

ФЛОРА БЕЛАРУСИ

ГРИБЫ



ТОМ

2

КНИГА

1

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛАРУСИ
Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича

ФЛОРА БЕЛАРУСИ

ГРИБЫ

В 7 ТОМАХ

Минск
«Беларуская навука»
2012

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛАРУСИ
Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича

ФЛОРА БЕЛАРУСИ

ГРИБЫ

ТОМ 2
АНАМОРФНЫЕ ГРИБЫ

Книга 1

*Д. Б. Беломесяцева
Т. Г. Шабашова*

Темноокрашенные
гифомицеты

Под редакцией академика В. И. Парфенова

Минск
«Беларуская навука»
2015

УДК 582.28(476)
ББК 28.591(4Бел)
Ф73

Рецензенты:
доктор биологических наук Г. Ф. Рыковский,
доктор биологических наук профессор В. А. Мельник

Флора Беларуси. Грибы. В 7 т. Т. 2. Анаморфные грибы. Кн. 1. Темноокрашенные гифомицеты /
Ф73 Д. Б. Беломесяцева, Т. Г. Шабашова ; под ред. В. И. Парфенова. – Минск : Беларуская навука, 2015. –
162 с.: ил.

ISBN 978-985-08-1835-5.

Включает 103 рода и 215 видов темноокрашенных гифомицетов выявленных на территории Беларуси. Приводятся ключи для определения родов и видов, подробные диагнозы, сведения о круге растений-хозяев и о других субстратах, на которых развиваются микромицеты. Систематизированы данные о географическом распространении и встречаемости на территории республики. Текст богато иллюстрирован.

Книга предназначена для широкого круга специалистов в области микологии и ботаники, охраны природы, сельского и лесного хозяйства, для преподавателей вузов и студентов, а также всех тех, кто интересуется флорой Беларуси.

УДК 582.28(476)
ББК 28.591(4Бел)

ISBN 978-985-08-1835-5 (т. 2)
ISBN 978-985-08-1458-6

© Беломесяцева Д. Б., Шабашова Т. Г., 2015
© Оформление. РУП «Издательский дом
«Беларуская навука», 2015

ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА

Впервые в истории белорусской микологии в 2012 г. коллективом лаборатории микологии Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси начат выпуск многотомного издания «Флора Беларуси. Грибы». Первый том был посвящен шляпочным грибам порядков *Boletales*, *Amanitales* и *Russulales*.

Второй том издания описывает анаморфные грибы, образующие темноокрашенный гифальный тип спороношения.

Гифомицеты составляют подавляющее большинство среди так называемых плесневых грибов, распространены повсеместно, встречаются во всех основных экологических нишах – в почве и воздухе, в воде рек и океанов. Гифомицеты, в том числе и темноокрашенные, развиваются на многих растительных субстратах, на листьях, древесине и коре деревьев, в ризосфере растений. Они поселяются в тканях растений, как эндофиты; среди них есть патогенные виды, вызывающие заболевания растений и животных. Эта группа грибов объединяет виды биодеструкторов, входящих в детритный блок биосферы.

Гифомицеты-биодеструкторы растут на бумаге, тканях, древесине, сельскохозяйственной продукции, вызывая плесневые поражения, часто развиваются в жилых и промышленных помещениях. Воздействуют на многие техногенные субстраты: разрушают поверхностный слой камня (например, у памятников искусства), бетона, стекла (повреждают оптику) и т. д.

Изучением видового состава микромицетов этой группы микологи Института экспериментальной ботаники стали заниматься в 1950-х гг., и первые сборы, положившие начало формированию гербария микромицетов, были сделаны ученицей академика В. Ф. Купревича Т. А. Щербаковой.

Значительный вклад в формирование современных представлений о биоразнообразии дематиевых грибов внесли отечественные фитопатологи под руководством академика Н. А. Дорожкина, изучавшие болезни сельскохозяйственных культур, за это время гербарий был пополнен гифоми-

цетами родов *Drechslera*, *Helminthosporium*, *Bipolaris* и др.

В это же время (начиная с 1970-х гг. и до настоящего времени) была основана коллекция чистых культур микромицетов, в которую помимо фитопатогенных видов вошли многие почвенные грибы, выделенные из ризосферы растений.

Основоположниками этого направления стали С. Н. Бельская, Н. Н. Чекалинская и В. И. Нитиевская. По результатам их исследований был опубликован ряд монографий, в частности «Болезни картофеля» (1983), «Болезни бобовых культур» (1987), «Патогенные грибы на бобовых травах» (1990), в которые вошли сведения о патогенных видах темноокрашенных гифомицетов.

Вторым значительным направлением в изучении этой группы грибов стали исследования по лесной фитопатологии В. Н. Федорова (преимущественно по микобиоте интродуцированных древесных растений) и В. Н. Корзенка (по микобиоте лесных питомников).

В дальнейшем под руководством заведующей лабораторией микологии О. С. Гапиенко начали развиваться новые направления, в том числе изучение грибов-биодеструкторов в жилых и промышленных помещениях, на архивных материалах, музейных экспонатах, включая живописные полотна. Значительно расширился спектр изучаемых почвенных грибов, уже не только обитателей ризосферы сельскохозяйственных растений, но и лесных, луговых почв, почвы в зеленых насаждениях городов.

По результатам многолетних исследований были собраны данные о представителях 103 родов и 215 видов темноокрашенных микромицетов, которые и послужили основой для написания данной работы.

Сведения о количестве родов и видов дематиевых грибов, приведенные выше, не говорят о том, что изучение этой таксономической группы в Беларуси окончено. Существует формула соотношения между количеством видов сосудистых растений и грибов для разных регионов мира. Среднее соотношение приблизительно равно 1:6. Основываясь на данных белорусских флористов, которые опре-

делили, что общее количество высших растений в республике около 1700 видов, можно предположить, что общее число грибов в нашей стране может достигать до 10 000, а реальное количество дематиевых гифомицетов составляет не менее 10% от их общего количества.

Следует отметить, что после критической обработки микологического гербария значительно расширен видовой состав охраняемых видов гри-

бов, подготовленных для внесения в новое издание Красной книги Республики Беларусь. В частности, впервые в список охраняемых видов внесен микромицет – темноокрашенный гифомицет *Ojibwaya perpulchra* B. Sutton, развивающийся на можжевельнике и являющийся исключительно редким видом в мире. В настоящее время его местобитания приняты под охрану государства.

Академик В. И. Парфенов

ОТ АВТОРОВ

При подготовке данного тома авторами использованы материалы Гербария MSK-Fungi лаборатории микологии Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси.

Были использованы преимущественно сборы коллекторов (кроме авторских сборов): В. И. Нитиевская (микромитеты на бобовых культурах), В. И. Корзенюк (микромитеты хвойных пород), С. И. Кориняк (микромитеты на лекарственных травянистых растениях), Е. О. Юрченко (микромитеты на розоцветных, а также ассоциированные с кортициоидными грибами на древесине).

При составлении ключей для определения родов и видов, а также диагнозов грибов авторы в первую очередь опирались на работы М. В. Ellis (1971, 1976), К. Seifert, G. Morgan-Jones, W. Gams, B. Kendrick (2011) и В. А. Мельника (2000). Синонимы приведены по Index Fungorum.

Иллюстрации представлены в основном авторскими фотографиями и рисунками. Авторы признательны С. И. Кориняку и Е. О. Юрченко за разрешение использовать выполненные ими рисунки, в обработке Т. Г. Шабашовой. Рисунки Е. О. Юрченко к видам: *Actinocladium rhodosporum*, *Costantinella terrestris*, *Cryptocoryneum condensatum*, *Excipularia fusispora*, *Exosporium tiliae*, *Helicosporium vegetum*, *Helminthosporium velutinum*, *Leptographium*

abietinum, *Monodictys paradoxa*, *Taeniolella alta*, *Taeniolella scripta*, *Troposporella fumosa*. С. И. Кориняк к видам: *Aureobasidium pullulans*, *Botrytis cinerea*, *Cercospora aconite*, *C. atromaculans*, *C. calendulae*, *C. leonuri*, *C. olivascens*, *C. tabacina*, *Pas-salora caulophylli*, *P. venturioides*. Иллюстрации к видам *Cheiromoniliophora gracilis*, *Matsushimaea fasciculate* и *Ojibwaya perpulchra* принадлежат В. А. Мельнику. Фотография *Chalara fraxinea* была предоставлена В. Б. Звягинцевым (БГТУ).

Авторы выражают глубокую благодарность доктору биологических наук В. А. Мельнику (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург) за проведение научных консультаций по вопросам таксономии и рецензирование данной работы, доктору биологических наук И. А. Дудке (Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины, Киев) за рецензирование и ценные консультации при подготовке серийного издания флоры, доктору биологических наук Г. Ф. Рыковскому за критический обзор и рецензирование рукописи, научному редактору серии «Флора Беларуси» академику НАН Беларуси В. И. Парфенову, заведующей лабораторией микологии Института экспериментальной ботаники кандидату биологических наук О. С. Гапиенко, под руководством которой проводились исследования.

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ АНАМОРФНЫХ ГРИБОВ В БЕЛАРУСИ

Микромицеты, включая анаморфные грибы, стали предметом изучения в Беларуси еще в начале XIX в. Первая дошедшая до нас работа, в которую были включены 17 видов микроскопических грибов, найденных на территории нашей страны, принадлежит J. Jundzill (1830), в дальнейшем сборы были сделаны польскими ботаниками К. Filipowicz, A. Kastory, F. Bloński и др., два вида из рода *Frankia* (anamorphic *Diaporthales*) и *Erineum* (incertae sedis) были включены в книгу F. Bloński (1889). Более поздние сборы проводились российскими микологами А. Ячевским, Г. Дорогиным и С. Шембелем. А. Ячевский (1907) сообщил об одном виде гифомицетов (*Fusicladium pyrinum*), Г. Дорогин (1902) – о двух видах, а С. Шембель (1913) – уже о 22 видах гифомицетов. Продолжали публиковаться польские микологические сборы, в частности А. Kastory (1912) приводит данные по 42 видам анаморфных грибов Витебского и Оршанского районов.

Первые публикации советского периода относятся к 1925 г. Это статья Г. Н. Высоцкого и соавт. «По южной Белоруссии. Наблюдения при ботанической экскурсии» (приводится 12 анаморфных видов), а также «Первый список грибов и миксомицетов Белоруссии» Л. А. Лебедевой (3 анаморфных вида). Собственно, со списков Лебедевой (1925–1935) мы и отсчитываем начало систематического изучения микромицетов Беларуси, которое пришлось на предвоенные годы и связано в первую очередь с ржавчинными грибами и в гораздо меньшей степени – с анаморфными. В работах Л. А. Лебедевой, как и в «Грыбах Смальявіцкага району (Меншчына)» В. Ф. Купревича (1931), основное внимание уделялось хозяйственно значимым грибам возбудителям ржавчины. Тем не менее во «Втором списке...» приводятся данные по 23, а в «Третьем списке...» – еще по 6 видам анаморфных грибов. Г. И. Нестерчук (1927) описывает 5 видов анаморфных грибов на сеянцах в лесном питомнике. С. М. Тупяневич (1930, 1932) выявил на бобовых травах 53 вида микромицетов.

В Западной Беларуси в эти годы работали польские ботаники, так, Z. Tumiłowiczówna (1935) при-

водит список из 69 анаморфных грибов, собранных в Волковысском районе.

После окончания Второй мировой войны в БССР вышел ряд публикаций, посвященных видовому составу фитопатогенов сельскохозяйственных растений, в частности статьи Е. Г. Гулецкой (1958) по болезням кукурузы, О. Я. Стрельской (1958) по болезням льна.

К этому периоду относятся и первые сборы микромицетов, вошедшие в Гербарий MSK-F (в настоящее время гербарий грибов Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича). Наиболее ранними сборами (1950-е гг.) микромицетов на территории Беларуси, хранящимися в нашем гербарии, являются ржавчинные виды и патогенные анаморфные грибы (родов *Bipolaris*, *Helminthosporium*, *Fusarium* и др.) на различных растениях-хозяевах, включая сборы В. Ф. Купревича и его ученицы Т. А. Щербаковой (неопубликованные).

Впоследствии под руководством академика Н. А. Дорожкина в лаборатории микологии Института экспериментальной ботаники начали проводиться масштабные исследования в области изучения патогенных грибов картофеля и бобовых культур. В 1973 г. С. И. Бельской, В. И. Нитиевской и Н. И. Чекалинской начала создаваться коллекция чистых культур. С. И. Бельской, Т. М. Алексеевой, Л. М. Новиковой и Т. Г. Шабашовой изучались вопросы экологии микроорганизмов – возбудителей болезни картофеля и их антагонистов. В. И. Нитиевской, Н. И. Чекалинской и В. М. Корней по сборам и материалам изучения видового состава патогенной микобиоты бобовых трав были опубликованы сведения о более чем 170 видах грибов, дан их таксономический анализ и флористическая характеристика. Значительное внимание уделялось изучению сообщества микромицетов, обитающих в ризосфере, в сосудистых и коровых тканях корней сельскохозяйственных растений с признаками развития корневых гнилей. Особенно многочисленны изоляты рода *Fusarium*. В частности, было установлено, что клевер фактически накапливает фузариозную инфекцию, а видовой состав микро-

мицетов ризосферы и корней богаче у молодых растений, в то время как на старовозрастных посевах он упрощается, здесь преобладают представители родов *Alternaria*, *Cladosporium*, *Ulocladium*. В ходе исследований накапливался значительный гербарный материал, а также культуры штаммов грибов.

Результаты исследований видового состава патогенов бобовых нашли свое отражение в таких работах, как «Болезни люпина» (Дорожкин Н. А., Чекалинская Н. И., 1965); «Хваробы дзікарослых бабовых раслін у Беларусі» (Дорожкин Н. А., Чекалинская Н. И., Нитиевская В. И., 1977), монография этих же авторов «Болезни бобовых культур в БССР» (1978); статья «Грибы рода *Stemphylium* Wallr. на бобовых культурах» (1982); «Патогенные грибы на бобовых травах в Белоруссии» (Дорожкин Н. А., Нитиевская В. И., 1990).

Микромицеты, развивающиеся на картофеле (14 видов) описываются в монографии «Болезни картофеля» (Дорожкин Н. А., Бельская С. И., 1979); статье «Грибы рода *Fusarium* на картофеле в Белоруссии» (Дорожкин Н. А., Билай В. И., Бельская С. И., Элланская И. А., Алексеева Т. П., Новикова Л. М., 1984). Одиннадцать видов грибов, относящихся к родам *Acremonium*, *Fusarium*, *Phoma*, были идентифицированы Т. П. Алексеевой (1981).

Анаморфные грибы как возбудители болезней культурных растений также рассматривались в статьях следующих авторов: Л. В. Бондарь (1971 и 1982), Е. М. Обухович (1973), Н. С. Шить (1974), Н. Н. Лукашик (1974). Болезнями озимой ржи занималась Н. А. Новик (1975), а Л. М. Новикова (1982) изучала возбудителей гнилей картофеля.

О. С. Гапиенко включила краткое сообщение о двух видах анаморфных грибов в работу, посвященную экологии макромицетов (1985).

Еще одно направление, в котором формировался гербарий микромицетов, было связано с изучением болезней хвойных растений на территории Беларуси.

Патогенная микобиота хвойных интродуцированных пород изучалась сотрудником Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича В. Н. Федоровым (1978). Исследуя болезни сеянцев хвойных пород, В. И. Корзенко выявил ряд новых для нашей республики видов грибов (1990, 1991). В работе американского миколога Т. Р. Nag Raj «Coelomycetous anamorphs with appendage-bearing conidia» (1993) опубликована новая комбинация *Pestalotiopsis stevensonii* (Peck) Nag Raj со ссылкой на В. И. Корзенку, обнаружившего этот гриб на отмершей хвое сеянцев сосны в Беларуси (ранее

вид считался сугубо североамериканским). Также В. И. Корзенком был впервые описан род *Acarosporium* на хвойных. Всего список выявленных им микромицетов на сеянцах содержит 46 видов, из них 39 – в анаморфной стадии. К сожалению, большая часть гербарного материала в 1980-х гг. была передана на хранение в гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, в нашем гербарии MSK-F хранится только часть образцов в виде дублетов, переданных нам в 2000-х гг.

В дальнейшем работа по выявлению видового разнообразия микобиоты хвойных пород в Беларуси была продолжена Д. Б. Беломесяцовой (2004). Изучение микромицетов на можжевельнике, сосне, ели, пихте и некоторых хвойных интродуцентах позволило существенно пополнить гербарий как патогенными, так и сапротрофными видами. О. С. Гапиенко с сотрудниками лаборатории микологии, а также коллегами из Белорусского технологического университета издали по заданию Министерства лесного хозяйства «Атлас болезней лесных пород Беларуси» (2011), в который вошли несколько десятков болезней, которые вызываются грибами в анаморфной стадии.

Т. Г. Шабашовой был собран значительный гербарий микромицетов, преимущественно развивающихся на листовых древесных и кустарниковых породах (2013). Он включает сборы на основных лесобразующих породах (дуб, береза, ясень, клен, тополь, осина, граб), а также на многих декоративных растениях.

Под руководством О. С. Гапиенко в лаборатории микологии Института экспериментальной ботаники в последнее десятилетие начали развиваться новые направления, связанные биоразнообразием анаморфных грибов.

Так, например, Т. Г. Шабашовой и Д. Б. Беломесяцовой были начаты исследования биоразнообразия почвенной микобиоты лесов и городских зеленых насаждений (2004–2005), которые в дальнейшем были продолжены Т. Г. Шабашовой (2008–2011).

Несколько видов сапротрофных темноокрашенных гифомицетов впервые для Беларуси были описаны Е. О. Юрченко на гниющей древесине (Yurchenko, 2001), им же в соавторстве с G. Arnold (2007) было изучено 18 микофильных грибов в анаморфной стадии.

Изучение видового состава микобиоты травянистых растений С. И. Кориняком (2004–2013), нашло отражение в монографии «Атлас болезней культивируемых лекарственных растений, вызываемых анаморфными грибами» (2010).

Большое внимание уделяется анаморфным грибам-биодеструкторам, развивающимся в жилых

и промышленных помещениях, а также на бумаге, на произведениях искусства и т. д. (Купревич Т. В., 2009).

Ниже приводится краткая информация о тематических разделах и отдельных коллекциях анаморфных грибов, входящих в микологический гербарий Института экспериментальной ботаники НАН Беларуси, послуживший основой для написания данного тома Флоры Беларуси.

1. Сборы микроскопических грибов 1940–1950 гг. Небольшой раздел, состоящий образцов, собранных В. Ф. Купревичем. Раздел представляет собой скорее историческую ценность, так как в нем представлено весьма ограниченное количество видов, преимущественно семейства *Pucciniaceae*.

2. Сборы анаморфных грибов 1950-х гг., сделанные Т. А. Щербаковой. Включают несколько видов, относящихся к родам *Bipolaris*, *Helminthosporium* и *Torula*, развивающихся на дикорастущих травянистых и кустарниковых растениях.

3. Микромитеты на бобовых культурах. Большинство образцов было собрано и идентифицировано В. И. Нитиевской, Н. И. Чекалинской и В. М. Корней. Коллекция содержит примерно 170 видов грибов, относящихся к родам *Peronospora*, *Mucor*, *Erysiphe*, *Golovinomyces*, *Microsphaera*, *Leptosphaerulina*, *Pleospora*, *Cymadothea*, *Chaetomium*, *Polythrincium*, *Sphaerulina*, *Sclerotinia*, *Pseudopeziza*, *Puccinia*, *Uromyces*, *Typhula*. Анаморфные грибы представлены родами *Alternaria*, *Ascochyta*, *Botrytis*, *Cercospora*, *Cladosporium*, *Coniothyrium*, *Cylindrocarpon*, *Fusarium*, *Kabatiella*, *Ramularia*, *Stemphylium*, *Pestalotia*, *Phoma*, *Septoria*, *Sporonema*, *Stagonospora*. Основными питающими растениями, представленными в гербарии, являются клевер, люцерна, эспарцет, донник и лядвенец. Наиболее ранние образцы относятся к началу 1960-х гг., и работа по сбору данной части гербария продолжалась вплоть до начала 2000-х гг. Многим гербарным образцам соответствуют штаммы в коллекции чистых культур, в том числе изоляты из ризосферы бобовых трав.

4. Микромитеты хвойных пород. Коллекция начала формироваться в 1970-х гг. В. И. Федоровым, затем В. И. Корзенком. В последние годы пополнялась разными коллекторами, среди которых Д. Б. Беломесяцева, Н. И. Федоров, Н. Ф. Кириленкова, Л. С. Чумаков, Н. О. Суменков, Т. Г. Шабашова, С. И. Кориняк, В. И. Нитиевская, Е. О. Юрченко. Самая большая часть коллекции (72%) таксономически представлена грибами в анаморфной стадии.

5. Микромитеты на видах семейства *Rosaceae*, сборы Е. О. Юрченко 1990-х гг. насчитывают не-

сколько сот образцов. Идентифицированные грибы относятся преимущественно к родам *Actinocladium*, *Fusicladium*, *Fusicocccum*, *Tripospermum*, *Spilocaea* и др.

6. Гербарий микромитетов, развивающихся на лекарственных растениях. Формирование этой части гербария началось с 1998 г. и продолжается до настоящего времени. Изучая болезни лекарственных растений, С. И. Кориняк идентифицировал около 200 видов микроскопических грибов, наиболее представлены роды *Alternaria*, *Cercospora*, *Septoria* и *Pseudocercospora*. Значительная часть гербарных образцов собрана в Лекарственном саду Виолентия на женьшене, эхинацее и других лекарственных растениях. В последние годы коллекция пополнилась сборами микромитетов на дикорастущих лекарственных растениях, а также на интродуцентах, произрастающих в ЦБС НАН Беларуси.

7. Небольшая, но интересная коллекция микромитетов грибов, собранная в 2004 г. Г. Арнольдом и Е. О. Юрченко включает около 70 образцов микромитетов, развивающихся на шляпочных и трутовых грибах. В анаморфной стадии – 18 видов (род *Thysanophora* и др.).

8. Микромитеты-биодеструкторы, собранные на различных субстратах (в первую очередь на бумаге) и идентифицированные Т. Г. Шабашовой, С. И. Кориняком и Т. В. Купревич, представлены родами *Aureobasidium*, *Stachybotrys* и др.

В 2006 г. О. С. Гапиенко и коллективом лаборатории микологии была подготовлена первая в отечественной микологической литературе сводка по грибам Беларуси, хранящимся в гербарии и коллекции чистых культур Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси, в которую вошло 513 видов анаморфных грибов (включая целомицеты и гифомицеты как темно-, так и светлоокрашенные).

В последние годы О. С. Гапиенко и соавт. был опубликован ряд крупных монографий, отдельные разделы которых посвящены анаморфным грибам: «Микобиота Национального парка «Припятский» (2012), «Микобиота Национального парка «Браславские озера» (2014), совместная с коллегами из Ботанического института РАН монография «Микобиота Белорусско-Валдайского Поозерья» (2013).

Исследования по изучению видового состава анаморфных грибов-фитопатогенов проводятся также и в ЦБС НАН Беларуси. Начиная с 1956 г. сотрудниками лаборатории защиты растений ЦБС проводятся исследования процесса формирования популяций патогенов и вредителей аборигенных и интродуцированных видов цветочных, древесно-

кустарниковых, тропических и субтропических растений. В 1958–1960 гг. А. И. Кустова опубликовала ряд работ по микобиоте ЦБС, в том числе упомянув 14 анаморфных видов. Несколько целкомицетов и гифомицетов из рода *Fusicladium* были представлены В. И. Васильевой в кандидатской диссертации по болезням тополей в БССР.

Значительный вклад в изучение патогенной микрофлоры внесла С. В. Горленко, в 1961 г. ею было опубликовано 18 видов анаморфных грибов, часть из них была представлена диагнозами и иллюстрациями. Совместно с Н. А. Панько были подготовлены монографии «Вредители и болезни интродуцированных растений» (1967) и «Формирование микрофлоры и энтомофауны городских зеленых насаждений» (1972). В 1969 г. С. В. Горленко написала фундаментальный «Определитель болезней цветочно-декоративных растений», продолжением темы стала ее докторская диссертация – «Формирование микрофлоры интродуцированных растений» (1974). Позже были опубликованы такие исследования С. В. Горленко и соавт., как «Вредители и болезни розы» (1984), «Устойчивость древесных интродуцентов к биотическим факторам» (1988), «Болезни и вредители новых видов кормовых культур» (1990), «Болезни и вредители клюквы крупноплодной» (1996). Всего С. В. Горленко приводит в своих работах более сотни видов патогенных анаморфных грибов, большинство из которых относится к целомицетам.

Патогенные микромицеты роз и брусники изучались Н. А. Галынской (1986–1999). В. К. Горовец опубликовал данные по распространению рода *Cercospora* в Белоруссии (1972 г.) и небольшую заметку по пятнистостям сложноцветных растений (1975). Современные работы по идентификации видового состава патогенов декоративных растений проводятся в лаборатории защиты растений ЦБС Н. Г. Дишук, В. А. Тимофеевой, В. С. Голубевой, В. С. Кобзаровой и их коллегами. Результаты проведенных исследований были обобщены в таких публикациях, как «Фитосанитарное состояние древесных насаждений на магистралях г. Минска» и «Грибные болезни лиственных и хвойных древесных растений г. Минска» (2006), «Фитосанитарное состояние рябины в г. Минске» (2006), «Фитопатологический анализ состояния лесопарковых насаждений г. Минска» (2007), «Болезни листьев в городских насаждениях» (2008), «Болезни корней, стволов и ветвей хвойных интродуцентов в ЦБС НАН Беларуси» (2009) и др. В приведенных публикациях также значительное место занимают анаморфные грибы – возбудители болезней культурных растений.

Касаясь фитопатогенных видов анаморфных грибов, следует упомянуть исследования сотрудников Института защиты растений. В лаборатории сельскохозяйственной фитопатологии с момента ее организации в 1971 г. основной темой исследований являются болезни зерновых культур. Несколько крупных монографий, таких как «Вредители и болезни зерновых культур и меры борьбы с ними» (Саммерсов В. Ф., Буга С. Ф., 1978), «Интегрированная система защиты ячменя от болезней» (Буга С. Ф., 1990) и диссертация «Биологическое обоснование защитных мероприятий против комплекса болезней озимого тритикале» (Жуковский А. Г., 2008), затрагивают вопросы видового состава патогенов зерновых, в том числе биологию и вредоносность ряда анаморфных гифомицетов, в частности, *Bipolaris sorokiniana*.

Наиболее значительные труды по лесной фитопатологии в Беларуси принадлежат представителям школы Н. И. Федорова (Белорусский государственный технологический университет). Монография Н. И. Федорова «Корневые гнили хвойных пород» (1984) затрагивала вопросы развития не только корневой губки, но и сопутствующих грибных инфекций. В учебнике «Лесная фитопатология» (2004) им рассматривается широкий круг анаморфных грибов, поражающих семена и вызывающих болезни сеянцев, подробно освещена проблема плесневых поражений древесины, вызываемых анаморфными грибами. В монографии «Особенности формирования еловых лесов Беларуси в связи с их периодическим усыханием» Н. И. Федоровым совместно с В. В. Сарнацким проведен анализ абиотических и антропогенных факторов, влияющих на развитие гнилей и раковых заболеваний ели обыкновенной, включая комплекс анаморфных грибов.

Над проблемами патологии хвойных работала также многие ученики Н. И. Федорова. Среди работ, которые касаются анаморфных фитопатогенов, следует упомянуть статьи Н. П. Ковбасы (1996), В. А. Ярмоловича (2000, 2010) и В. Б. Звягинцева (2006, 2014). Специалистами кафедры лесозащиты и древесиноведения БГТУ (Звягинцев, 2010) был выявлен инвазивный вид темноокрашенного гифомицета *Chalara fraxinea*, паразитирующий на ясене обыкновенном (*Fraxinus excelsior*). Ряд исследований проводился совместно коллективами Белорусского государственного технологического университета и Института леса НАН Беларуси, среди опубликованных результатов можно отметить статьи «Молекулярно-генетический анализ локусов рДНК основных патогенов лесных древесных пород Беларуси» (Баранов О. Ю., Панте-

лев С. В., 2012) и «Метагеномный анализ смешанных инфекций посадочного материала в лесных питомниках» (Баранов О. Ю. и соавт., 2014).

Большой вклад в изучение анаморфных грибов вносят исследования сотрудников кафедры ботаники Белорусского государственного университета. В. Д. Поликсенова в соавторстве с В. С. Кобзаровой и С. И. Кориняком опубликовала данные о 41 виде анаморфных грибов на лекарственных растениях (2000). И. С. Гирилович и соавт. описали более 20 видов микромицетов, развивающихся на сосудистых растениях в Лошицком парке (2002). Три представителя рода *Alternaria* были подробно рассмотрены в работах М. Н. Федорович (2005, 2006). Анаморфные грибы вошли также в коллективный труд кафедры «Таксономическое разнообразие высших растений и фитопатогенных грибов центральной части Минской возвышенности» (2006). В. Д. Поликсенова и А. И. Стефанович включили анаморфную стадию, относящуюся к роду *Oidium*, в список мучнисторосяных грибов, выявленных в окрестностях озера Нарочь (2006). В. Д. Поликсенова совместно с Е. Г. Щуплик опубликовали список фитопатогенных грибов на травянистых и древесных растениях Вилейского района (2014). А. К. Храмов всесторонне исследовал биологию рода *Botrytis* (2006) и видовой состав микромицетов, паразитирующих на листьях тополей (2005), в Национальном парке «Нарочанский» им выявлено 67 видов анаморфных грибов, в том числе инвазивные виды (2013, 2014).

На кафедре ботаники БГУ изучалось также биоразнообразие анаморфных водных грибов, А. И. Стефанович и В. В. Голубков в 1976 г. опубликовали первые сведения о водных гифомицетах Минского района. В дальнейшем этой группой грибов весьма успешно занимался В. И. Гулис, в своей работе «Водные гифомицеты Белорусской гряды и сопредельных территорий (видовой состав, особенности экологии, антибиотическая активность)» (1999) он приводит диагнозы и ключи для определения 50 видов водных гифомицетов. Им был опубликован ряд статей по экологии водных гифомицетов и описаны новые виды: «Preliminary list of aquatic hyphomycetes from central Belarus» совместно с Л. Марвановой (Чехия) (1999), «*Filosporella exilis*

sp. nov. on submerged plant debris from Belarus» (1998), «Three new scolecosporous hyphomycetes from waters in Belarus» (1999) и «Are there any substrate preferences in aquatic hyphomycetes?» (2001).

В Институте микробиологии НАН Беларуси в 1995 г. была основана лаборатория «Коллекция микроорганизмов», одной из основных задач которой является формирование коллекционного фонда непатогенных микроорганизмов, представляющих интерес для различных областей микробиологии и биотехнологии, в настоящее время коллекция насчитывает свыше 1200 штаммов микроорганизмов различных таксономических групп, издан «Каталог культур микроорганизмов». В коллекцию входят в том числе и некоторые штаммы анаморфных грибов, относящиеся к родам *Alternaria*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Sporotrichum*, *Trichoderma*, *Trichothecium* и др. Лаборатория экспериментальной микологии и биоповреждений данного института, в частности, занимается изучением плесневых грибов в анаморфной стадии, сотрудниками лаборатории А. Г. Мицкевич, И. А. Гончаровой и А. Н. Капичем были опубликованы статьи «Микромицеты в системе экологического мониторинга объектов материального наследия» и «Микологический мониторинг памятников деревянного зодчества», в которых приводится 54 вида микромицетов, выделенных из очагов плесневого поражения (2011).

В завершение краткого обзора истории изучения анаморфных грибов в Беларуси отметим, что лаборатория микологии Института экспериментальной ботаники НАН Беларуси является в нашей стране ведущим центром изучения таксономии данной группы грибов, а гербарий MSK-F – наиболее представительной коллекцией микромицетов, собранных на различных субстратах. Во 2-м томе издания «Флора Беларуси. Грибы», приводятся данные по систематике, распространенности и субстратной принадлежности 103 родов анаморфных грибов, относящихся к группе темноокрашенных гифомицетов. Видовой состав микромицетов базируется на гербарном материале MSK-F, коллекции чистых культур и публикациях сотрудников лаборатории микологии.

ТАКСОНОМИЯ ГИФОМИЦЕТОВ

Первое поколение микологов, в первую очередь Н. J. Tode (1791), С. Н. Persoon (1801) и Е. М. Fries (1832) уже включали гифомицеты в свои классификационные системы, и многие описанные этими авторами роды и виды используются в таксономии до сих пор. Большой вклад в изучение этой группы грибов

внес А. К. Corda своими иллюстративными работами *Icones Fungorum* (1837–1842) и *Prachtflora* (1839).

Изучению гифомицетов в 1813–1851 гг. посвящены также многочисленные публикации С. G. Preuss и L. P. Ditmar, впоследствии дополненные братьями Tulasne (1861–1865), впервые показавшими существо-

вание связи между некоторыми аморфными и телеоморфными стадиями развития микромицетов.

Ниже мы остановимся на наиболее значительных системах классификации анаморфных грибов.

Наиболее успешной из ранних попыток привести в стройную структуру сведения по таксономии грибов было создание Pier Andrea Saccardo системы, основанной на классификации всех грибов согласно типам их плодовых тел, пигментации и морфологии спор. Несмотря на некоторую искусственность система Р. А. Saccardo, изложенная в 26 томах «*Sylloge fungorum hucusque cognitorum*», исключительно удобна для практического использования и применялась большинством микологов почти до конца прошлого века.

Р. А. Saccardo разделил анаморфные грибы на порядки и семейства следующим образом:

I порядок – *Hyphomycetes* (Гифомицеты) включал грибы, образующие конидии на одиночных, или собранных в пучки (коремии), или расположенных слоем конидиеносцах, развивающихся всегда на поверхности питательного субстрата

II порядок – *Melanconiales* (Меланкониевые) включал грибы, конидиеносцы которых сгруппированы в тесный слой и погружены в питательный субстрат на так называемом ложе (спороложе), представляющем подстилку из плотного сплетения гиф.

III порядок – *Sphaeropsidales* (Сферопсидные, или пикнидиальные) включал грибы образующие конидиеносцы внутри особых вместилищ – пикнид.

Гифомицеты, не образующие плодовых тел, были разделены на семейства *Moniliaceae* (гиалиновые) и *Dematiaceae* (окрашенные); гифомицеты, образующие синнематные конидиомы (коремии), – выделены в семейство *Stilbaceae*; анаморфные виды, образующие конидиомы типа пикнид, – в семейство *Sphaeropsidaceae*.

Каждое семейство далее разделялось на более мелкие группы в зависимости от пигментированности конидий (группы *hyalo-* и *phaeo-*).

В *Mycelia sterilia* Р. А. Saccardo отнес роды, в размножении которых участвуют склероции, хламидоспоры и собственно мицелий.

Советскими микологами чаще использовалась разработанная на основе усовершенствования системы Р. А. Saccardo отечественная классификация «*Fungi imperfecti*» харьковского профессора А. А. Потебни (1908).

В отличие от саккардовской схемы *Fungi imperfecti*, включающей три порядка, А. А. Потебня подразделил эти грибы на следующие пять порядков.

А. Конидиеносцы, выступающие на поверхность субстрата, расположенные одиночно или в пучках, но не сплошным слоем.

I порядок – *Hyphales* – гифальные грибы, образующие одиночные или частично собранные в пучки конидиеносцы, но не сросшиеся (не спаянные) между собой в коремии.

II порядок – *Coremiales* – коремияльные грибы, развивающие конидиеносцы, тесно сросшиеся (спаянные) в пучки-коремии.

Б. Конидиеносцы, выступающие на поверхность субстрата, расположенные сплошным слоем.

III порядок – *Ascervulales* – спородохиальные грибы, развивающие большей частью короткие конидиеносцы, расположенные сплошным слоем (или ложем) на плотном сплетении гиф мицелия, часто плектенхиматического характера; образующееся спороложе (спородохия) не имеет мицелиальной оболочки.

В. Конидиеносцы, расположенные сплошным слоем, но развивающиеся в плодовых телах, окруженных оболочкой (перидием).

IV порядок – *Pseudopycnidiales* – псевдопикнидиальные грибы, образующие приплюснутые или блюдцевидные, не совсем развитые пикниды – псевдопикниды, т. е. образующие плодовое ложе, охватывающее своими краями с боков и сверху в виде щитка плоский гимениальный слой, состоящий большей частью из коротких конидиеносцев, расположенных у основания тесным, сомкнутым, параллельным (т. е. нерадиальным, в отличие от *Pycnidiales*) слоем.

V порядок – *Pycnidiales* – пикнидиальные грибы, развивающие конидиеносцы в виде радиального слоя, расположенного внутри хорошо развитых настоящих пикнид (пикнид с выводным отверстием в виде устьяца либо, значительно реже, неправильно раскрывающихся или раскрывающихся в виде апотеция).

Следует отметить, что А. А. Потебня, в значительной мере предвосхищая современные микологические тренды, собирался со временем разделить выделенные им порядки несовершенных грибов на семейства, соответствующие основным порядкам сумчатых грибов, с которыми они филогенетически связаны.

Более поздней модернизацией все той же системы Р. А. Saccardo стало выделение анаморфных грибов в отдел *Deuteromycota*.

Классификация выглядела следующим образом (по Черепановой, 2005).

Отдел: *Deuteromycota* (Дейтеромицеты, или несовершенные грибы).

Класс: *Hyphomycetes*.

Включает грибы с одиночными или собранными в коремии конидиеносцами.

Порядок: *Hyphomycetales* (Гифомицеты, или монилиальные грибы).

Грибы этого порядка имеют одиночные разветвленные или неразветвленные конидиеносцы, развивающиеся на мицелии, конидии, формирующиеся на вершине или боковых веточках конидиеносцев, одноклеточные или многоклеточные, одиночные или собранные в цепочки, иногда в слизистых головках.

Семейство: *Dematiaceae* (Дематиевые).

Грибы с одиночными конидиеносцами и конидиями (часто темноокрашенными) и всегда темноокрашенным мицелием. К этому семейству относятся такие роды, как *Alternaria*, *Cercospora*, *Cladosporium*, *Drechslera*, *Fusicladium*, *Helminthosporium*, *Nigrospora*, *Scolecotrichum*, *Stigmina* и др.

Семейство: *Moniliaceae* (Монилиевые, или бесцветные).

У представителей этого семейства мицелий, конидиеносцы и конидии бесцветные. Однако возможны случаи, когда конидии могут быть окрашены, но при этом мицелий и конидиеносцы остаются бесцветными. Включает такие роды, как *Aspergillus*, *Geotrichum*, *Monilia*, *Oidium*, *Paecilomyces*, *Penicillium*, *Ramularia*, *Trichoderma*, *Verticillium*.

Семейство: *Stilbellaceae* (Стильбелловые, или коремияльные).

Грибы с конидиеносцами, соединенными в коремии. Представители родов *Graphium*, *Stysanus*.

Класс: *Coelomycetes* (Целомицеты).

Конидиеносцы собраны в ложе или развиваются в пикнидах.

Порядок: *Acervulales* (Ацервуляриевые).

Конидиеносцы собраны в ложе. Обычно ложе погружено в субстрат, а сверху прикрыто кутикулой, эпидермисом или перидермой растения-хозяина. После созревания конидий прикрытие разрывается и конидии в слизи выступают наружу.

Семейство: *Tuberculariaceae* (Туберкуляриевые, или спородохиальные). Включает роды *Fusarium*, *Tubercularia* и др.

Конидиальные ложа выпуклые, состоящие из удлинённых конидиеносцев, рано выступающих из субстрата и развивающихся затем поверхностно. Ложа студенистые, восковатые, мягкие, реже твердые. Конидии различной окраски, формы и строения.

Семейство: *Melanconiaceae* (меланкониевые). Конидиальные ложа плоские или выпуклые, состоящие из многочисленных коротких конидиеносцев, обычно долгое время остающихся прикрытыми покровными тканями растения, позднее разрывающимися. Конидии разнообразны по форме, строению и окраске. Наиболее часто встреча-

ющиеся представители относятся к родам *Colletotrichum*, *Cylindrosporium*, *Gloeosporium*, *Melanconium*.

Порядок: *Pseudopycnidiales* (Псевдопикнидиальные).

Относящиеся сюда грибы имеют ложные пикниды, в виде либо блюдцевидных пикнид, либо чечевицеобразных, прикрытые щитком, имеющим большей частью радиальное строение.

Семейство: *Leptostromaceae* (Лептостромовые).

Пикниды чечевицеобразные с верхней частью радиального строения (щиток). Часто встречающийся представитель – *Leptothyrium*.

Семейство: *Excipulaceae* (Экципуловые).

Пикниды в зрелом состоянии всегда широко открытые, блюдцевидные, по форме напоминающие апотеции. Обычный род этого семейства – *Excipula*.

Порядок: *Pycnidiales* (Пикнидиальные).

Относящиеся сюда грибы имеют конидиальное спороношение типа пикниды.

Семейство: *Nectrioidaceae* (Нектриовидные).

Пикниды в большинстве случаев мягкой консистенции, имеющие оболочку яркой окраски. Пикниды либо одиночные, либо развиваются в строме, которая также характеризуется яркой окраской. Представитель – род *Polystigma*.

Семейство: *Sphaerioidaceae* (Сфероидные).

Пикниды хорошо развиты наподобие перитециев или апотециев с черной, бурой оболочкой (перидием), поверхностные либо более или менее погруженные в строму. Конидиеносцы простые, иногда разветвленные, радиально расположенные на внутренней поверхности оболочек пикнид. Образующиеся на конидиеносцах конидии (пикноспоры) имеют разнообразную форму – от шаровидной до нитевидной, одноклеточные, разделенные только поперечными или поперечными и продольными перегородками, бесцветные или окрашенные. Представители относятся к родам *Ascochyta*, *Cytospora*, *Septoria*, *Phoma*, *Phomopsis*, *Sphaeropsis* и др.

Следует отметить, что такого рода классификаций существовало достаточно большое количество, различались они, например, по отношению к спородохиальным грибам, которые иногда относились к целомицетам, а иногда – к гифомицетам, либо делились и частично (туберкуляриевые) относились к гифомицетам, а частично (меланкониевые) – к целомицетам.

Основным недостатком классических систем было существование большого числа переходных форм между гифо- и целомицетами, которые плохо вписывались в предложенные схемы.

В связи с этим уже в первой половине XX ст. в таксономии гифомицетов возникли филогенетический и онтогенетический подходы, при которых в основу систематизации положен способ образования конидий, конидиогенез и эволюционная близость таксонов.

Самые ранние шаги в этом направлении предприняли P. Vuillemin (1910) и E. W. Mason (1933). В 1953 г. S. J. Hughes предложил заменить систему Саккардо новой системой, в которой анаморфные грибы делились на 8 секций по типу онтогенеза конидий. В дальнейшем систему Хьюза уточняли и дополняли K. Tubaki (1958) и G. L. Barron (1968). Окончательно оформилась данная концепция таксонов анаморфных грибов, и были приняты четкие определения основополагающих понятий на конференции в Kananaskis (1971) под руководством W. B. Kendrick.

После упомянутой конференции появилось значительное количество таксономических работ, основанных на онтогенетическом подходе: M. B. Ellis (1971, 1976, 1987), W. B. Kendrick и J. W. Carmichael (1973 и др.).

Уточнение многих деталей конидиогенеза связано с совершенствованием оптических микроскопов и началом широкого применения электронной сканирующей микроскопии в микологии. Более углубленный взгляд на процессы размножения анаморфных грибов связан с трудами D. W. Minter и соавт. (1982–1984) и B. C. Sutton (1980), в том числе совместно с G. L. Hennebert (1994).

Результаты таксономических исследований были обобщены под руководством P. M. Kirk в 8–10-м изданиях Словаря грибов Айнсворта и Бисби (Hawksworth D. L., Kirk P. M., Sutton B. C., Pegler D. N. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 8th ed., 1995).

Более соответствующая современным научным представлениям онтогенетическая классификация породила ряд вопросов, касающихся родовой и видовой принадлежности микромицетов. Одной из сложных проблем современной микологической систематики стало определение понятия рода у анаморфных грибов.

Род в традиционной таксономии представляет собой ранг, объединяющий родственные организмы, и первый описанный вид дает свое имя в латинской биноминации всему роду. Для большинства организмов род рассматривается как естественная группа с общей эволюционной историей. Но для анаморфных грибов ситуация несколько иная.

Роды гифомицетов в настоящее время включают виды со схожим типом конидиогенеза, но у некото-

рых выделенных еще в XVIII–XIX вв. родов характер конидиогенеза варьируется. Например, в роды *Arthrobotryx*, *Cladosporium* и *Cladobotrium* входят одновременно виды с амеро-, дидимо- и фрагмоконидиями и т. п. Есть группы родов гифомицетов, различия между которыми достаточно условны, к примеру, морфологически трудно различимы роды *Chrysosporium* и *Sporotrichum*, хотя первый представляет анаморфу аскомицетов, а второй – базидиомицетов.

В последние годы принято говорить о «формальных родах» в приложении к анаморфным грибам.

В «Словаре грибов» подчеркивается, что такие формальные родовые названия применяются только к той стадии гриба, которую они описывают, но не обозначают весь организм, если он имеет более чем одну морфему.

Плеоанаморфные виды имеют несколько родовых названий для различных анаморф, плюс родовое название телеоморфы (аско- или базидиомицета).

В последние годы большинство ведущих микологов считают, что в тех случаях, когда связи между половой и анаморфной стадиями надежно установлены, приоритетным будет название телеоморфы независимо от других факторов (например от того, что анаморфа была описана раньше или является преобладающей стадией в жизненном цикле гриба, т. е. встречается значительно чаще). Однако существуют роды гифомицетов, для которых доказана полная утрата половой стадии, их обычно определяют как «анаморфные голоморфы».

Возникающая в связи с этим неопределенность и двойственность положения многих анаморфных грибов до сих пор не преодолена систематиками. Надежды на разрешение этих «больных» вопросов систематики и, в частности, классификация гифомицетов, связаны сейчас с использованием метода молекулярно-генетического анализа. Наиболее широко используемыми на практике молекулярными методами являются полимеразная цепная реакция (амплификация определенных районов геномной ДНК в большом количестве) и определение первичной нуклеотидной последовательности ДНК с помощью секвенирования. Для многих родов и видов грибов подобраны ПЦР-маркеры (праймеры), что делает возможным проведение ДНК-фингерпринтинга (ДНК-дактилоскопия, DNA fingerprinting), т. е. анализа полиморфизма по длине фрагментов амплификации (AFLP, RAPD и т. п.).

Считается, что наиболее репрезентативным для царства грибов является применение ITS-кодов (ITS – internal transcribed spacer). Применение ПЦР с ITS-праймерами основано на том, что участки генома, содержащие фрагменты, кодирующие ри-

босомальные РНК, имеют в своем составе как консервативные (собственно участки, кодирующие рРНК), так и переменные (спейсерные) последовательности. Консервативные участки позволяют подобрать праймеры для амплификации всей ITS-области и отдельных ее частей. Благодаря переменным участкам получаемые в результате ПЦР продукты у различных организмов могут различаться по величине и иметь различные последовательности. Фрагмент ДНК ITS-2, наряду с ITS-1, является наиболее часто используемым маркером в филогенетических исследованиях близкородственных организмов. В некоторых случаях (при отсутствии ITS участка у аскомицетов) применяются LSU (Large subunit) сиквенсы.

Создан международный генетический банк, включающий перечень ITS-сиквенсов для каждого

рода (обычно для типового вида). Обычной практикой для идентификации гифомицетов является секвенирование части нуклеотидной рибосомальной последовательности и использование баз данных (INSDC: GenBank, EMBL и DDBJ). Наиболее часто используемым алгоритмом считается BLAST (Basic Local Alignment Search Tool). К сожалению, база данных ДНК-сиквенсов для грибов очень невелика, и многие роды до сих пор не идентифицируются этим методом (Seifert, 2011).

Таким образом, можно констатировать, что современный подход к таксономии гифомицетов – вынужденно комбинированный, учитывающий как результаты молекулярного анализа, так и тщательное изучение микроскопических и культуральных признаков грибов, о чем подробнее говорится в следующем разделе.

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГИФОМИЦЕТОВ

Начиная исследование столь интересной и сложной группы микромицетов, как дематиевые грибы, невозможно обойтись без ссылки на такие фундаментальные монографии в данной области, как «Dematiaceous Hyphomycetes» (Ellis, 1971) и «More Dematiaceous Hyphomycetes» (Ellis, 1976), а также на единственный русскоязычный определитель, специально посвященный именно этой группе, – «Определитель грибов России. Класс Hyphomycetes. Сем. Dematiaceae» В. А. Мельника (2000). На приведенной в них классификации в значительной мере базируется данная работа.

Как уже упоминалось в предыдущем разделе, данные микромицеты относятся к группе грибных организмов, первоначально называвшейся Несовершенными грибами (*Fungi imperfecti*), впоследствии рассматривавшейся как искусственный класс, затем переименованный в отдел Дейтеромицетов (*Deuteromycota*). Более поздние исследования показали искусственность такого деления. В настоящее время под анаморфными грибами (митоспоровые грибы, дейтеромицеты, несовершенные грибы) мы понимаем общность микромицетов, размножающихся неполным путем (обычно с образованием экзогенных спор, называемых конидиями). Анаморфные грибы связаны в своем развитии в основном с аскомицетами и изредка с базидиомицетами. Аско- и базидиомицеты являются телеоморфами, половой стадией развития. Общность между анаморфной и телеоморфной стадиями устанавливается сейчас методами генетического анализа.

По анатомо-морфологическим особенностям анаморфные грибы традиционно разделяли на условные группы гифомицетов (гифальные, коремииаль-

ные и спородохиальные грибы), целомицетов (пикнидиальные и меланкониальные грибы) и агонимицетов (стерильные мицелии).

Гифомицеты (*Hyphomycetes*, *Hyphales*) являются формальной группой анаморфных грибов, насчитывающей более 1700 родов и 11 000 видов. К гифомицетам относят виды со свободными, простыми или ветвящимися конидиеносцами, развивающимися непосредственно на мицелии. Существуют различные подходы к классификации гифомицетов (подробнее об этом рассказано в предыдущем разделе), например, согласно восьмому изданию «Словаря грибов Айнсворта и Бисби» (1995), в зависимости от наличия либо отсутствия конидий и уровня агрегации конидиеносцев в конидиомы (коремии, спородохии) условный класс гифомицетов (*Hyphomycetes*) делится на следующие порядки: *Agonomycetales* (*Mycelia sterilia*), *Hyphomycetales* (включает семейства *Moniliaceae* и *Dematiaceae*), *Stilbellales* (*Coremiales*) и *Tuberculariales*. Десятое издание «Словаря...» (2011) приводит классификацию гифомицетов по телеоморфным стадиям. В практическом применении данная система не очень удобна, возникает масса сложностей, которые затрудняют работу по определению грибов, поэтому в данной книге нами была использована традиционная система описания видов по морфологическим признакам и типам конидиогенеза, которые весьма важны для таксономии гифомицетов.

Морфологические признаки включают тип конидиеносца и конидиомы, расположение конидиогенных клеток, особенности конидиогенеза и характер конидий. Комбинация этих признаков определяет родовую принадлежность вида. Как показал

В. А. Мельник (2000), «... в таксономии гифомицетов видны два подхода. Первый из них основан на априорно признаваемой приуроченности грибов к определенному роду растений. Такой принцип дифференциации имеет большое значение при работе с фитопатогенными гифомицетами. Иной подход, особенно при исследовании сапротрофных видов гифомицетов, – широкое использование всей совокупности морфологических признаков, особенно если они достаточно богаты. Различиям в систематической принадлежности растений, на которых встречаются эти грибы, в таких случаях придают меньшее значение, а иногда даже вовсе не принимают во внимание. Главенствующим в таксономии микромицетов в настоящее время, является морфо-генетический критерий».

Ниже нами приводятся основные морфологические и культуральные признаки, которые используются в систематике дематиевых грибов.

Мицелий и его производные. Мицелий у грибов этой группы большей частью хорошо развит, разнообразно окрашен, чаще в темные, буроватые тона. Мицелий септированный, ветвящийся, развивающийся как на поверхности, так и внутри питательного субстрата (погруженный). Гифы иногда агрегируются в склероции, образующиеся из тесного сплетения гиф мицелия, плотной консистенции, с большим содержанием запасных питательных веществ, снаружи покрытые плотным покровом, состоящим из одного или нескольких слоев темноокрашенных клеток, внутри сердцевины находится рыхлая часть, образованная из ложной ткани (плектенхимы).

Гифы также могут образовывать строму. Стромы подразделяются на прозенхиматозные, сложенные из гифальных элементов, расположение которых видно в строме, и псевдопаренхиматозные, напоминающие по строению паренхиме сосудистых растений.

Производными мицелия являются споры вегетативного размножения. Основные их типы следующие:

хламидоспоры, представляющие собой отдельные участки гиф, обособившихся от соседних частей мицелия и образовавших вокруг себя утолщенную оболочку, обычно пигментированную. По расположению хламидоспоры могут быть интеркалярными (промежуточными), возникающими на протяжении гифы, или терминальными (верхушечными, концевыми), образующимися на вершине гифы;

оидии – короткие округлые или удлинённые отклонения отдельных гиф с тонкой оболочкой, быстро теряющие связь друг с другом;

геммы – те же оидии, но с более плотной и обычно окрашенной оболочкой, по способу формирования напоминают хламидоспоры, отличаясь от них большей вариабельностью форм.

Отдельной группой являются споры, представляющие собой переходную ступень от собственно вегетативных спор к репродуктивным спорам-конидиям: бластоспоры – округлые клетки мицелия, размножающиеся почкованием, и артроспоры – четковидно возникающие споры, образующиеся путем нарастания основной клетки, расположенной на воздушном мицелии.

При изучении морфологических особенностей мицелия анаморфных грибов, как правило, значительное внимание уделяется характеру строения и окраски образуемых микромицетом колоний. Изучаются колонии как на естественных субстратах, так и выращенные на искусственной среде.

По строению колонии дейтеромицетов подразделяются по типу дерновинки на войлочные, бархатистые, шерстистые, пушистые, ватообразные, паутинистые, клочковатые; с ровной, бугристой, складчатой или зональной поверхностью. В чистой культуре обращают внимание на строение центральной части колонии (кратерообразная, куполообразная, плоская, с хохолком) и на характер края колонии (четкость, контур, цвет, строение и ширина).

Окраска колонии может сильно варьироваться в зависимости не только от видовой принадлежности, но и от возраста колонии. В случае если изучается микромицет в чистой культуре, рассматриваются также особенности реверса, обратной (нижней) стороны колонии. Большое диагностическое значение имеет также скорость роста колонии (величина колонии в разные сроки роста культуры).

Достаточно сложным, но важным для диагностики признаком является формирование гифами коротких боковых аппрессориев, которыми они крепятся к растению-хозяину, впоследствии выпуская нитевидные отростки, проникающие через кутикулу, – такие выросты называются гифоподиями. Имеются также строматоподии, в этом случае такие выросты возникают прямо из стромы.

Гифы дематиевых грибов весьма вариабельны по своему строению и выполняемым функциям. У некоторых видов образуются щетинки, иногда со вздутиями, напоминающими барабанные палочки (*Sporoschisma*).

Гифы большого диаметра иногда образуют тяжёлые мицелия, или ризоморфы. В этом случае они состоят из двух слоев – верхнего слоя клеток, темноокрашенного, как правило, весьма богатого меланином, и внутреннего, состоящего из отдельных светлоокрашенных клеток.

Гифы, несущие конидии, называются конидиеносцами. Они подразделяются на следующие категории.

1. По характеру расположения:

одиночные, свободно отстоящие друг от друга или объединенные в группы, но не сросшиеся (не спаянные) между собой, – мононематные;

расположенные группами, тесно сросшиеся (спаянные) между собой в пучки-коремии, – синнематные;

расположенные тесным слоем на подушковидных стромах, состоящих из рыхло сплетенных гиф, образуют спородохии (спороложа).

2. По степени дифференциации:

практически не отличающиеся от вегетативных гиф мицелия – микронематные;

отчетливо обособленные, заметно отличающиеся от вегетативных гиф мицелия, – макронематные. Как правило, они поднимаются вверх от поверхности мицелия;

неотчетливо дифференцированные от вегетативных гиф, обычно ниспадающие, редко поднимающиеся вверх от поверхности мицелия, – полумакронематные или семимакронематные.

Нижняя часть конидиеносца, если она не несет веточек называется ножкой, а верхняя часть – головкой.

3. По типу ветвления конидиеносцев:

простые (неразветвленные);

разветвленные (моноподиально, симподиально, дихотомически, мутовчато, кистевидно и т. д.) (рис. 1).

Выделяют наличие фиалид, стеригм, метул, добавочных веточек (рамы).

У таких видов, как, например, *Trimmatostroma*, рост конидиеносца в длину происходит заклады-

ванием клеток выше апекса. Подобные конидиеносцы называются меристематическими.

Небольшая группа грибов, включая род *Arthrinium*, имеет базауксические конидиеносцы, состоящие из материнской клетки и экстенсивно растущей гифы, т. е. они удлиняются за счет роста в базальной области.

Если рост конидиеносцев и их ветвей в длину происходит в апикальной области, они акроуксические.

Когда рост конидиеносцев прекращается с образованием конидии на апикальном конце они называются детерминированными, если рост не прекращается – индетерминированными.

Если конидиеносец продолжает расти выше участка, на котором расположены конидиогенные клетки, образуется терминальная стерильная часть, часто принимающая вид различных щетинок.

Клетки, которые продуцируют конидии, называются конидиогенными. Они могут быть следующих типов (Ellis, 1971):

интегрированные, когда клетки встроены в главный побег или ветви конидиеносца; в свою очередь они разделяются на такие подтипы, как интеркалярные (промежуточные, возникающие на протяжении конидиеносца) и терминальные (образующимися на апексе конидиеносца);

дискретные, если они обладают отчетливой формой (ампуловидные, сферические и т. д.) (рис. 2).

Процесс образования конидий называется конидиогенезом, основными типами являются таллический, при котором септой отделяется почти не дифференцированная клетка, и бластический, при котором формируются структуры конидии до ее отделения септой от конидиогенной клетки.

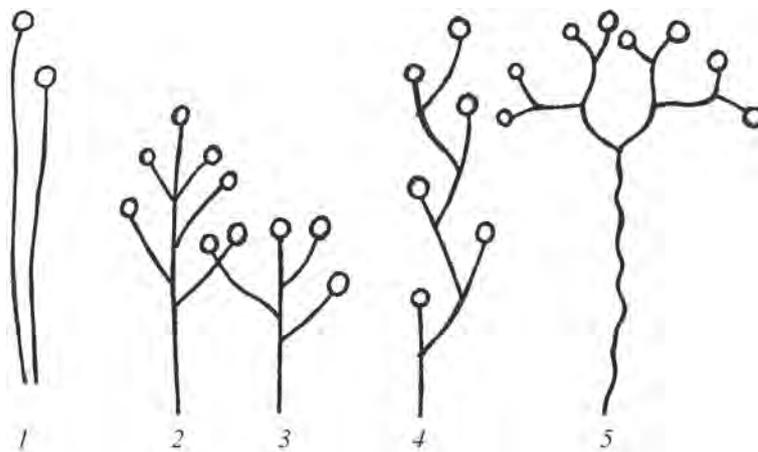


Рис. 1. Основные типы ветвления конидиеносцев (по Литвинову, 1967): 1 – простые конидиеносцы; 2 и 3 – моноподиальное ветвление; 4 – симподиальное ветвление; 5 – дихотомическое ветвление

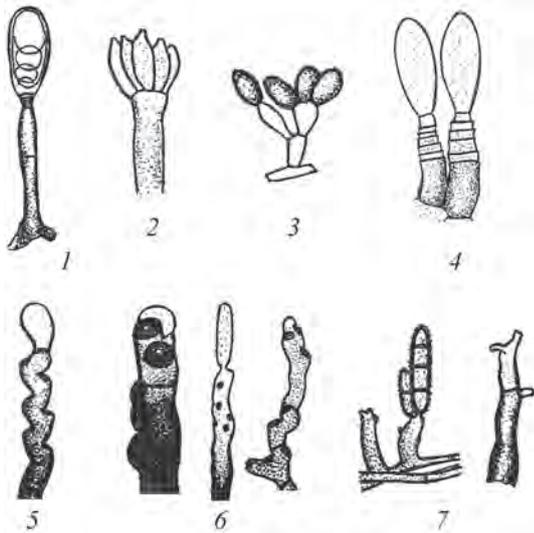


Рис. 2. Конидиогенные клетки: 1 – интегрированная; 2 – дискретная; 3 – детерминированная; 4 – перкуррентная; 5 – симподиальная; 6 – с рубчиками; 7 – с зубчиками

Бластический тип конидиогенеза встречается в природе значительно чаще таллического (рис. 3).

При голобластическом типе конидиогенеза обе (внешняя и внутренняя) стенки бластической конидиогенной клетки одновременно и в равной степени участвуют в образовании стенок конидии.

Когда голобластическая конидиогенная клетка выпячивается в одной точке, она называется монобластической, а если в нескольких – полибластической (рис. 4). Если конидия быстро отделяется, оставив после себя рубчик или зубчик, она называется бластоконидией.

Если в образовании стенок конидии участвует только внутренняя стенка конидиогенной клетки или ни одна из стенок не участвует прямо в обра-

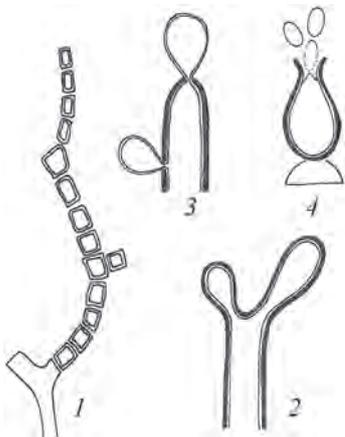


Рис. 3. Тип конидиогенеза: 1 – таллический; 2 – голобластический; 3 – энтеробластический третичский; 4 – фиалидный

зовании стенок конидии, такой тип конидиогенеза называется энтеробластическим. Энтеробластические конидиогенные клетки считаются третичскими, если они продуцируют конидии, чаще одиночные, реже в цепочках путем выпячивания внутренней стенки через один (монотретичские) или более (политретичские) каналов во внешней стенке.

Энтеробластические конидиогенные клетки называются фиалидными, если ни одна из стенок не участвуют прямо в образовании стенок конидии, конидии продуцируются в большом количестве в базипетальной последовательности через одно (монофиалидные) или несколько (полифиалидные) отверстия (рис. 4).

Фиалидные конидиогенные клетки часто называют просто фиалидами. Фиалиды возникают на метулах или непосредственно на стволике конидиеносца, а также самостоятельно на гифе мицелия. Фиалиды обычно состоят из расширенной части (вентура), шейки и воротничка. Фиалоконидии могут образовывать длинные цепочки или агрегироваться в головки или слизистую массу.

Детерминированные конидиогенные клетки прекращают свой рост после образования апикальной конидии, индетерминированные продолжают свой рост во время образования конидий. В этом случае конидиогенные клетки могут образовывать пролиферации (перкуррентные клетки), новая вырастает из предыдущей клетки (см. рис. 2).

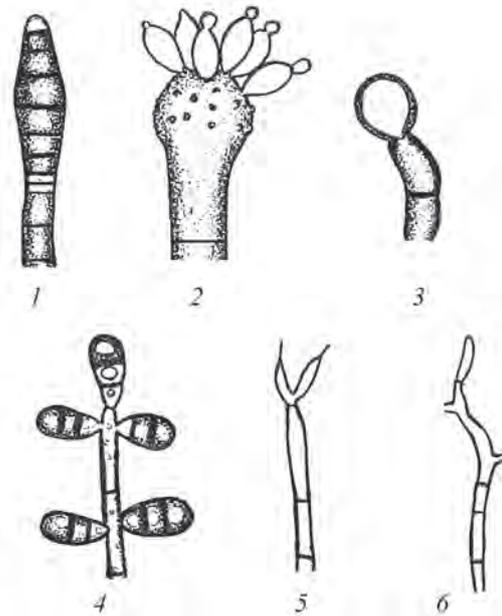


Рис. 4. Конидиогенные клетки: 1 – монобластическая; 2 – полибластическая; 3 – монотретичная; 4 – политретичная; 5 – монофиалидная; 6 – полифиалидная

Голобластические клетки со многими пролиферациями называют аннелидными. Обычно пролиферации носят симподиальный характер.

Конидии дематиевых грибов чрезвычайно разнообразны по форме, септированию и характеру окраски.

По форме конидии бывают цилиндрические, шаровидные, овальные, эллипсоидные, яйцевидные, продолговатые, грушевидные, булавовидные, обратнобулабовидные (к основанию шире, кверху утончающиеся), серповидные, нитевидные, спирально закрученные, звездчатые, дланевидные, Т-, U-, V-, Y-образные и т. д. (рис. 5).

Поверхность конидий (структура эпистория) бывает гладкая, шероховатая, шиповатая, бородавчатая, щетинистая.

Различают одноклеточные, двухклеточные и многоклеточные конидии; с поперечными и продольными, а иногда и с косыми перегородками (муральные).

Конидии располагаются непосредственно на конидиеносце; на фиалидах, стеригмах, зубчиках, выступах и веточках; на интеркалярных расширенных клетках; апикально (на вершине) и плеврогенно (с боков).

Конидии бывают одиночные или в цепочках, притом если новая конидия образуется в основании цепочки – базипетальный рост, акропетальный – самая молодая конидия находится наверху (тип апикального роста). Иногда развивается вторичный конидиеносец на котором формируются вторичные конидии (характерно для рода *Drechslera*).

По способу образования – путем распада (расчленения) слабообособленной гифы мицелия на отдельные клетки-конидии (споры); путем возникновения на обособленных (дифференцированных) ответвлениях мицелия, т. е. на конидиеносцах.

Конидии образуются экзогенно, псевдоэндогенно или эндогенно. Конидии в редких случаях бывают полностью эндогенными (образование фиалоконидий внутри фиалид у рода *Sporoschisma*); значительно чаще – полуэндогенными (псевдоэн-

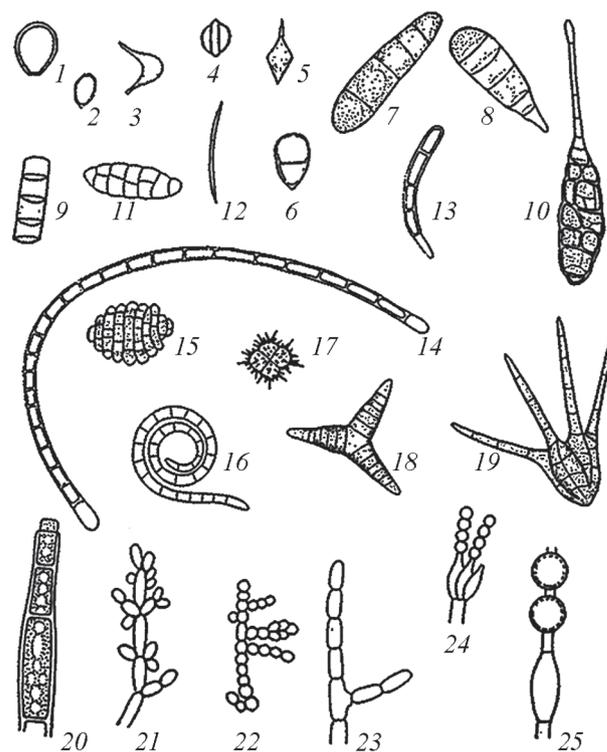


Рис. 5. Формы конидий: 1–5 – одноклеточные (Amerosporae); 6 – двухклеточные (Didymosporae); 7–9 – многоклеточные с поперечными перегородками (Phragmosporae); 10, 11 – муральные с поперечными и продольными перегородками (Dictyosporae); 12–14 – нитевидные (Scolecosporae); 15, 16 – спирально закрученные (Helicosporae); 17–19 – звездообразные (Staurosporae); 20 – эндоконидии; 21 – бластоспоры; 22 – артроспоры; 23 – оидии; 24 – фиалиды с конидиями; 25 – хламидоспоры

догенными) или акрогенными (содержимое выходит через отверстие конидиогенной клетки, немедленно формируясь в конидию; иногда – экзогенными (содержимое конидиогенной клетки выходит через отверстие и конидии формируются несколько выше отверстия, как у *Chloridium*).

Опираясь на работы S. J. Hughes, M. B. Ellis усовершенствовал классификационную систему основных групп гифомицетов по типам конидиогенеза (рис. 6). На основании данной схемы нами построены ключи для определения 103 родов темноокрашенных гифомицетов.

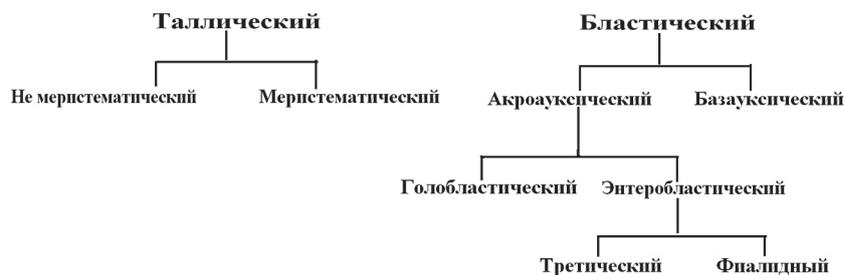


Рис. 6. Общая классификация типов конидиогенеза гифомицетов (по Ellis, 1971)

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие редактора.....	5
От авторов.....	7
Принятые сокращения.....	8
ОБЩАЯ ЧАСТЬ	11
История изучения анаморфных грибов в Беларуси	11
Таксономия гифомицетов.....	15
Анатомо-морфологические особенности гифомицетов.....	19
Экология гифомицетов.....	24
Методы изучения гифомицетов.....	31
СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ	34
Ключ для определения родов.....	34
Родовые и видовые диагнозы	38
Словарь терминов	138
Телеоморфные стадии для родов гифомицетов	141
Указатель латинских названий грибов	144
Указатель названий субстрата	152
Литература	155

Научное издание

**ФЛОРА БЕЛАРУСИ
ГРИБЫ**

В 7 томах

Том 2

АНАМОРФНЫЕ ГРИБЫ

Книга 1

Беломесяцева Дарья Борисовна,
Шабашова Татьяна Гарьевна

Темноокрашенные гифомицеты

Редактор *О. Н. Пручковская*

Художественный редактор *Т. Д. Царева*

Технический редактор *М. В. Савицкая*

Компьютерная верстка *Л. И. Кудерко*

Подписано в печать 06.04.2015. Формат 60×84¹/₈. Бумага офсетная. Печать цифровая. Усл. печ. л. 19,07+2,79 вкл.
Уч.-изд. л. 21,8. Тираж 300 экз. Заказ 55.

Издатель и полиграфическое исполнение:

Республиканское унитарное предприятие «Издательский дом «Беларуская навука». Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя, распространителя печатных изданий № 1/18 от 02.08.2013.

Ул. Ф. Скорины, 40, 220141, г. Минск.

ISBN 978-985-08-1835-5

