастеромицетов (*Melanogaster*). У большинства видов споры образуются на стеригмах, часто коротких. Однако в ряде случаев (*Lycoperdon*) стеригмы достигают в длину 32 микрон, что во много раз превышает диаметр споры. Иногда стеригмы остаются долго прикрепленными к спорам.

С п о р ы разнообразны по форме и размерам. Всегда одноклеточные, в основном шарообразные, реже удлинненные, гладкие, шиповатые, бородавчатые, иногда с амилоидной орнаментацией экзоспория, с длинным придатком (стеригмой) или без него. В большинстве

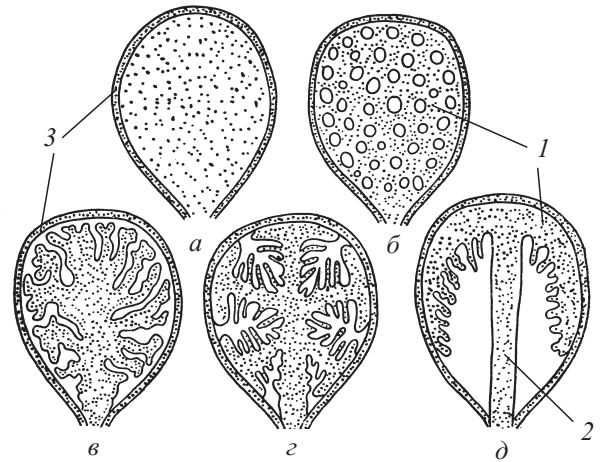


Рис. 128. Типы развития глебы [82]:

- а — равномерный; б — лакунарный;
- в — коралловидный; г — многошляпковый;
- д — одношляпковый;
- 1 — глеба; 2 — колумелла; 3 — перидий

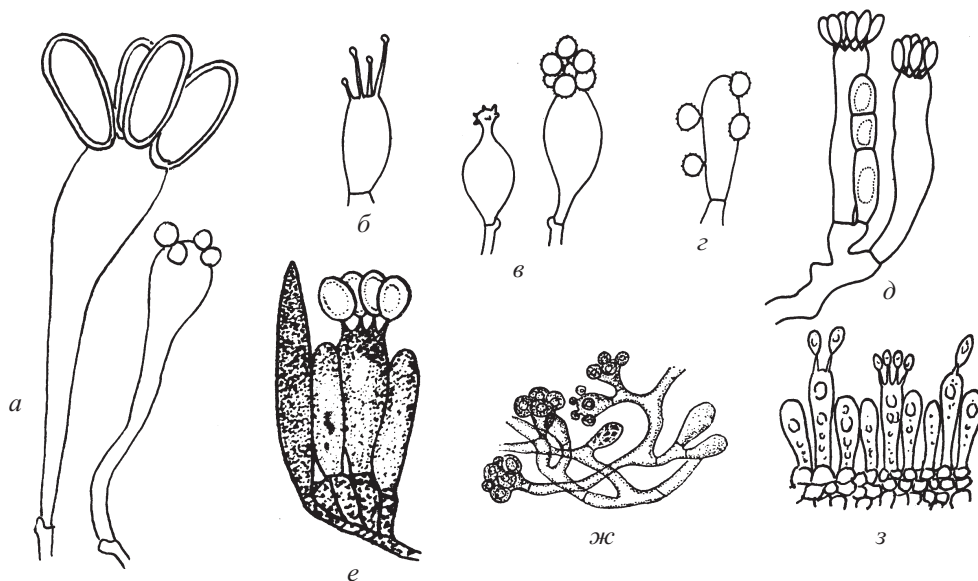


Рис. 129. Строение базидий гастеромицетов [44, 90, 97]:

a — гnezдовка полосатая (*Cyathus striatus*); *б* — дождевик жемчужный (*Lycoperdon perlatum*);
в — земляная звезда (*Geastrum triplex*); *г* — тулостома зимняя (*Tulostoma brumale*);
д — мутинус собачий (*Mutinus caninus*); *е* — гnezдовка (*Nidularia pulvinata*);
ж — пизолитус (*Pisolithus arhizus*); *з* — торрендия хорошенькая (*Torrendia pulchella*)

случаев окрашенные, реже почти бесцветные. Размеры спор, их поверхность и цвет являются постоянными признаками, так же как и у других групп грибов.

Другие структуры базидиом. Все перечисленные элементы строения характерны в основном для эндогастеромицетов. Для экзогастеромицетов, у которых глеба спор выносятся наружу из перидия и созревание спор происходит открыто, в организации плодовых тел есть дополнительные элементы.

Во-первых, перидий, который сначала покрывает все плодовое тело, ко времени созревания спор разрывается и остается в основании в виде *вольвы*, а глеба и сопровождающие ее структуры выносятся вверх над вольвой, на ножке. Вольва, как элемент строения базидиомы, встречается у некоторых групп агарикоидных грибов. Наличие вольвы — один из критериев для установления филогенетических связей разных групп грибов.

Во-вторых, в базидиомах низкоорганизованных гастеромицетов присутствует *ложная ножка*, расположенная в суженной нижней части плодового тела и по своему строению являющаяся стерильным продолжением глебы. Такая ножка характерна для дождевиковых грибов.

В-третьих, у высокоорганизованных гастеромицетов выделяется *колумелла* — стерильное, иногда сильно разветвленное образование в середине плодового тела, которое идет снизу вверх и может достигать перидия. В этом случае ножка, приподнимающая глебу над субстратом, является продолжением колумеллы, соединяя ее с вольвой. У веселковых грибов (*Phallales*) функцию колумеллы и ножки выполняет *рецептакул* — часть плодового тела, состоящая из псевдопаренхимных клеток и быстро разрастающаяся после разрыва перидия. Камеры глебы, находящиеся на рецептакуле, разрываются и растягиваются, а сам

рецептакул становится ячеистым или решетчатым и принимает форму шапочки, пальцеобразных выростов, яйцевидную. Гимениальный слой глебы располагается снаружи или внутри рецептакула. Спороносная часть, одетая перидием, расположенная на ножке и имеющая округлую форму, носит название *головки*, а имеющая другую форму — *шляпки*.

Эволюция морфологических структур

Положение гастероидных грибов в системе базидиомицетов остается до настоящего времени спорным. Большинство авторов рассматривает их в ранге класса. Выделение таксонов более низкого порядка основывается на таких признаках, как тип развития глебы [90], экологические особенности — подземное или наземное развитие базидиом [44, 82]. Юлих [97] все гастеромицеты делит на три большие группы: две из них сформированы с учетом экологии, третья — по анатомо-морфологическим признакам. Последняя включает в себя собственно агарикоидные гастеромицеты из порядков агариковые, болетовые и сыроежковые. Таким образом узаконены филогенетические связи гастероидных и агарикоидных грибов.

Однако в данном пособии гастеромицеты рассматриваются как группа порядков, относящихся к гименомицетным грибам подкласса холобазидиомицетицы (см. разд. 1.5). Общими признаками являются наличие одноклеточных базидий и спор, гимениального слоя и некоторых его структур.

Общеизвестно, что основная линия эволюции грибных организмов — увеличение количества спор и совершенствование путей их распространения.

Увеличение репродуктивной мощности глебы у разных групп гастероидных грибов реализовалось по-разному, но единым было стремление к формированию гимениального слоя. Это нашло отражение в эволюции типа развития глебы — от равномерного, лакунарного, затем кораллоподобного и многошляпкового к одношляпковому. Одновременно с этим изменяется trama глебы от плектомицетного типа к регулярному, образуя в глебе камеры, или локулы, стенки которых явились прообразом пластинчатого или трубчатого гименофора. У низкоорганизованных гастеромицетов в локулах формируется примитивный гимений — прогимений. Базидии на нем расположены пучками. Настоящий гимениальный слой образуется на субгимении так же, как у агарикоидных и афиллофоровых грибов. Субгимений, в свою очередь, формируется на специально организованной траме пластинок. У гастеромицетов можно выделить несколько линий развития трамы.

1. Развитие желатинозной трамы пластинок, что часто сочетается с образованием желатинозных слоев перидия (*Melanogastrales*, *Hymenogastrales*, *Hysterangiales*). Мякоть плодовых тел у наиболее примитивных видов из этих порядков, освобождая зрелые споры, может расплываться. Основное направление эволюции этой группы — замена желатинозной трамы хрящевато-студенистой, хрящевидной и наконец мясистой глебой с колумеллой, разветвляющейся в ней свои гифы и доходящей до перидия. Появлению колумеллы предшествовало развитие стерильного основания.

Одновременно формируется гимениальный слой, состоящий из базидий и цистид, а в траме пластинок и колумелле появляются специализированные проводящие млечные

гифы. Наличие пластинок, настоящего гимениального слоя на них и колумеллы свидетельствует о высоком уровне развития базидиом. Как известно, у гастеромицетов нижняя часть колумеллы, вытягиваясь и разрастаясь, образует ножку, которая, увеличиваясь в размерах, выталкивает глебу из перидия, благодаря чему формируются плодовые тела агарикоидного типа. В порядке гистерангиевые таким видом является шамониксия дернистая (*Chamonixia caespitosa*). В новых системах грибов она относится сразу к двум группам — агарикоидным гастеромицетам и болетовым грибам [97, 100]. Кроме того, в нижних слоях перидия развиваются мяскомясистые ткани, составляющие единое целое с трамой пластинок. Здесь просматривается первая попытка образования настоящих покровных тканей и мякоти шляпки над гимениальным слоем. Таких видов, являющихся общими для гастеромицетов и агарикоидных грибов, очень мало. И можно с сожалением констатировать, что известные к настоящему времени филогенетические связи между гастеромицетами и агарикоидными грибами весьма прерывисты. Общие виды малочисленны, а многие еще не найдены или навсегда исчезли.

2. Развитие в траме системы разрыхляющих споровую массу механических гиф — *капиллиция*. У гастеромицетов известно несколько типов образования и расположения капиллиция.

У некоторых видов, принадлежащих к порядкам дождевиковые и подаксовые, капиллиций образуется в траме глебы в виде простых неразветвленных гиф с перегородками или без них. Кроме того, он может быть древовидно разветвленным без выделения главного ствола либо с выделением такового (рис. 130).

Капиляций связывает траму с перидием у склеродерматовых (*Glischroderma*, *Asteraeus*), дождевиковых (*Disciseda*, *Geastrum*), тулостомовых (*Tulostoma*). У некоторых дождевиковых (*Geastrum*) капиллиций образуется внутри трамы пластинок и в колумелле, объединяя их.

Гифы капиллиция прикреплены к вершине ножки в основании глебы и к внутренней стенке эндоперидия у тулостомовых (*Chlamydopus*). У другого рода этого порядка (*Battarraea*) трама глебы наряду с капиллицием содержит *элатеры* — гифы со спиральными утолщениями стенок.

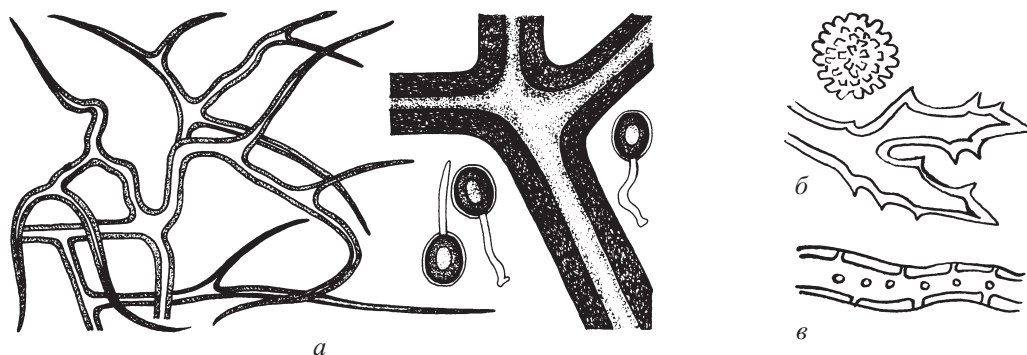


Рис. 130. Строение капиллиция и спор дождевиковых грибов [90, 95]:

a — порховка чернеющая (*Bovista nigrescens*), *справа* — большое увеличение;
б — миценаструм кожистый (*Mycenastrum corium*); *в* — дождевик грушевидный (*Lycoperdon pyriforme*)

Виды, у которых получила развитие система капиллиция, эволюционировали в сторону увеличения объема глебы, как, например, дождевик гигантский (*Langermannia gigantea*). Развитие колумеллы у них не пошло дальше того, чтобы приподнять глебу с эндоперидием внутри экзоперидия (земляные звезды). Данная линия развития глебы оказалась тупиковой, стоящей в стороне от генерального направления — формирования настоящего гимениального слоя.

3. Разделение глебы на части — *перидио́лы* — внутри общего экзоперидия. На этот путь встали виды семейства пизолитовые (*Pisolithaceae*) порядка склеродерматовые. Однако они сформировали лишь *псевдоперидио́лы с псевдокапиллицием*. Ко времени созревания спор глеба делится на шаровидные или угловатые псевдоперидио́лы, в которых кроме спор имеются гиалиновые септированные гифы псевдокапиллиция. После разрушения экзоперидия псевдоперидио́лы также рассыпаются в порошок. Настоящие перидио́лы встречаются только у видов порядка гнездовковые. После созревания спор общий экзоперидий разрывается и перидио́лы освобождаются. Высвобождение может быть активным — с помощью системы фуникулюса (семейство гнездовковые, *Nidulariaceae*) — или пассивным — в результате растяжения растрескавшихся лопастей экзоперидия (семейство сфероболяциевые, *Sphaerobolaceae*). Позднее покров перидио́л разрушается и споры выходят наружу. Гнездовковые — единственная группа гастеромицетов, в которой выработаны механизмы активного распространения репродуктивных структур, в частности перидио́л. На эволюционной лестнице среди гастеромицетов гнездовковые стоят довольно высоко, потому что базидии в перидио́лах расположены гимениальным слоем. Эта группа немногочисленна по видовому составу. Линия развития глебы с перидио́лами не получила дальнейшего развития и также оказалась тупиковой.

4. Формирование псевдопаренхимной колумеллы — рецептакула. На вершине разветвленного решетчатого или лопастного рецептакула образуется желатинозная глеба. При созревании спор стенки камер становятся студенистыми, а глеба слизистой. Гимениальный слой вместе со спорами стекает с рецептакула (порядок веселковые). Данное направление эволюции также оказалось тупиковым.

5. Формирование трамы пластинок, субгимения и гимениального слоя из базидий и стерильных клеток. У некоторых видов в траме пластинок встречаются млечные гифы. Тип развития базидиом таких видов — одношляпковый. Особое развитие получила колумелла как исходная структура для формирования настоящей ножки. Такие виды составили группу агарикоидных гастеромицетов — живых предков агарикоидных грибов. Филогенетические связи между этими группами прослеживаются в строении спор, трамы пластинок, типе развития плодовых тел и т. д.

Из сопутствующих глебе структур наибольшее значение имеет ножка. Она может быть ложной и настоящей. В эволюции можно выделить несколько линий формирования ложной ножки: из мицелиальных тяжей (склеродерматовые), из стерильной части глебы (дождевиковые), из разросшегося, вытянутого перидия в основании базидиомы с тяжами мицелия внутри него (тулостомовые). Исходной структурой для настоящей ножки у гастеромицетов явилось стерильное основание, независимое от глебы и перидия. Следующим этапом было проникновение его в глебу: сначала в виде стерильных жилок без определенного порядка, затем упорядоченными древовидно разветвленными жилками. Наконец обра-

зовалась центральная паренхима — колумелла, у наиболее развитых видов — неразветвленная. Она послужила основой для формирования настоящей ножки, выносящей из замкнутого перидия плодущую головку или шляпку агарикоидных гастеромицетов.

Систематические группы

Ключ для определения подклассов гастероидных грибов [90]

1. Тип развития глебы — одношляпковый, многшляпковый или коралловидный. Глеба зрелых плодовых тел слизистая, кашеобразная или распадается в порошок, содержащий только споры. Гимений состоит из базидий, которые образуют более или менее правильный палисадный слой **Exogasteromycetidae**
— Тип развития глебы лакунарный или нетипично коралловидный. Глеба зрелых плодовых тел изредка слизистая или распадается в порошок, который содержит споры и капиллиций. Гимений состоит из базидий, разбросанных в камерах пучками или равномерно выстилающих камеры **Endogasteromycetidae**

Ключ для определения порядков подкласса Exogasteromycetidae [90]

1. Плодовые тела постоянно шаровидные, яйцевидные, продолговатые или цилиндрические, без ножки или рецептакула 2
— Плодовые тела в молодом состоянии шаровидные, яйцевидные, продолговатые, при созревании — с хорошо развитой ножкой или рецептакулом. 3
2. Глеба состоит из замкнутых камер, при созревании не распадается в порошок **Hymenogastrales**
— Глеба при созревании распадается в порошок **Gastrosporales**
3. Глеба состоит из лабиринтовидных камер, из стенок которых затем формируются пластинки, часто анастомозирующие, или глеба распадается в порошок **Podaxales**
— Камеры при созревании растворяются, а глеба превращается в слизистое вещество **Phallales**

Ключ для определения порядков подкласса Endogasteromycetidae [90]

1. Плодовые тела различны по форме и размерам, надземные или полунадземные, сидячие либо с ложной или настоящей ножкой. Глеба из простых или извилистых камер 2
— Плодовые тела шаровидные или эллипсоидные, клубневидные, у основания с мицелиальными тяжами, подземные. Глеба состоит из замкнутых камер с сетчатыми бесплодными прослойками, образующими беловатые жилки. Правильный гимениальный слой отсутствует **Melanogastrales**
2. Плодовые тела надземные, шаровидные, кубковидные, мелкие, сидячие. Перидиолы — одна или несколько, свободно лежащие или прикрепленные фуникулюсами к стенкам перидия, освобождающиеся через его разрывы. Капиллиций отсутствует **Nidulariales**
— Плодовые тела надземные или подземные 3
3. Плодовые тела сначала подземные, затем надземные, с хорошо развитой одревеневанной ножкой, заканчивающейся внизу корневидными шнурами мицелия, с вольвой или без нее. Капиллиций имеется **Tulostomatales**
— Плодовые тела сидячие или с ложной ножкой. Глеба порошистая 4
4. Гимений неправильный. Капиллиций отсутствует **Sclerodermatales**
— Гимений правильный. Капиллиций хорошо развит **Lycoperdales**

Ключ для определения порядков гастероидных грибов (Из [82] с изменениями)

1. Плодовые тела обычно подземные (иногда при созревании выходят на поверхность), клубневидные, без ножки, реже с неясной или очень короткой ножкой, с тонким перидием. Глеба в зрелом состоянии долго сохраняет свое первоначальное строение 2

— Плодовые тела обычно с самого начала надземные, реже сначала подземные, потом — надземные. Глеба у зрелых плодовых тел становится порошковидной, пылящей или слизистой, расплывающейся или распадающейся на перидиолы.	4
2. Камеры глебы мелкие, закрытые, базидии располагаются в них без определенного порядка.	Melanogastreales
— Камеры изогнутые, сообщающиеся друг с другом, со сплошным слоем гимения	3
3. Глеба с неясно коралловидной трамой, мясистая.	Hymenogastreales
— Глеба с коралловидно разветвленной трамой, хрящевато-студенистая, изредка с колумеллой	Hysterangiales
4. Глеба в зрелом состоянии порошковидная, пылящая, особенно при надавливании на плодовое тело	5
— Зрелая глеба становится слизистой или находится в перидиолах	8
5. Зрелая глеба без капиллиция или с зачаточным капиллицием	6
— Зрелая глеба с хорошо развитым капиллицием	7
6. Плодовые тела сидячие.	Sclerodermatales
— Плодовые тела со шляпкой и ножкой	Podaxales
7. Плодовые тела с ножкой (семейство Tulostomataceae), сидячие или с ложной ножкой (семейство Lycoperdaceae, Geastraceae).	Lycoperdadales
8. Зрелая глеба располагается в перидиолах	Nidulariales
— Зрелая глеба становится слизистой, расположена обычно на губчатом рецептакуле различного строения; перидий со студенистым средним слоем, разрывается на вершине и остается в виде вольвы в основании рецептакула.	Phallales

Порядок меланогастровые (Melanogastreales). Тип развития — ангиокарпный. Базидиомы (рис. 131, *а, б*) подземные (эпигейные), по форме шаровидные, клубневидные. Глеба лакунарная, при созревании не превращается в порошковидную массу. Стенки камер (пластинки) желатинозные. Гимениальный слой — гнезда базидий или рудиментарный гимений. Перидий однослойный.

Порядок гименогастровые (Hymenogastreales). Базидиомы (рис. 131, *в, г*) подземные или надземные, с ложной ножкой или сидячие, глеба заполняет объем не полностью — основание стерильное. Мицелий оплетает базидиомы, собираясь в тяжи — ризоморфы. Перидий двух- или многослойный. Глеба камерная, камеры сферические, иногда извилисто вытянутые. Пластинки мясистые, сохраняющиеся или расплывающиеся. Базидии булавовидные, цилиндрические, без стеригм, у наиболее эволюционно продвинутых видов образуют на поверхности пластинок сплошной слой.

Порядок гистерангиевые (Hysterangiales). Базидиомы (рис. 131, *д-ж*) подземные или надземные, от клубневидных до шаровидных, грушевидных с разветвленными тяжами мицелия в основании, чаще всего сидячие. Перидий простой, не связан с пластинками глебы, быстро исчезает, и тогда пластинки глебы становятся открытыми. Глеба с неправильными камерами, студенистая или мясистая, с более или менее выраженной колумеллой, иногда доходящей до перидия. Гимений хорошо выражен, частично с цистидами. Базидии длинные, несут 2–8 спор. Споры шаровидные, шиповатые или бородавчатые. Плодовые тела иногда с млечным соком.

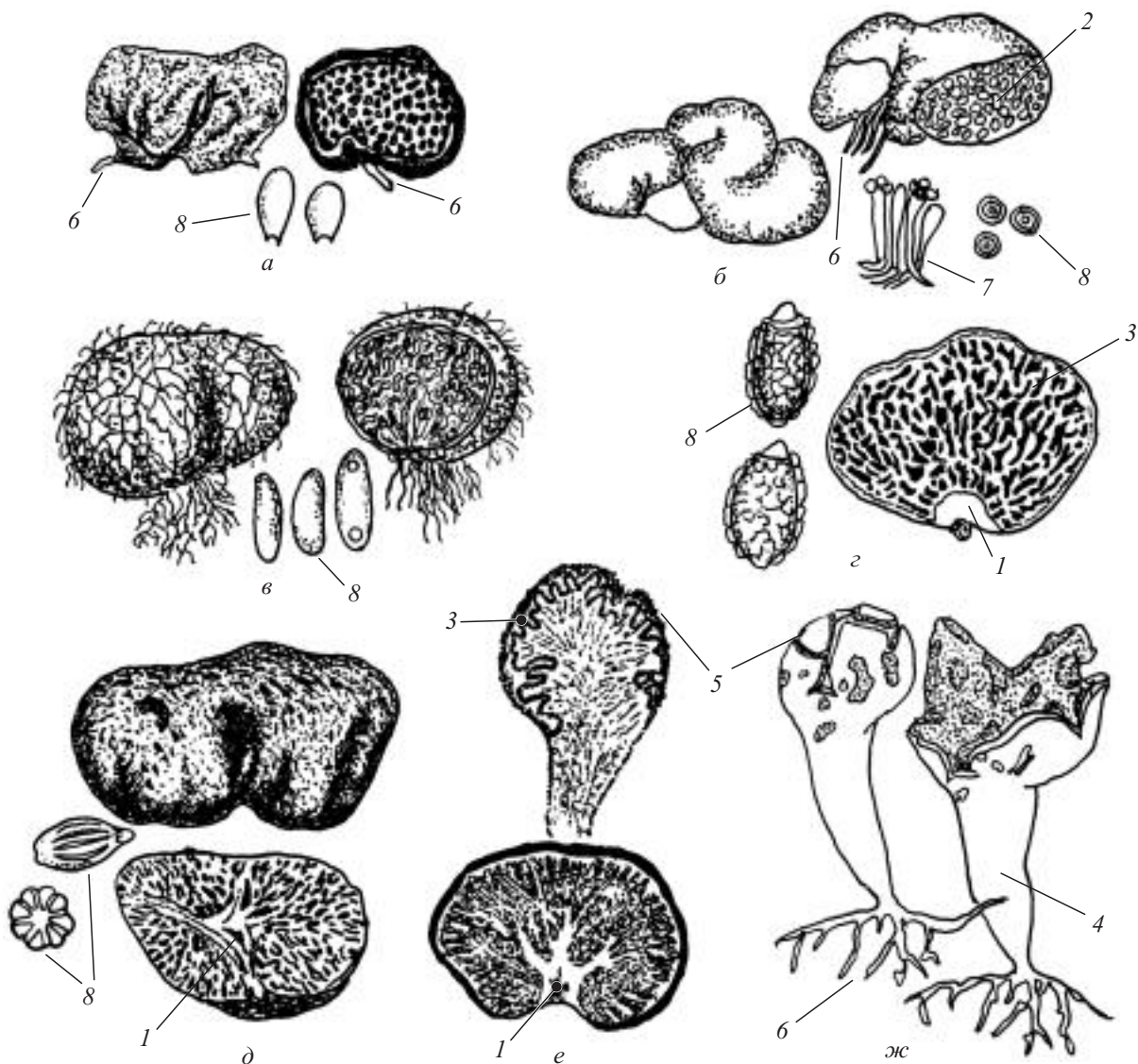


Рис. 131. Базидиомы меланогастровых (а, б), гименогастровых (в, г) и гистерангиевых (д–ж) грибов [44]:

а — меланогастер пестрый (*Melanogaster variegatus*); б — лейкогастер опушенный (*Leucogaster floccocus*); в — ризопогон желтоватый (*Rhizopogon luteolus*); г — гименогастер нежный (*Hymenogaster tener*); д — гаутиерия пахучая (*Gautieria graveolens*); е — гистерангиум столононесущий (*Hysterangium stoloniferum*); ж — фаллогастер мешковидный (*Phallogaster saccatus*); 1 — колумелла; 2 — камеры глебы; 3 — пластинки, трама глебы; 4 — ложная ножка; 5 — перидий; 6 — ризоморфы; 7 — базидии; 8 — споры

Порядок склеродерматовые (Sclerodermatales). Базидиомы (рис. 132) чаще всего надземные, сидячие, изредка подземные или выступающие, шаровидные, клубневидные, иногда с ножкой, основу которой составляет стерильная глеба или тяжи мицелия, соединенные анастомозами. Перидий простой, реже двухслойный, твердый, плотный, реже тонкокожистый. Открывается на вершине неправильными лопастями или почти правильным

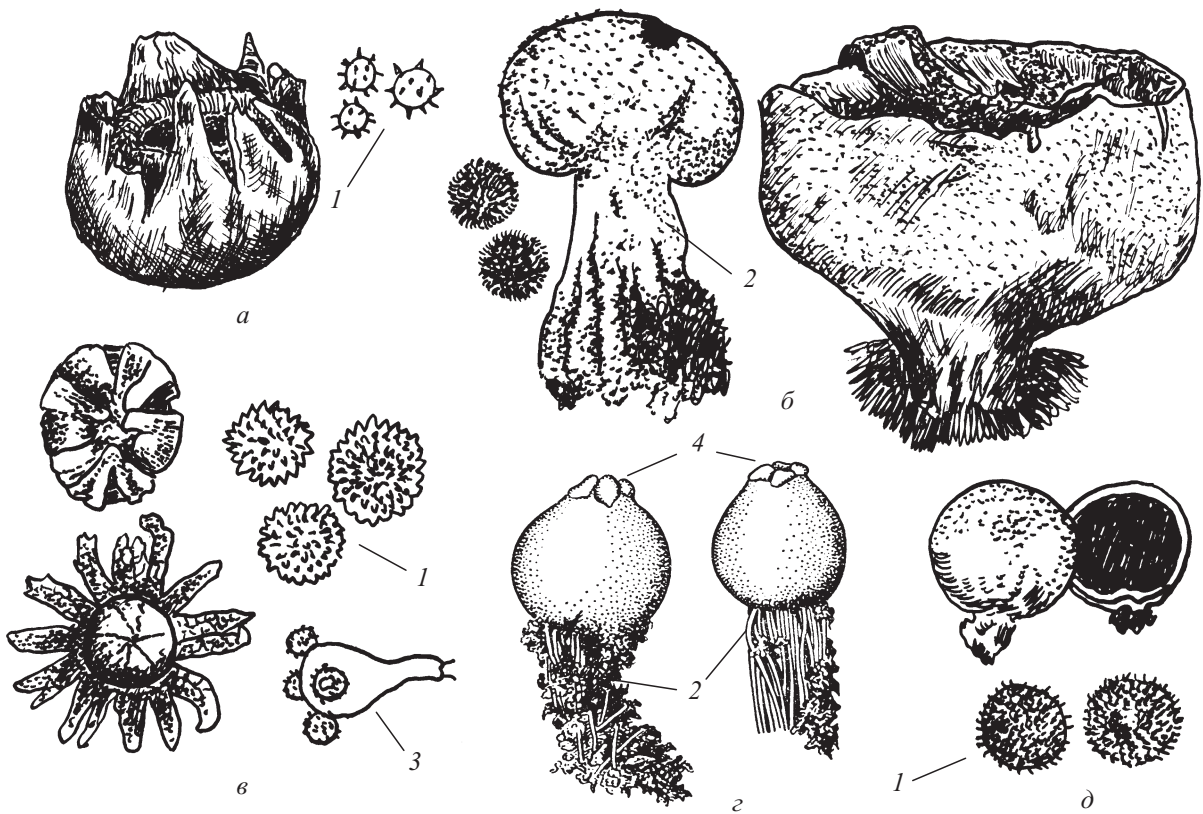


Рис. 132. Базидиомы склеродерматозных грибов [44, 82]:

а — склеродерма звездчатая (*Scleroderma geaster*); *б* — ложный дождевик бородавчатый (*Scleroderma verrucosum*); *в* — астреус всепогодный (*Astraeus hygrometricus*); *г* — каластома, красноустка киноварно-красная (*Calastoma cinnabarina*); *д* — склеродерма оранжевая (*Scleroderma aurantium*); 1 — споры; 2 — ложная ножка; 3 — базидии; 4 — выросты эндоперадия, формирующие отверстие для выхода спор

отверстием либо разрушается. Глеба без камер, иногда с просветами между сплетенными гифами, составляющими ясные или неясные жилки (гастероидные плектомицеты), при созревании порошковидная. Базидии сливовидные или булавовидные, слегка изогнутые. Споры сидячие или на коротких стеригмах, расположенные либо на вершине базидии, либо на ее боковых поверхностях и на вершине. Базидии несут от 4 до 12 спор. У некоторых видов встречается капиллиций, возникающий из внутренних стенок перидия.

Порядок дождевиковые (Lycoperdales). Базидиомы (см. рис. 127) надземные или наполовину выступающие из почвы, в молодом возрасте — подземные. Перидий состоит из 1–4 слоев, обыкновенно открывающийся на вершине одним или несколькими отверстиями либо разламывающийся в верхней части. Экзоперидий отделяется от эндоперадия различно: разрывается звездовидно от вершины, кольцевидно по экватору или разламывается на отпадающие куски. Глеба состоит из камер и пластинок трамы, при созревании становится порошковидной. Гимений нередко сплошной. Иногда имеется колумелла или базальное стерильное основание. Зрелая глеба состоит из спор и нитей капиллиция, простых или разветвленных. Базидии булавовидные или цилиндрические, несут от 1 до 8 спор. Споры различной формы, с разнообразной поверхностью и окраской.

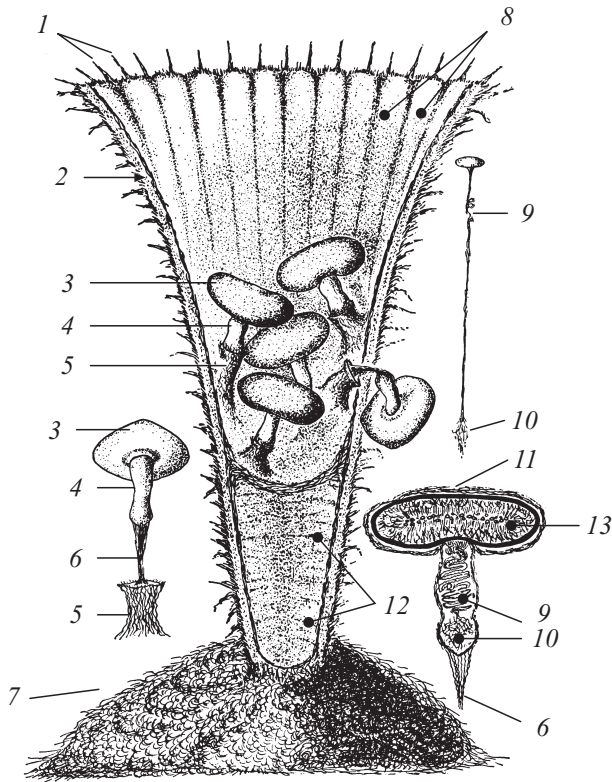


Рис. 133. Строение базидиомы бокальчика полосатого (*Cyathus striatus*), порядок гнездовковые [115]:

1 — щетинки; 2 — перидий; 3 — перидиолы; 4 — фуникулюс; 5 — чехлик, в котором расположены тяжи мицелия, прикрепляющие фуникулюс к перидию; 6 — тяжи мицелия; 7 — мицелиальная подстилка; 8 — бороздки на внутренней стороне бокальчика базидиомы; 9 — расправившийся фуникулюс во время выброса перидиолы; 10 — тяжи мицелия, прикрепляющие фуникулюс к перидию; 11 — перидий перидиолы; 12 — стерильное основание базидиомы; 13 — гимениальный слой

Порядок гнездовковые (Nidulariales).

Базидиомы (рис. 133) небольшие, сидячие, колокольчатые или приплюснуто-шаровидные. Перидий 1–5-слойный, раскрывается разрывом эпифрагмы, прикрывающей его вершину, а при отсутствии эпифрагмы — неправильным разрывом.

Глеба образует от одной до нескольких шаровидных или чечевицеобразных перидиол, погруженных в студенистое содержимое или прикрепленных к стенкам перидия

шнуровидным фуникулюсом. Капиллиций отсутствует. В базидиях 4–8 спор. Споры шаровидные или эллипсоидные, сидячие или с короткой стеригмой.

Порядок веселковые (Phallales). Молодые базидиомы (рис. 134) шаровидные, яйцевидные, обычно белые. Перидий 2–3-слойный: наружный слой пленчатый, толстый, студенистый, внутренний — тонкий, пленчатый. Основание плодового тела с хорошо развитым тяжом мицелия. Внутри перидия к моменту созревания плодового тела находятся рецептакул и глеба. Рецептакулы псевдопаренхимные, различной формы: решетчатые, в виде ножки, лопастей, ветвистые. Глеба слизистая, расплывающаяся, расположена на внутренней поверхности решетчатого рецептакула или на его лопастях, или на вершине ножкообразного рецептакула, или на поверхности ячеистой шляпки. Гимений сплошной, состоит из базидий, покрывающих стенки камер, пока рецептакул и глеба еще находятся внутри перидия. При созревании плодового тела, после разрыва перидия, рецептакул очень быстро растет, стенки камер глебы становятся студенистыми, а глеба слизистой, часто яркоокрашенной, легко стекающей с рецептакула. Споры мелкие, эллипсоидные, гладкие.

Порядок подаксовые (Podaxales). Базидиомы надземные. Длинная или короткая ножка продолжается в колумеллу. Шляпкообразный перидий простой или 2–3-слойный, у зрелых плодовых тел часто расширенный в нижней части и отделяющийся от колумеллы, причем возле основания ножки остается вольва, а на ножке — иногда кольцо. Глеба полностью или частично окружена перидием и состоит из неправильных или трубчатых камер либо радиально размещенных пластинок. Зрелая глеба или сохраняет свое первичное строение, или, чаще, распадается на пылящую массу спор и капиллиций.

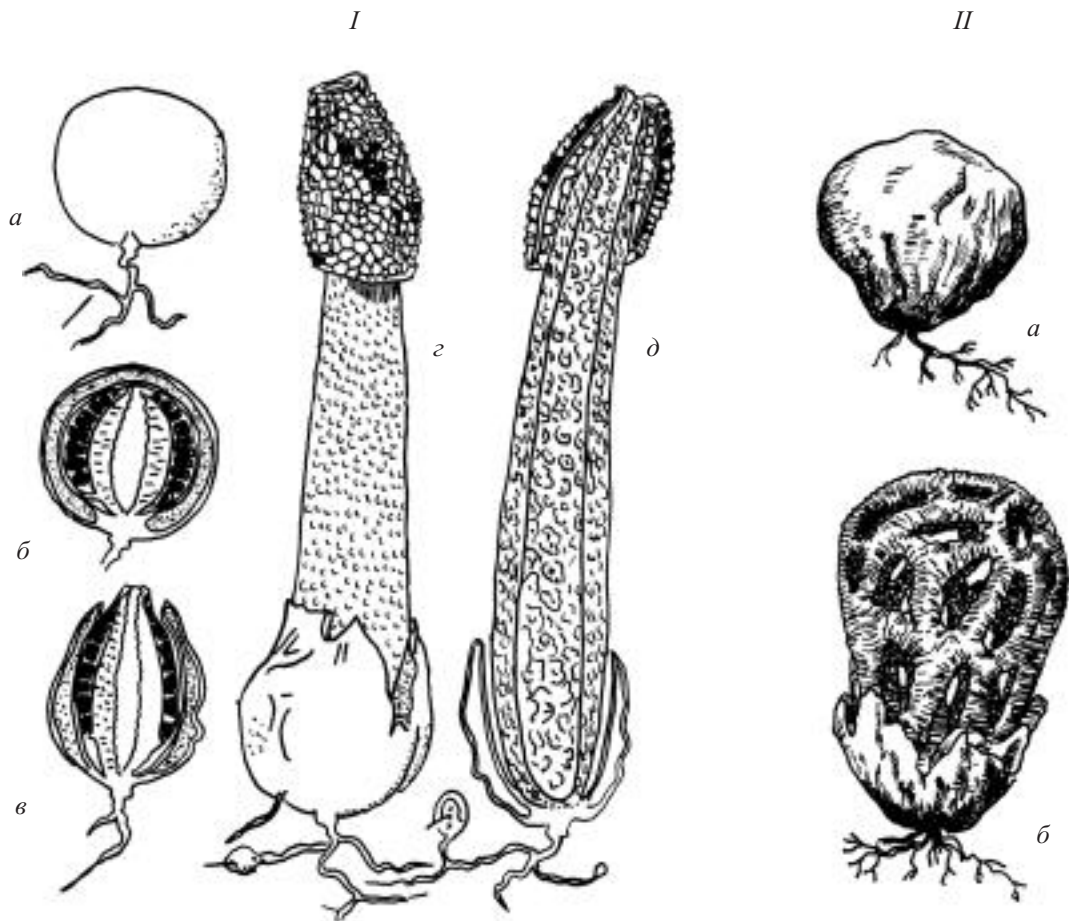


Рис. 134. Базидиомы веселковых грибов [11, 44]:

I — веселка обыкновенная, *Phallus impudicus* (*a* — начальная стадия развития, перидий полностью прикрывает базидиому («чертово яйцо»), *б* — «чертово яйцо» в разрезе, *в* — стадия разрыва общего покрывала, перидия, *г* — развитая базидиома, *д* — разрез развитой базидиомы); *II* — клатрус красный, или сетчатый гриб, *Clathrus ruber* (*a* — базидиома в начальной стадии развития, *б* — зрелая базидиома, глеба находится на внутренней поверхности оранжевой сферической сетки)

Порядок тулостомовые (Tulostomatales) [90]. Базидиомы (рис. 135) шаровидные, яйцевидные или грушевидные, с вытянутым деревянистым стерильным основанием или с хорошо развитой ножкой, на вершине которой дифференцируется расширенная головка. Перидий двухслойный. Экзоперидий твердый и хрупкий, часто отпадающий и остающийся на ножке наподобие воротничка или, у представителей некоторых родов, в виде вольвы у ее основания. Эндоперидий пленчатый, гладкий, иногда шероховато-зернистый, твердый, прикрывающий головку, раскрывается на ее вершине отверстием или растрескивается различным образом (звездообразно, кольцевидно, неправильно и т. д.). Ножка твердая, деревянистая, полая или ватообразная, гладкая, бороздчатая или чешуйчатая, у основания — с вольвой или без нее. Глеба вначале состоит из камер, затем рассыпается в различно окрашенный порошок. Прослойки трамы хрупкие, пленчатые, состоят из бесформенных плотных сплетений, образованных разветвленными бесцветными или окрашенными гифа-

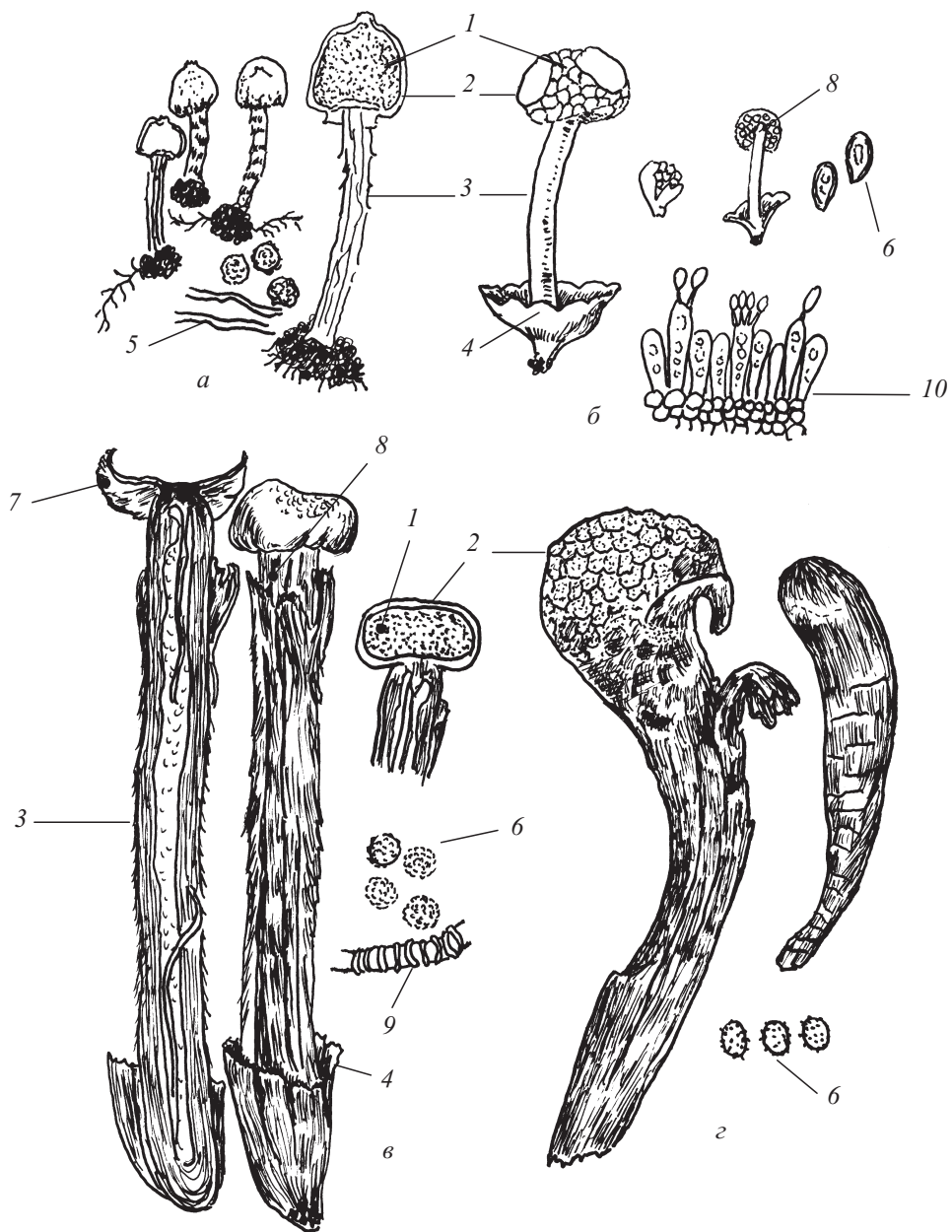


Рис. 135. Базидиомы тулостомовых грибов [44]:

а — тулостома зимняя (*Tulostoma brumale*); *б* — торрендия хорошенькая (*Torrendia pulchella*);
в — баттаррея веселковидная (*Battarraea phalloides*); *г* — диктиоцефалос утонченный (*Dictyocephalos curvatus*);
 1 — глеба; 2 — перидий; 3 — ножка; 4 — вольва; 5 — капиллиций; 6 — споры; 7 — пластинки трамы;
 8 — колумелла; 9 — элатеры; 10 — гимениальный слой

ми. Базидии грушевидные или булабовидные, с 1–4 стеригмами, расположенными на вершине или по бокам. Споры шаровидные или почти шаровидные, иногда с выступом на вершине, орнаментированные. Капиллиций простой, изредка разветвленный, иногда с перегородками, бесцветный либо слабоокрашенный, у представителей большинства родов при-

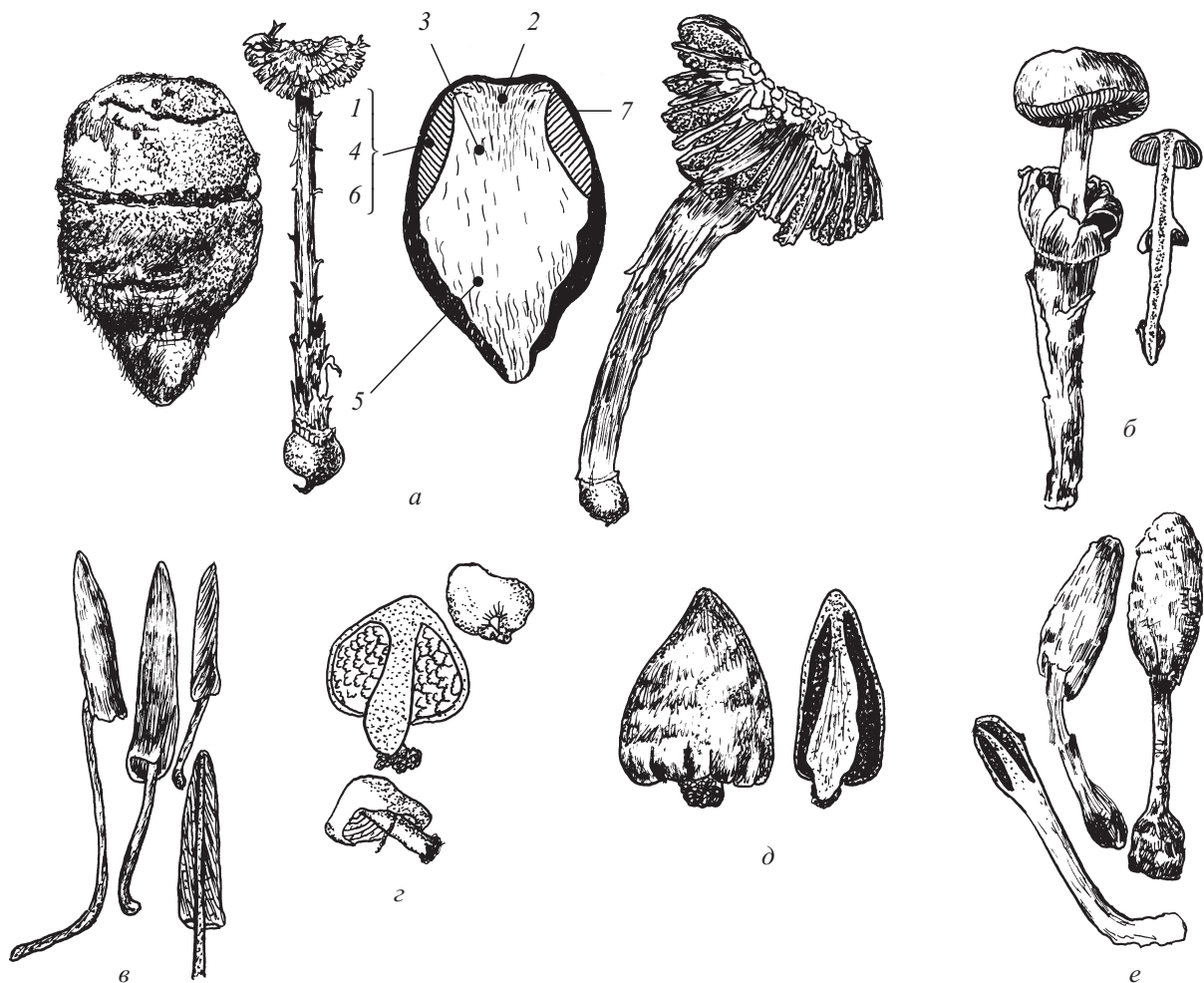


Рис. 136. Базидиомы агарикоидных гастеромицетов [44, 82, 92]:

a — монтагня песчаная, *Montagnea arenaria* (1 — глеба, 2 — диск (шляпковидное продолжение трамы колумеллы), 3 — колумелла, 4 — капиллиций, 5 — ножка, 6 — трама пластинок, 7 — перидий); *б* — гигрофрагмиум Делила (*Gygrophragmium delilei*); *в* — галеропсис пустынный (*Galeropsis desertorum*); *г* — эласмомицес Маттироло (*Elasmomyces mattiroleanus*); *д* — эндоптихум агариковидный (*Endoptychum agaricoides*); *е* — подаксис пестиковый (*Podaxis pistillaris*)

креплен к внутренней стороне перидия. Кроме капиллиция, у некоторых родов (*Battarraea*) в глебе имеются многочисленные элатеры, завитые кольцевидно или спирально.

Агарикоидные гастеромицеты [44, 82, 90] — группа, объединяющая роды, четко связанные с агарикоидными грибами. Базидиомы (рис. 136) эпигейные либо гипогейные, дифференцированные на шляпку и ножку или шаровидные, клубневидные с ножкой или без ножки и колумеллы. Споры сидячие на базидии или развиваются на стеригмах, от которых вскоре отламываются.

Все агарикоидные гастеромицеты, найденные на территории бывшего СССР, объединены Сосиным [82] в одно семейство секотиевых грибов (*Secotiaceae*).

Плодовые тела секотиевых в большинстве случаев надземные, вначале колокольчатые, почти сидячие или с хорошо развитой ножкой. Ножка продолжается в глебе в виде

колумеллы, соединяясь с вершиной перидия. Перидий при созревании отделяется от ножки или разрывается поперечной трещиной и поднимается, подобно шляпке агариковых. Глеба состоит из камер с неправильными порами или анастомозирующими пластинками трамы, которые отходят от перидия или верхней части колумеллы. Глеба охристая, оранжевая, оливково-коричневая, темно-коричневая до почти черной, иногда с цистидами, при созревании не пылящая. Споры окрашенные, гладкие или орнаментированные. Капиллиций отсутствует.

7.6. БАЗИДИОМЫ ГЕТЕРОБАЗИДИОМИЦЕТИД

Большинство представителей гетеробазидиальных грибов (*Heterobasidiomycetidae*) имеют плодовые тела желатинозной консистенции и многоклеточные базидии, дифференцированные на гипербазидии и эпибазидии (см. рис. 78). Строение базидии служит основным систематическим признаком для деления гетеробазидиомицетид на порядки: аурикулярные (*Auriculariales*), дрожалковые (*Tremellales*), тулласнелловые (*Tullasnellales*) и дакримицетовые (*Dacryomycetales*).

Гифальная система гетеробазидиальных грибов более или менее однородна и сложена в основном тонкостенными гифами, реже — гифами с утолщенными стенками, а также желатинозными гифами. Последние имеют крупные своеобразной формы пряжки и обуславливают желатинозную консистенцию плодовых тел. Стерильная часть плодовых тел покрыта кортикальными волосками из сильно измененных толстостенных гиф. Споры в основном одноклеточные, гиалиновые или окрашенные — желтоватые, буроватые, у части видов — многоклеточные, муральные, имеющие до 15 поперечных и продольных перегородок. Число перегородок является характерным признаком вида. Форма спор аллантаидная, цилиндрическая, яйцевидная, шаровидная, веретеновидная.

Базидиомы гетеробазидиальных грибов менее разнообразны, чем у других базидиомицетов, однако эволюция их шла самостоятельно. Гетеробазидиомицетиды являются в основном сапротрофами. Примитивные виды образуют плодовые тела из тонкого и рыхлого сплетения гиф на субстрате. Этот слой гиф аналогичен субкулюму пиреномицетов или напоминает прогимений тафриновых или экзобазидиальных грибов, спорогенные клетки которых расположены отдельными пучками и не образуют плотного гимениального слоя. У более развитых видов тонкое резупинатное плодовое тело сплошь покрыто базидиями. У таких базидиом поверхность гладкая или со стерильными шипами, консистенция студенистая, край размытый. Другие виды образуют толстые, кожистые плодовые тела маложелатинозной консистенции с четко очерченными краями. В развитии гименофора проявляется параллелизм с афиллофоровыми грибами. Поверхность гимениального слоя вначале гладкая, затем — морщинистая, бородавчатая, шиповатая, за счет чего увеличивается его площадь. Шиповатый гименофор имеет, например, псевдогиднум студенистый (*Pseudohydnum gelatinosum*).

Самыми распространенными и характерными типами базидиом являются бугоровидные, подушковидные, студенистой консистенции, причем такими они становятся только в дождливую погоду. При высыхании плодовые тела превращаются в сухие роговидные ко-

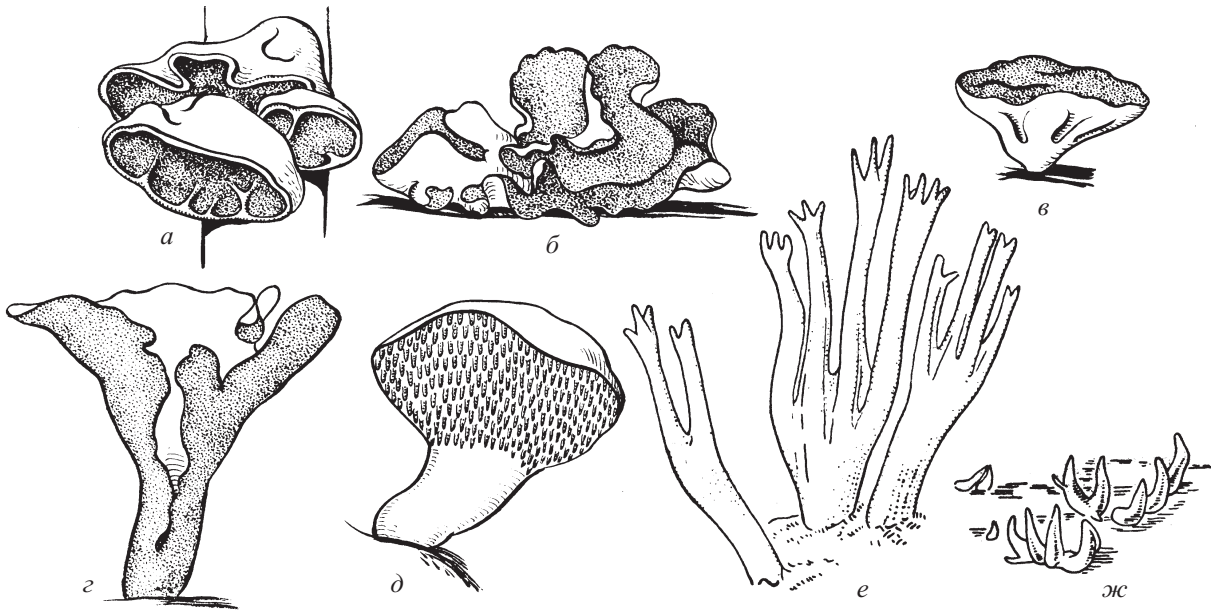


Рис. 137. Базидиомы гетеробазидиальных грибов порядков аурикуляриевые (а), дрожалковые (б–д) и дакримитетовые (е, ж) [73, 98]:

а — аурикулярия ушковидная (*Auricularia auricula-judae*); б — тремелла листовая (*Tremella foliaceae*); в — эксидия сжатая (*Exidia recisa*); г — тремискус гелвеллоподобный (*Tremiscus helvelloides*); д — псевдогиднум студенистый (*Pseudohydnum gelatinosum*); е — калоцера липкая (*Calocera viscosa*); ж — калоцера роговидная (*Calocera cornea*)

рочки, пленки, однако при увлажнении быстро восстанавливают форму. У гетеробазидиомицетид часто встречаются также рогатиковидные, прямостоячие, булавовидные плодовые тела со всесторонним (амфигенным) гимением, а также лопатообразные, с односторонним расположением гимения (рис. 137).

Для гетеробазидиальных грибов характерен как гимнокарпный, так и ангиокарпный тип развития плодовых тел. Ангиокарпные плодовые тела шаровидные, на тонкой ножке и напоминают спорангии миксомицетов. Они покрыты корковидным перидием, образованным стерильными верхушками базидиеносных гиф.

Ключ для определения порядков подкласса Heterobasidiomycetidae (Из [73] с изменениями)

1. Базидии с перегородками — поперечными, продольными либо косыми. Стеригмы не гипертрофированы 2
- Базидии без перегородок. Стеригмы гипертрофированы 4
2. Базидии цилиндрические или булавовидные, с поперечными перегородками. **Auriculariales**
- Базидии округлые, с продольными или косыми перегородками. Стеригмы не отделены перегородкой от базидии, более или менее удлинненные, цилиндрические, на концах заостренные. **Tremellales**
3. Базидии с 4–7 большими вздутыми стеригмами, без перегородок или с перегородками между базидией и стеригмами. **Tullasnellales**
- Базидии цилиндрические, булавовидные или урноподобные, с двумя большими цилиндрическими стеригмами без перегородок **Dacryomycetales**

Порядок аурикулярные (Auriculariales) [88]. Плодовые тела зачаточные или хорошо выраженные. У простейших представителей фрагмобазидии возникают на рыхлом сплетении грибницы, у большинства видов — на особых плодовых телах восковидной или слизистой консистенции. Различают гимнокарпные формы, у которых базидии располагаются вблизи поверхности плодового тела, и ангиокарпные формы, у которых они залегают в глубине и долго бывают прикрыты перидием. Фрагмобазидии цилиндрические, разделенные поперечно на 4 клетки, каждая из которых формирует боковые стеригмы с одной базидиоспорой на вершине. Прорастанию базидиоспор предшествует разделение их перегородками на несколько клеток, каждая из которых развивает прямые или изогнутые конидии. Последние у многих видов появляются непосредственно на конидиеносцах, возникающих на грибнице.

Порядок тремеллоидные (Tremellales) [88]. Плодовые тела разнообразны: в виде резупинатных корочек, плотных лепешек, с неопределенными очертаниями, массивные, слизистые или студенисто-желатинозные, мозговидные, блюдцевидные, бокаловидные. У некоторых видов они состоят из шляпки и пенька, хорошо заметны во влажную погоду, когда разбухает их слизь. Базидии развиваются или только по внутренней, или по внешней, или по всей поверхности плодового тела, под покровом слизи, более или менее правильным слоем, напоминающим гимений. Созревшие базидии чаще всего разделены крестообразными перегородками на четыре клетки. Каждая из них образует длинный толстый отросток, переходящий в тонкую стеригму, которая выносит базидии из слизистого покрова базидиомы. На стеригме образуется базидиоспора. Споры различны по форме и величине. При прорастании они делятся на несколько клеток, часто дающих загнутые или прямые конидии, затем почкующиеся.

Порядок дакриомицетовые (Dacryomycetales) [88]. Плодовые тела различной формы, студенистые или хрящеватые, яркоокрашенные. Они вначале отчленяют многочисленные конидии, а затем развивают базидии. Базидии одноклеточные, на вершине дающие две толстые ветви, каждая из которых несет на тонкой стеригме по одной базидиоспоре. Базидиоспоры перед прорастанием разделяются на несколько клеток. На них образуются многочисленные мелкие конидии, вырастающие в грибницу.

Порядок тулласнелловые (Tullasnellales) [73]. Плодовое тело широкораспростертое, резупинатное, мучнисто-паутинистое, пленчатое, сухое восковидное или студенистое, тонкое. Базидии шаровидные, обратнойцевидные, грушевидные или головчатые, с 4 (редко до 7) стеригмами, одноклеточные. Стеригмы вначале почти шаровидные, затем более или менее веретеновидные или цилиндрические, суживающиеся к вершине и имеющие перегородку у основания. Споры бесцветные. Глеоцистиды встречаются редко.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Группировки грибов в биогеоценозах характеризуются видовым составом, численностью, трофической структурой, сменой видов (сукцессией). Одной из главных задач микозологических исследований является изучение трофических связей грибов с автотрофами. Это позволяет оценить роль каждого вида в материально-энергетическом балансе конкретной экосистемы.

Основной метод исследования — наблюдение грибов в природной обстановке [2]. Легче всего устанавливаются трофические связи ксилотрофных грибов. Для этого достаточно фиксировать наличие базидиом на древесине той или иной породы. Однако необходимо иметь в виду, что в таежной зоне довольно часто наблюдается рост на древесине целого ряда микоризообразователей, сохраняющих при этом связи с растением-симбионтом. С подстилочными сапротрофами несколько сложнее. Лишь у той их части, которую принято называть сапротрофами опада, можно без особых затруднений выявить субстрат. Для остальных видов этой группы, приуроченных к более или менее сильно измененным нижним слоям подстилки, бывает очень сложно выделить те ее фракции, разложение которых осуществляют грибы. Кроме того, многие виды не имеют строгой специализации. На нижних слоях лесной подстилки, переходящих в гумус, замыкаются все существующие в экосистеме детритные пищевые цепи, и многие виды грибов можно отнести к двум трофическим группам одновременно — к гумусным сапротрофам и микоризным симбиотрофам. Некоторые виды могут развиваться вне леса, что свидетельствует об их принадлежности к гумусным сапротрофам. Остальные грибы, трофическая принадлежность которых неясно выражена, включают в группы облигатных симбиотрофов или факультативных гумусных сапротрофов. Облигатные симбиотрофы не способны развиваться на целлюлозе без добавления легкодоступных источников углерода. Такие виды не участвуют, в отличие от сапротрофов, в деструкции целлюлозы. У большинства симбиотрофов отсутствуют гидролитические ферменты, необходимые для окисления лигнина [20, 21].

Для определения трофических групп грибов-макромицетов в природе можно пользоваться схемой Коваленко [49]:

I. Сапротрофы

На опаде — *Fd (folia desecta)*

На подстилке — *St (stramentum)*

На гумусе — *Hu (humus)*

На древесине — *Le (lignum epigaeum)*

На неразрушенной древесине — *Lei (lignum epigaeum integrum)*

На разрушенной древесине — *Lep* (*lignum epigaeum putridum*)
На корнях и погребенной в почве древесине — *Lh* (*lignum hypogaeum*)
На мхах — *M* (*muscu*)
На плодовых телах грибов — *Mm* (*macromycetes*)
На экскрементах — *E* (*excrementum*)

II. Симбиотрофы

Микоризообразователи — *Mr* (*micorisa*)

III. Паразиты

Факультативные на деревьях и кустарниках — *P* (*parasitum*)

Существуют общепринятые шкалы встречаемости и обилия. Они характеризуют пространственное расположение плодовых тел и дают количественную и качественную оценку участия видов в формировании сообществ грибов различных эколого-трофических групп [104].

Шкала встречаемости

Очень редко (*rarissime*, О. Р.): 1–2 плодоношения (локуса)

Редко (*raro*, Р.): от 3 до 10 локусов

Часто, многократно (*saepe*, Ч.): более 11 локусов

Весьма часто, везде, всюду (*saepissime*, О. Ч.): более или менее равномерно по всей площади

Шкала обилия

Плодовые тела встречаются одиночно (1)

Плодовые тела встречаются небольшими скоплениями, группами, кольцами. Количество плодовых тел в скоплениях варьирует от 10 до 50 (2)

Плодовые тела встречаются крупными скоплениями — от 50 до 100 и более штук — или распределены по всей площади (3)

От того, с какой тщательностью были собраны в природе и гербаризированы образцы плодовых тел грибов, зависит правильность их идентификации. Это относится ко всем видам грибов, независимо от их таксономической принадлежности. Особого внимания требуют мяскомясистые макромицеты. Их плодовые тела быстро портятся: загнивают или повреждаются личинками насекомых-микофагов, заселивших эти тела еще до сбора их в природе. Для сохранения плодовых тел их следует быстро высушить, при этом они сильно деформируются, и их истинную форму и размеры можно представить только по описанию, сделанным с натуры рисункам или фотоснимкам. К настоящему времени сложилась определенная схема и методика последовательного описания и изучения строения плодовых тел грибов [4, 8, 11, 25, 28, 78, 92, 93, 102]. Кроме того, необходимые сведения можно почерпнуть в руководствах по определению отдельных групп грибов.

При сборе гербарных образцов составляется описание находки, которое включает полевую, экологическую и идентификационную характеристики плодовых тел грибов.

В качестве примера дается схема описания базидиом агарикоидных грибов. С необходимыми изменениями и дополнениями она может быть применена и для других групп грибов-макромицетов. Для паразитных макромицетов и микромицетов дополнительно используют специальные микозэкологические и фитопатологические методы исследования, которые в данном пособии не рассматриваются.

Схема описания базидиом агарикоидных грибов

1. Форма плодовых тел.

2. Шляпка. Форма шляпки в динамике развития базидиомы, ее размеры (диаметр), толщина мякоти, состояние поверхности (сухая, гигрофанная, слизистая, липкая), выраженность структур поверхности (че-

шуйчатая, волокнистая, ареолированная), строение края шляпки, остатки общего и частного покрывал. Цвет шляпки и ее частей. Мякоть (трама), ее консистенция, изменение цвета на воздухе. Микроструктуры пиелипеллиса (тканей поверхности шляпки) и трамы (их можно изучать по сухим образцам).

3. Гименофор. Общая форма гименофора: пористый, трубчатый, пластинчатый. Край и форма пор, пластинок, характер прикрепления к шляпке, ножке. Цвет. Микроструктуры гимениального слоя и строение трамы.

4. Ножка. Расположение относительно центра шляпки. Форма, размеры. Поверхность, ее состояние, выраженность структур дермиса или стипитипеллиса. Наличие остатков общего (в основании ножки) и частного (кольцо на ножке) покрывала. Строение кольца. Строение ножки на разрезе, цвет всех частей ножки. Микроструктуры поверхности ножки, общего, частного покрывал.

5. Цвет спорового порошка — определяют, помещая на несколько часов шляпки гименофором вниз на чистый лист белой бумаги, желательно прикрыв пленкой во избежание высыхания.

6. Характерные реакции.

7. Субстрат.

8. Регистрационные данные: номер образца, дата, биогеоценоз и его местоположение (географическое, геоморфологическое и административное).

Для работы в поле необходимо иметь полевой дневник, простой карандаш, небольшие квадратики бумаги, крепкий большой коллекционный нож для изъятия основания ножки и целиком плодовых тел. В полевой дневник заносят номер собранного образца, данные о его административном, географическом и геоморфологическом местонахождении. При этом указывают тип растительного сообщества, характер группирования плодовых тел на месте находки по шкалам встречаемости и обилия, субстрат, на котором обитают грибы (лесная подстилка, почва, валеж, сухостой, живые растения и т. д.), его состояние и морфологическую характеристику, цвет мицелия, обволакивающего основание ножки. Определяют степень разрушения субстрата грибом (например, при помощи ножа: легко или трудно проникает нож при сборе), как выглядит коррозия древесины и тип ее гнили. Все эти данные впоследствии при обработке микологического материала могут быть использованы для характеристики группировок грибов и их сукцессии на субстратах.

В поле следует также описать вкус гриба и особенно его запах, который может исчезнуть при хранении. Существенным дополнением к полевым сборам являются фотографии плодовых тел. Для этого желательно к естественным группам грибов добавить плодовые тела в разрезе и с освобожденным от субстрата основанием ножки. Можно с помощью зеркала дополнительно осветить плодовые тела. Фотографировать лучше на цветную пленку и на цифровую фотокамеру. Этот материал может быть использован для формирования иконотеки грибов в виде слайдов, цветных фотографий и компьютерной базы данных.

Собранные образцы плодовых тел для их транспортировки и дальнейшей камеральной обработки помещают в небольшие пластмассовые коробки с плотно закрывающимися крышками. Очень удобно коробочки переносить в корзинах для сбора грибов. Грибы укладывают в коробки, помещая плодовые тела одного вида вместе. Их перекладывают мягкими листьями, заполняя коробки до верха. В одной коробке могут быть собраны до десяти и более видов грибов. Плодовые тела быстро портятся, и, чтобы сохранить их в приемлемом состоянии для дальнейшей камеральной обработки, следует поместить коробки в холодильный шкаф, не открывая их. Замораживать грибы нельзя.

Камеральная обработка включает в себя описание морфологических структур плодовых тел в их возрастном развитии. Рекомендуется выполнить рисунок (графический, аква-

рельный) плодовых тел в молодом и зрелом состоянии. Достаточно большие и крепкие плодовые тела грибов можно разрезать вдоль, положить разрезом на бумагу и обвести контур, отметить форму и положение гименофора, наличие общего и частного покрывал по краю и на поверхности шляпки и ножки, полостей на разрезе базидиомы. Указывают цвет мякоти и его изменение на воздухе, а также характерные химические реакции. Обычной линейкой измеряют длину, толщину, диаметр шляпки, ножки и ее основания, высоту пластинок и трубочек гименофора, расположение его на шляпке и ножке, количество пластинок и пор на 1 см и т. д.

Для определения цвета спорового порошка одно из хорошо развитых плодовых тел, только что вынутых из холодильника, укладывают гименофором вниз на лист белой бумаги, помещают на блюдце и завязывают в полиэтиленовый пакет. Во избежание подсыхания плодовых тел под блюдце можно положить лист фильтровальной бумаги, смоченный водой.

После описания морфологических структур плодовые тела следует правильно высушить. Мелкие плодовые тела, например мицен и галерин, сохнут достаточно быстро на рабочем столе либо на подоконнике на солнечной стороне. Более крупноплодные виды желательно сушить в восходящем токе теплого воздуха — над электроплиткой или другим источником тепла. Особенно хороши для сушки грибов бытовые электромормиты с регулируемой температурой нагрева. Грибы раскладывают на мелкой сетке, натянутой на раму. Температура сушки не должна превышать 40 °С.

Микроструктуры плодовых тел измеряют при помощи окулярной линейки, которую помещают в окуляр микроскопа. Цена деления устанавливается при помощи микрометра. Можно воспользоваться более точным винтовым микрометром, который крепится на тубус микроскопа.

После окончания работы гербарные образцы помещают в пакеты, куда вкладывают описание грибов. Наверху на завернутой к себе части пакета указывают номер образца и дату сбора. Ниже пишут все остальные исходные сведения, в том числе где и кем собран, кем определен образец.

Определять видовую принадлежность грибов желательно на свежем материале, используя определительные таблицы крупных систематических групп, приведенные в данном пособии, и специальную литературу.

Характерные химические реакции

При воздействии ряда химических реактивов в тканях базидиом происходят характерные реакции, проявляющиеся изменением цвета покровных структур и мякоти. Эти реакции являются постоянными признаками и используются при определении видовой принадлежности грибов. Химические цветовые реакции подразделяют на макроскопические, проводимые на базидиомах и их частях, и микроскопические, проводимые на спорах, базидиях, цистадах и других микроструктурах [30]. Ниже приводятся сведения о наиболее распространенных реактивах и их действии на грибные ткани.

NaOH, KOH. Используются 2–5%-ные, реже 40%-ный растворы, причем для проведения постоянной работы при микроскопировании употребляются щелочи малой концентрации, для проведения некоторых характерных реакций — высокой. У видов с положитель-

ной реакцией наблюдается окрашивание различных частей базидиом в розовый, желтый, красный, оранжевый, голубовато-зеленоватый, темно-коричневый (почти черный) или коричневый (с желтым краем) цвета. Млечный сок некоторых груздей становится золотисто-желтым. Реакция потемнения или почернения базидиомы под действием щелочей называется ксантохроидной.

NH₃ — аммиак — применяют в виде паров или 10–25%-ного водного раствора. У грибов с положительной реакцией шляпка, ножка, пластинки зеленеют, желтеют, краснеют, становятся темно-коричневыми (почти черными) либо коричневыми с желтым краем.

FeCl₃ — хлорид железа — используют в виде 10%-ного водного раствора. Окрашивает пластинки в зеленоватый, позже — в серый цвет.

FeSO₄ — раствор 1 г сульфата железа в 10 мл дистиллированной воды с добавлением 2–3 капель серной кислоты. Окрашивает мякоть ряда видов в коричневый, оливковый, оранжевый, красный, зеленоватый цвета сразу или спустя некоторое время после обработки.

Формалин — 40%-ный водный раствор формальдегида. У видов с положительной реакцией ткань базидиом приобретает фиолетово-коричневый, красный цвет.

Фенол используют в виде 2–3%-ного водного раствора (карболовая кислота). Положительная реакция проявляется через 20 мин окрашиванием базидиом в красноватые, желтоватые, розоватые, шоколадно-коричневые или пурпурно-фиолетовые тона.

Анилин применяют в чистом виде или смешанным с равным количеством дистиллированной воды. Карпофоры ряда грибов окрашиваются в красноватый, медно-красный, желтый, оливковый цвета.

α-Нафтол. Готовят смесь из нескольких капель α-нафтола (1-гидроксинафталина), 2 мл 90%-ного этанола и 4 мл дистиллированной воды. У видов с положительной реакцией ткань базидиомы через 2–4 мин приобретает фиолетовый цвет.

Реактив Мельцера представляет собой раствор 0,5 г кристаллического йода и 1,5 г йодида калия в 20 мл дистиллированной воды с добавлением 20 мл хлоралгидрата. С помощью реактива Мельцера определяют амилоидность спор, базидий, гиф, тканей. Амилоидные структуры окрашиваются в голубой, фиолетовый, иногда почти черный цвет, псевдоамилоидные или декстриноидные — в желтовато-бурый или бурый.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

Шкала цветов [по 9 с изменениями]

При составлении описаний видовых единиц, особенно новых, где требуется краткость и предельная точность в перечне всех основных признаков, характеризующих описываемый объект, важное значение имеет возможно точное определение окраски. Иногда окраска является чуть ли не единственным критерием, на основании которого происходит выделение мелких систематических единиц, таких как формы и разновидности.

Вполне понятно поэтому, как важно иметь четкое представление не только об основных цветах спектра, но и о гаммах их оттенков, встречающихся в изобилии в окружающей нас природе. При этом нужно, чтобы точное представление об этих оттенках имелось не только у одного лица, но более или менее одинаковое у всех, кто работает с одними и теми же объектами и связан с определением их цвета.

Предлагаемая нами шкала цветов (см. на обложке) включает 105 тоновых оттенков разных цветов, которые наиболее часто встречаются при описании и при определении главным образом грибов, но, конечно, ею можно пользоваться и во всех других случаях. Для большего удобства оттенки сгруппированы по цветам.

Обозначение окраски каждого квадратика в этой шкале дано в виде сочетания буквы, стоящей на полях в вертикальном ряду, с цифрой, находящейся в горизонтальном ряду.

Для того чтобы получить более точное представление о каждом оттенке шкалы, рекомендуется рассматривать интересующий цвет через прорезь в белом или черном листе бумаги, по размерам равную одному квадратику.

Доминирующим тоном следует считать второй, т. е. тот, который стоит во второй части названия, например: буровато-серый, буро-желтый и т. д. Поэтому надо отличать буро-желтый, где больше желтого оттенка, от желто-бурого, где превалирует бурый оттенок, желтовато-зеленый от зелено-желтоватого и даже от зелено-желтого и т. д., что, к сожалению, не всегда возможно было отразить в нашей шкале. Этот пробел мы старались отчасти восполнить введением дополнительных значков:

1) знак тире (–) указывает, что определяемая окраска заключается между двумя цветами, связанными этим знаком;

2) знак плюс (+) означает, что указанную окраску можно получить смешением двух цветов, соединенных этим знаком;

3) знак приближения (В) применяется в тех случаях, когда данная окраска незначительно отличается от цвета указанного квадратика.

Если дается несколько названий цветов, основным следует считать первое.

Иногда и в литературе, и в общежитии встречаются малоупотребительные и не всем понятные названия цветов, поэтому для некоторых из них приводятся пояснения:

абрикосовый — цвет кожицы плодов абрикоса (основной фон);

бистровый — цвет, близкий к бурому со слабым коричневатым оттенком;

бурый — грязно-коричневый;

винный — цвет разбавленного красного вина (кагора);

древесинный — соответствует окраске заболони сосны;

изабелловый — более всего напоминает цвет необработанной кожи; некоторые понимают его как бежевый (песочный) с небольшой примесью грязновато-розоватого;

инкарнатный — понимается по-разному, начиная от тельного, т. е. цвета кожи человека, до мясо-красного; в нашей трактовке этот цвет приравнивается к цвету мяса лосося; в общежитии он называется «сомон», но последний только более светлого оттенка;

каштановый — цвет оболочки съедобного каштана;

коричневый — цвет толченой корицы;

лиловый — цвет персидской сирени;

медовый — окраска цветочного меда;

оливковый — цвет спелых оливок или пареной травы;

ореховый — цвет, более или менее напоминающий окраску скорлупы лесного ореха;

палевый — соломенно-желтый с розоватым оттенком;

рыжий — менее оранжевый, чем мех лисицы на спинке;

сизый — серовато-голубоватый;

сливяной — цвет кожицы не совсем созревшей сливы-венгерки;

смарагдовый — травяно-зеленый;

терракотовый — оранжево-кирпичный, подходящий к цвету обожженной черепицы;

умбровый — оливково-темно-бурый; некоторые понимают его как черно-бурый;

фиолетовый — цвет душистой фиалки;

шамау — цвет шерсти серны (очень светло-коричнево-рыжеватый);

шиферный — темно-грифельный.

Расшифровка обозначений в шкале цветов

Обозначение по шкале цветов	Русское название	Латинское название
a1	Белоснежный	Niveus
	Белый (чисто белый)	Albus, candidus
	Мелово-белый	Cretaceus
a2	Палевый	Helvolus, roseo-ochroleucus
B a2	Желтоватый	Lignicolor
a3	Соломенно-желтый	Stramineus (в смысле Саккардо)
a4	Канареечно-желтый	Canarius
	Лимонно-желтый	Citrinus, citreus

a5	Бледно-лимонно-желтый	Pallido-citrmus
a6	Темно-кремовый	Atro-cremeus
a7	Кремовый	Cremeus
a7 + a1	Цвет слоновой кости, желтовато-белый	Eburneus, eburnus
	Беловато-серый	Canescens
b1	Бледно-пепельный, бледно-сероватый	Cinereascens
	Седоватый, белесоватый	Incanus, canescens
b2	Желтый	Flavus
b3	Желтоватый, желтеющий, бледно-желтый	Flavidus, flavescens, flaveolus, flavens, luteolus, ochroleucus
b3 + a1	Желтовато-белый	Lutescens
b4	Бледно-медовый	Pallido-melleus
b5	Абрикосово-желтый	Armeniacus
	Желто-оранжевый	Flavo-aurantiacus
b5 + в6	Охряно-желтый, желто-охряный	Flavo-ochraceus
b6	Шамау (цвет шерсти серны) светлый	Lucide rupicapreus
b7	Бледно-розоватый	Pallido-roseus
в1	Голубовато-зеленоватый, бледно-бирюзовый	Glaucescens, pallido-callainus
в2	Сизовато-зеленый, цвет морской волны	Glaucus (в смысле Саккардо)
в3	Бледно-сероватый	Pallido-griseolus
в4	Пепельный, пепельно-серый	Cinereus, cineraceus
	Белесоватый	Albicans
в5	Беловатый	Albidus
	Бледный	Pallidus
	Белеющий	Albescens
в6	Охряно-желтый	Ochraceus (в смысле Саккардо)
в7	Инкарнатно-розовый, телесно-розовый	Incarnato-roseus
в7 + д4	Инкарнатный, мясо-красный	Incarnatus
г1	Зеленоватый, зеленеющий	Virescens, viridans, viridulus
г2	Серно-желтый	Sulphurous
г3	Золотисто-желтый, золотистый	Aureus, luteus, aurarius
	Яично-желтый	Vitellinus
г3 + a1	Бледно-золотистый	Subluteus
г3–ж7	Шафранно-желтый, шафрановый	Croceus
г4	Бледно-песочный	Pallido-arenicolor
г5	Дымчатый	Fumosus
г6	Голубовато-пепельный	Caerulescenti-cinereus
	Голубовато-бледно-серый	Caesius (в смысле Саккардо)
г7	Розовато-лиловый	Roseolo-lilacinus
д1	Желто-зеленый	Flavo-virens, chlorinus

д2	Медово-желтый, медовоцветный	Mellinus, melleus
д2–е2	Восково-желтый	Cerinus
д3	Мраморно-розовый	Marmoreo-roseus
д4	Лососево-колерный, цвет мяса лосося, сомон	Salmoneus, salmonicolor
д5	Оранжево-розовый	Aurantiaco-roseus
д6	Бледно-серовато-фиолетовый	Pallido-griseolo-violaceus
д7	Серовато-фиолетовый	Griseolo-violaceus
е1	Голубовато-зеленый, фисташковый	Caerulescenti-viridis
е1 + и1	Бирюзовый	Callainus
е2	Охристый	Pallido-ochraceus
е2 + д2	Восково-желтый	Cerinus
е3	Желтовато-серый	Flavido-griseus
е4	Бежевый	Arenicolor
	Песочноцветный, песочный	Arenicolor
е5	Бледно-терракотовый	Pallido-testaceus (по Мищенко — gilvus)
е6	Изабелловый, буланый	Isabellinus
е7	Желтовато-рыжий	Flavido-rufus
ж1	Травяно-зеленый	Prasinus
	Яблочко-зеленый	Pomaceus
ж2	Зеленовато-желтый	Viridulo-flavus (по Саккардо — flavo-virens)
ж3	Серый	Griseus
	Темно-пепельный, темно-пепельно-серый	Atro-cinereus
ж4	Темно-дымчатый	Saturate fumosus
ж5	Желтовато-буроватый	Flavido-fuscatus
	Кожано-бурый, цвет дубленой кожи	Alutaceus
ж6	Темно-инкарнатный	Intense incarnatus
В ж6	Темно-телесный	Intense incarnatus
ж7	Оранжевый, хромово-оранжевый	Aurantiacus
з1	Желтовато-зеленый	Flavido-viridis
з2	Зеленовато-серый	Viridulo-griseus
з3	Мышино-серый	Murinus, myochrous
з4	Темно-оранжевый, темно-померанцевый	Atro-aurantiacus
з5	Рыжеватый	Rufescens, fulvus
В з5	Бледно-ржавый	Pallido-ferrugineus
з6	Терракотовый	Testaceus
з7	Оранжево-красный	Aurantius
и1	Бледно-голубой	Pallido-caeruleus
	Голубоватый	Caerulescens
и2	Синевато-серый	Cyaneo-griseus

и3	Темно-песочный	Atro-arenicolor
В и3	Цвет шерсти оленя	Cervinus
и4	Оливково-желтый	Olivaceo-flavus
и5	Желто-бурый	Flavo-fuscus
	Охряный	Ochraceus (не в смысле Саккардо)
	Буро-желтый	Fulvescens, fuscoluteus
В и5	Буровато-желтый	Fuscescenti-flavus
	Грязно-желтый	Gilvus
и5 + а1	Бледно-охряный	Pallido-ochraceus
и6	Серо-темно-фиолетовый	Lividus (в смысле Саккардо)
и7	Ржавый	Ferrugineus (в смысле Саккардо)
к1	Голубой	Caeruleus, coeruleus
к2	Оливково-серый	Olivaceo-riseus
к3	Бледно-бурый	Argillaceus
	Буроватый	Fuscatus, subfuscus, fumanus
к3–д2	Буро-желтоватый	Fulvidus
	Ореховый (по Саккардо — темно-ореховый)	Avellaneus
к4	Грязно-буровато-желтый	Squalens, squalidus (Не переводится)
к5	Малиновый	Roseolo-violaceus
к6	Розовато-фиолетовый	Sanguineus
к7	Кровяно-красный	Ultramarinus
л1	Ультрамариновый	Cyaneus
В л1	Васильковый, синий	Atro-cyaneus
	Темно-синий, темно-лазуревый	Viridi-griseus
л2	Зелено-серый	Olivaceus
л3	Оливковый	Cinnamomeus
л4	Коричневый	Rubro-argillaceus
л5	Бледно-красновато-бурый, сиена жженая	Fuscato-rubidus
л6	Буровато-красный	Rubiginosus
	Красно-бурый	Ruber
л7	Красный	Carminatus
	Карминово-красный	Rubescens
л7 + а1	Краснеющий	Rubellus, rubidus, rubens
	Красноватый	Plumbeus
м1	Свинцово-серый	Cyaneo-viridis
м2	Синевато-зеленый	Sordide viridis
м3	Грязно-зеленый	Atro-olivaceus
м4	Темно-оливковый	Nicotianus
м5	Табачно-бурый, сигарный	Bistraceus
м6	Бистровый	

	Вермильон	Cinnabarinus
м7	Киноварно-красный	Cinnabarinus
	Суриково-красный	Miniatus
н1	Темно-травяно-зеленый	Atro-prasinus
н2	Зеленый, как плющ	Hederae-iridis
н3	Зеленый	Viridis
н3 + а1	Бледно-зеленый	Viridulus, pallido-iridis
н4	Грязно-буро-фиолетовый	Sordide violaceus
н5	Темно-фиолетовый	Atro-violaceus
н6	Красновато-бурый	Rubiginosus
н7	Фиолетово-карминовый	Violaceo-carminatus
о1	Зелено-малахитовый	Malachiticus
о2	Темно-зеленый	Atro-virens, dioriticus (в смысле Саккардо)
о3	Оливково-зеленый	Olivaceo-iridis
о4	Темно-бурый	Brunneus
	Темно-гнедой	Brunneus
В о4	Грязно-бурый	Fuliinosus, fuliginosus, luridus
	Кофейный	Fuliginosus, fuliginosus
о5	Темно-серый	Atratus
	Темный	Atratus, atricolor
о6	Темно-коричневый	Atro-cinnamomeus
	Гнедой	—
о7	Коричнево-бурый	Cinnamomeo-brunneus, canno-brunneus
	Коричнево-каштановый	Badius
п1	Шиферный	Ardosiacus, ardesiacus
п2	Черный	Niger, ater
	Угольно-черный	Ater, anthracinus
п2–о5	Черноватый, почерневший	Nigrescens, nigricans, subniger, atratus
п3	Темно-умбровый	Atro-brunneus
В п3	Сепия	Sepicolor
п4	Умбровый, темно-каштановый	Umbrinus, atro-castaneus
п5	Каштановый	Castaneus, spadiceus
п5 + п4	Шоколадно-бурый	Cacao-fuscus
п6	Темно-пурпуровый	Atro-purpureus
	Темно-красный	Atro-purpureus
В п6	Темно-винно-красный	Atro-vinosus, atro-vinaceus
п7	Сливяной, сливяно-черный	Prunicolor

ЛИТЕРАТУРА

1. *Азбукина З. М., Каратыгин И. В.* Семейство тиллетиевые. — СПб.: Наука, 1995. 261 с. (Определитель грибов России. Порядок тиллетиевые. Вып. 2).
2. *Астапенко В. В., Кутафьева Н. П.* Консортивные связи макромицетов с видами рода *Betula* L. // Микология и фитопатология. 1990. Т. 24, вып. 1. С. 3–9.
3. *Беглянова М. И.* К флоре гастеромицетов Красноярского края // Вопросы ботаники и физиологии растений. Красноярск: Изд-во КГПИ, 1971. С. 13–29.
4. *Беглянова М. И.* Группа микофильных грибов Красноярского края // Эколого-биологические и геоботанические исследования дикорастущих и культурных растений флоры Красноярского края. Красноярск: Изд-во КрасГУ, 1984. С. 55–72.
5. *Беглянова М. И., Гужевская Н. А.* Лисичковые грибы Красноярского края // Вопросы методики обучения биологии. Вып. 4. Красноярск: Изд-во КГПИ, 1976. С. 124–126.
6. *Беглянова М. И., Кутафьева Н. П., Паршина Л. В.* Афиллофоровые грибы Восточной Сибири, имеющие зубчатый, шиповидный и бугорчатый гименофоры / Биология дикорастущих и культурных растений Красноярского края. Красноярск: Изд-во КГПИ, 1979. С. 26–45.
7. *Беккер З. Э.* Физиология и биохимия грибов. М.: Изд-во МГУ, 1988. 229 с.
8. *Бондарцев А. С.* Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 1107 с.
9. *Бондарцев А. С.* Шкала цветов: Пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954.
10. *Бондарцев А. С.* Пособие для определения домашних грибов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 80 с.
11. *Бондарцев А. С., Зингер Р. А.* Руководство по сбору высших базидиальных грибов для научного их изучения // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 2. Спор. раст. Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 499–543.
12. *Бондарцева М. А.* Критический обзор новейших систем семейств Polypogonaceae // Ботан. журн. 1961. Т. 46, № 4. С. 587–593.
13. *Бондарцева М. А.* Об анатомическом критерии в систематике афиллофоровых грибов // Ботан. журн. 1963. Т. 48, № 3. С. 362–372.
14. *Бондарцева М. А.* Жизненные формы базидиальных макромицетов // Новости систематики низших растений. 1974. Т. 11. С. 29–40.
15. *Бондарцева М. А.* Система трутовых грибов (Polypogonaceae s. l.) // Микология и фитопатология. 1983. Т. 17, вып. 4. С. 269–289.
16. *Бондарцева М. А.* Семейства альбатрелловые, апорпиевые, бондарцевиевые, ганодермовые, кортициевые (виды с порообразным гименофором), лахнокладиевые (виды с трубчатым гименофором), пориевые, ригидопориевые, феоловые, фистулиновые. СПб.: Наука, 1998. 391 с. (Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые. Вып. 2).
17. *Бондарцева М. А., Пармасто Э. Х.* Семейства гименохетовые, кониофоровые, щелелистниковые. Л.: Наука, 1986. 192 с. (Определитель грибов СССР. Порядок афиллофоровые. Вып. 1).
18. *Булах Е. М.* Семейство Russulaceae — сыроежковые // Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока. Грибы. Т. 1. Л.: Наука, 1990. С. 13–117.

19. Бункина И. А. Порядок Erysiphales // Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока. Грибы. Т. 2. Л.: Наука, 1990. С. 11–142.
20. Бурова Л. Г. Экология макромицетов в лесных сообществах: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1984. 32 с.
21. Бурова Л. Г. Загадочный мир грибов. М.: Наука, 1991. 93 с.
22. Ванин С. И. Лесная фитопатология. М.; Л.: Гослестехиздат, 1955.
23. Ванин С. И., Журавлев И. И., Соколов Д. В. Определитель болезней древесных пород и кустарников, применяемых для лесозащитных насаждений. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1950.
24. Васильева Лар. Н. Пиреномицеты и локулоаскомицеты севера Дальнего Востока. Л.: Наука, 1987. 257 с.
25. Васильева Л. Н. Изучение макроскопических грибов как компонентов растительных сообществ // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1959.
26. Васильева Л. Н. Съедобные грибы Дальнего Востока. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1971. 166 с.
27. Васильева Л. Н. Агариковые шляпочные грибы (порядок Agaricales) Приморского края. Л.: Наука, 1973. 331 с.
28. Васильева Л. Н., Назарова М. М. Грибы макромицеты как компоненты лесных фитоценозов юга Приморского края // Комплексные стационарные исследования в лесах Приморья. М.; Л.: Наука, 1967. С. 122–164.
29. Васильков Б. П. Съедобные и ядовитые грибы средней полосы Европейской части СССР. М.: СПб.: Наука, 1995. 134 с.
30. Вассер С. П. Флора грибов Украины. Агариковые грибы. Киев: Наук. думка, 1980. 327 с.
31. Вассер С. П. Семейство Agaricaceae — Агариковые // Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока. Грибы. Т. 1. Л.: Наука, 1990. С. 118–206.
32. Великанов Л. Л., Гарибова Л. В., Горбунова Н. П., Горленко М. В. и др. Курс низших растений. М.: Высш. шк., 1981. 504 с.
33. Гарибова Л. В. Обзор современной системы грибов. Происхождение и место грибов в органическом мире // Микология и фитопатология. 1975. Т. 9. С. 164–170.
34. Головин П. Н. Мучнисторосяные грибы, паразитирующие на культурных и полезных растениях. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1960.
35. Горленко М. В., Бондарцева М. А., Гарибова Л. В. и др. Грибы СССР. М.: Мысль, 1980. 303 с.
36. Горовой Л. Ф. Морфогенез пластинчатых грибов. Киев: Наук. думка, 1990. 230 с.
37. Давыдкина Т. А. Стереумовые грибы Советского Союза. Л.: Наука, 1980. 141 с.
38. Доброзракова Т. Л. Лабораторные занятия по фитопатологии. М.; Л.: Сельхозгиз, 1958. 223 с.
39. Дьяков Ю. Т. Грибы и их значение в жизни природы и человека // Соросовский образовательный журн., 1997. № 3. С. 38–45.
40. Еленкин А. А. Биология низших растений в доступных наблюдениях и опытах. М.–Л.: Гос. изд-во, 1925. 219 с.
41. Жуков А. М. Грибные болезни лесов Верхнего Приобья. Новосибирск: Наука, 1978. 247 с.
42. Журавлев И. И., Селиванова Т. Н., Черемисинов Н. А. Определитель грибных болезней деревьев и кустарников. М.: Лесн. пром-сть, 1979. 246 с.
43. Журавлев И. И., Соколов Д. В. Лесная фитопатология. М.: Лесн. пром-сть, 1969.
44. Зерова М. Я., Сосін П. Е., Роженко Г. Л. Візначник грибів України. Т. 5, кн. 2. Київ: Наук. думка, 1979. 564 с.
45. Каратыгин И. В. Головневые грибы. Онтогенез и филогенез. Л.: Наука, 1981. 211 с.
46. Каратыгин И. В. Коэволюция грибов и растений: экологические и филогенетические последствия // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 8. С. 1049–1060.
47. Каратыгин И. В. Коэволюция грибов и растений // Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова. Вып. 9. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. 115 с.
48. Кириленко Т. С. Атлас родов почвенных грибов (Ascomycetes и Fungi imperfecti). Киев: Наук. думка, 1977. 126 с.

49. Коваленко А. Е. Экологический обзор грибов из порядков Polyporales s. str., Boletales, Agaricales s. str., Russulales в горных лесах центральной части Северо-Западного Кавказа // Микология и фитопатология. 1980. Т. 14, вып. 4. С. 300–314.
50. Коваленко А. Е. Порядок Hygrophorales. Л.: Наука, 1989. 173 с. (Определитель грибов СССР).
51. Коваль Э. З. Клавиципитальные грибы СССР. Киев, 1984. 287 с.
52. Коваль Э. З. Порядок Clavicipitales // Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока. Грибы. Т. 2. Л.: Наука, 1990. С. 143–253.
53. Куревич В. Ф., Ульянищев В. И. Определитель ржавчинных грибов СССР. Ч. 1. Семейство Melampso-gaseae и некоторые роды сем. Russiniaceae. Минск: Наука и техника, 1975. 582 с.
54. Курсанов Л. И. Пособие по определению грибов из родов Aspergillus и Penicillium. М.: Медгиз, 1947.
55. Курсанов Л. И., Комарницкий Н. А., Флеров Б. К. Курс низших растений. М.–Л.: Гос. изд-во биол. и мед. лит., 1937. 403 с.
56. Кусакин О. Г., Дроздов А. Л. Филема органического мира. Часть I: Пролегомемы к построению филемы. СПб.: Наука, 1994. 272 с.
57. Литвинов М. А. Определитель микроскопических почвенных грибов. Л.: Наука, 1967. 302 с.
58. Любарский Л. В., Васильева Л. Н. Дереворазрушающие грибы Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1975. 163 с.
59. Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М., 1983. 352 с.
60. Международный кодекс ботанической номенклатуры. Л.: Наука, 1980. 282 с.
61. Мелик-Хачатрян Д. Г., Мартиросян С. Н. Гастеромицеты и афиллофоровые грибы // Микофлора Арм. ССР. Т. 2, вып. 1. Ереван: Изд-во Ереванского ун-та, 1971. 381 с.
62. Милько А. А. Определитель мукоральных грибов. Киев: Наук. думка, 1974. 302 с.
63. Мир растений. Грибы. Т. 2 / Под ред. М. В. Горленко. М.: Просвещение, 1991. 478 с.
64. Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: УИФ Наука, 1993. 231 с.
65. Мюллер Э., Лёффлер В. Микология / Пер. с нем. М.: Мир, 1995. 343 с.
66. Нахуцришвили И. Г. Агарикальные грибы Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1975.
67. Нездойминого Э. Л. Семейство паутинниковые. СПб.: Наука, 1996. 406 с. (Определитель грибов России. Порядок агариковые. Вып. 1).
68. Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока. Грибы. Т. 1, 2. Л.: Наука, 1990.
69. Николаева Т. Л. Ежовиковые грибы. Л.: Наука, 1961. 432 с. (Флора споровых растений СССР. Т. 6. Грибы).
70. Определитель лишайников СССР. Вып. 1–5. Л.: Наука, 1971–1978.
71. Пармасто Э. Х. Определитель рогатиковых грибов СССР сем. Clavariaceae. М.; Л.: Наука, 1965. 165 с.
72. Пидопличко Н. М. Грибы-паразиты культурных растений. Определитель. Т. 2. Киев: Наук. думка, 1977. 298 с.
73. Райтвийр А. Г. Определитель гетеробазидиальных грибов СССР. Л.: Наука, 1967. 113 с.
74. Райтвийр А. Г. Порядок Helotiales // Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока. Грибы. Т. 2. Л.: Наука, 1991. С. 254–362.
75. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. Т. 1. М.: Мир, 1990. 347 с.
76. Решетников С. В. Эволюция бесполого размножения высших базидиомицетов. Киев: Наук. думка, 1991. 188 с.
77. Сержаннина Г. И. Шляпочные грибы Белоруссии: Определитель и конспект флоры. Минск: Наука и техника, 1984. 407 с.
78. Скворцов А. К. Гербарий: Пособие по методике и технике. М.: Наука, 1977. 199 с.
79. Смицкая М. Ф. Флора грибов Украины. Оперкулятные дискомицеты. Киев: Наук. думка, 1980. 220 с.
80. Смицкая М. Ф., Смык Л. В., Мережко Т. А. Определитель пиреномицетов УССР. Киев: Наук. думка, 1986. 361 с.
81. Соколова Э. С., Семенкова И. Г. Лесная фитопатология. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 311 с.
82. Сосин П. Е. Определитель гастеромицетов СССР. Л.: Наука, 1973. 161 с.

83. Ульянищев В. И. Определитель ржавчинных грибов СССР. Ч. 2. Л.: Наука, 1978. 381 с.
84. Хоуксворт Д. Л. Общее количество грибов. Их значение в функционировании экосистем. Сохранение и значение для человека // Микология и фитопатология. 1992. Т. 26, вып. 2. С. 152–166.
85. Хохряков М. К., Доброзракова Т. Л., Степанов К. М., Летова М. Ф. Определитель болезней растений. Л.: Колос, 1965.
86. Черемисинов Н. А., Негруцкий С. Ф., Лешковцева И. И. Грибы и грибные болезни деревьев и кустарников. М.: Лесн. пром-сть, 1970.
87. Черепанова Н. П. Морфология и размножение грибов: Учеб. пособие. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1981. 120 с.
88. Шварцман С. Р. Гетеробазидиальные (Auriculariales, Tremellales, Dacryomycetales) и автобазидиальные (Exobasidiales, Aphyllophorales) грибы // Флора споровых растений Казахстана. Т. IV. Алма-Ата: Наука КазССР, 1964. 713 с.
89. Шварцман С. Р., Кажиева Н. Т. Дисломицеты — Discomycetes. Алма-Ата: Наука КазССР, 1976. 330 с.
90. Шварцман С. Р., Филимонова Н. М. Гастеромицеты (Gasteromycetes). Алма-Ата: Наука КазССР, 1970. 316 с.
91. Alexopoulos C. J. Einführung in die Micologie. Stuttgart und Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1966. 494 s.
92. Birkfeld A., Herschel K. Morphologisch — Anatomische Bildtafeln für die praktische Pilzkunde. Lutherstadt Lieferung 1–16. Wittenberg: A. Ziemsen Verlag, 1961–1968.
93. Bohus G. New suggestions for preparing fleshy fungi for the herbarium // Mycologia. 1963. Vol. 55, № 1. P. 128–130.
94. Dermek A. Atlas nasich hub. Bratislava: Slovenske nakladatel'stvo, 1979. 444 s.
95. Dermek A., Lison P. Maly atlas hub. Bratislava: Slovenske nakladatel'stvo, 1979. 546 s.
96. Hanlin R. T. Illustrated Genera of Ascomycetes // Amer. Phytopathol. Soc. Minnesota: APS Press, 1990. 163 p.
97. Julich W. Die Nichtblatterpilze, Gallertpilze und Bauchpilze. Aphyllophorales, Heterobasidiomycetes, Gasteromycetes. Stuttgart; New York: VEB Gustav Fischer Verlag, 1984. 626 s. (Kleine Kryptogamenflora, begründet von H. Gams. Bd. II. Lfg. 1. T. 1).
98. Kreisel H. Grundzüge eines natürlichen systems Pilze. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1969. 245 s.
99. Michael E. H., Hennig B. Handbuch für Pilzfreunde. Jena, 1958–1975. Bd. I–VI.
100. Moser M. Die Röhrlinge und Blätterpilze (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales). Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1978. 532 s. (Kleine Kryptogamenflora, begründet von H. Gams. Bd. 2, b/2. T. 2).
101. Puihoda A. Houbaššiv rok — Houbaššký vychôzky od jara do zimy. Praha: SZN, 1972. 393 s.
102. Rayner R. W. A mycological colour chart. — Kew (Surrey), 1970.
103. Singer R. The Agaricales in modern taxonomy. Koenigstein: Koeltz Sci. Books, 1986. 981 p.
104. Urbonas V., Kalamees K., Lukin V. Conspectus Florum Agaricalum Fungorum (Agaricales s. l.) Lithuania, Latviae et Estoniae. Vilnus: Mokslas, 1986. 137 p.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- Absidia 68
Acervulales 24, 60
Acrasiomycetes 12, 22
Agaricaceae 132, 135, 150, 154, 155, 165
Agaricales 21, 24, 25, 30, 40, 111, 113, 131, 132, 149, 150, 154
Agaricineae 131
Agaricus 143
– arvensis 165
Agonomycetales 24, 60
Albatrellaceae 127
Allomyces macropus 26
Alnicola salicis 55
Amanita 157
– citrina 142
– muscaria 142
– porphyria 143
Amanitaceae 132, 136, 150, 154, 157
Amanitopsis 157
– vaginata 55, 142
Amoebidiales 22
Animalia 10
Annellaria semiovata 143
Anthracobia 100
Aphylophorales 24, 25, 29, 38, 40, 54, 111, 113, 119, 130
Armillariella mellea 20, 21, 40, 160
Arthoniales 25
Ascobolaceae 98
Ascobolus purpuraceus 93, 99
– stercorarius 102
Ascohymenomycetidae 25
Ascolichenes 25
Ascomycetes 12, 23, 27, 38, 75, 125
Ascomycetidae 23, 27
Ascomycota 12, 22, 27, 51, 75
Ascomycotina 79
Ascophanus carneus 102
Ascophyllum nodosum 17
Ascosphaera apis 80
Ascosphaeriales 23, 76, 80
Asterales 23, 77
Astraeus 111, 174
– hygrometricus 169, 179
Auricularia auricula-judae 185
Auriculariales 24, 111, 112, 184, 185, 186
Auriscalpium 127
– vulgare 128
Basidiolichenes 25
Basidiomycetes 12, 20, 21, 23, 29
Basidiomycetidae 20
Basidiomycota 12, 20, 21, 22, 23, 29, 52
Battarraea 169, 171, 174, 183
– phalloides 182
Belonium 100
Bertia 52, 90
Blastocladales 22
Blastomycetales 24, 60
Bolbitiaceae 54, 132, 150, 155, 162
Boletaceae 131, 151, 152, 153
Boletales 24, 30, 54, 113, 131, 149, 151, 153
Boletellus floriformis 55
Boletineae 131
Boletinus 153
– asiaticus 143
Boletopsidaceae 129
Boletopsis leucomelaena 129
Boletus 142, 153
Bondarceviaceae 127, 132
Bovista 111
– nigrescens 174
Byssochlamys nivea 81
Cainia 74
Calastoma 171
– cinnabarina 179
Caliciales 25
Calocera cornea 185
– viscosa 185

Caloplacha 74
 Caloporaceae 123
 Calvatia 170
 Camarophyllopsis foetens 148
 Cantharellaceae 130
 Cantharellus cibarius 130
 Cantharelulla umbonata 55
 Capnodiales 23, 77, 95, 96, 97
 Ceratobasidium 111
 Ceratocystis fibriata 87
 Ceratostomatales 23, 89
 Chaetomium aureum 88
 – indicum 88
 – uniporum 88
 Chaetothyriales 23, 78
 Chalciporus 153
 Chamonixia 152
 – caespitosa 174
 Cheilymenia 100
 Chlamydompus 174
 Chlorophyta 14, 32
 Chytridiales 22
 Chytridiomycetes 22
 Chytridiomycota 12, 22, 26
 Cladonia 74
 Clathraceae 169
 Clathrus ruber 181
 Clavariaceae 115, 129
 Clavaria purpurea 129
 Clavariadelphus junceus 129
 – pistillaris 129
 – truncatus 129
 Clavicipitales 23, 77, 79, 89, 91, 125
 Clavulina 111
 – cristata 117
 – rugosa 117
 Clitocybe clavipes 158
 – gibba 158
 – metachroa 158
 – odora 158
 Clitopilus prunulus 55
 Coenogoniales 25
 Coleosporium campanulae 64
 Collematales 25
 Collybia dryophilla 159
 Coniophoraceae 123, 131
 Conocybe lactea 164
 – rickenii 164
 Coprinaceae 54, 132, 151, 155, 156, 164
 Coprinus angulatus 164
 – atramentarius 164
 – sterquilinus 55
 Cordyceps 52, 74, 87, 93
 – unilateralis 93
 Coremiales 24, 60
 Coriolus 126
 Coronophorales 23, 89, 90
 Corticiaceae 123
 Cortinariaceae 54, 132, 151, 155, 162
 Cortinarius armillatus 163
 – bivelus 163
 – mucosus 163
 – multiformis 163
 – violaceus 148
 Craterellus cornucopoides 130
 Crepidotaceae 132, 151, 155, 161
 Crepidotus mollis 161
 Cronartium ribicola 64
 Cucubitaria caraganae 94
 Cuphophyllus subviolaceus 148
 Cyanophyta 32
 Cyathus striatus 172, 180
 Cyclocarpales 25
 Cyphellaceae 124
 Cystoderma carcharias 165
 – granulorum 148
 – fallax 143
 Cyttariales 23, 78, 98

Dacryomyces 111
 Dacryomycetales 24, 111, 184, 185, 186
 Daedaleopsis 126
 Daldinia 92
 Dasyscyphus 100, 101
 Dasyscyrgus 100
 Dematiaceae 60
 Dendrosphaera eberhardtii 84
 Deuteromycetes 24, 31, 60
 Diaporthales 23, 76, 79, 86, 89, 90, 91
 Diatrypales 23, 77, 79, 86, 89, 91
 Diatrype 91
 Dictyostelidae 22
 Dictyocephalus curvatus 182
 Dictyophora 171
 Didymosphaeria 52
 Dimeriales 23, 97
 Disciseda 174
 Dothideales 23, 25, 77, 79, 84, 94, 95, 96, 97
 Dothiorales 96

Eccrinales 22
Echinosteliales 22
Elaphomyces 84
Elaphomycetales 23, 76, 85
Elasmomyces mattiroleanus 183
Endogasteromycetidae 24, 176
Endogonales 22, 26, 69
Endogone 68
Endomycetales 23, 35, 75
Endomycetes 12, 23, 27, 35, 36, 46, 75
Endoptychum agaricoides 183
Entoloma babingtonii 55
– clypeatum 55
– staurospora 55
Entolomataceae 54, 132, 150, 154, 156
Entomophthorales 22
Erysiphaceae 82
Erysiphales 23, 76, 79, 83, 95
Erysiphe 52, 82, 83
Erysiphoidae 83
Euascomycetidae 23, 27, 75
Eucariota 10
Eurotiales 23, 76
Eurotium 81
Excipulaceae 60
Exidia 111
– recisa 185
Exobasidiales 24, 110, 112
Exobasidium vaccini 110
Exogasteromycetidae 24, 176

Fistulina 125
Fistulinaceae 124
Flammulina velutipes 160
Fomitopsis 126
Fungi 10, 12, 22
– imperfecti 12, 24, 31

Galerina 155, 162, 163
Galeropsis desertorum 183
Ganoderma applanatum 126
– lucidum 126
Ganodermataceae 126, 130
Gasteromycetes 111
Gastrosporiales 24, 176
Gautieriales 24
Gautieria graveolens 178
Geastraceae 169, 177
Geastrum 168, 169, 170, 174
– fornicatum 169
– triplex 169, 172
Geoglossum 101
Geopyxis carbonaria 103
Glischroderma 174
Glischrodermatales 24
Gnomonia 52, 90
Gomphidiaceae 131, 151, 152, 153
Gomphus clavatus 129
Graphidales 25
Gudonia 101
Gyalectales 25
Gymnoascus reessii 81
Gymnocarpales 25
Gymnosporangium sabinae 63
Gyromitra 104
Gyrophragmium delilei 183

Hebeloma sinapizans 163
Helotiales 23, 38, 78, 79, 98
Helotium 101
Helvella 104
– acetabulum 104
– crispa 104, 105
– elastica 104
– ephippium 104
– lacunosa 104
– leucomelaena 104
– macropus 104
– queletiana 104
Helvellella sphaerospora 104
Hemisphaeriales 23, 95, 97
Henasma 111
Hericiaceae 127
Hericum alpestre 128
– cirrhatum 128
– coralloides 118
Heterobasidiomycetidae 24, 30, 54, 110, 111, 184, 185
Hirneola 111
Hohenbuehelia 134
Holobasidiomycetidae 21, 23, 29, 54, 110
Humaria 74
– rutilans 102
Hyaloscypha 100
Hydnaceae 113, 127
Hydnellum 127
– compactum 128
– zonatum 128
Hydnum repandum 127, 128
Hygrocybe 134
– conica 157

– fornicata 148
 Hygrophoraceae 132, 150, 154, 156
 Hygrophorus agathosmus 157
 – melizeus 157
 – pudorinus 148
 Hymenochaeta tabacina 127
 Hymenochaetaceae 120, 123, 126, 130
 Hymenogaster tener 178
 Hymenogastraceae 170
 Hymenogastres 24, 173, 176, 177
 Hymenoscyphus 100
 Hyphales 24, 60
 Hyphochytridiales 22
 Hyphochytridiomycetes 22
 Hyphochytridiomycota 12, 22, 26
 Hypholoma 149
 – fasciculare 161
 Hyphomycetales 24, 60
 Hypocreales 23, 77, 79, 86, 89, 90
 Hyponectria 90
 Hypoxylon 92
 Hysterangiaceae 169
 Hysterangiales 24, 173, 177
 Hysterangium stoloniferum 178
 Hysteriales 23, 95, 96, 97

Inocybe 134, 149, 155
 – asterospora 55
 – fastigiata 136
 – geophylla 163
 – patouillardii 163
 Irpex 119
 – lacteus 115, 126

Kuehneromyces mutabilis 161
 Kygricularia 100

Laboulbeniales 23, 75
 Laboulbeniomycetidae 23, 27, 75
 Labyrinthulomycetes 22
 Labyrinthulomycota 12, 22, 26
 Laccaria laccata 55
 Lachnea 98
 – hemisphaerica 102
 Lachnocladiaceae 131
 Lactarius 144, 167
 – deliciosus 136
 – flexuosus 166
 – pyrogalus 55
 Lagenidiales 22

Langermannia 170
 – gigantea 175
 Lasiobolus 98, 100
 – equinus 102
 Lecanidiales 79
 Leccinum 142, 153
 – scabrum 55
 Lecideales 25
 Leconactidiales 25
 Lentinus 151
 – lepideus 152
 Lenzites 126
 Leotia 101
 Lepiota alba 55
 – clypeolaria 165
 – subgranulosa 55
 Lepiotaceae 154
 Lepista irina 158
 – saeva 55
 Leptomitales 22
 Leptostromataceae 60
 Leucogaster 171
 – floccococcus 178
 Leucogastrales 24
 Leucopaxillus paradoxus 55
 Lichenales 25
 Lichenes 25, 32
 Liciales 22
 Limacella 157
 Loculoascomycetidae 23, 29, 75, 94, 97
 Lycoperdaceae 169, 177
 Lycoperdales 24, 111, 169, 176, 177, 179
 Lycoperdon 171
 – perlatum 172
 – pyriforme 174
 Lyophyllum decastes 160

Macrolepiota 135
 – procera 55
 – rhacodes 136, 165
 Macropodia macropus 104
 Marasmius 133, 142
 – ramealis 148
 – scorodonioides 159
 – siccus 159
 Medusosphaera 83
 Melanconiaceae 60
 Melanconiales 24, 60
 Melanochroia 98
 Melanogaster 171

– variegatus 178
 Melanogastraceae 169
 Melanogastrales 24, 173, 176, 177
 Melanoleuca brevipes 160
 Melanophyllum echinatum 148
 Melanosporaceae 74
 Meliola 95
 Microascales 23, 76, 87
 Microglossum 74
 Microsphaera 82, 83
 Mollisia 100
 Monascaceae 80
 Moniliales 60
 Monoblepharidales 22
 Montagnea arenaria 183
 Morchella 104, 105
 – conica 104
 Mortierella 68
 Mucedinaceae 60
 Mucorales 22, 35, 67
 Mutinus caninus 172
 Mycena alcalina 159
 – haematopoda 159
 – viscosa 159
 Mycenastrum corium 174
 Mycophycophyta 22, 25, 32
 Mycosphaerella 52
 – ascophylli 17
 – punctiformis 94
 Mycota 22
 Myriangiales 23, 25, 77, 96
 Myxogasteromycetidae 22, 25
 Myxomycetes 12, 22, 25
 Myxomycetidae 22, 25
 Myxomycota 12, 22, 25

 Nectria 52
 Nectriaceae 74
 Nectrioidaceae 60
 Nidularia pulvinata 172
 Nidulariales 24, 176, 177, 180
 Nidulariaceae 175

Ombrophila 101
 Omphalina chrysophylla 159
 – erycetorum 159
 Onygena equina 84
 Onygenales 23, 76, 84
 Oomycetes 22
 Oomycota 12, 22, 26

 Ophiobolus fruticum 94
 Osteina obducta 129
 Otidea onotica 103
 Oudemansiella 111
 – canarii 55
 Oxyporus populinum 124

Panaeolus sphinctrinus 164
 Paneolina foenicicii 55
 Panus 151
 – rudis 149, 152
 Paxillaceae 131, 151, 152, 153
 Peronosporales 22
 Peziza 98, 100, 102
 – macropus 103
 – verrucosa 103
 – violaceae 103
 Pezizales 23, 25, 78, 79, 98
 Phacidiales 23, 78, 96, 97, 98
 Phaeophyta 32
 Phallales 24, 168, 172, 176, 177, 180
 Phallogaster saccatus 178
 Phallus impudicus 181
 Phellinus conchatus 121
 – igniarius 121
 Phellodon 127
 Pholiota 149
 – squarrosoides 136, 161
 Phragmidium 61
 – rubi-idaei 62, 63
 Phycomyces 68
 Phyllachorales 23, 77
 Phyllactinia 82, 83
 Phyllactinioideae 83
 Physarales 22
 Physciales 25
 Piliaria 68
 Pilocarpales 25
 Pisolithaceae 175
 Pisolithus arhizus 172
 Plantae 10
 Plasmodiophoromycota 12, 22, 25
 Pleospora 52
 Pleosporales 23, 77, 94, 95, 97
 Pleurotaceae 131, 150, 154, 158
 Pleurotus 151
 – calyptratus 152
 – ostreatus 152
 Pluteaceae 132, 154, 156
 Pluteus umbrosus 136

Podaxales 24, 176, 177, 180
 Podaxis pistillaris 183
 Podosphaera 82, 83
 Polyporaceae 130, 131
 Polyporales 24, 30, 113, 131, 150, 151, 154
 Polyporus 151
 – arcularius 152
 – brumalis 152
 – melanopus 152
 – squamosus 152
 Polystigmatales 79
 Poriaceae 126
 Protista (Protoctista) 10, 11, 22
 Protomyces 13
 Protomycetales 23, 75
 Protostelidae 22
 Protozoa 14
 Psathyrella 149
 – candolleana 164
 – velutina 42, 55
 Pseudohydnum gelatinosum 184, 185
 Pseudohygrocybe calciphila 148
 Pseudopycnidiales 24, 60
 Pseudosphaeriales 23, 97
 Psiloboletinus 153
 Pterula multifida 117
 Puccinia 50, 61, 111
 Pycnidiales 24, 60
 Pycnoporus 126
 Pyrenocarpaceae 25
 Pyrenocarpeae 25
 Pyrenophora 52
 Pyronema omphalodes 71

Queletia 171

Ramaria 117
 – stricta 129
 Repetobasidium 111
 Resupinatus 134
 Rhizina inflata 103
 Rhizinaceae 103
 Rhizopogon 171
 – luteolus 178
 Rhodophyllaceae 132, 150
 Rhodophyta 14
 Rhyporobius crustaceum 102
 Rhytismatales 79
 Rickinella fibula 159
 Ripartites 137

 Russula 144, 167
 – foetens 166
 – fragilis 166
 – vesca 166
 – virescens 136
 – xerampelina 55
 Russulaceae 132, 150, 166
 Russulales 24, 30, 54, 113, 132, 150
 Russulineae 132

Saprolegniales 22
 Sarcodon 127
 – imbricatus 128
 Sarcodontia subochraceae 115
 Sacroscypha 98
 Schizophyllaceae 124, 130
 Schizophyllum commune 125
 Schizostoma 171
 Scleroderma aurantium 179
 – geaster 179
 – verrucosum 179
 Sclerodermataceae 169
 Sclerodermatales 24, 111, 176, 177, 178
 Sclerotinia 101
 Sclerotiniaceae 100
 Scutellinia 100
 Secotiaceae 183
 Sepultaria 100
 Serpula lacrymans 40
 Sirobasidium 111
 Sistotrema 111
 Sordaria 74
 Sordariales 23, 28, 74, 76, 79, 86, 89
 Spathulosporales 23
 Spathularia 101
 Sphaeriales 23, 25, 79, 89
 Sphaerioidaceae 60
 Sphaerobolaceae 175
 Sphaeropsidales 24, 60
 Sphaerospora trechispora 102
 Sphaerotheca 52, 82, 83
 Stemonitales 22
 Stereaceae 121
 Sterium hirsutum 121
 Stictales 25
 Stilbaceae 60
 Strobilomycetaceae 54, 131, 151, 153
 Strobilomyces floccopus 55
 Stromatoscypha fibriatum 125
 Stropharia 149

– coronilla 55
 Strophariaceae 54, 132, 149, 151, 155, 156, 161
 Suillus 142, 153
 – grevillei 143
 – luteus 143

Taphrinales 23, 110
 Taphrinomycetidae 23, 27, 75, 78
 Teliosporomycetidae 24, 31, 54, 111
 Teloschistales 25
 Thamnomycetes 92
 Thelephora 127
 – terrestris 127
 Thelephoraceae 113, 127
 Thelotrematales 25
 Torrendia pulchella 172, 182
 Tremella foliaceae 185
 Tremellales 24, 111, 184, 185, 186
 Tremiscus helvelloides 185
 Trichiales 22
 Trichocoma paradoxa 84
 Tricholoma album 55
 – caligatum 136
 – focale 143
 Tricholomataceae 21, 132, 150, 154, 158
 Tricholomopsis rutilans 160
 Trichomycetes 22, 26
 Triphragmium 61
 Trochila 101
 Tuberales 23, 78, 98
 Tuberculariaceae 60

 Tulasnella 111
 Tullasnellales 24, 184, 185, 186
 Tulostoma 169, 171, 174
 – brumale 172, 182
 Tulostomataceae 169, 177
 Tulostomatales 24, 176, 181
 Tyromyces 126

Uncinula 74, 82, 83
 Uredinales 24, 31, 48, 111
 Uromyces 61
 Ustilaginales 24, 31, 48
 Ustomycetes 12, 24, 31, 36, 49, 65

Valsa 52, 91
 Vascellum 170
 Verpa 104
 Volvariella 156

Xanthophyta 32
 Xerocomus 133, 153
 Xeromphalina 133
 – companella 159
 Xylaria 92
 Xylariaceae 74
 Xylariales 23, 77, 86, 89

Zoopagales 22
 Zygomycetes 22, 26, 67
 Zygomycota 12, 22, 26

УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ

- Автотрофы 19
Алантоидные споры 44
Амилоидные структуры 29, 44, 54, 74, 87, 154, 158, 166, 167
Акантофизы 122
Анабиоз 109
Анаморфа 26, 31, 45, 56
Анастомозы 17, 138
Ангиокарпный тип развития 30, 112, 132, 152, 156, 166, 168, 177
Антеридий 41, 71
Анцестральные 14
Апикальный аппарат 28, 74, 86, 88, 98, 99
Апикус 52
Апомиксис 72
Апотеций 27, 28, 32, 97, 101
Апотециоидные плодовые тела 95
Апофиза 170
Аппрессорий 39, 90
Архикарп 32, 70
Аскогимениальные структуры 85
Аскогон 41, 70, 81
Аскома 27, 41, 70, 85
Аскоспоры 51, 86
Аскострома 29, 75, 96
Ацервулюс (спородохий) 60
- Базальные клетки** 79
Базальные волоски 88
Базидиола 30, 122
Базидиома 29, 41, 44, 54, 107, 113, 206, 208
Базидия 20, 29, 41, 51, 54, 108, 111, 121, 171, 178
Базидиоспоры 43, 52, 108
Биодеструкция 15
Биотрофы 18
Битуникатная сумка 27, 52, 74, 82
Бластоконидии 47
Бластула 10
Бородавчатый гименофор 117
Бороздки 180
- Вальсоидные стромы 91
Вегетативные гифы 33, 93
Везикулы 33
Волокнистое покрывало 153
Волоски 99
Велюм (кортина) 162
Вид 20
Вкус 142
Вольва 141, 166, 172, 182
Вторичный мицелий 108
Выросты 179
– апикальные 53
- Гаметангии 20, 67
Гаметангиогамия 27, 41, 67, 72
Гаметы 20
Гаплоидный мицелий 45, 108, 111
Гастролы 11
Гаустория 39, 90
Гемангиокарпный тип развития 132, 156, 157
Гемибитрофы 18
Генеративные гифы 33, 93, 120
Гетеромерная трама 30
Гетеротрофный тип питания 10
Гиалиновые споры 44, 54, 154
Гигрофанная шляпка 188
Гимений 51, 171
Гимениальный слой 29, 75, 85, 112, 125, 146, 180, 182
Гименомицеты 112
Гименопеллис 144
Гименофор 29, 30, 31, 112, 118, 137, 189, 209
– гладкий 117, 128, 129
– пластинчатый 138
– пористый 138
– трубчатый 138
Гимнокарпный тип развития 29, 30, 112, 132, 151, 156
Гипогейные плодовые тела 92, 110, 176
Гипотеций 32
Гистеротеций 27, 32, 75, 96, 97
Гифа (гифы) 8, 33, 65

Гифальная система 29, 119, 144
Глеба 30, 85, 169, 170, 171, 182
Глеоцистиды 121
Головка 173
Гомеомерная трама 30
Грибница 107, 109
Грибopodobные 8, 12

Дворик 168, 170
Дедалиевидный гименофор 117
Дейтерогамия 72, 80
Декстриноидные споры 44, 154
Дендрогифиды 121
Депрессия 42
Деструкторы 15, 207
Диатрипоидные стромы 91
Дикариотизация 11, 45
Дикариотический мицелий 45, 108
Диконидии 48, 61
Димитическая гифальная система 120
Диплоидизация 45
Диплоконидии 50
Диск 183
Дискомицеты 53
Дифференцировка 40
Долипора 36

Ежовиковый гименофор 127, 128

Желатинозная трама 99, 173
Жесткомясистые плодовые тела 114
Жесткопластинчатый гименофор 114, 117
Жесткотрубчатый гименофор 17, 114
Жилковатый гименофор 117, 127, 130
Жилы 105

Запах 142
Зигогамия 26, 67
Зигома 41, 67, 68
Зигота 27, 71
Зигоспора 20, 26, 67
Зигоспорангий 26, 41, 51, 67
Зигофоры 67

Игольчатый гименофор 117
Иерархическая система 21
Изидии 32
Изоморфа 41
Иксокутис 30, 149
Иксотриходермис 30, 149

Инвазия 18
Иноперкулятные сумки 99
Инфекционные гифы 39
Ирпексовидные плодовые тела 124

Калиптратные споры 42, 147
Каллус 42, 147, 162
Камеры 30, 105, 171, 178
Капиллицеподобные структуры 65
Капиллиций 84, 174, 182, 183
Кариогамия 27, 51, 67, 111
Карпоцентры 70, 75, 86
Каулоцистиды 144, 147
Клавариоидный 113, 114, 115
Клейстотециевидные плодовые тела 95
Клейстотеций 27, 28, 69, 75, 80, 81, 84, 89, 95
Клетка-ножка 78
Коллариум 140
Колонка 57
Колумелла 152, 169, 171, 172, 173, 178, 182
Кольцо 141
Комплекс социальный 17
Конидиеносец 59, 67
Конидии 26, 27, 31, 46, 57, 61
Конидиома 27, 31, 41, 46, 56
Конвергентные линии развития 113
Консистенция 29, 127
Консументы 17
Копулирующие отроги 68
Копуляция 67
Коремия 31, 41, 58, 59
Коралловидные плодовые тела 116, 117, 129, 169
Корка 114
Корочковидная строма 95
Кортин (велюм) 162
Кортициоидный тип развития 123
Козволюция 15, 85
Край шляпки 137
Край пластинок 139
Крассисумка 74
Крышечка 74
Ксилотрофы 101, 151, 206
Кутис 30, 149

Лакунарная поверхность ножки 169
Латеральные придатки 88
Латициферы (латиферы) 148, 166
Лигнин 15
Лизигенная пора 83, 95
Лизин 14

Лизирующая оболочка 28
 Листоватые плодовые тела 32
 Лихенизированные грибы 32
 Лихенома 32, 41
 Ловчие гифы 39
 Ложнопластинчатый гименофор 130
 Ложе 41, 58, 59, 81
 Ложная ножка 170
 Локула 29, 30, 96

Макромицеты 32, 110
Макроструктуры 113
 Медулла 99, 102
 Мейоз 25, 51, 111
 Мейоспорангий 21, 27
 Мембрана 10, 33
 Мерулиоидные плодовые тела 130
 Мероспорангий 41, 57
 Метаболизм 41, 108
 Метула 58
 Метулоидные цистиды 148, 151
 Микобионт 7, 28
 Микоз 80
 Микориза 16, 85
 Микосимбиотрофы 7
 Микромицеты 110, 144
 Микроструктуры 119
 Миксомицеты 11
 Мириотеций 27, 75, 96, 97
 Митоз 8, 111
 Мицелий 11, 35, 75
 Млечные гифы 166, 171
 Мономитическая гифальная система 120, 152, 154
 Морщинистый гименофор 127, 129, 130
 Муральные споры 44
 Митуалистическая ассоциация 17
 Мягкомясистые плодовые тела 128, 129, 151

Надземные плодовые тела 168
 Некротрофия 18
 Несептированный мицелий 35
 Неосема 16
 Ножка 49, 52, 94, 102, 139, 151, 158, 170, 172, 175, 178, 182, 189, 209
 Носик 169

Облигатные паразиты 207
 Оболочка (клеточная стенка) 33, 42, 52
 Одношляпковый тип развития 170
 Олеоцистиды 148

Отогенез 18, 25
 Оперкулятная сумка 28, 99
 Органеллы 9, 33
 Органы 41, 72
 Орнаментация 43, 154
 Осмотрофы 8
 Остиоля (устьице) 86
 Отроги 67

Палисадная паренхима 37
Паразиты 26, 206
 – облигатные 27
 – факультативные 27
 – эктопаразиты 27
Паразитизм 18, 85
Параллельная (регулярная) трама пластинок 145
Параплектенхима 37
Парафизы 28, 51, 53, 85, 86, 98, 99
Парентосома 36
Паренхима 28, 83, 95
Партеногамия 72
Паутиноистое покрывало 155
Пельтоидные плодовые тела 95
Первичный мицелий 108
Перидермиум 62
Перидий 28, 30, 62, 65, 81, 83, 85, 104, 170, 171, 172, 178, 180, 182, 183
Перидиолы 175, 180
Перикарп 65
Периспорий 162
Перистом 168, 170
Перитеций 27, 28, 32, 75, 85, 87, 88, 89, 91
Перитециоидные плодовые тела 95
Перифизы 86
Перфорационные 39
Пиелипеллис 144
Пилеоцистиды 144, 147
Пикниды 31, 41, 58, 59, 60, 61, 64
Пикнии 61
Пионноты 58
Плазмогамия 51, 71
Плазмодий 25
Пищеварение экзогенное 25
 – эндогенное 25
Пластинки 30, 139, 140, 174, 178
Пластинчатый гименофор 117
Плевротоидные плодовые тела 152
Плеоморфизм 48
Плевроцистиды 144, 147
Плектенхима 37

Плектотеций 27, 28, 80
 Пленки 40, 124
 Плодовые тела 91, 108, 110
 Плодущая часть 94
 Поверхность шляпки 133, 134
 – войлочная 134
 – волокнистая 134
 – гигрофанная 134
 – желатинозная 134
 – зональная 137
 – псевдочешуйчатая 136
 – слизистая 134
 – сухая 133
 – чешуйчатая 135
 – щетинистая 134
 Подземные плодовые тела 92, 110, 176
 Подстилка 75, 180
 Подушковидные стромы 95
 Покрывало общее 132, 133, 140, 152, 181
 – частное 132, 133, 141, 152
 Полисадный слой 30
 Пористый гименофор 117
 Поры 36, 83, 86
 Почкующийся мицелий 35, 50
 Поясок (кольцо) 164
 Придатки (выросты) 26, 28, 82, 87, 88
 Примордии 108, 109
 Прозоплектенхима 37
 Прокариоты 10
 Прокормофиты 16
 Промицелий 31
 Проростковые гифы 33, 39, 41
 Прототуникатные сумки 27, 85, 87
 Пряжки 37, 160
 Псевдоапотеций 27, 96
 Псевдогимений 96
 Псевдомицелий 27, 35
 Псевдопаренхима 65, 96
 Псевдоперидиолы 175
 Псевдотеций 29, 75, 95, 96
 Псевдоткани 33
 Псевдоцистиды 122, 148
 Продуценты 17
 Прототеций 27
 Пряжки 35
 Пустулы 28, 65

 Равномерный тип глебы 168
 Распростерто-отогнутые плодовые тела 113, 114, 115
 Распростертые плодовые тела 113

 Редуценты 15, 17
 Резупинатные плодовые тела 113, 121
 Репродуктивные структуры 33, 41
 Рецептакул 30, 172
 Ризоиды 35, 67, 103
 Ризомицелий 26
 Ризоморфы 40, 178
 Риниофитоиды 17
 Ростелий 62, 63

 Сапротроф 85
 Связывающие гифы 119, 120
 Секотииодный тип развития 154
 Септы (перегородки) 33, 35, 44
 Септированность базидии 50
 – мицелия 36
 – спор 44
 Сидячие плодовые тела 113, 114, 115
 Симбиотрофы 18, 85, 127, 207
 Синема (коремя) 40
 Скелетные гифы 119, 120
 Склероциеподобные плодовые тела 93
 Склероции 20, 75, 83, 89, 91
 Слизевика 22
 – клеточные 22
 – сетчатые 22, 142
 Слизистое покрывало 153
 Слоевище 32, 33
 Соматические гифы 41
 Соматогамия 72
 Сопутствующие структуры аском 89
 Соредии 32
 Сорус 31, 56, 65
 Сермагонии 61
 Спермации 41
 Спора 9, 11, 39, 42, 51, 52, 171, 178
 Споры гаплоидные 25
 – покоящиеся 25, 26
 – телеоморфы 51
 Спорангиеносец 57
 Спорангий 26, 41, 57
 Спорангиоли 57
 Спорангиома 41, 56
 Спорангиоспора 26, 41, 45
 Споридии 31, 50
 Споровый порошок 158, 209
 Спородохий 58, 59
 Спорокарп 25, 69
 Спороклядии 56
 Спороношение бесполое 45

- половое 45
- Спорофиты 17
- Спороцисты 26, 80
- Споруляция 25
- Стеригма 29, 42, 108, 111
- Стерильные гифы 121, 180
- Стилоспорангий 41, 57
- Стипипителлис 144
- Столоны 35, 44, 67
- Строма 27, 60, 65, 75, 83, 84, 86, 89, 91, 110, 125
- Строматоидные плодовые тела 89
- Субгимений 104, 145, 146
- Субикулюм 27, 28, 75, 89, 90
- Субстрат 109, 189, 209
- Субстратный мицелий 67
- Сукцессия 108
- Сумка (аска) 20, 27, 41, 51, 71, 86, 99
- Супраапикулярный диск 42, 147
- Сфероцисты 30, 144

- Таксон** 20, 21
- Таллом 8, 33, 110
- Твердомясистые плодовые тела 114
- Текстура 38
- Телейтокучка 31, 64
- Телейтоложе 31, 64
- Телейтопустула 64
- Телейгоспоры (телиоспоры) 31, 49, 61, 63, 64, 65
- Телейгоспороношение 63
- Телеоморфа 29, 31, 67
- Тириотеций 75, 96
- Ткань (мякоть, трама) 30, 33
- Трама 30, 114, 142, 144, 146, 171, 178
 - билатеральная 145
 - инверсная 145
 - неправильная (иррегулярная) 145
 - правильная (регулярная) 145
- Траматические цистиды 122
- Тримитическая гифальная система 120
- Трихогина 41, 70
- Триходермис 30, 149
- Трофические группы 206
- Трубка 33
- Трубочка 36, 211
- Трубчатый гименофор 114, 117, 151
- Тяжи 65, 180

- Униуникатная сумка 27, 28, 74, 82
- Урединома 31, 56, 61, 62
- Уредокучки 63, 64

- Уредопустулы 63
- Уредоспоры 48, 64
- Уредоспороношение 62, 64
- Устоспоры 49, 65
- Устьице (остиоля) 86, 88

- Фазы** 45
- Факультативный паразитизм 207
- Фертильная часть плодовых тел 97, 124
- Фиалиды 31, 56, 57
- Фикомицеты 17
- Филогенез 13, 106
- Форма 43
 - перитециев 86
 - спор 43
 - сумок 73
 - шляпки 135, 188
 - цистид 149
- Фотобионт 7, 17
- Фрагмобазидии 54, 112, 186
- Фуникулюс 180

- Хаматеций** 96
- Хейлоцистиды 144, 147
- Хитин 12, 25
- Хитозан 56
- Хитосомы 33
- Хламидоспоры 26, 49
- Холобазидии 54, 112
- Хризоцистиды 149

- Цвет** 144, 189
- Целлюлоза 12
- Ценоцитный мицелий 35
- Центральная ножка 158
- Цеома 62
- Цианофильные споры 154
- Цикл 45
- Цистиды 30, 121, 147
- Цистидиола 122
- Цитоплазма 33
- Цифеллоидные плодовые тела 124

- Чашевидная аскома** 103
- «Черная линия» 114
- Черепитчатые плодовые тела 124
- Чечевицевидные плодовые тела 102
- Чехлик 180

- Шиповидный гименофор** 127

Шляпка 133, 151, 154, 173, 209
Шляпковидные плодовые тела 115
Шпательевидные плодовые тела 114

Щели 33

Щетинки 59, 123, 126, 180
Щиток 95

Экзоперидий 168, 169, 170
Экзоспорий 42, 43, 54, 106, 171
Экзострома 29, 91
Экзофитный мицелий 39
Экогоризонт 15
Эксцентрическая ножка 158
Эктомикориза 17, 167
Эктотрофный мицелий 90
Эктофитный мицелий 90
Эктоэксципул 99

Элатеры 174, 182
Эндомикориза 17
Эндоперидий 168, 169, 170
Эндоспорий 42, 126
Эндострома 91
Эндотрофный мицелий 90
Эндифитный мицелий 39, 90
Эндоэксципул 104
Эпигейные плодовые тела 68
Эпикутис 30, 165
Эписпорий 42, 126, 147
Эпителий 149
Эукариоты 8, 9, 10
Эцидиоспоры 48, 62, 64
Эцидий 61, 62, 64

Ядовитые грибы 157
Ядро 10, 36

Учебное издание

Кутафьева Наталья Петровна

МОРФОЛОГИЯ ГРИБОВ

Выпускающий редактор *Т. С. Швайковская*

Редактор *Г. И. Сергеева*

Обложка *В. А. Кривобоков*

Художник *Н. П. Кутафьева*

Обработка рисунков *Е. А. Блинова, С. Л. Ярославцев*

Технический редактор *В. Н. Морошкин*

Корректор *Л. А. Федотова*

Компьютерная верстка *Т. В. Велигжанина*

Изд. лиц. ИД № 00313 от 22.10.99

Гигиенический сертификат

№ 54.НЦ.02.953.П.134.11.01 от 20.11.2001

Подписано в печать 17.01.03. Формат 84 108/16. Бумага офсетная. Гарнитура Таймс.

Печать офсетная. Усл. печ. л. 22,6. Уч.-изд. л. 16,8. Тираж 1000 экз. Заказ №

Сибирское университетское издательство
630058, г. Новосибирск, ул. Русская, 39

Отпечатано в типографии Сибирского издательско-полиграфического
и книготоргового предприятия «Наука» РАН
630077, г. Новосибирск, ул. Станиславского, 25