

УНИВЕРЗИТЕТ 'СВ. КИРИЛ И МЕТОДИЈ' - СКОПЈЕ
ПРИРОДНО - МАТЕМАТИЧКИ ФАКУЛТЕТ
ИНСТИТУТ ЗА БИОЛОГИЈА



ПРАКТИКУМ ПО МИКОЛОГИЈА СО ЛИХЕНОЛОГИЈА

Митко Караделев и Катерина Русевска



I ВЕЖБА

REGNUM PROTOZOA

Царство од Eucaryota. Главно едноклеточни, плазмодијални или колонијални фаготрофи, без клеточен сид во трофичниот стадиум; цилијарните влакненца никогаш не се крути или тубуларни (цевчести); хлоропласти, каде што се присутни се без скроб и фикобилизоми, со стапчест тилакоид и 3 мембрани; повеќеклеточните видови се со минимална клеточна диференцијација и со отсуство на колагено сврзно ткиво помеѓу различните епители.

Според Margulius *et al.*, 1990, Protozoa со Chromista беа вклучени во поширокото царство Protoctista (syn. Protista), но според најновите молекуларни, како и немолекуларни техники таа класификацијата не е прифатена од сегашните автори (Cavalier-Smith, 1993; Corliss, 1994).

За главните групирања на „габи“ со Protozoa беа предложени различни распоредувања и рангирања.

Olive (1995) слузавите габи ги класифицира во пет класи и смета дека Acrasiomycetes се изолирани од останатите класи, што е поддржано со податоците од молекуларните истражувања. Исто така новите проучувања на Dictyosteliomycetes укажуваат на нивната оддалеченост од останатите класи. Во овој практикум се разграничуваат четири типа (Табела 1 и 2), кои ги рефлектираат најновите информации.

Табела 1

Систематика на типови од Protozoa во кои припаѓаат габи

ЦАРСТВО	ТИП	КЛАСА	ПОТКЛАСА	РЕД
PROTOZOA	Acrasiomycota	Acrasiomycetes (12)	/	Acrasiales
	Dictyosteliomycota	Dictyosteliomycetes (46)	/	Dictyosteliales
	Myxomycota (719)	Myxomycetes (690)	/	Echinosteliales
				Echinosteliopsidales
				Liceales
				Physarales
				Stemonitales
				Trichiales
		Protosteliomycetes (29)	/	Protosteliales
	Plasmodiophoromycota	Plasmodiophoromycetes (46)	/	Plasmodiophorales

Табела 2

Карактеристики на типовите од Protozoa во кои припаѓаат габи

ЦАРСТВО	ТИП	КАРАКТЕРИСТИКИ
PROTOZOA Присутна е фаготрофна фаза	ACRASIOMYCOTA	Фаготрофната фаза е екстрацелуларна; асимилативната фаза е миксамеба која живее слободно и формира псевдоплазмодиум пред репродукцијата; миксамебите се со псевдоподии во вид на лобуси и јадра со централно поставени јадренца.
	DICTYOSTELIOMYCOTA	Фаготрофната фаза е екстрацелуларна; асимилативната фаза е миксамеба која живее слободно и формира псевдоплазмодиум пред репродукцијата; миксамебите се со главно кончести псевдоподии и јадра со две или повеќе периферни јадренца; агрегираат со формирање конвергентни струења во развојот на псевдоплазмодиумот.
	MYXOMYCOTA	Фаготрофната фаза е екстрацелуларна; асимилативната фаза е сапробен плазмодиум.
	PLASMODIOPHOROMYCOTA	Фаготрофната фаза е интрацелуларна.

ТИП: ACRASIOMYCOTA

Класа: Acrasiomycetes

Акразидни клеточни слузави габи, акразиди

Организми кај кои трофичната фаза е амевовидна, псевдоподиите се во вид на лобуси; агрегираат без сливање на клетките; јадрата се со централно поставени јадренца. Спорокарпот е сесилен, независен и се дели кога е во вегетативна фаза, некои се со едноставни дршки; повеќеспорни во форма на ланци или соруси; флагелатни клетки обично отсутствуют; се размножуваат бесполово (полово размножување не е познато). Се развиваат на измет или на гнил растителен материјал и макробиоти, а поретко и на почва.

ТИП: DICTYOSTELIOMYCOTA

Класа: Dictyosteliomycetes

Клеточни слузави габи,
диктиостелиди

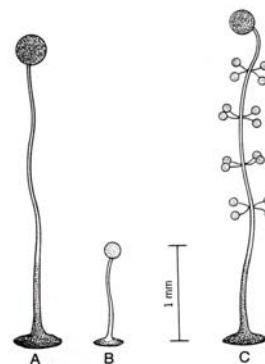
Животниот циклус кај овие организми е со амевовиден бактиворусен, повеќеклеточен спорокарп, продуцираат спори, и агрегирани фази. Трофичната фаза е амевовидна, псевдоподиите се главно кончести (понекогаш исто така во вид на лобуси).

Се карактеризираат со агрегатен плазмодиум или псевдоплазмодиум кој настанува со здружување на клетките, амевовиди, и во него секоја клетка ја задржува својата индивидуалност. Јадрата

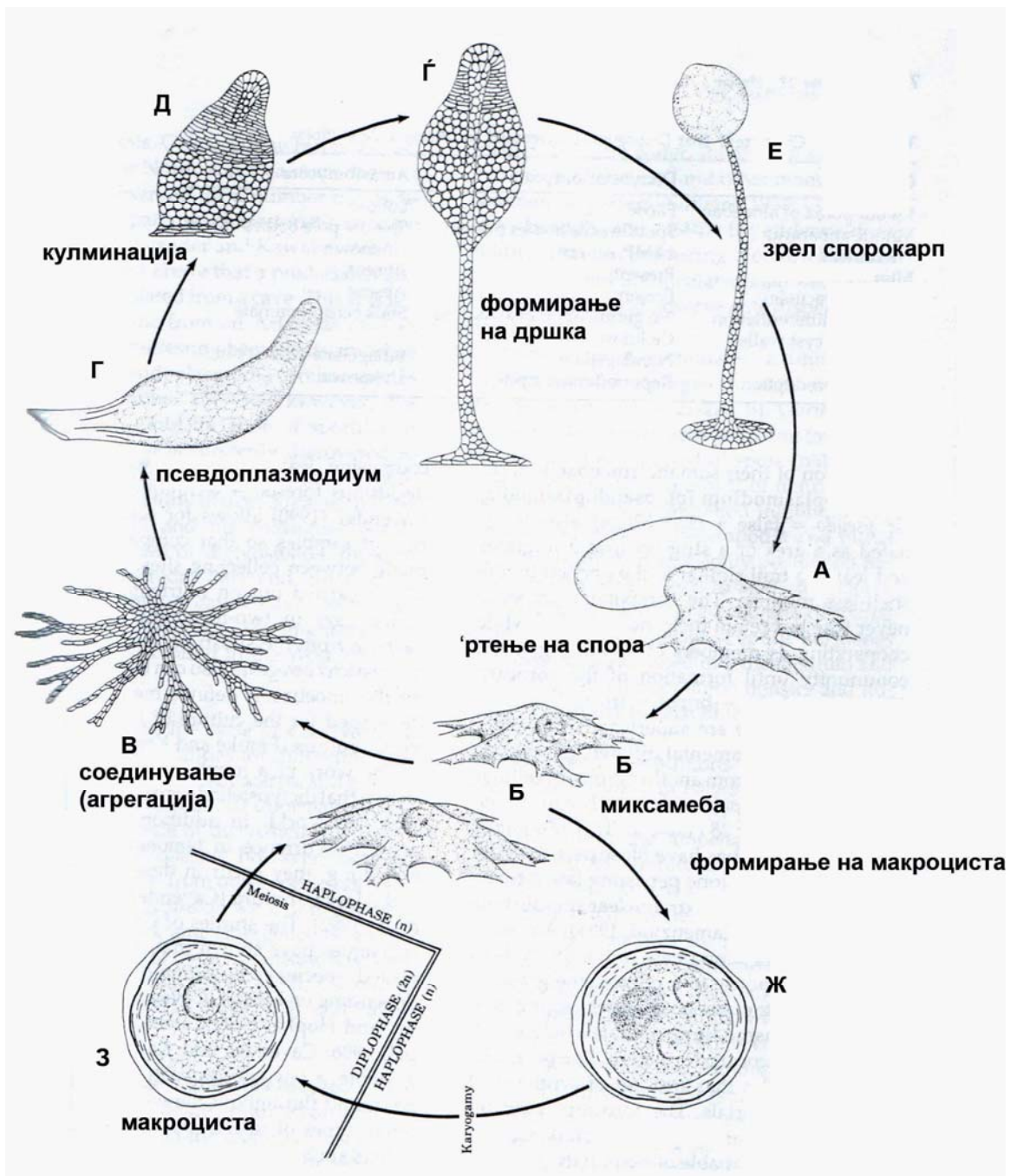
во таквиот плазмодиум се хаплоидни, со 2 или повеќе периферни јадренца; спорокарпите се со дршка, дршките (спорофорите) се разгранети или неразгранети; спорите се темни и дебелосидни. Флагелатни клетки отсутствуют. Некои видови се размножуваат половно. Примарно се развиваат на почва, а исто така се изолираат од широк спектар на станишта, особено од гнил растителен материјал или габи. Асоцираат (се здружуваат) со бактерии со кои се хранат и на кои се култивираат во лабораторија.

Од Acrasiomycota лесно се разликуваат по добро развиени и диференцирани дршки на спорокарпите (сл. 1). Класата опфаќа само еден ред.

Животниот циклус на овие габи интензивно е проучуван кај *Dictyostelium discoideum* (сл. 2).



Сл. 1 Спорокарп и градба на дршка кај три рода од **Dictyosteliomycota**. (A) *Dictyostelium*. (B) *Acytostelium*. (C) *Polysphondylium*.



Сл. 2 *Dictyostelium discoideum* – животен циклус

(А) ‘Ртење на спора со појавување на една амеба. (Б) Амеба. (В) Соединување (агрегација) на амеби прикажана на помало зголемување. (Г) Псевдоплазмодиум во почеток на движење. (Д) Почеток на формирање на спорокарп (кулминација). (Ѓ) Подоцнежен стадиум на формирање на спорокарп со цевчеста дршка, скоро целосно формирана. (Е) Зрел спорокарп со приказ на клетките од дршката и спорите во матриксот. (Ж) Огромна дикариотска клетка од која ќе настане зигот. (З) Макроциста со диплоидно јадро.

Микроскопската амевовидна фаза од оваа габа (**миксамеба**) се храни со бактерии. Миксамебите покажуваат позитивен хемотаксис за продуктот кој го ослободуваат бактериите, фолна киселина, а самите ослободуваат ензим кој ја разложува, така што не дозволува нејзино натрупување. Кога миксамебите ќе ги потрошат сите резерви на бактерии, образуваат агрегат, кој во зависност од големината на популацијата на миксамеби, може да содржи од неколку стотини до неколку стотини илјади клетки. Масата на клетки настаната со агрегација на миксамеби е **псевдоплазмодиум**. Таа е подвижна, со постојан облик, реагира позитивно термотаксично и фототаксично. Во природата овие движења овозможуваат псевдоплазмодиумот да се движи низ шумска простирка и низ почва до места кои се поволни за развој на спороносни тела. Спороносното тело е изградено од базален диск, повеќеклеточни дршки и спорангиуми со спори. Спорите се обвиени со дебел клеточен сид, што ги штити од исушување и остануваат вијабилни неколку години. Нивното прерано 'ртење (во спорангиумите или во густата маса од спори), е спречено од дискадениот, материја која ја инхибира герминацијата. Се разнесуваат со ветер или дожд. Животниот циклус е завршен кога спората 'рти во присуство на бактерии, продуцирајќи нови миксамеби.

Во неповолни услови миксамебите на некои клеточни слузави габи можат да образуваат **микроцисти**, кои 'ртат кога повторно ќе се создадат поволни услови.

Повремената фузија на клетките, пратена со фузија на јадра, образува диплоидна амеба, **зигот**, кој може да премине во **макроциста**. Ова е многу ретка појава кај агрегатни плазмодиуми.

ТИП: МУХОМУСОТА

Слузави габи

Живеат слободно, едноклеточни се или плазмодијални, поединечните клетки или групите на клетки во фаготрофна состојба се без флгелум; митохондријалните кристи се тубуларни (цевчести), со едно- или повеќеклеточни спорокарпи со една или повеќе спори; сидовите на спорите се целулозни или хитински; спорите герминираат во 1- или 2-флагелатни клетки.

Ова е мала, самостојана група организми, широко распространети во природата. Меѓу нив се наоѓаат сапробни организми кои живеат на ѓубришта, во почва на растителни остатоци кои гнијат, но има и паразити на кора на дрвја. Слузавите габи се организми кои не образуваат хифи, немаат клеточни сидови во текот на фазата кога се хранат и растат, и се способни да ги внесуваат хранливите материи во вид на партикула – со **фагоцитоза**. Слузавите габи, значи, не ја задоволуваат општата дефиниција за габи, поради што се класифицирани во Protozoa.

Слузавите габи се еукариоти кои имаат едноставен животен циклус. Сите образуваат еднојадрен амевовиден стадиум, од кој може да се развие повеќејадрен или повеќеклеточен стадиум кој може да продуцира плодни тела со дормантни (трајни) спори.

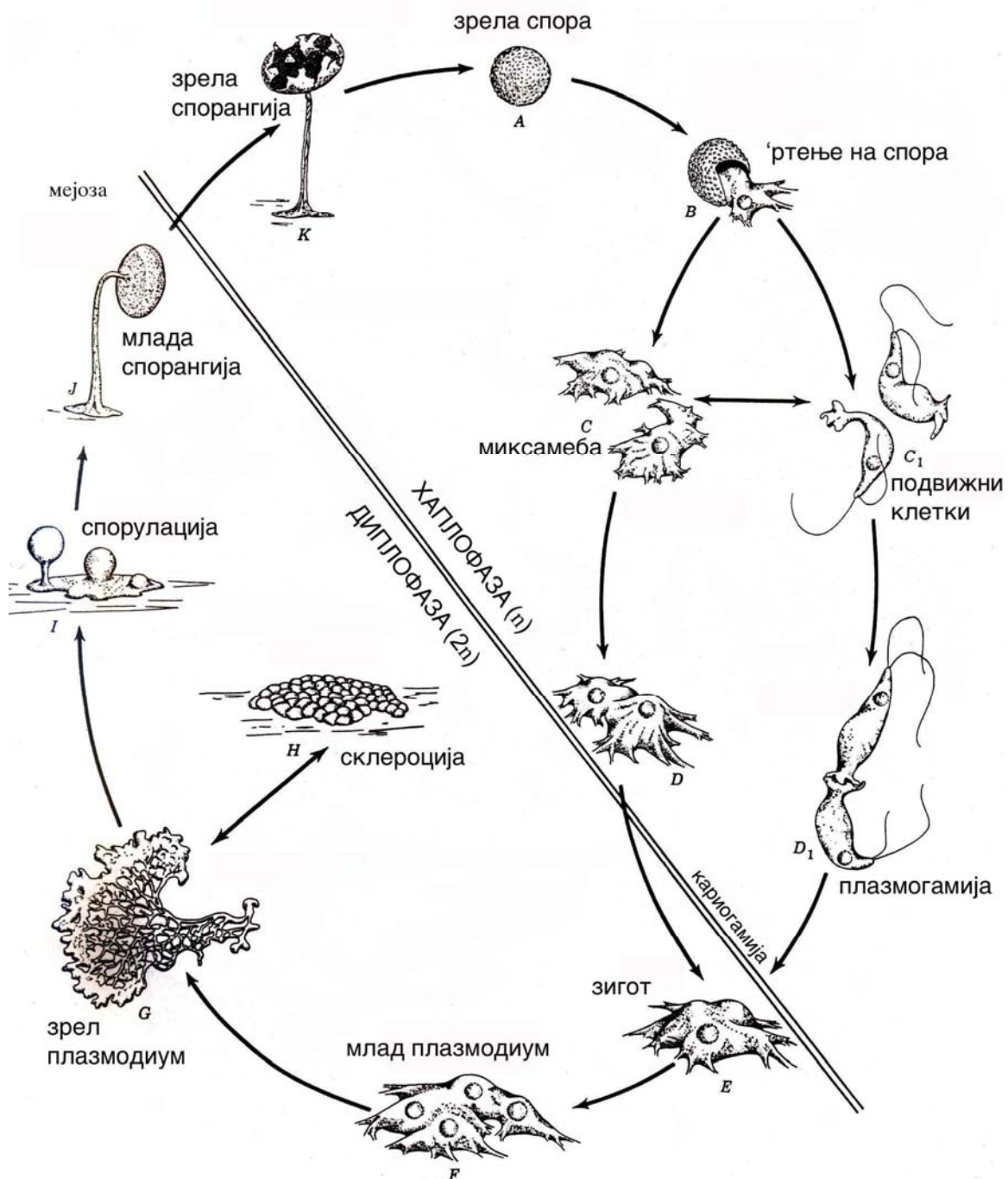
Вегетативното тело е претставено со повеќејадрена цитоплазматична маса, која се нарекува **фузионен** или **вистински плазмодиум**. Повеќето плазмодиуми варираат, некои се многу ситни и можат да се видат со помош на микроскоп, додека некои можат да бидат и неколку десетици центиметри во пречник. Како и кај псевдоплазмодиумот и вистинскиот плазмодиум настанува со здружување на миксамеби, но во него клетките ги изгубиле своите индивидуални својства, па формираат единствена протоплазматична маса. За вистинскиот плазмодиум е карактеристично што во него јадрата по правило се диплоидни.

Вистинскиот плазмодиум е изграден од мрежа разгранети канали (**венули**) низ кои се одвива брзо струење на цитоплазмата кое постепено се забавува и на крајот престанува. По извесно време брановидното движење се повторува во спротивен правец. Промената на текот на движењето се повторува во правилни интервали, а самото движењето се нарекува **флукуациско движење** и се базира на контракција на протеини – **актиномиозини** кои се слични на мускулните протеини.

Плазмодиумот се карактеризира и со способност за поместување по супстратот - **миграција**. Се одликува со позитивен хигротаксис и негативен фототаксис и затоа се наоѓа под листови, печурки, гнили пенушки и слично. Окружен е со мукополисахаридна, слузава обвивка која има улога во заштита од исушување и ја помага локомоцијата. Протоплазмата е окружена со мембрана. Надворешната протоплазма (**ектоплазма**) е повискозна во однос на внатрешната (**ендоплазма**) која е погрануларна. Во плазмодиумот можат да се видат хранителни вакуоли со ингестирани партикули.

Плазмодумот понекогаш во природа може да се види како жолта, бела, портокалова, црвена и слузава маса на гнили дрвја, паднати гранки, пенушки или листови и може да достигне (кај поедини видови) димензии на голема чинија. Ова е краткотрајна фаза во животниот циклус на овие габи која во природата се сретнува поретко од спороносните тела. Познати се околу 700 видови, од кои околу 300 припаѓаат на редот *Physarales*, кои имаат крупен плазмодиум (**фанероплазмодиум**).

Видот *Physarum polycephalum* често е користен за проучување на животниот циклус на плазмодијалните слузави габи (сл. 3). Како и кај клеточните слузави габи, тие поседуваат амевидна фаза во клеточниот циклус. **Миксамебите** се хранат со бактерии и во присуство на вода можат да образуваат флагелуми (**миксофлагелати**) и да пливаат. Обично се присутни два флагелума, при што едниот е сврген кон напред и е активен, а другиот кон назад и е неактивен. Во отсуство на храна амевите се трансформираат во дебелосидни **цисти** кои можат да преживеат долг период.



Сл. 3 Животен циклус кај миксомицети

За иницијација на плазмодијалната фаза обично е потребно спојување меѓу два генетски различни соја. Со фузионирање на две миксамеби настанува диплоиден **зигот**. Зиготот расте и јадрата се делат митотски без делба на протоплазмата. Бидејќи делбата на јадрата е синхрона, младиот плазмодиум има 2, 4, 8, 16, ... јадра. Плазмодијалните јадрени делби се специфични и се одликуваат со

тоа што јадрената мембрана останува цела, со цел да се избегне мешање помеѓу јадрата. Плазмодиумите се зголемуваат фузионирајќи се меѓусебно, како и со растење. Со зголемување на плазмодиумот, струењето на протоплазмата станува поизразено и на крајот се развива во струење во сите правци во јасно дефинирани венули, какрактеристични за зрел плазмодиум. Струењето на протоплазмата обезбедува транспорт на кислород, хранливи материи и екскреторни материи.

Во отсуство на храна плазмодиумот се движи, мигрира. На темно и во отсуство на храна плазмодиумот формира **склероција**, која се состои од бројни **сферули**, од кои секоја има дебел сид и содржи неколку јадра во протоплазмата. Склероциите можат да преживеат неколку години, но во присуство на хранливи материи сферулите 'ртат и даваат плазмодиум. На светлина, а во отсуство на храна, плазмодиумот образува **спороносни тела**. Во спороносното тело истовремено се одвиваат два развојни процеси, образување на **капилициуми** (кончести структури со улога во расејување на спорите) и процес на образување на **спори**. Со оглед на специфичноста и постојаноста, градбата на капилициумот служи како таксономска карактеристика.

Спороносните тела се со различен облик и живи бои, со цврста обвивка (**перидиум**), сува, крта и неподвижна. Содржат илјадници еднојадрени ендогено настанати спори. Мејозата се случува за време на спорулацијата, враќајќи го организмот во хаплоидна состојба. Спорите се способни со години да ги преживеат неповолните услови, лесно се расејуваат и при поволни услови 'ртат.

Разлика помеѓу видовите постои во бојата на плазмодиумот, бојата и обликот на спороносните тела, изгледот на перидиумот и капилициумот, обликот и големината на спорите. Некои видови немаат капилициум, додека некои не образуваат дршка, така што спороносните тела се седечки и често групирани градејќи **еталии**. Еталиите се покрупни спороносни тела во кои се развиваат псевдокапилициуми, кои имаат иста функција како и капилициумите, но различно потекло. Капилициумите настануваат од вакуоли, а псевдокапилициумите од остатоци на сидот на спорангиумите.

Класа: MYXOMYCETES – вистински слузави габи

Ред: LICEALES

Фамилија: Lycogalaceae

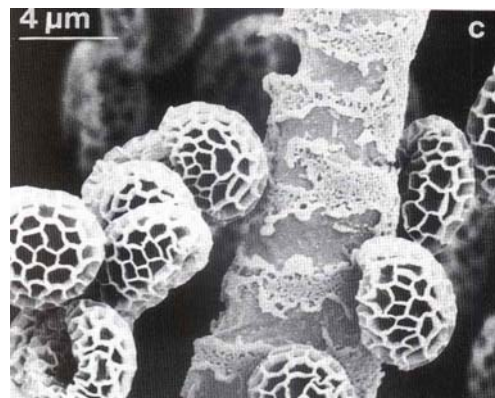
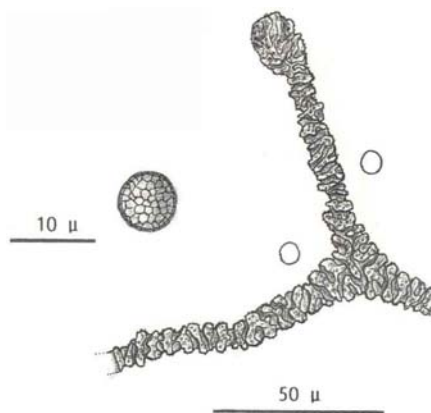
1. *Lycogala epidendrum* (L.) Fr.

Плазмодиумот е со корално црвена боја, ретко кремova или жолта. Содржината на масти во плазмодиумот е и до 35% од нејзината сува тежина. Зрелиот плазмодиум се трансформира во еталии, кои се групирани или расеани, округли, седечки, 2-15 mm во дијаметар (сл. 4). Бојата на еталиумот е доста варијабилна, сиво-розеникава, жолтеникаво-мрка. Перидиумот е мазен со неправилни пукнатини на врвот. Во еталиумот се образуваат псевдокапилициуми и спори (сл. 5). Псевдокапилициумите настануваат од остатокот на перидиумот, имаат облик на анастомозирани цевчиња. Сидовите на цевчињата се тенки со трансферзални задебелувања. Слободните гранки завршуваат главичесто или се со лопатесто проширени краеве. Спорите се главно безбојни или светло обоени со задебелен сид во облик на мрежа.

Овој вид е сапроб на пенушки и гнили дрва.



Сл. 4 *Lycogala epidendrum* – макроскопски изглед



Сл. 5 *Lycogala epidendrum* – Спори и капилициум и фотографија на електронски микроскоп

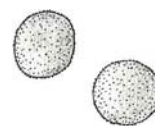
Ред: PHYSARALES

Фамилија: Physaraceae

2. *Fuligo septica* (L.) Web.

Плазмодиумот е фанероплазмодиум, 20 cm во пречник и 1-3 cm во дебелина. Спорорастечка е, најчесто со жолта боја, ретко кремova или бела. Спороносните тела (**спорокарпи**) се еталии, со олик на перничуња или лепчиуња (сл. 7). На местото на прскање на перидиумот внатрешната содржина на еталиумот се гледа како сивкастозелена или виолетова прашкаста маса во која се разгранетите нишки на псевдокапилициумот. Спорите (сл. 6) се развиваат во маса, ситни се, црни или темновиолетови. Перидиумот или псевдокапилициумот или обата се калцифицирани.

Ова е еден од најчестите и најшироко распространети претставници од класата Mухомycetes.



Сл. 6 *Fuligo septica* – фотографија на електронски микроскоп и спори



Сл. 7 Макроскопски изглед на *Fuligo septica*

Ред: TRICHIALES

Фамилија: Arcyriaceae

3. *Arcyria* spp.

Спорокарпите се развиваат поединечно, имаат цилиндричен облик, седечки се или со дршка, обвивени со цврста обвивка – перидиум (сл. 8). Можат да бидат жолти, црвени или со мрка боја. После прскање на перидиумот се гледа мрежа од капилициум, развиени во облик на неразгранети цевчиња со спирални задебелувања и анастомози кои образуваат мрежа. Нееднаквите задебелувања на клеточниот ѕид им овозможуваат да вршат хигроскопски движења и со тоа го потпомагаат расејувањето на спорите.

Претставниците се развиваат од пролет до зима, како сапроби на пенушки.



Сл. 8 *Arcyria* sp. – Макроскопски изглед

Ред: STEMONITALES

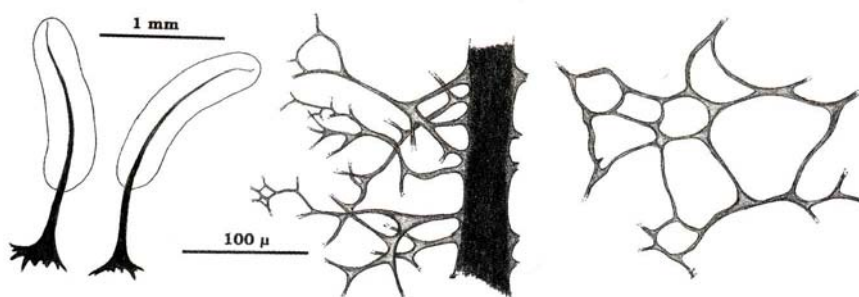
Фамилија: Stemonitidiaceae

4. ***Stemonitis fusca* Roth.**

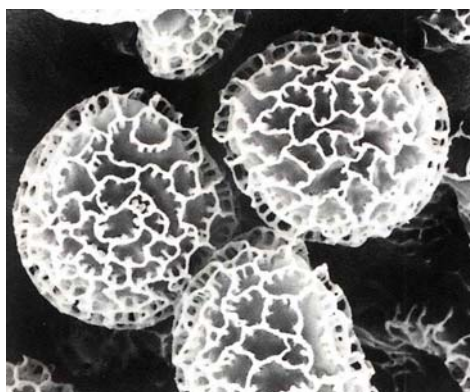
Плазмодиумот е бел или лимоново жолт и се трансформира во тесно збиени спороносни тела. Тие се издолжени со темнокафеава боја на долги црнокафеава дршки, кои продолжуваат низ централната оска на спорангиумот и понекогаш излегуваат на спротивниот крај (сл. 9). Капилициумите се во облик на сплескани цевки, кои образуваат мрежа во цитоплазмата на споранагијата. Спорите се со затворено виолетова до затворено црвена боја, понекогаш и црни. Калцификација никогаш не се јавува во перидиумите и капилициумите, но може да биде присутна во дршката на спорангиумот. *Stemonitis fusca* се јавува при влажни лета, во голем број, како сапроб на паднати гранки и гнили пенушки.



Stemonitis fusca - макроскопски изглед



Капилицум и колумела



Спори на електронски микроскоп

Сл. 9 *Stemonitis fusca*

ТИП: PLASMODIOPHOROMYCOTA

Плазмодиофори

Трофичната фаза е интрацелуларна. Се развива во клетки домаќини од алги (*Woronina* во *Vaucheria*; *Sorodiscus* во *Chara*), габи (*Woronina* во *Saprolegniales*) и растенија (*Plasmodiospora*, *Spongospora*). Плазмодиумот е повеќејадрен, без клеточни сидови. Клеточната делба е митотска и во форма на крст. (со делбата во метафаза се формира структура која личи на крст). Плазмодиумот се развива во спорангиуми. Зооспорите се со два anteriorni flageluma, свртени кон назад; flagelumите се мазни, без mastigonemi, еднакви по должина. Претставниците се облигатни симбионти во почва или во истечни води;

Класа: Plasmodiophoromycetes

Ред: Plasmodiophorales

Фам. Plasmodiophoraceae

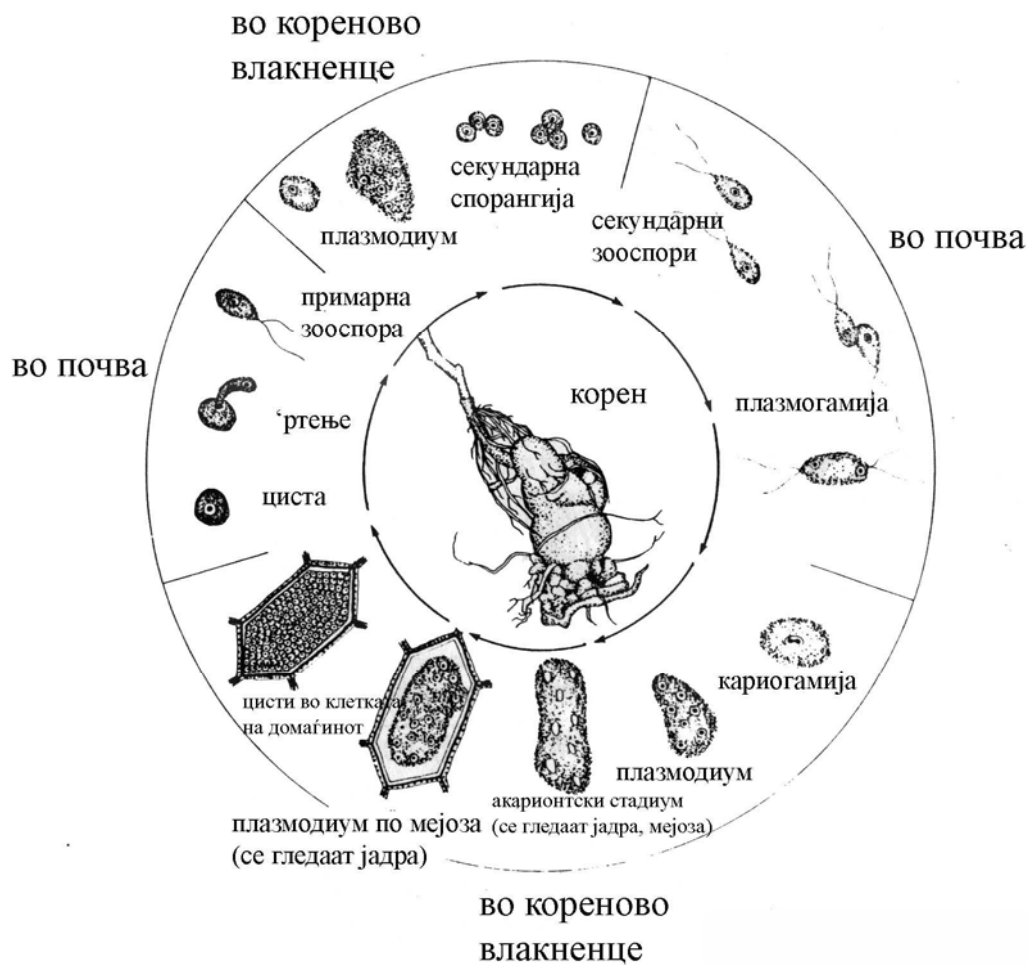
5. *Plasmodiophora brassicae* Woron.

Добро проучен вид од овој род, со оглед на тоа дека е облигатен паразит на корен од зелка, економски важно растение, предизвикувајќи голема штета.

Заболувањето се појавува со образување на топчести формации на коренот од зелката и се нарекува хернија или „кила на зелка“. Инфекцијата започнува со продирање на зооспорите (**миксофлагелати**) низ кореновите влакненца (сл. 10). Во почетокот нема морфолошки промени на коренот иако е веќе паразит во неговите клетки. Клетките се живи, се делат, но при тоа се врши разделување на паразитот, така што сè повеќе го освојува ткивото на домаќинот. После повеќе митотски делби настанува повеќејадрен примарен плазмодиум. Набрзо цитоплазмата се собира околу секое јадро и се образува повеќејадрен зооспорангиум. Од зооспорангиумот се ослободуваат секундарни зооспори во надворешната средина и тие се способни да извршат инфекција на нови корења. Со спојување на секундарните зооспори настанува диплоиден, повеќејадрен секундарен плазмодиум. Во понатамошниот стадиум болните клетки на домаќинот се потполно исполнети со плазмодиум, а нивната содржина изумира. Кога плазмодиумот ќе достигне одредена зрелост со редукциона делба образува трајни спори во клетките на домаќинот. Спорите се ослободуваат со распаѓање на ткивото на домаќинот и доспеваат во почвата, во која можат да останат и 4-6 години, а да не ја изгубат способноста за 'ртење. Со нивното 'ртење настануваат примарни зооспори кои се способни да извршат инфекција на растението домаќин.

За да настане инфекција потребно е влажноста на почвата да биде над 45-50%. Исто така 'ртењето на спорите е возможно на температура од 6°C и

веќе за инфекција е потребно 12°C. Киселоста на почвата влијае на развојот и ширењето на оваа болест. Во почви со алкална реакција појавата на кила на зелката е безопасна, а во почва со pH 7,7 зараза воопшто нема.



Сл. 10 Животен циклус на *Plasmodiophora brassicae*

II ВЕЖБА

REGNUM CHROMISTA

Царство од Eukaryota (во кои се вклучени и дијатомеи, црвени, кафеави, златно-жолти и златести алги). Главно се едноклеточни, кончести (филаментозни), или колонијални, примарно фототрофни организми. Клеточните сидови често се целулозни (не се од хитин и β -глюкан). Хлоропласти, доколку се присутни, се лоцирани во луменот на генерално грануларен ендоплазматичен ретикулум; скроб и фикобилизоми отсутствуют; и има двомембранска обвивка од внатрешната страна на перипластидната мембрана; хлорофили кога се присутни се *a* и *c*. Митохондриите генерално се со тубуларни кристи. Golgy-систем и пероксизоми секогаш се присутни. Најчесто има еден флагелум, со крути, цевчести и обично тројни флегеларни влакненца или мастигонеми. Повеќето претставници се со микроскопски димензии. Главно живеат слободно. Систематиката на типовите од Chromista во кои припаѓаат габи е дадена во Табела 3.

Табела 3

Систематика на типови од Chromista во кои припаѓаат габи

ЦАРСТВО	ТИП	КЛАСА	РЕД
CHROMISTA	Hyphochytridiomycota	Hyphochytriomycetes (Hyphochytridiomycetes) (24)	Hyphochytriales
	Labyrinthulomycota	Labyrinthulomycetes (42)	Labyrinthulales
			Thraustochytriales
	Oomycota	Oomycetes (694)	Lagenismales
			Leptomitales
			Myzocytiopsidales
			Olpidiopsidales
			Peronosporales
			Pythiales
			Rhipidiales
			Salilagenidiales
			Saprolegniales
			Sclerosporales

Карактеристики на габите од CHROMISTA

Претставниците на габи од CHROMISTA живеат во вода, а само мал број на копно. Меѓу нив се видови прилагодени на различни типови на исхрана, почнувајќи од сапроби до високоспецијализирани паразити. Карактеристиките на типовите од Chromista во кои припаѓаат габи се прикажани во Табела 4.

Се размножуваат бесполово и полово.

Бесполовото размножување е со подвижни спори – зооспори, со камшик (флагелум). Се разликуваат два типа на камшичиња: кратко, со пересто распоредени влакненца (мастигонемии) и долго, покриено со многу фини влакненца. Спрема бројот, градбата и распоредот на камшичињата се разликуваат два типа на спори:

- само со еден краток перест флагелум на предниот дел на телото
- со два флагелуми од обата типа.

Зооспорите настануваат во зооспорангиуми со различен облик. Зооспорите се еднојадрени, немаат диференциран клеточен сид, туку мембраната го обвива протопластот. Можат да 'ртат веднаш по излегувањето од зооспорангиумите, но обично пливаат извесно време. Обликот на зооспорангиумите е важна таксономска карактеристика кај сувоземните претставници и кај нив со ветер можат да се пренесат цели зооспорангиуми. Со зголемување на влажноста во нив се развиваат зооспори, додека во отсуство на влага зооспорангиумот 'рти непосредно во мицелиум и тогаш има и улога на конидии.

Полово се размножуваат на различни начини. Кај примитивните облици половиот процес е изогамија (планогамети), кај оние на повисок степен на развој е хетерогамија, додека оние на највисок еволутивен степен се размножуваат со оогамија, а кај некои претставници се јавува и смена на бесполова со полова генерација.

Табела 4

Карактеристики на типовите од Chromista во кои припаѓаат габи

ЦАРСТВО	ТИП	КАРАКТЕРИСТИКИ
CHROMISTA Отсуство на фаготрофна фаза; подвижната фаза се карактеризира со флагелуми кои имаат мастигонемии; клеточните сидови се генерално целулозни	HYPHOSHYTRIDIOMYCOTA	Трофичната фаза не е ектоплазматична мрежа и отсуствуваат лизгачки клетки; зооспорите се со еден anterioren флагелум.
	LABYRINTHULOMYCOTA	Трофичната фаза е ектоплазматична мрежа со клетки кои се лизгаат по мрежата или со неа.
	OOMYCOTA	Трофичната фаза не е ектоплазматична мрежа и отсуствуваат лизгачки клетки; зооспорите се со два флагелума.

Тип: Hyphochytridiomycota

Класа: Hyphochytridiomycetes (Hyphochytridiomycetes)

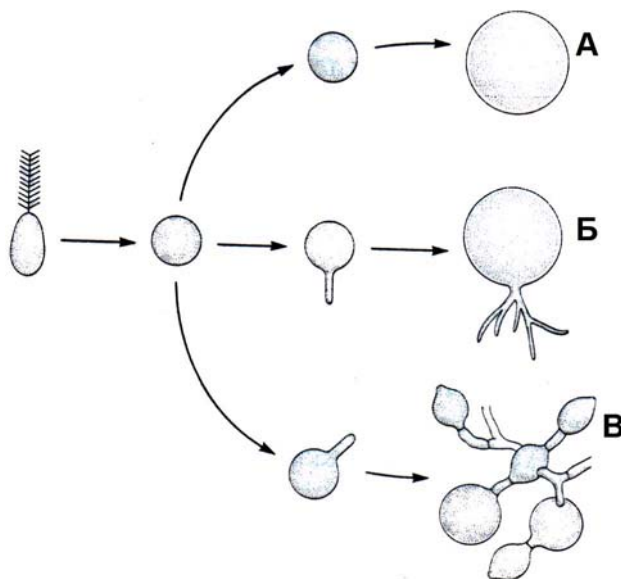
Хифохитриди

Целиот талусот (кај холокарпни видови) или дел од него (кај еукарпни) се претвора во репродуктивна структура. Холокарпните видови често се со разгранети ризоиди, зооспорите се со еден флагелум со мастигоними, кој излегува од предниот крај - антериорен (сл. 10). Протоплазма и јадрени микротубули отсутствуют. Се развиваат како паразити или сапроби на алги и габи во истечни води и почва, исто така се сапроби на растителни остатоци или остатоци од инсекти.

Се карактеризираат со:

- присуство на еден камшик со пересто распоредени влакненца
- камшикот излегува од предниот дел на телото
- во клеточните сидови покрај хитин има и целулоза

Примитивните облици се холокарпни, а поразвиените еукарпни. Половиот процес е многу редок.



Сл. 10 Дијаграм за развој на талус од антериорни флагелатни зооспори кај некои претставници од Hyphochytridiomycota. (А) Anisolpidiaceae – едноклеточен талус без ризоиди; (Б) Rhizidiomycetaceae – едноклеточен моноцентричен талус со ризоиди; (В) Hyphochytriaceae – полицентричен талус [Alexopoulos, 1996]

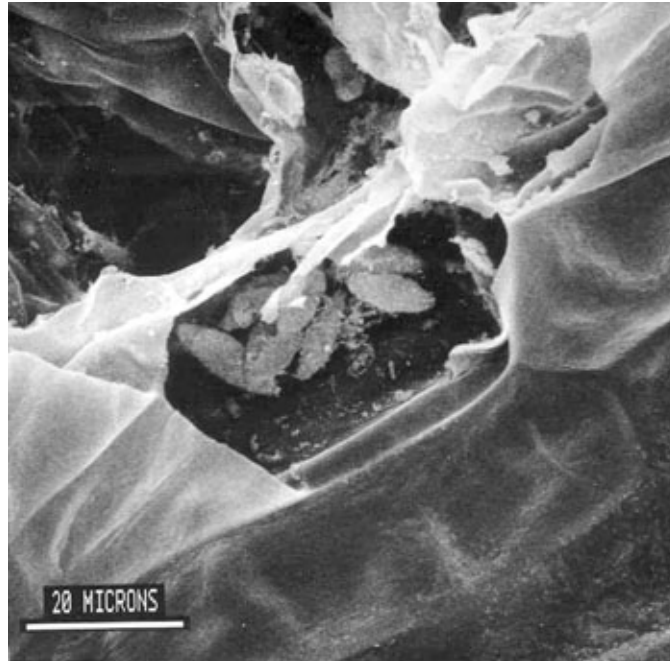
Тип: Labyrinthulomycota

Класа: Labyrinthulomycetes

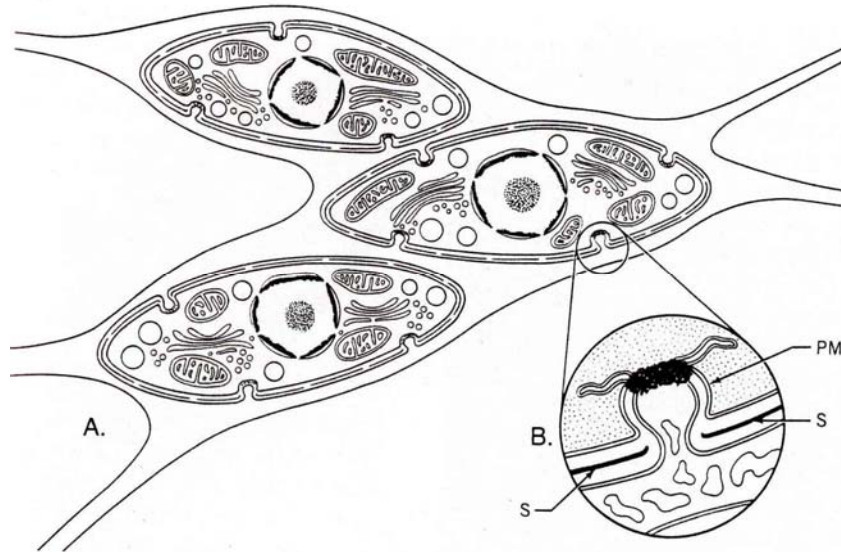
Лабиринтиди и траустохитриди

Трофичниот стадиум е во форма на ектоплазматична мрежа, со подвижни (лизгачки), игличести или сферични клетки (сл. 11). Овие организми се единствени кои содржат ботрозомии (сл. 12). Зооспори кога се присутни се со два флагелума, од кои едниот е со мастигонемеи. Полово размножување е познато кај некои видови.

Видовите се среќаваат во солени и истечни води, често живеат во заедница со растителни и алгални хромисти, некои како патогени; се култивираат.



Сл. 11 Електронска фотографија на клетки од *Labyrinthula* sp. во инфицирана растителна клетка од *Poa trivialis*



Сл. 12 Дијаграм на подвижни лизгачки клетки (A) кај *Labirinthula* со видливи ботрозоми (B); PM – клеточна мембрана (зголемено), S – луспи во клеточната мембрана [Alexopoulos, 1996]

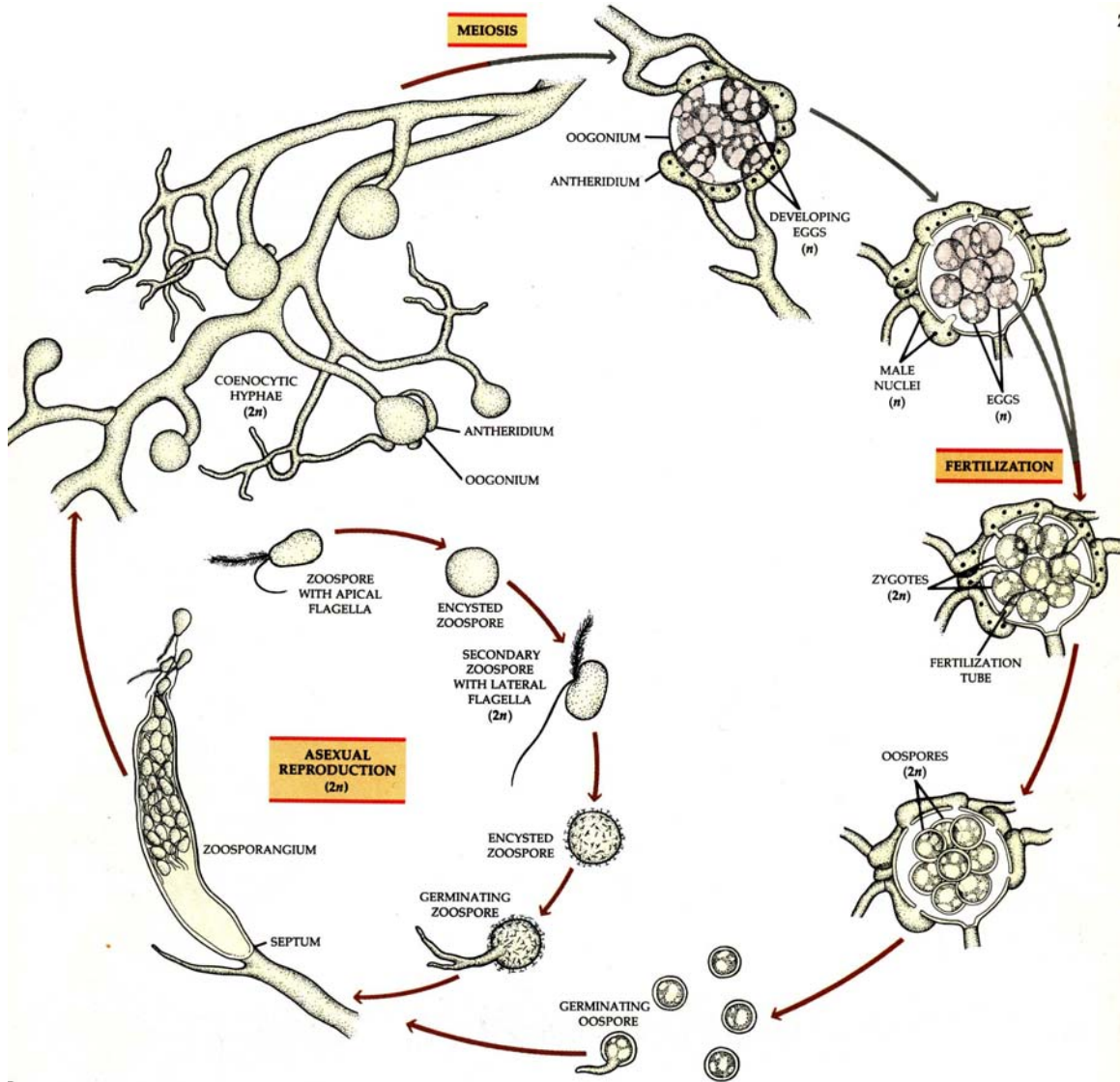
Тип: Oomycota

Класа: Oomycetes

Главни карактеристики се:

- добро развиен мицелиум и ацелуларна (неклеточна) градба
- целулозни клеточни сидови
- акватичните габи имаат бифлагелатни зооспори (со по два камшика)
- кај сувоземните претставници зооспорангиумот игра улога на конидија и се пренесува со ветер
- половиот процес е оогамија; машките гамети имаат редуциран развој (улогата на сперматозоиди ја преземаат јадрата на антеридијата); во оогонијата се развиваат една или неколку јајце клетки; по оплодувањето настанува зигот со карактер на трајна спора.

Овие организми се одликуваат со талус, кој е едноклеточен или во вид на мицелиум со ценоцитни хифи, главно несептирани. Асимилативната фаза е диплоидна (како кај растенијата). Зооспорите се со нееднакви (анизоконтни, хетероконти) флагелуми. Едниот флагелум е свртен кон напред и е со два реда од мастигонеми (влакненца), а другиот е свртен кон назад и е мазен или со многу фини влакненца. Разликата меѓу овие два вида камшичиња е јасно видлива единствено со електронски микроскоп и е важна таксономска карактеристика. Присутни се протоплазматични и јадрени микротубули. Клеточните сидови се глукан-целулозни, ретко со мали количини од хитин.



Сл. 13 Животен циклус на *Saprolegnia ferax*

Карактеристична одлика на класата Oomycetes е половиот процес, оогамиија. Јасно се диференцирани крупни женски структури означени како оогонии и мали машки структури означени како антеридии. Мејозата се одвива при развој на антеридии и оогонии, кои продуцираат хаплоидни полови јадра. Во оогониите по мејоза се образуваат една или неколку **оосфери** (неоплодени јајце клетки) кои кога ќе созреат содржат по едно хаплоидно јадро. Антеридијата расте кон оогонијата и со посебно фертилозационо цевче продира во неа. Хаплоидното јадро од антеридијата минува низ фертилизационото цевче и се фузионира со хаплоидното јадро во оосферата. Кога зиготот рти дава несептиран диплоиден мицелиум, што е невообичаен случај кај габите (сл. 13).

Во поранешните трудови е истакнувано дека мејозата се случува за време на 'ртењето на ооспорите и дека хифите се хаплоидни, т.е. дека се врши зиготска смена на јадрените фази. Во новата литература се соопштува дека е присутна гаметска смена на јадените фази, т.е. дека редукционата делба се врши при образувањето на гаметите.

Друга важна особина на оваа класа е дека микрофибрилите на хифалниот сид се изградени главно од целулоза.

Ултраструктурните и биохемиските проучувања покажале дека Oomycetes се разликува од другите Eumycota уште по низа карактеристики. Поради тоа веројано е дека Oomycetes се повеќе сродни со некои Protista, отколку со други габи и дека еволуирале во хифална форма независно од другите габи. Имајќи го ова предвид треба со внимание да се толкуваат особените на Oomycetes врз основа на откритијата кај другите габи и обратно, откритијата за Oomycetes не можат да бидат применувани кај други габи. Тие по изглед личат на вистински габи, но од нив се разликуваат толку многу што е јасно дека сродноста меѓу нив и другите габи е многу далечна.

Претставниците се космополити и широкораспространети. Тоа се типично акватични видови, сапроби или паразити, но има и копнени, од кои некои се облигатни паразити на вишите растенија. Кај некои копнени видови во зооспорангиумите не се образуваат зооспори, туку целиот зооспорангиум се прнесува со ветер и 'рти во мицелиум; во овој случај тој има функција на конидии.

Класата опфаќа околу 700 видови, класифицирани во четири реда, меѓу кои се наоѓаат многубројни паразити на култивирани растенија кои предизвикуваат опасни болести од типот на пламеница. Два реда, Saprolegniales и Peronosporales, привлечеле значајно внимание и биле предмет на многу проучувања.

Ред SAPROLEGNIALES

Фам. Saprolegniaceae

6. *Saprolegnia* spp.

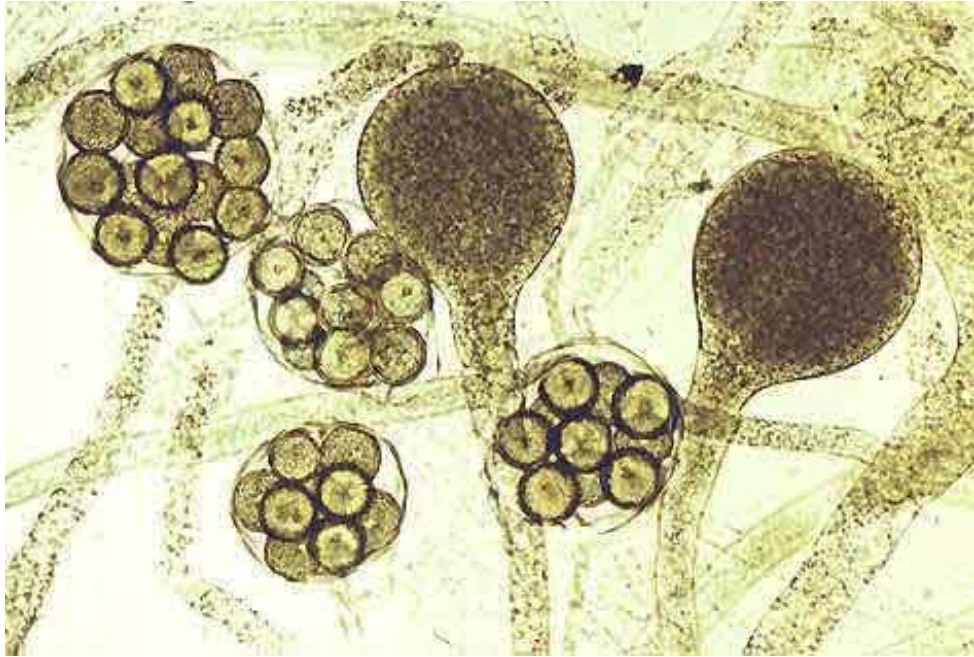
Хифите на *Saprolegnia*, во споредба со повеќето габи се крупни и брзо се издолжуваат. Немаат напречни септи, јадрата се растурени во цитоплазмата и се јавува изрзено протоплазматично струење. Мицелиумот е изграден од тенки, ризоидално разгранети, супстрални хифи и од дебели слабо разгранети хифи над супстратот.

Бесполово размножување – На врвовите на слободните хифи со образување на напречни прегради се формираат зооспорангиуми. Зооспорангиумите се пошироки од хифите, имаат двослоен клеточен сид и густа содржина. Спорите се диморфни и со два нееднакви камшици. Примарните зооспори се крушовидни и се преобразуваат во секундарни кои се бубреговидни по форма (сл. 13). Во зооспорангиумите се образуваат крушковидни зооспори (примарни зооспори) со две камшичиња на предниот крај. Едното камшиче е кратко, пересто разгрането, а другото е долго и мазно. На врвот на зооспорангиумот се образува отвор од кој се ослободуваат

зооспорите. По излегување на зооспорите, од празните зооспорангиуми може да израсне нов зооспорангиум и оваа појава се нарекува пролиферација. Примарните зооспори пливаат некое време, потоа развиваат тенкоклеточен сид и преоѓаат во цисти. Тие 'ртат ослободувајќи секундарни зооспори кои се со бубреговиден облик, со две бочно поставени камшичиња. Секундарните зооспори пливаат и можат доста брзо да образуваат секундарни цисти. Тие обично 'ртат образувајќи тенкогерминативно цевче на соодветниот супстрат (сл. 13).

Половиот процес, како и кај сите претставници од класата, е оогамија. Повеќето видови се хермафродитни или монетски и носат и машки и женски репродуктивни структури на диплоиден мицелиум (антеридии и оогонии). Оогониите се образуваат на врвовите на бочните хифи, имаат топчест облик и се со задебелен клеточен сид. Во зрелите оогонии се образуваат една или неколку оосфери во зависност од видот. Во зрелата оосфера е присутно само едно јадро. Антеридиите се многу поситни од оогониите, повеќејадрени се и се образуваат на врвовите на тенки, разгранети соматски хифи. Во антеридиите нема диференцијација на гамети. Тие се образуваат на иста хифа со оогониите или, кај некои видови, тие се формираат на посебни хифи непосредно под оогонијата. Ова се монетски, самофертилни или хомоталусни видови. Од антеридиите израснуваат фертилизациони (копулациони) цевчиња кои го пенетрираат сидот на оогонијата. По влегувањето во оогонијата, антеридиите се разгрануваат и секоја гранка достигнува до една оосфера. Јадрата на антеридиите се движат низ фертилизационото цевче и едно од нив влегува во оосферата. По фузија на јадрото од антеридијата и јадрото од оосферата настанува диплоиден зигот. Оплодената оосфера се обвива со дебел сид и преоѓа во ооспора (сл. 14). По периодот на мирување, сидот се дезинтегрира и ооспората 'рти во герминативно цевче, кое се развива во мицелиум. Набрзо од хифите се развиваат зооспорангиуми и така се комплетира животниот циклус.

Видовите од овој род се чести во слатки води, рибници, езера, бари, а исто така се наоѓаат и во влажна почва. Многу видови се сапроби на остатоци од растенија и животни, но неколку видови се опасни паразити (на риби и икра). *Saprolegnia parasitica* е опасен паразит на млади риби и икра. Понекогаш хифи на *Saprolegnia* можат да се видат како излегуваат од болни или мртви риби во аквариум. Непречистени култури од овие габи можат да се добијат со ставање мамка во провриена барска вода. По елиминирање на бактериите поголем дел од овие габи лесно растат во чиста култура на стандарден течен или агарен медиум.



Сл. 14 Микроскопски препарат на оогонија и ооспори кај *Saprolegnia*

Ред PYTIALES

Тоа се највисоко развиени оомицети. Се карактеризират со:

- добро развиен мицелиум, делумно над супстратот
- интра или интерцелуларен мицелиум кај паразитски видови
- топчести зооспорангииуми што се разнесуваат со ветер
- бубреговидни зооспори со два камшика
- оогамија преку копулациона цевка со недиференцирани машки гамети
- зиготот презимува како трајна спора

Фам. Pythiaceae

7. *Pytium* spp.

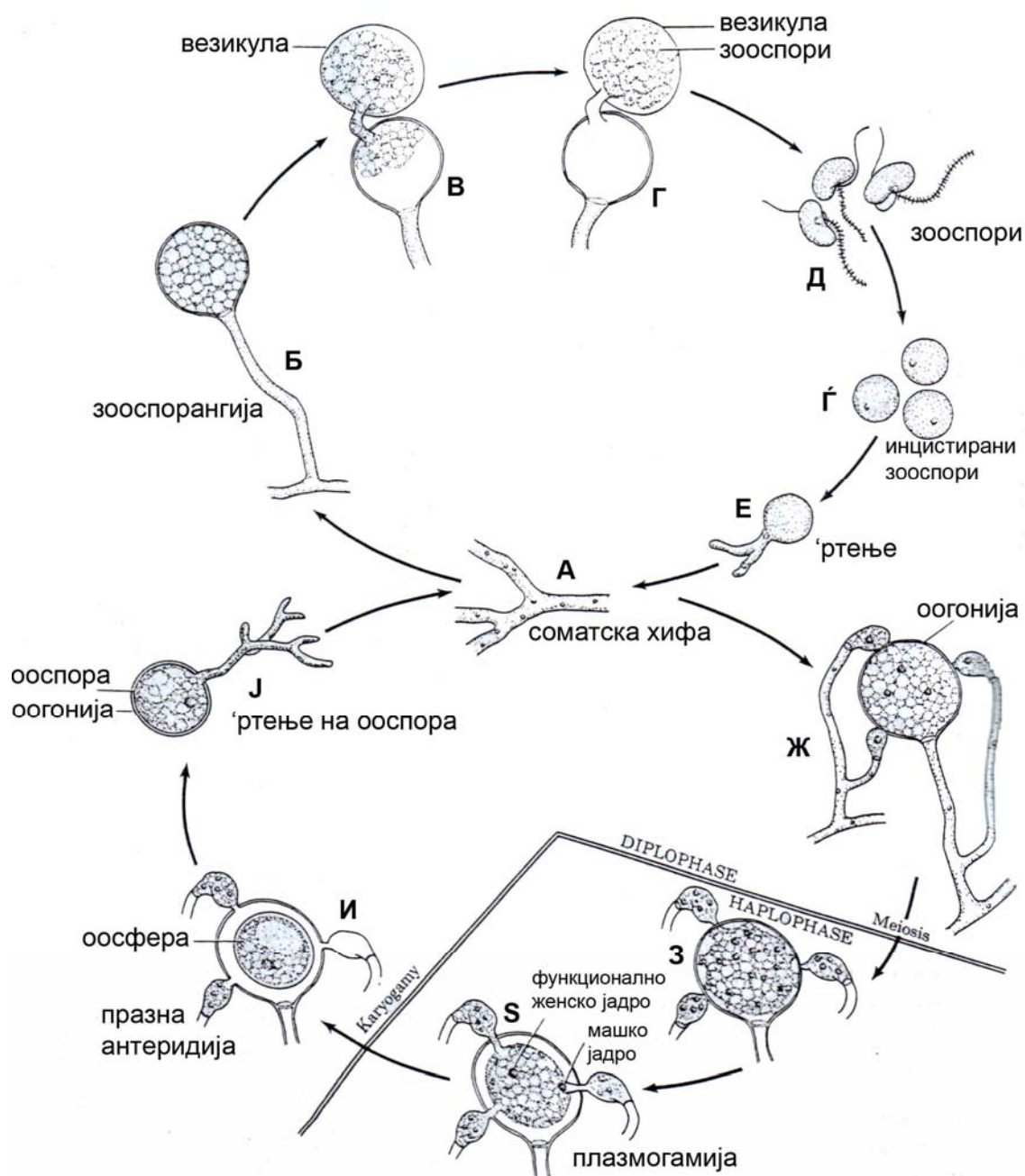
Хифите на овие габи, при инвазија на растителното ткиво, се развиваат интерцелуларно и интрацелуларно. Пектинските ензими дифундираат во предниот дел на хифите, растворајќи ја средната ламела на клеточниот сид и омекнувајќи ги ткивата. Животниот циклус на видовите од родот *Pytium* е сличен со истиот на *Saprolegnia*. Зооспорангииумите обично се развиваат на сидовите на хифалните гранки и во нив созреваат зооспорите кои излегуваат при поволни услови. Зооспорите имаат бубреговиден облик, со две бочно поставени камшичиња. По периодот на пливање, при достигнување до соодветниот супстрат, тие се инцистираат и образуваат 'ртчки цевчиња (сл. 15).

Многу видови на *Pytium* се самофертилни, т.е. образуваат антеридии и оогонии на ист мицелиум и тоа еден покрај друг. Оогониите се топчести, со повеќејадрена оосфера опкружена со периплазма. Антеридиите се многу мали, малку издолжени. За време на гаметангијалниот контакт се развива фертилизационо цевче кое пенетрира низ клеточниот сид на оогонијата до оосферата (сл. 15 3, S), како кај *Saprolegnia*. Во тој момент во двата гаметангиума се наоѓа само по едно функционално јадро. Јадрото од антеридијата, преку фертилизационото цевче достигнува до една оосфера, ја оплодува и настанува кариогамија. По оплодувањето зиготот преминува во ооспора која ја зарджува виталноста многу години.

Видовите на родот *Pytium* се наоѓаат во слатки води и почва, а можат да живеат и како сапроби на остатоци од растенија. Некои видови под одредени услови ги напаѓаат растенијата и преминуваат на паразитски начин на живот (факултативни паразити). Како паразити имаат широк опсег на домаќини и предизвикуваат нивно брзо изумирање.

До денес се опишани преку 100 видови од овој род. Голем број се полифаги (паразитираат на различни домаќини) значајни за фитопатологијата. Во нашите климатски услови *Pytium* нанесува големи штети на младите растенија каде доведува до т.н. „полегнат расад“. Манифестирањето на симптомите зависи од староста на заразеното растение. Инфицираните семиња не 'ртат, гнијат, а заразеното младо ткиво или коренот постанува водникаво и

безбојно. Инфицираниот дел од стеблото е потенок од здравиот, што доведува до ослабување на механичката моќ и растението набрзо полегнува.



Сл. 15 Животен циклус кај *Pythium debaryanum* [Alexopoulos, 1996]

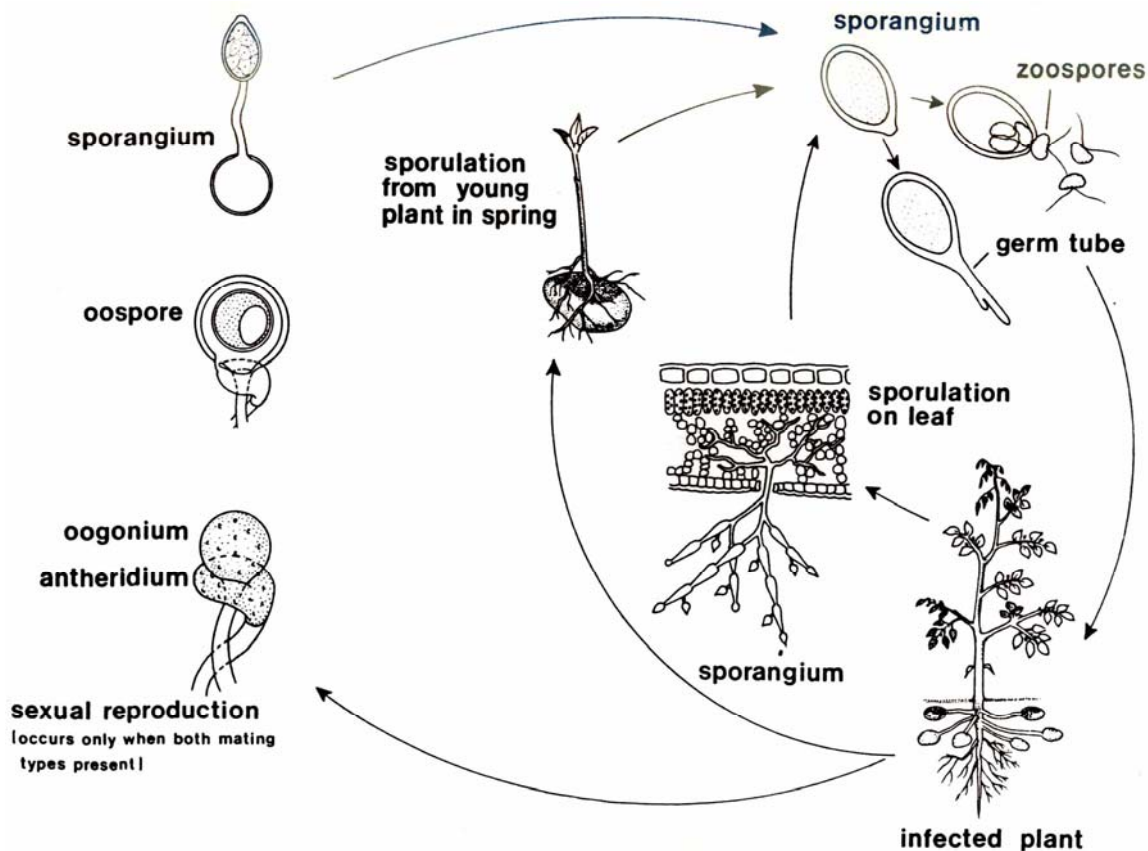
8. *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary

Phytophthora infestans е паразит на грутки и млади изданоци од компир, предизвикувач на пламеница на копирот. Мицелиумот се развива интерцелуларно, во меѓуклеточните простори на домаќинот, а во клетките навлегуваат само хаусториите. Под влијание на паразитот, на листовите се појавуваат темни зони од изумрено ткиво. На горната страна на листот се забележува бела скрама која потекнува од спорангиофорите кои низ стомите, во снопчиња, излегуваат на површината на листот. Спорангиофорите се разгрануваат симподијално и на врвовите на гранките се образуваат зооспорангииуми во форма на лимон. Зооспорангииумите кога се зрели се одвојуваат од спорангионосецот и можат да се однесуваат како конидии образувајќи 'ртечко цевче (директна герминација) или можат да образуваат зооспори кои 'ртат (индиректна герминација). Што ќе се случи зависи од условите на средината, со тоа што ниската температура и влажноста го фаворизираат образувањето на зооспори. Зооспорангииумите кои достигнале на почвата, со испирање достигнуваат до површината на грутките и ги инфицираат (сл. 16). Половиот процес не се одвива во внатрешноста на домаќинот, туку само во почва каде габата живеела како сапроб. Кога се образуваат, ооспорите имаат дебели сидови и се способни долго да преживеат во почвата кога го нема соодветниот домаќин.

Оваа габа ретко образува ооспори затоа што е хетероталусна, па за полово размножување се потребни двата типа талуси. Пренесена е од Америка во Европа 1830 година, а првата инфекција се јавила во 1845 година и предизвикала гладување и умирање на луѓе, посебно во Ирска. Во Европа се развива само еден тип талус. Затоа оваа габа обично го преживува зимскиот период во вид на дормантен мицелиум во ткивото на слабо инфицирани грутки.

Пламеницата е најстара и една од најштетните болести на компирот ширум светот, а има и клучно место во историјата на фитопатологијата. Симптомите се јавуваат на листовите, стеблото и коренот на заболеното растение. Ако условите се поволни, топло и зголемена влажност, сите надземни делови на растението брзо стануваат некротични. Целиот насад изгледа како да е полиен со врела вода или изгорен од оган, па оттука и името на болеста „пламеница“.

Phytophthora infestans е раширена секаде каде се одгледува компир на големи површини и каде студената и влажна клима влијае на одгледувањето на копирот и развојот на болеста. Оваа габа заслужува внимание не само поради економско значење, туку и поради својата важност во развојот на науката во растителната патологија. Освен компирот оваа габа може да нападне и други растенија од фамилијата Solanaceae.



Сл. 16 Животен циклус кај *Phytophthora infestans*.

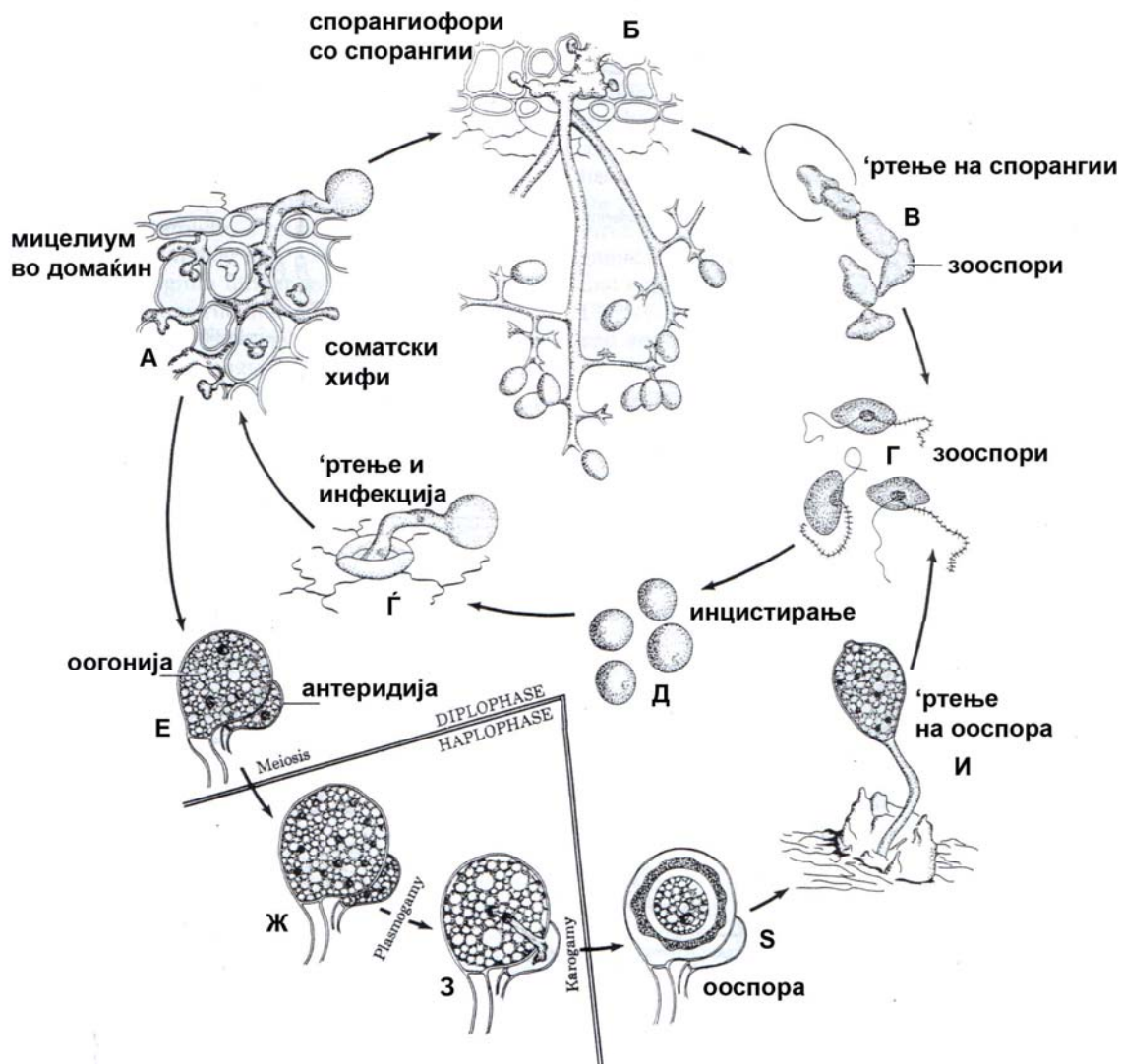
Ред PERONOSPORALES

Фам. Peronosporaceae

9. *Plasmopara viticola* (Berc. & Curt.) Berl. & de Toni.

Plasmopara viticola е облигатен паразит на винова лоза, паразитира на млади стебла, листови и плодови, ја предизвикува болеста пламеница. Мицелиумот се развива интерклеточно во ткивото на домакилот. Хифите се цилиндрични, без септи со округли хаустории. Биотроф е, кој хранливите материи ги зема само од живите клетки за разлика од претставниците на фамилијата *Pytiaceae*, кои обично се некротрофи. Спорангиумите се формираат на долги разгранети спорангиофори кои излегуваат на горната страна на листот низ стомините отвори, само ако релативната влажност на воздухот е 95-100% и тоа ноќе, бидејќи за нивната појава е потребен мрак кој трае најмалку 4 часа. Спорангиумите се разнесуваат со ветер. Кога ќе паднат на лист од виновата лоза, на кој има капки вода, започнуваат да 'ртат и даваат зооспори. Во секој спорангиум се образуваат 1-10 зооспори кои се ослободуваат низ отвор на врвот или директно со перфорација на сидот на спорангиумот. Зооспорите пливаат до стомините отвори, ги губат камшичињата, се обвиваат со мембрана

и 'ртат во мицелиум кој продира во домаќинот. Со оглед дека габата продира во домаќинот само преку стомините отвори, на паразитот се осетливи само оние органи кои имаат активни стоми. Во тек на вегетацијата може да има повеќе секундарни зарази, а топлото и дождливо време е повољно за развој на болеста (сл. 17). При крајот на летото во паренхимот на листот на домаќинот се формираат ооспори кои презимуваат во паднатите листови и напролет формираат спорангионоски со спорангиуми.



Сл. 17 Животен циклус на *Plasmopara viticola* кај инфицирана винова лоза [Alexopoulos, 1996]

Антеридиите и оогониите се формираат на терминални, издолжени хифи. Со спојување на нивната содржина настанува ооспора, обвиена со двојна мембрана, која се формира во заразениот лист, а веројатно и во други органи на виновата лоза. На пролет ооспората 'рти во хифа која на својот врв образува спорангиум во кој се диференцираат 30-50 зооспори. Со 'ртењето на зооспората се образува зачеток на мицелиум кој врши инфекција на виновата лоза.

Plasmopara viticola, предизвикувачот на пламеница на виновата лоза, во Европа е пренесена од Америка во 1874 година и многу брзо се проширила на сите порачја, а во Сибир првпат е забележана 1884 година.

10. *Peronospora parasitica* (Pers.) Fr.

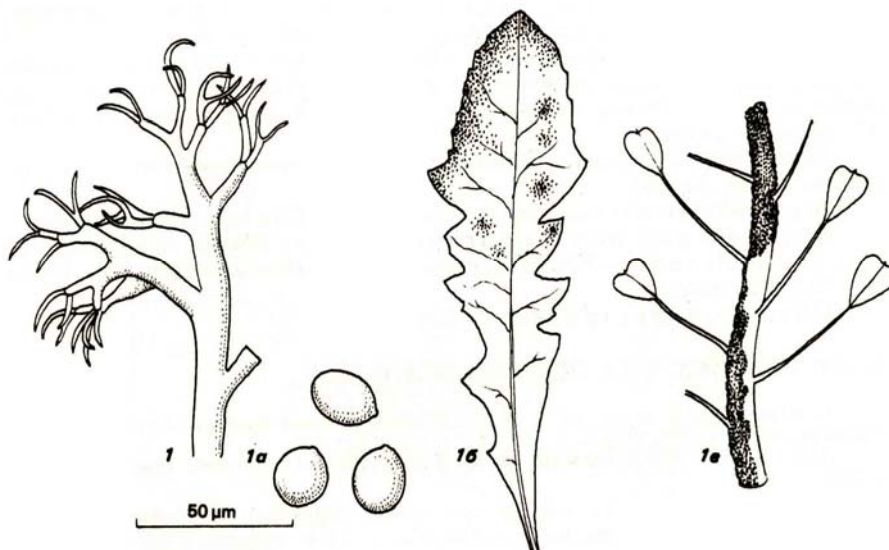
Peronospora parasitica е облигатен паразит на зелка. Не формира зооспори туку самиот спорангиумот 'рти во мицелиум. Мицелиумот се развива интерклеточно, а во клетките на домаќинот формира хаустории. На заразеното ткиво се образуваат безбојни спорангиофори, поединечни или во групи, долги и дихотомно разгранети. Спорангиофорите избиваат низ стомите и на нив се формираат спорангиуми кои функционираат исклучиво како конидии. Конидиите по форма се елиптични (сл. 18 - 1а), кога ќе созреат се одделуваат од спорангиофорот формирајќи попречен сид, се одвојуваат и се пренесуваат со ветер на големи растојанија. При поволни услови конидиите 'ртат за 3-4 часа.

Оогониите и антеридиите можат да се образуват на исти или различни хифи (монотализам или хетеротализам). Со нивно спојување настануваат ооспори обвиткани со дебела обвивка и служат за одржување на паразитот во неповолни услови. Ооспорите главно се наоѓаат во физиолошки постаро ткиво, хлоротични и некротични делови на растението.

Габата презимува со ооспорите во заразените делови на растението или во коренот. Кога растението ќе почне да расте, паразитот преминува во новите изданоци каде обилно споруира. Конидиите 'ртат, и мицелиумот продира низ стомите и се развива интерклеточно, пуштајќи хаустории во соседните клетки.

Peronospora parasitica е збиен вид. Постои можност некои самоникнати растенија и плевели да служат како извор на зараза за одгледуваниот зеленчук. Пламеницата на зелка најчесто се јавува кога ноќните температури не преминуваат 24 °C. Густа магла, студен дожд или роса која се задржува на растението до доцните утрински часови во траење од 4 дена, се идеални за појава на оваа габ.

Peronospora schleidenii е паразит на лук, а и на афион.



Сл. 18 *Peronospora parasitica* – конидионосец (1), конидии (1а), инфициран лист (1б), инфицирано стебло (1в).

Фам. Albuginaceae

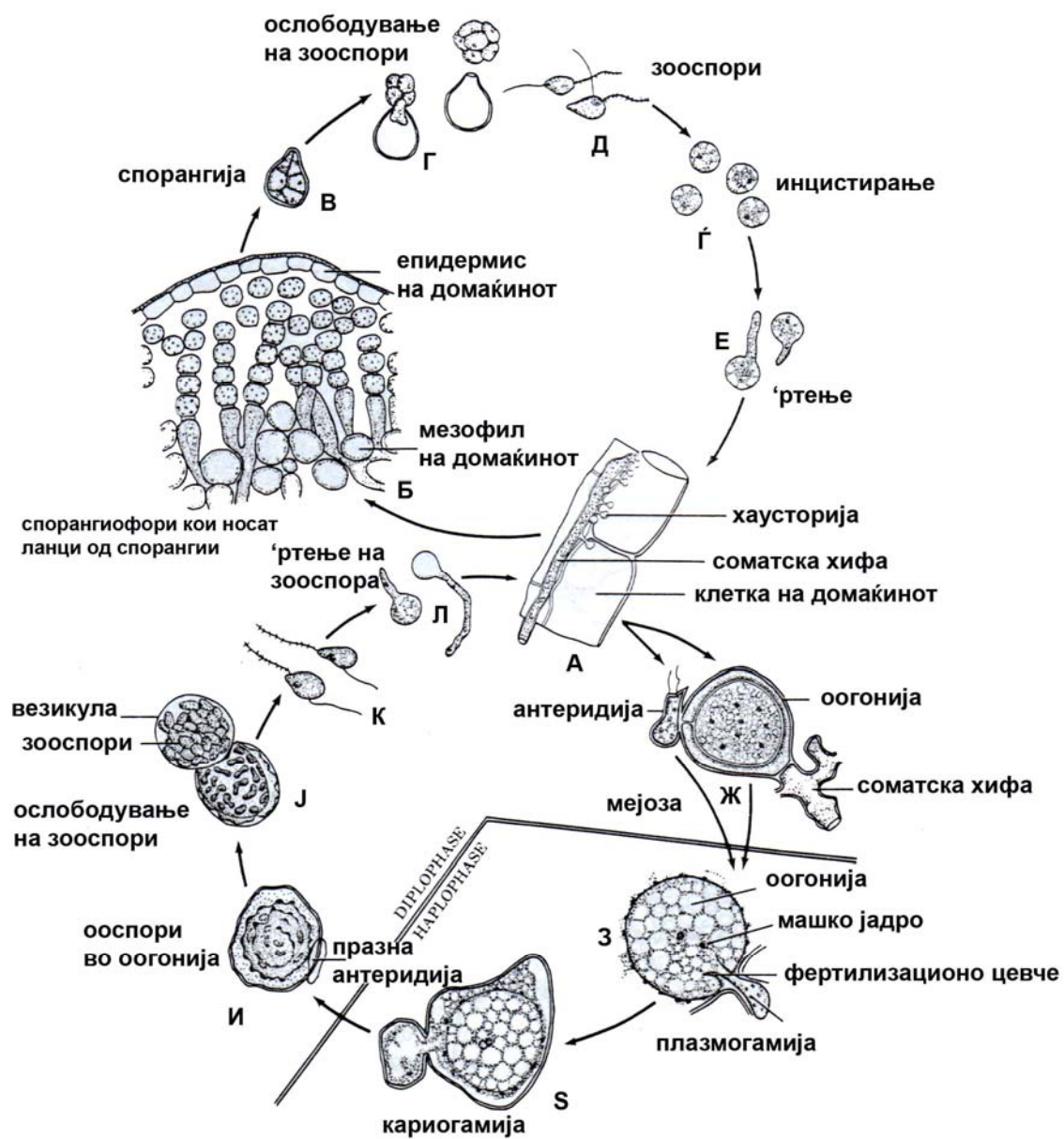
11. *Albugo candida* (Pers.) Kuntze

Albugo candida е најраспространет вид во рамки на родот *Albugo*. Паразит е на култивирани и саморастечки видови од фамилијата на крстоцветните растенија. Карактеристичен е за *Capsela bursa pastoris* (овчарска торбичка) на која предизвикува систематска зараза. Габата се забележува на сите надземни органи на заболените растенија. Мицелиумот се развива во интерцелуларните делови на листот или на младите делови на стеблото (интерцелуларен мицелиум), во клетките на домаќинот продираат хаустории преку кои габата зема храна од домаќинот. Хаусториите се во облик на меурести завршетоци на кратки хифи, стеснети на местото на влегување во клетките на домаќинот.

Во животниот циклус на габата е присутно бесполово и полово размножување. Кога мицелиумот ќе достигне извесен стадиум на зрелост продуцира голем број кратки спорангиофори со спорангиуми. Спорангиумите се развиваат во ланци градејќи соруси под епидермисот на домаќинот, поради што епидермисот е испакнат (сл. 19). Под притисок на спорангиумот епидермисот пука и се ослободува бела прашкаста маса која ја образуваат спорангиумите, кои се разнесуваат со ветер или капки дожд до други растенија. Спорангиумите ’ртат образувајќи зооспори или ’речко цевче (од кое ќе се развие мицелиум), што зависи од степенот на влажност. Во капка вода спорангиумите ’ртат давајќи 4-12 зооспори, а тие во примарни хифи кои вршат нова инфекција.

Половиот процес е оогамија. Оогониите се крупни, округли, со светла боја. Антеридиите се значително поситни од оогониите, округли, светли. Со оплодување настанува зигот во центарот на оогонијата, додека на периферијата останува слој од периплазма. Зиготот во зрела состојба не поседува периплазма, бидејќи истата во потполност се троши на образување дебел, темен, нерамномерно задебелен сид. При поволни услови ооспората ’рти давајќи до 60 зооспори, кои настанале со мејоза (мејозооспори). Елементите за полово размножување најчесто се развиваат во интерцелуларните делови на листот, ретко и во младите делови на стеблото, предизвикувајќи морфолошки деформации на тие делови на домаќинот. Габата презимува во вид на ооспора или во облик на мицелиум во живите делови на растението (сл. 19).

Симптомите се јавуваат во вид на хипертрофија или хиперплазија кои се предизвикани од хормоните на раст (ауксини) кои ги лачи патогенот. На површината на заразеното растение се појавуваат испупчувања во вид на мали пликови или меури. Развојот на болеста е стимулиран при зголемена влажност и температура од 1-18 °C (оптимум 10-13 °C), затоа болеста поинтензивно се јавува при влажно и ладно време, отколку кога е топло и суво. Позната е под името „бела рада“ и е забележана на 241 растителен вид. Кога се работи за култивирани растенија кај нас го оштетува расадот на зелка, карфиол, келераба, ротквици и друго.



Сл. 19 Животен циклус на *Albugo candida* [Alexopoulos, 1996]

12. *Albugo bliti* (Biv.) Kuntze – на *Amaranthus retroflexus*

Паразит на различни претставници од фамилијата *Amaranthaceae*, а особено чест на *Amaranthus retroflexus* (штирак). По особините и начинот на размножување многу личи на *Albugo candida*. На листовите на домаќинот се воочуваат бели лежишта со зооспорангииуми, а во внатрешноста на листот се лежишта со ооспори кои се со потемна боја.

III ВЕЖБА

REGNUM FUNGI (EUMYCOTA)

Вистински габи

Еукариотски организми; се одликуваат со отсуство на пластиди, хранливите материи ги апсорбираат (осмотрофи), никогаш не се фаготрофни; амебовидна псевдоподијална фаза отсуствува. Клеточните сидови содржат хитин и β -гљукани. Митохондриите се со сплескани кристи и во близина секогаш се присутни пероксизоми. Присутен е Golgy-систем или поединечни цистерни. Повеќето се без флагелуми, а кога е присутен флагелум секогаш е без мастигоними. Едноклеточни се или филаментозни; се состојат од повеќеклеточни ценоцитни хаплоидни хифи (хомо- или хетерокарионти). Се размножуваат полово или бесполово, диплоидната фаза обично е краткотрајна. Се јавуваат како сапроби, мутуалисти или паразити.

Таб. 5. Типови на **FUNGI (EUMYCOTA)**, број на видови и карактеристики

ЦАРСТВО	ТИП	КАРАКТЕРИСТИКИ
FUNGI (EUMYCOTA) (56360) Отсуство на фаготрофна фаза; подвижна фаза кога е присутна се карактеризира со флагелуми без мастигоними; клеточни сидови – генерално хитински	CHYTRIDIOMYCOTA (793)	Присутни се подвижни зооспори
	ZYGOMYCOTA (1056)	Подвижни зооспори отсуствуваат; митоспорите се ендогени, формирани во спорангии (или бесполови пропагули кои излегуваат од спорангиите), зигоспорите се формираат со конјугација на хифите.
	ASCOMYCOTA (32267)	Подвижни зооспори отсуствуваат; митоспорите (конидии) се егзогени; мејоспорите се ендогени, формирани во аскус.
	BASIDIOMYCOTA (22244)	Подвижни зооспори отсуствуваат; митоспорите (конидии) се егзогени; мејоспорите се егзогени, се создаваат во базидија (или еквивалентни структури).

Eumycota поседуваат мицеларно или едноклеточно тело. Мицелиумот може да биде несептиран (како кај Chytridiomycota и Zygomycota) и септиран (како кај Ascomycota, Basidiomycota и Deuteromycotina). Хифите се одликуваат со врвно, неограничено растење. Кај Chytridiomycota и Zygomycota хифите се една огромна повеќејадрена клетка, а кај Ascomycota и Basidiomycota се поделени со септи на еднојадрени или почесто повеќејадрени сегменти. Една

широко распространета појава кај Asco- и Basidiomycota е тоа што хифите на различни колонии кога ќе дојдат во контакт анастомозираат и се способни да фузионираат. Анастомозирањето на хифите, може да биде главен фактор кој овозможува мицелиумот на овие габи да образува крупни плодни тела. Едноклеточните габни форми кои се рамножуваат со пупење се познати како квасци. Тие понекогаш, при соодветни услови, образуваат хифи, како што некои, обично хифални габи, можат да образуваат квасолики фази. Многу квасци можат да имаат полов процес поради што се класифицирани во Asco- или Basidiomycota.

Половото размножување е карактеристично за сите групи, со исклучок на Deuteromycotina. Облиците на полово размножување се разновидни. Габите кои образуваат зигоспори се класифицирани како Zygomycota, тие кои образуваат аскоспори како Ascomycota, а тие кои образуваат базидиоспори како Basidiomycota. Во циклусот на развој на овие габи се јавува **хаплоидна, дикарионтска и диплоидна** фаза со различна должина на траење.

Скоро сите габи од Eumycota образуваат еден или повеќе типови на асексуални (бесполови) спори. Видовите кои образуваат само бесполови спори, а сексуалната фаза потполно отсуствува, се класифицирани во Deuteromycotina, а деталите на бесполовата спорулација се користени за нивна класификација. Deuteromycotina не се прифатени како формална таксономска категорија (Dictionary of the fungi, 1996). Тие не се монофилетска единица, но се габи кои ја изгубиле половата фаза или се анаморфи главно на некои Ascomycota, поретко Basidiomycota. Со модерните молекуларни или ултраструктурни техники некои габи можат да бидат распоредени во постоечките класи, т.е. ако се открие полова фаза кај некои од овие габи, тогаш тие се рекласифицираат како Asco- или Basidiomycota и им се доделува друг латински бином.

Eumycota се хетеротрофни организми широко распространети во природата на различни супстрати. Повеќето се прилагодени на сапробен начин на исхрана, мал број на паразитски, а има и симбионти.

ТИП: CHYTRIDIOMYCOTA (Chytridiomycetes, Rumpomycetes)

Класа: CHYTRIDIOMYCETES

Таб. 6. Редови на типот Chytridiomycota

ТИП	КЛАСА	РЕД
Chytridiomycota	Chytridiomycetes (793)	Blastocladales
		Chytridiales
		Monoblepharidales
		Neocallimastigales
		Spicellomycetales

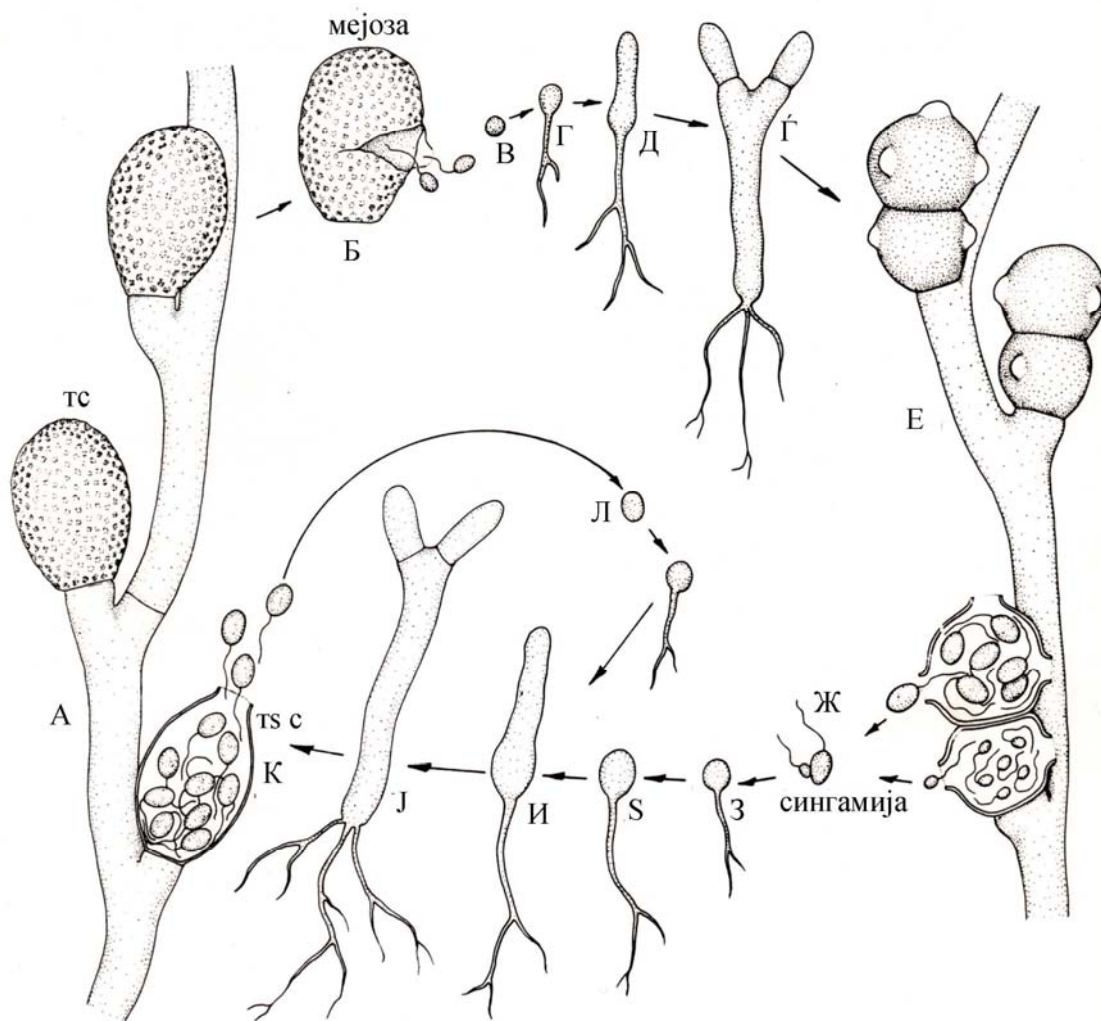
Класата Chytridiomycetes е голема група на габи (793 видови). Талусот е ценоцитен, холокарпен или еукарпен, моноцентричен, полицентричен или мицеларен. Клеточните сидови се хитински барем во хифален стадиум. Митохондријалните кристи се сплескани. Храната ја земаат осмотрофно (со целата површина на телото). Примитивните претставници се едноклеточни, амицеларни и претставуваат гола протоплазматична маса. Кај претставниците на повисок степен на организација на едноклеточното тело се јавува тенок, често неразгранет израсток – ризомицелиум (зачеток на мицелиум), со кој габата се прицврстува за супстратот и ги апсорбира хранливите материи. Кај најсовршените претставници талусот е дихотомно разгранет ризомицелиум, понекогаш поделен на делови со по некоја псевдосепта (Blastocladales) која подобро налегнува на супстратот и со поголема површина ги користи хранливите материи. Кратките израсстоци се нарекуваат ризоиди, а долгите и разгранети ризомицелиум. Зооспорите се постериорно монофлагелатни (со флегелум на задниот дел) или многу поретко полифлагелатни, со отсуство на мастигонемии, со единствен флагеларен „коренов“ систем и понекогаш румпозомии (органела во зооспорите кај некои Chytridiomycota лоцирана во близина на клеточниот сид; во форма на саќе, а на пресек е назабена).

Овие организми се акватични сапроби или паразити, растат на гнил или жив органски материјал (вклучувајќи нематоди, инсекти, растенија или хитриди и габи), во истечни води и почви. Најголем дел од претставниците живеат во вода како паразити (на алги, акватични габи и акватични растенија, како и на без’рбетници), а мал број како сапроби (на отпадоци од растително или животинско потекло). Мал дел се морски организми, а некои облигатни анаероби во желудникот на хербивори.

Главна особина која е присутна кај Chytridiomycota, а отсуствува кај останатите типови, е **зооспора со мазно постериорно камшиче**. Ова може да биде примитивна особина на габи, која се губи кај габите кои се прилагодени на сувоземен начин на живот. Присуството на флагелатни зооспори наведува на тоа, овие габи понекогаш да бидат сместувани во типовите од Chromista, а не во Fungi (Kendrick, 1992; Kreissel, 1988). Задржани се во Fungi (Barr, 1992; Bruns *et al.*, 1991; Corliss, 1994) на основа на ултраструктурата (отсуство на мастигонемии), хемиската градба на клеточниот сид (хитински) и молекуларни докази.

Бесполово се размножуваат со зооспори со различна градба и облик, но секогаш со едно мазно камшиче на задниот дел на телото. Зооспорите се образуваат во зооспорангии. Зооспорите се монојадрени, без сидови, со радијална симетрија и со еден камшик сместен на задниот крај со кој активно се движат во водата. Кај попримитивните облици целото тело на габата се трансформира во зооспорангија и по излегувањето на зооспорите единката умира (холокарпија). Кај еволутивно понапреднатите облици има појава на еукарпија, т.е. само еден дел од телото се трансформира во зооспорангија.

Половиот процес е: хологамија, изогамија, хетерогамија и оогамија. Зиготот преминува во состојба на мирување – трајна спора. При изогамија, изогаметите се потполно идентични со зооспорите. По оплодувањето настанува трајна спора од која по период на мирување настануваат зооспори.



Сл. 20. *Allomyces macrogynus* – животен циклус

(А) – диплоиден талус со две трајни спорангии – тс и една тенкосидна спорангија – тсc (К); од зооспорите (Л) настанати во тенкосидната спорангија (К) настанува нов диплоиден талус (И, Ј); (Б–Е) – развиток на хаплоиден талус од зооспори (мејоспори) ослободени од трајните спорангии (А); (Е) – хаплоиден талус со парни гаметангии; (Ж) – фузионирање на гамети (сингамија) и формирање на зигот кој се развива во нов диплоиден талус (З – К, А).

Кај некои претставници се јавува смена на генерации. Во текот на животот можат да формираат хаплоидна и диплоидна мицеларна фаза. Диплоидниот мицелиум (Сл. 20. А) често се означува како диплонт бидејќи на него се развиваат зооспорангии. Хаплоидниот мицелиум се означува како хаплонт (Сл. 20. Е) затоа што дава гаметангии во кои се развиваат гамети.

Од петте реда во оваа класа (Таб. 6.), Blastocladales и Chytridiomycetales се поинтензивно проучувани. За фундаментални истражувања многу е користен родот *Allomyces* (Blastocladales). Интересно е да се напомене групата на анаеробни габи кои се откриени 1974 година и класифицирани во редот Spizellomycetales, кои се развиваат во желудникот на преживарите.

Ред SPICELLOMYCETALES

Фам. Olpidiaceae

13. *Olpidium brassicae* (Voronin) Dang.

Облигатен паразит на корен од разни растенија, најчесто зелка (Сл. 21.), на кои не нанесеува штета. На младите растенија предизвикува заболување на кореновиот врат, познато под името „црна нога”. Меѓутоа, улогата на оваа габа е голема како вектор на растителни вируси.

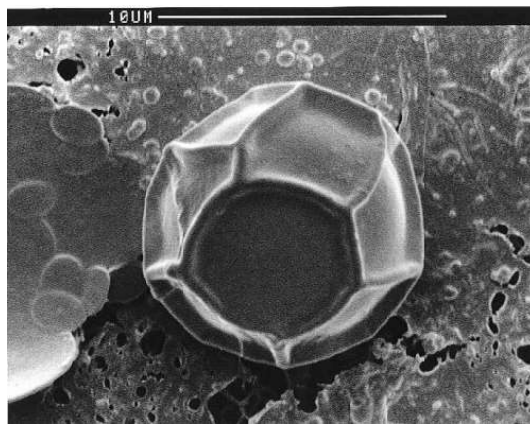


Сл. 21. „Вени” кај салата – болест предизвикана од *Olpidium brassicae*

Инфекцијата ја вршат унифлагелатни зооспори. Кога достигнуваат до коренот, зооспорите се прицврстени за кореновите влакненца и тука инкапсулираат, потоа ’ртат градејќи едно цевчесто проширување преку кое содржината од зооспорите преминува во клетките на домаќинот. Во нив јадрото на паразитот неколку пати се дели и настанува повеќејадрена плазматична маса. Значи, *Olpidium brassicae* нема вистински мицелиум, туку талусот го претставува едноставна лопатеста клетка. Талусот понатаму се развива во поголем број зооспорангии (холокарпно). Зооспорангиите се наоѓаат во клетките на домаќинот, поединечно или во групи, кога се зрели образуваат туба која излегува, пробивајќи го сидот на кореновите влакненца

и преку неа зооспорите доспеваат во надворешната средина и можат да извршат инфекција.

Зооспорите можат да се однесуваат и како гамети. Меѓусебно копулираат само зооспори настанати во различни зооспорангии. По спојувањето доаѓа до плазмогамија, но не и до соединување на јадрата. Настанатиот планозигот се прицврстува за епидермисот на домаќинот и ја излива содржината во домаќинот. Во клетките на домаќинот, габата се обвиткува со дебел сид, образувајќи трајни спори (цисти) со ѕвездест облик (Сл. 22.). Со распаѓање на кореновите клетки се слободуваат спорите кои се способни да преживеат неповолни услови. По период на мирување од неколку месеци во цистите доаѓа до кариогамија, по што следи редукциона делба, така што повторно се образуваат хаплоидни зооспори.



Сл. 22. Трајна спора кај *Olpidium brassicae*

Olpidium brassicae е релативно чест ендопаразит на расад од зелка. Во инфицираните клетки од зелка егзистира како еднојадрена протоплазматична маса која подоцна се претвора во топчеста зооспорангија која преку еден цевчест изросток ги исфрла зооспорите надвор. Зооспорите пливаат во водата (за време на наводнување), а потоа навлегуваат во епидермалните клетки на други домаќини. Од нив навлегуваат во подлабоките слоеви и паразитираат како гол амебовиден протопласт од кој подоцна настанува зооспорангија. Целиот циклус при поволни услови трае 2-3 дена. При полов процес копулираат две зооспори при што настанува трајна спора со која габата презимува и после неповолниот период се распаѓа на зооспори.

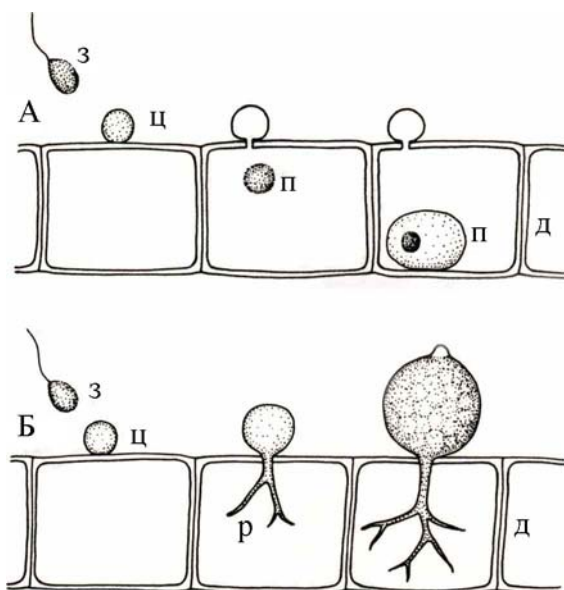
Ред NEOCALLIMASTIGALES

Редот има една фамилија *Neocallimastigaceae* (5 рода, 16 вида). Претставниците се карактеризираат со моноцентричен или полицентричен талус; зооспорите се моно- или полифлагелатни, без митохондрии. Анаеробни сапроби, кои живеат во желудникот и цревата на хербиворите.

Претставниците на родот *Neocallimastix* се широкораспространети организми кои живеат во руменот на овци или говеда.

Ред CHYTRIDIALES

Претставниците од редот Chytridiales живеат како паразити или сапроби на алги и животни (во вода), ретко паразитираат на копнени растенија. Вегетативното тело кај најпримитивните претставници е гола топчеста протоплазматична маса (п) комплетно потопена во внатрешноста на клетката од домаќинот (д) – олпидиум тип (сл. 23. А). Кај мал број Chytridiales се формираат ризоиди или ризомицелиум (р) – ризофидиум тип (сл. 23. Б). Примитивните облици имаат холокарпен развој, а останатите се еукарпни со еден (моноцентрични) или повеќе (полицентрични) органи за размножување. Бесполово се размножуваат со зооспори кои преку еден цевчест израсток ја напуштаат зооспорангијата. Половиот процес е многу редок.



Сл. 23. (А) олпидиум и (Б) ризофидиум тип

з – зооспора; ц – циста; п – гола топчеста протоплазматична маса;
р – ризоиди, ризомицелиум; д - домаќин

Фам. Chytridiaceae

Rhizophidium pollinis е паразит на поленови зрна кои паднале во вода. Формира ризоид и ризомицелиум со кои се исхранува и развива зооспорангија. Зооспорите излегуваат низ повеќе отвори на зооспорангијата, пливаат низ водата и инфицираат нови поленови зрна. Габата образува и дебелосидни трајни спори.

Rhizophidium couchii е паразит на зелената алга *Spirogyra*.

Polyphagus euglenae е паразит на алгата *Euglena*.

Фам. Synchytriaceae

Synchytrium endobioticum е паразит на компирови грутки каде предизвикува „рак” (Сл. 24). Во клетките на домаќинот се развиваат два типа трајни спори, *тенокосидни* кои брзо ’ртат и *дебелосидни* со кои габата презимува. Болеста се манифестира со појава на крупни израстоци на грутките поради прекумерно намножување и зголемување на клетките во надворешните слоеви на грутките. Инфицираните грутки за кратко време гнијат. Поради уништување на компирот од оваа болест, во минатиот век, околу 2 милиони Ирци се иселиле во САД.



Сл. 24. „Рак” на компирови грутки предизвикан од *Synchytrium endobioticum*

Ред BLASTOCLADIALES

Претставниците на фамилијата **Blastocladiaceae** имаат добро развиен мицелиум со ацелуларна градба. Примитивните облици се размножуваат полово со изогамија, а поразвиените со хетерогамија. Честа е смената на генерации. Претставници се: *Allomyces*, кој има добро развиен мицелиум, еднодомен; и *Blastocladiella*, дводомна.

***Phytophthora maydis* (*Phytophthora zeae-maydis*)** е опасен паразит на листови и стебла од пченка, кој го намалува приносот на ова расетние. Потекнува од Индија.

Ред MONOBLEPHARIDALES

Тоа се највисоко организирани хитридиомицети. Живеат сапробно на дрвна маса. Мицелиумот е добро развиен и септиран. Бесполово се размножуваат со зооспори, а полово со оогамија (со подвижни машки гамети).

Претставниците на родот *Monoblepharis* (фам. *Monoblepharidaceae*), се карактеризираат со зооспорангии кои настануваат терминално на врвовите на хифите. Антеридиумот е најчесто хипогин (сместен е под оогониумот), а поретко епигин. Претставниците од овој род живеат во водите напролет и доцна наесен.

ТИП: ZYGOMYCOTA

Таб. 7. Класи и редови на типот Zygomycota

ТИП	КЛАСА	РЕД
Zygomycota (1056)	Trichomycetes (189)	Amoebidiales
		Aselariales
		Eccrinales
		Harpellales
	Zygomycetes (867)	Dimargaritales
		Endogonales
		Enthomophthorales
		Glomales
		Kickxellales
		Mucorales
		Zoopagales

Габите на типот Zygomycota во циклусот на развој не формираат подвижни спори. Се одликуваат со специфичен полов процес – **зигогамија**, по што се разликуваат од останатите габи и по кој типот го добил името. Соматската фаза е добро развиен хаплоиден мицелиум без попречни клеточни сидови (септи). Хифите на повеќето габи се широки, дебелосидни, ценоцитни цевчиња, кои немаат вантревна механичка потпора. Септи се образуваат при одвојување на репродуктивните структури или при повреди. Хемискиот состав на клеточниот сид е какрактеристичен и во најголем број случаи важни компоненти на клеточниот сид на овие габи се хитин и хитозин (полимер на D-глукозамин).

Zygomycota се размножуваат асексуално (бесполово) со **спорангиоспори** кои се образуваат во **спорангии**. Спорангиите можат да бидат едноставни или со посложена градба. Некои видови во спорангиите

образуваат по неколку или само една спора. Спорангиите со редуциран број спорангиоспори се нарекуваат **спорангиоли**.

Половиот процес, зигогамифија, детално е проучуван кај видот *Mucor mucedo* L: Fr. Специјализираните воздушни хифи – **зигофори**, растат една кон друга низ воздухот, што претставува една форма на позитивен автотропизам означен како **зиготропизам**. Кога два зигофора ќе дојдат во контакт, сидовите цврсто се спојуваат еден крај друг и издолжувањето на зигофорите застанува, се прекинува. Зигофорите во непосредниот регион на контакт се прошируваат давајќи две повеќејадрени *прогамеџангии*. Секоја прогаметангија се развива во *гамеџангија* со образување на попречен сид – **суспенсор**, кој ги одвојува од соседниот регион на зигофорот (Сл. 25.). Во гаметангиите нема диференцирани гамети, кај поедини видови овие клетки се потполно исти; додека кај други можат да се разликуваат по димензии и се означени како машки и женски гаметангии. Попречниот сид кој раздвојува две гаметангии се разорува при што доаѓа до сливање (фузија) на содржината.

Како резултат на оплодувањето настанува зигот кој ги има сите карактеристики на трајна спора – **зигоспора**. Таа се образува на местото на спојување на гаметангиите и сраснува со сидовите на гаметангиите. Зигоспорите не се дисперзионии, туку мирувачки спори бидејќи мораат да поминат низ период на dormancy кој трае од неколку недели до неколку месеци. Зигоспорите ’ртат давајќи спорангии, на што претходи редукциона делба, а со ’ртењето на спорите настанува хаплоиден мицелиум.

Многу претставници се самостојни видови, т.е. образуваат два репродуктивни типа обележани како плус (+) и минус (-). Мал број претставници се самофертилни видови кај кои колонијата настаната од една еднојадрена спорангиоспора образува зигоспора. На основа на досегашните цитолошки податоци се сугерира дека јадрата се здружуваат во парови и се фузионираат. Постои голема веројатност дека кај сите фузионирани парови едното јадро е +, другото - тип.

Скоро сите претставници од Zygomycota се сувоземни сапроби, а само мал број живеат во вода; исто така мал е бројот на облигатни, високоспецијализирани паразити кои живеат на животни.

Класа: ZYGOMYCETES

Главни карактеристики се:

- сувоземни габи кои живеат паразитски или сапробно
- добро развиен мицелиум, најчесто несептиран
- клеточните сидови се од хитин
- бесполово се размножуваат со спорангиоспори или конидии
- полово се размножуваат со зигогамифија или гаметангиогамифија.

Мицелиумот е добро развиен, несептиран, разгранет, но можат да се сретнат и ретки претставници кои формираат попречни сидови. Преградите се јавуваат на стар мицелиум, при повреди или при одвојување на органите за

размножување. Бесполово се размножуваат со спорангиоспори, поретко со конидии. Бројот на спори во спорангиите може да биде исклучително голем, а кај некои видови се образуваат неколку или само една спора. Така, во рамките на класата може да се прати еволуцијата на размножување со спори од повеќеспорни спорангии, преку спорангиоли до конидии. Формата на спорангиите и нивниот распоред на хифите кои ги носат – **спорангиофори** (спорангионоски) се варијабилни и значајни за детерминација.

Половиот процес често е хетероталусна зигогамиија. Врвните делови на хифите се одвојуваат со прегради формирајќи гаметангии. Оплодувањето се врши со спојување на содржината од гаметангиите. Зиготот преминува во зигоспора со повеќеслоен темнообоен сид, кој често е орнаментиран. Зигоспората може да 'рти во спорангија или директно во мицелиум.

Во класата *Zigomycetes* се вклучени релативно мал број на видови (867), кои формираат плодни тела само на влажни места, каде атмосферата е помалку или повеќе заситена со влага. Повеќето се сапроби во почва, на растителен материјал што се распаѓа или на екскременти од крупни хербивори (копрофилни видови). Некои од овие габи се слаби патогени на растенија или предизвикуваат гниење на овошјето и зеленчукот. Мал број претставници формираат карактеристична мутуалистичка заедница (микориза) со корења на растенијата или понекогаш се ендопаразити на 'рбетниците вклучувајќи го и човекот. Од 7 реда вклучени во оваа класа (Таб. 7.) најголем е *Mucorales*.

Ред **MUCORALES**

Претставниците од редот ***Mucorales*** продуцираат огромен број на спори поради што се многу распространети видови. Главно се сапроби на разни подлоги. Предизвикуваат ферментација на шеќерни подлоги.

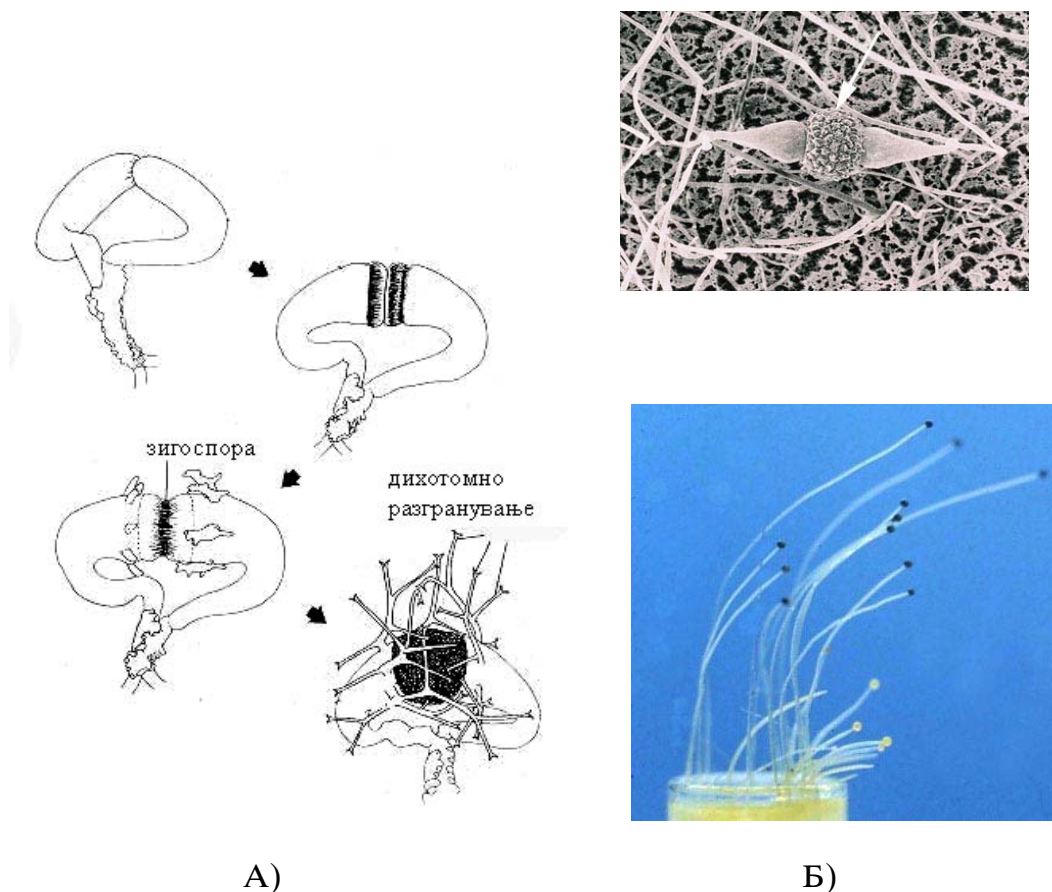
За процесот на репродукција е карактеристично:

- бесполово размножување со спорангиоспори
- половото размножување е со зигогамиија при што настануваат хетероталусни спори (различно половите спори настануваат на различни мицелиуми).

Фам. **Phycomycetaceae**

14. *Phycomyces blakesleeanus* Burgeff

Поседува крупни соматски хифи кои брзо се шират по супстратот, образувајќи најбуен мицелиум од сите габи на редот *Mucorales*.



Сл. 25. *Phycomyces blakesleeanus*
 А) полово размножување, Б) спорангија

Спорангиофорите на *Phycomyces* на почетокот се само јаки хифи кои се издигнуваат над супстратот и кои се издолжуваат со продолжување на сидот во апикалниот регион. Кога издолжувањето ќе престане, спорангиофорот на врвот формира **колумела**, а над неа се образува сферична спорангија. Спорангиите поради присуство на β -каротин на почетокот се светложолти, а подоцна поради негова оксидација поцрнуваат (Сл. 25). Во спорангиите протоплазмата се разделува и се заокружува образувајќи околу 100000 спорангиоспори, од кои секоја содржи неколку јадра. По образувањето на спорангиоспори, во зоната под спорангијата, продолжува издолжувањето на спорангиофорите, кои често достигнуваат должина од околу 100 mm. Спорангиофорите во почетните и подоцните фази на елонгација, покажуваат позитивна фототропска реакција. Други сензорски одговори, кои им овозможуваат на спорангиофорите да се издигнат над супстратот, избегнувајќи препреки, се: негативен геотропизам (растење нагоре), негативен хидротропизам (растење кон суви подлоги) и позитивен анемотропизам (избегнување препреки или други спорангиофори). Сидот на спорангијата е тенок, мазен, лесно се цепи кога спорангијата е зрела.

Спорангиоспорите се ослободуваат окружени со слузава содржина. Се смета дека ваквите „слузави спори“ се распрскуваат со капки вода.

При оплодување кај *Phycomyces blakesleeanus*, најчесто само едно диплоидно јадро преживува, а останатите родителски хаплоидни јадра дегенерираат. По мејозата се образуваат четири рекомбинантни хаплоидни јадра, а потоа со митоза нивниот број се зголемува. Поретко се образуваат повеќе диплоидни јадра и тогаш се продуцираат поголем број рекомбинантни типови. Зигоспората е крупна, црна, со дебел, мазен сид, 'рти во спорангија во кој се образуваат + и - спори.

Кај овој род хифите, спорангиите, спорангиофорите и зигоспорите се многу крупни, па често се користат за нивно проучување.

Фам. Mucoraceae

15. *Mucor* spp.

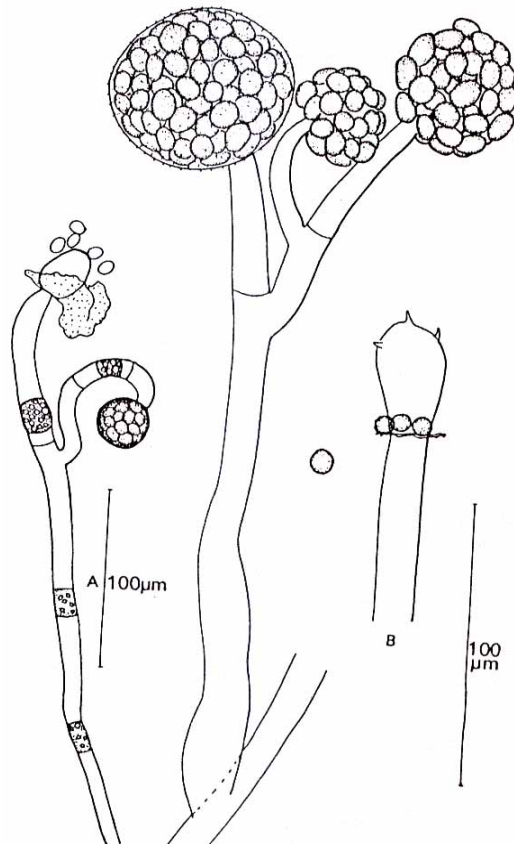
Родот *Mucor* е најбогат со видови. Многу од нив се вообичаени на почва, распаднат растителен материјал или на екскременти од тревојадни животни. Спорите на овие габи се наоѓаат на површината на растението кое тревојадните животни го користат за храна. Тие поминуваат нештетени низ органите за варење и достигнуваат до екскрементите каде наоѓаат поволни услови за понатамошен развој.

По 'ртењето на спорите, хифите растат, се гранаат и во текот на еден ден се образува кружна колонија од соматски мицелиум. Хифите се шират по површината и продираат во супстратот (супстратен мицелиум). Во периодот на физиолошка зрелост над подлогата се издигнуваат поединечни спорангиофори, кои настануваат од посебни хифи, со бела боја, на врвот проширени во колумела. Спорангиофорите ностат приближно сферични спорангии. Спорангиофорите и спорангиите се многу помали отколку кај *Phycomyces*. Спорангиите се со темнокафеава боја и во себе содржат многубројни жолто-кафеава едноклеточни спорангиоспори. Сидот на зрелите спорангии е проткаен со кристали од калциум оксалат и се раствора во вода. Долниот дел на сидот на зооспорангијата не се менува и останува при основата на колумелата како сара. Ослободените спори обично лежат во слузава, безбојна маса, која во присуство на вода набабрува.

Некои претставници, пред спорангиоспорите, продуцираат уште еден тип асексуални спори – **хламидоспори** (Сл. 26.). Овие дебелосидни спори можат да се образуваат интеркаларно како кратки, донекаде надуени, делови хифи кои се одвоени од двете страни со попречен сид. Хламидоспорите се мирувачки спори со дебел сид и богати резерви на масти. Немаат механизам за расејување, затоа остануваат на местото кадешто се образувале до појава на услови за 'ртење. *Mucor racemosus* обилно продуцира хламидоспори, како на вегетативните хифи, така и на спорангиофорите.

Во циклусот на развој на видовите од родот *Mucor* ретко се сретнува полов процес. Добро е проучен кај *Mucor mucedo*. Од зигоспорите, по повеќемесечен период на мирување се развива спорангиофор со спорангии.

Спорите на различни видови на родот *Mucor* често можат да се најдат во домаќинството на овошје, џемови, сокови и предизвикуваат нивно расипување (мувлосување), во собна прашина, уреди за вентилација и слично. Најчести видови на овој род се: *Mucor mucedo*, *Mucor plumbeus*, *Mucor racemosus*.



Сл. 26. Спорангија со хламидоспори кај *Mucor racemosus*

16. *Mucor mucedo*

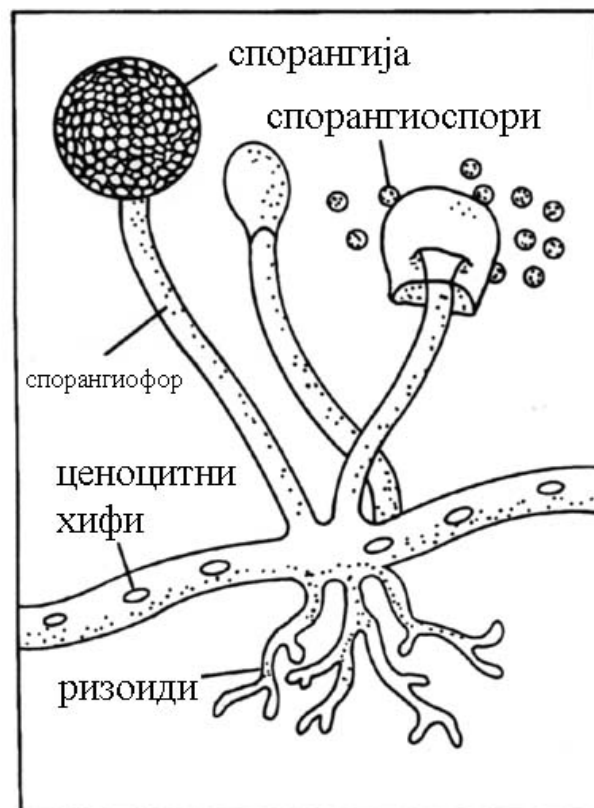
Mucor mucedo е многу чест на разни органски супстрати. Се карактеризира со:

- разгранет површински мицелиум со ацелуларна градба
- геотропно негативни спорангионоски со терминални жолто-кафеави топчести спорангии
- спојување на два различнополови мицелиуми и настанок на зигофори

- спојување на гаметангии во траен зигот
- редукциона делба и настанок на различнополови хаплоидни спори.

17. *Rhizopus* spp.

Претставниците на родот *Rhizopus* се карактеризираат со формирање на столони и ризоиди. Несептираниот мицелиум се наоѓа на подлогата, а над подлогата се издигнуваат спорангиофори. Тие се исправени, високи до 4 mm и неразгранети. Се јавуваат во групи, 3-6 на посебно диференцирани хифи – **столони**. Столоните се брзорастечки, воздушни хифи на површината на супстратот, неразгранети, кои се свиткуваат и ја допираат подлогата пред останатите мицелиуми. На овој начин габата вегетативно се размножува, што овозможува брзо ширење по подлогата. На места каде што столоните го допираат супстратот се развиваат тенки хоризонтално разгранети хифи - ризоиди. Ризоидите на почетокот се безбојни, подоцна темнокафеаво обоени, со мазни дебели сидови. На местото каде се образуваат ризоидите се формираат еден или неколку кратки, цврсти спорангиофори (Сл. 27.).



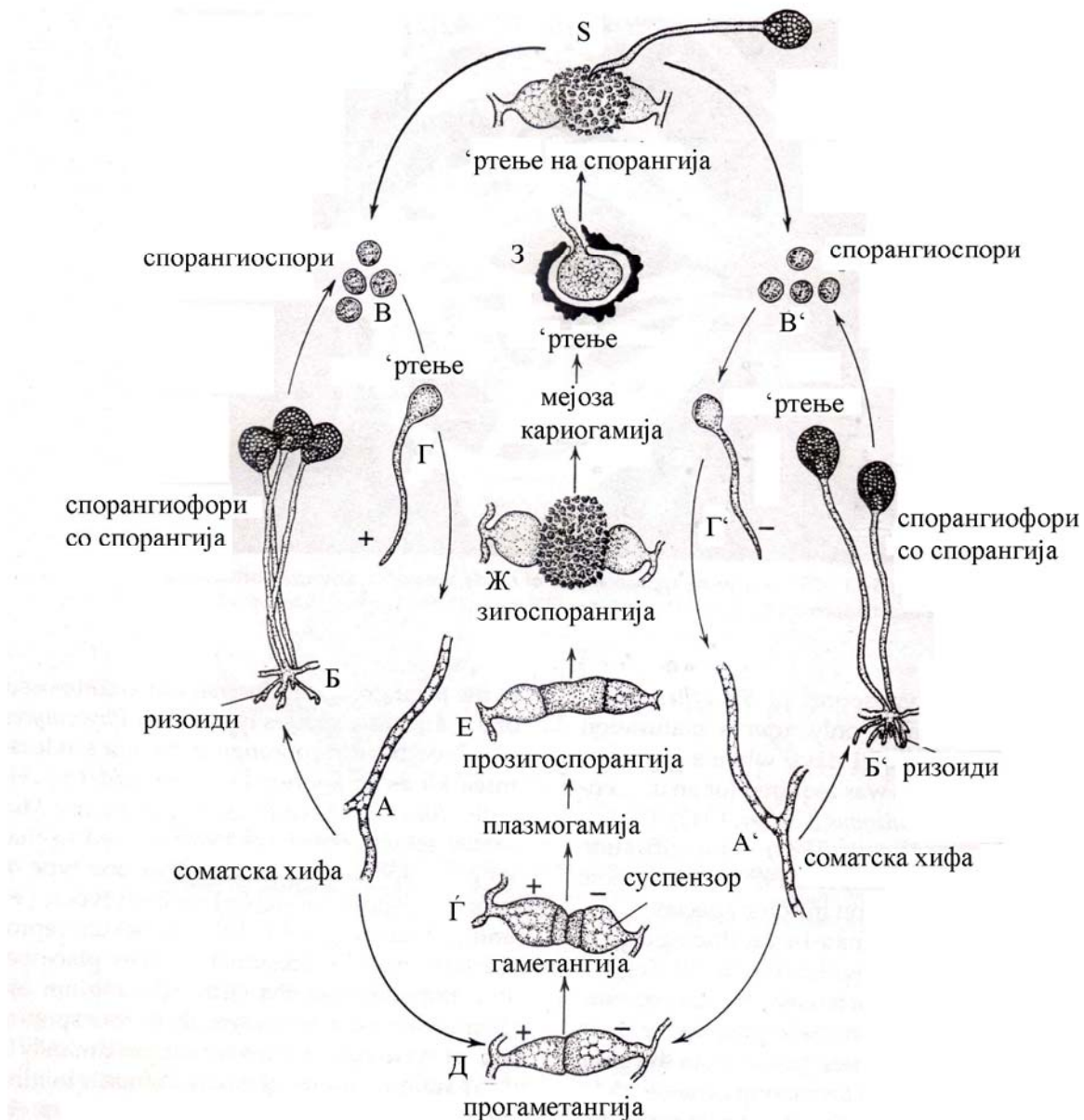
Сл. 27. Шематски приказ на *Rhizopus* sp.
(ценоцитни хифи, ризоиди; спорангиофор, спорангија со колумела, спорангиоспори)

Спорангиофорите на почетокот се безбојни, со стареење стануваат темнокафеави. На врвот се малку проширени во колумела и носат крупни спорангии. Спорангиите се јавуваат во голем број, темнокафеави, скоро црни, и имаат неправилно топчест облик. При пукање на сидот на спорангијата се ослободуваат „суви спори”, т.е. во спорангијата нема слуз, па спорангиите и спорите лесно се разнесуваат со воздушни струи. Спорите во најголем дел се овални, со светлокафеава боја. По ослободувањето на спорите колумелата се деформира, па изгледа како капа на спорангиофорот. Зигоспорите, настанати со спојување на изогамети, се овални или округли, доста крупни со црни нерамни сидови.

Труењето на овошјето и зеленчукот кое го предизвикуваат габите од родот *Rhizopus* се јавува ширум светот на култивирани плодови од овошје и е значајно за време на складирањето и транспортот на плодовите. Болеста е честа на плодови од јагода, цреша, вишна, а во услови на висока влажност и на сончоглед, пченка и некои други житарици.

18. *Rhizopus stolonifer* (Ehrenb: Fr.) Lind.

Доста чест како сапроб на разни органски супстрати, а може да се развие и како факултативен паразит на разни плодови од овошје и зеленчук. Често може да се изолира од собна прашина, екскременти, дрвна маса, овошје и житарици. Животниот циклус е даден на Сл. 28.

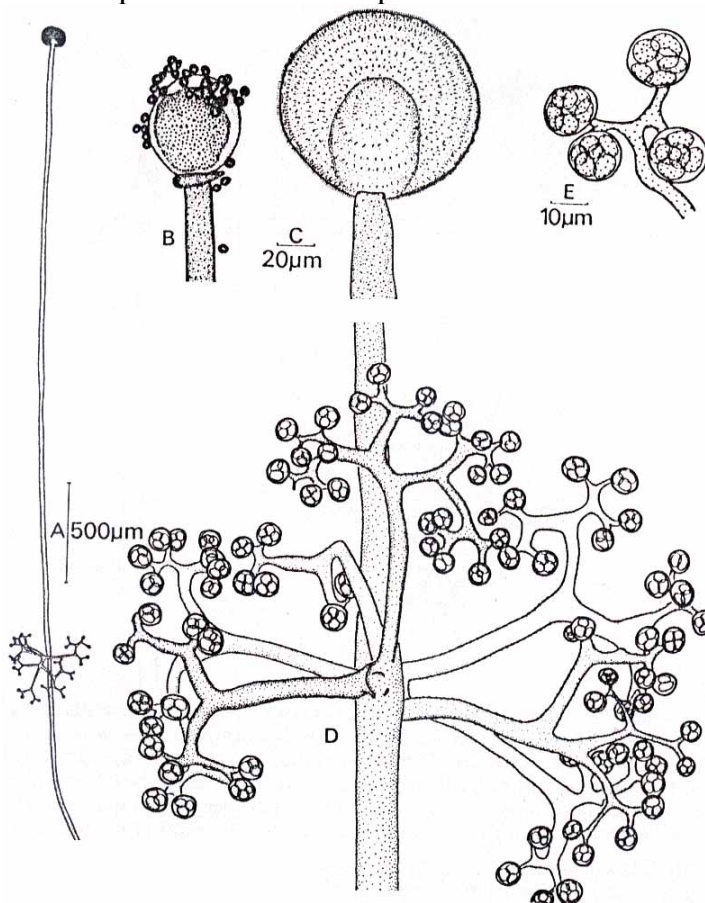


Сл. 28. *Rhizopus stolonifer* – животен циклус

Фам. Thamnidiaceae

19. *Thamnidium* sp.

Кај претставниците на родот *Thamnidium* спорангиите по облик се слични со истите кај родот *Mucor*, но на околу половина од должината на спорангиофорите се развиваат кратки, разгранети хифи кои носат ситни спорангии (спорангиоли) (Сл. 29. А, D), од кои секој содржи само по неколку спорангиоспори. Крупната спорангија се однесува како кај *Mucor*, додека спорангиолите лесно се одвојуваат и се разнесуваат со ветер. Спорите во спорангиите и во спорангиолите се овални и ситни.



Сл. 29. Спорангионосец со терминална спорангија и бочни гранки со спорангиоли кај *Thamnidium elegans*

А – голема спорангија со бочни спорангионосеци; В – голема спорангија со спори; С – голема спорангија со колумела; D – бочни спорангионосеци со помали спорангии (спорангиоли); Е – спорангиоли;

Претставниците од овој род во зависност од условите на светлина, температура и влажност, можат да образуваат само спорангии или спорангии и спорангиоли. Образувањето спорангиоли е чекор кон формирање конидии.

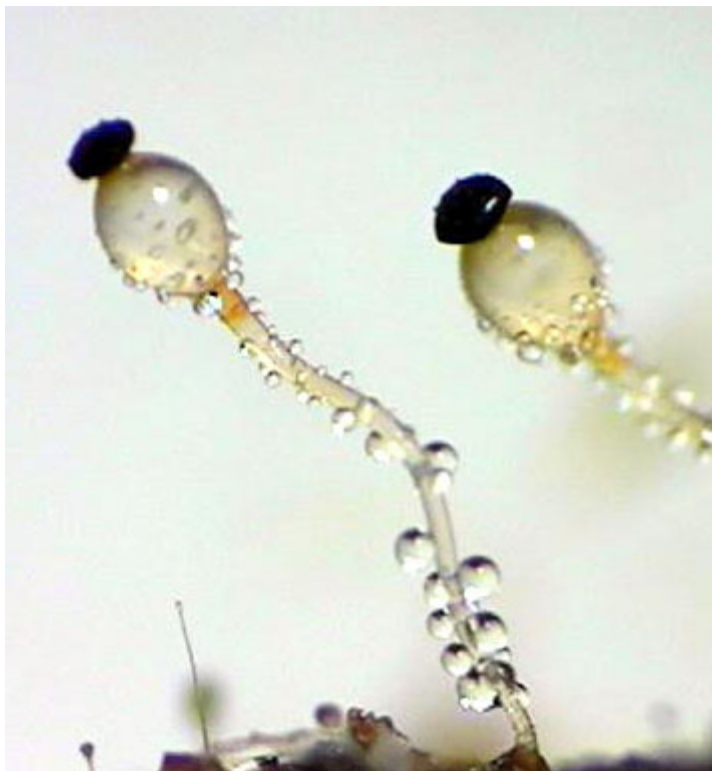
Можат да се развиваат на екскременти (копрофили) и во почва, но се изолираат и од житарици, замрзнато месо, собна прашина и воздух.

Thamnidium образува два вида спорангии. На врвот на главниот спорангионосец (Сл. 29. А) се образува голема спорангија со многу спори (Сл. 29. В, С), а на бочните спорангионоски (Сл. 29. D) се образуваат помали спорангии, т.н. спорангиоли (Сл. 29. Е) со помал број на спори и без колумела.

Фам. *Pilobolaceae*

20. *Pilobolus* sp.

Претставниците на родот *Pilobolus* се копрофилни габи. Родот е единствен во поглед на начинот на ослободување на спорите. Во основа родот *Pilobolus* личи на *Mucor*, несептираниот мицелиум се разгранува во супстратот и после 3-4 дена екскрементите обично се прекриваат со шума од минијатурни спорангиофори.



Сл. 30. Спорангијален апарат кај *Pilobolus* sp.

Спорангиофорите (Сл. 30.) се развиваат од интеркаларно проширување на мицелиумот (**трофоцисти**) и се одвојуваат од останатите мицелиуми со попречен сид. Зрелиот спорангиофор, висок 0,5-1 cm, се состои од базална трофоциста, исправена дршка и субспорангијално

проширување. Како капа на него се наоѓа полуполучеста, црна спорангија, која е одвоен од спорангиофорот со колумела. Околу основата на колумелата, помеѓу спорите и сидот на спорангијата се наоѓа просирен прстен од мукозен материјал. Во едена спорангија има и до 50000 спори. Спорангиофорите се фототропни, под влијание на осмотскиот притисок прстенот пука и целиата спорангија се исфрлува на далечина од 1 m или повеќе кон изворот на светлина (позитивно фототропно). Така спорангиите достигнуваат на вегетацијата или на некои други површини. Се ориентираат така што сидот на спорангијата е поставен кон надворешноста, штитејќи ги спорите од исушување и ултравиолетова светлина. Спорангиите тука се засушуваат и се прилепуваат за растението. По конзумирањето од хербивори, во нивниот дигестивен систем сидот на спорангијата се разложува и се ослободуваат спорангиоспорите, на кои минувањето низ дигестивен систем не само што не им штети, туку ја стимулира герминацијата.

Претставниците на родот *Pilobolus* се дел од големата група копрофилни габи кои припаѓаат на различни таксономски групи. Најпознати видови се: *Pilobolus cristallinus* и *Pilobolus kleinii*.

Ред ENTOMOPHTHORALES

Се карактеризираат со:

- слаборазвиен мицелиум, кој прво е несептиран, а подоцна се дели на клетки
- спорангијата се претвора во леплива конидија
- живеат паразитски на инсекти, но и во цревата на некои без'рбетници.

Entomophthora muscae (фам. **Entomophthoraceae**) е паразит на мува (Сл. 31.), а *Basidiobolus ranarum* (фам. **Basidiobolaceae**) живее во црева на жаба.



Сл. 31. *Entomophthora muscae* - паразит на мува

Класа: TRICHOMYCETES

Главни карактеристики се:

- живеат како симбионти на членконоги
- мала класа (189 претставници)
- клеточниот сид е целулозен
- хифите се разгранети и полијадрени
- на хифите формираат специјални формации за прицврстување на домаќинот
- бесполово се размножуваат со спори, а полово (зигогамија) - многу ретко.

Ред ECCRINALES

Претставниците од овој ред живеат во цревата на членконогите. Вегетативното тело е составено од една неразгранета полијадрена хифа. При основата има специјална хифа за прицврстување во телото на домаќинот. Се размножува со спори кои се формираат на врвовите на хифата.

IV ВЕЖБА

ОДДЕЛ: ASCOMYCOTA - Торбести габи, аскомицети

Општи карактеристики на типот ASCOMYCOTA

Ова е голема група која опфаќа околу 30% од сите познати видови габи. Меѓутоа ако се вклучат и претставниците од Deuteromycotina (митоспорични габи), од кои повеќето се Ascomycota со недоволно познат развоен циклус, нивниот удел би се зголемил и до 60%. Во ваква голема група постои голема разновидност на форми и структури.

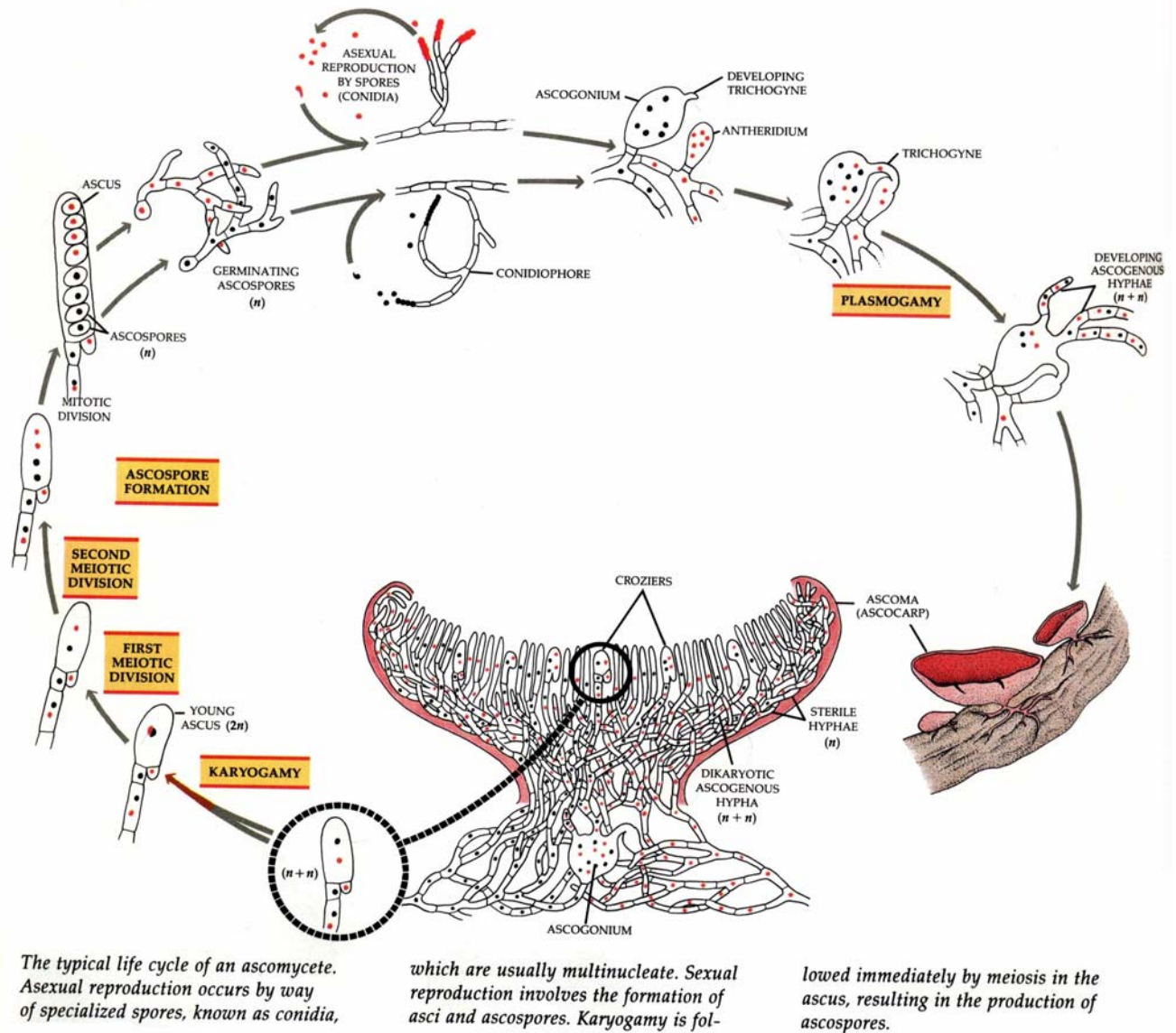
Хифите покажуваат особини кои не се присутни кај Chytridiomycota и Zygomycota, но се вообичаени кај Ascomycota и Basidiomycota. За разлика од широките, дебелосидни хифи на Chytridiomycota и Zygomycota, хифите на претставниците од Ascomycota се потесни и септирани. **Септите** се попречни сидови кои се јавуваат на правилни растојанија и се перфорирани со септални пори кои дозволуваат брзо струење на цитоплазмата, па дури и миграција на јадрата помеѓу сегментите. Септите ги зацврстуваат хифите и го ограничуваат губењето на цитоплазмата ако се оштети хифата. Септираниот мицелиум може да биде со едно јадро во секој сегмент, но често соржи поголем број јадра. Кога мицелиумот е повеќејадрен, јадрата не се асоцирани во дикариони, но во нивниот животен циклус, при полова репродукција, се појавува феномен на дикариони. Хифите можат да образуваат бочни гранки кои се фузионираат градејќи анастомози. Ваквата мрежа го олеснува транспортот на протоплазма и хранливи материи до било кое место на мицелиумот. Основна супстанција на клеточниот сид е хитин.

Циклусот на развој на Ascomycota се карактеризира со појава на посебен орган за полова репродукција, **аскус**. Половиот процес, **гаметангиогамија**, вклучува образување на хаплоидни аскоспори по пат на мејоза од диплоидното јадро на акусот. Настанувањето на аскоспорите може да се одвива на повеќе начини. Сепак можат да се издвојат два основни типа, што зависи од степенот на еволуција на самата габа.

Кај примитивните облици после копулација на целите гаметангиуми или по копулација на посебни клетки, продуктот на оплодувањето, зигот, директно преминува во акус со аскоспори. Ваквиот процес е карактеристичен за Ascomycota на понизок еволутивен степен.

Кај совршените облици, како што е *Pyronema omphaloides* (Bull.: St. Amans) Fuckel (која е самофертилна), на хифите на габата се зачнуваат неколку пара полови органи, т.е. женски **архикарпи** и машки **антеридиуми** (сл. 1). Половите органи се повеќејадрени и нивната содржина не е диференцирана на гамети. Архикарпот е изграден од две клетки: долно мешолико проширување – **аскоген** и горно цилиндрично – **трихогин**. Антеридиумот е една цилиндрична клетка. Трихогинот расте, се свива, за да оствари контакт со антеридиумот и се фузионира со него. Истовремено содржината на трихогинот дегенерира, а содржината од антеридиумот преминува низ трихогинот во аскогенот. Машките и женските јадра се здружуваат во парови, **дикариони**, но не конјугираат. Хетероталусните Ascomycota не можат да се размножуваат полово, сè додека не стапат во контакт со

компатибилни хаплоидни мицелиуми. Кај самостерилните видови извршена е генетска анализа и е докажано дека јадрата на дикарионите се ралично полови.



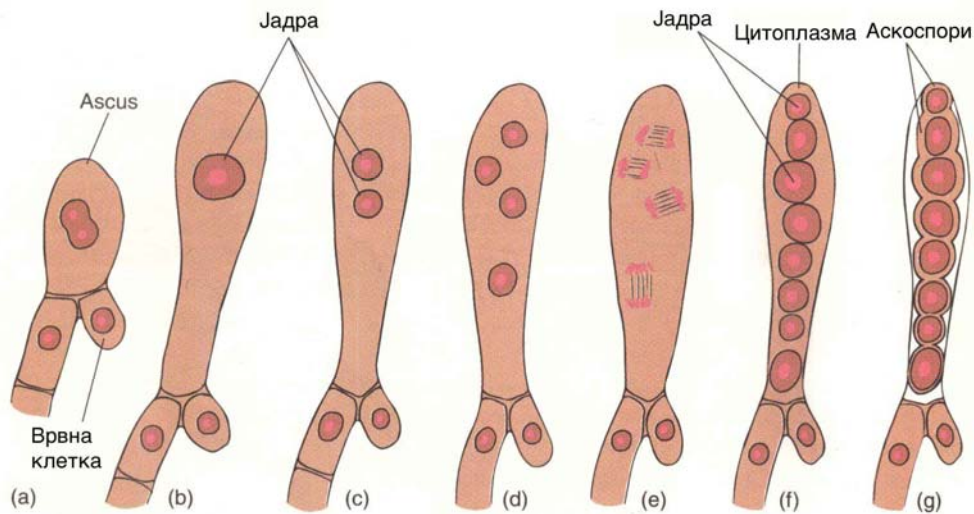
Сл. 1 Животен циклус на претставник од *Ascomycota*

Од оплодениот аскоген настануваат 10-20 мешолики, разгранети израстоци – **аскогени хифи**. Во нив навлегуваат парови јадра кои секогаш се делат конјугирано (синхроно). Аскогените хифи со попречни сидови се делат на клетки од кои, оние поблиску до аскогенот содржат повеќе дикариони, а врвната само еден дикарион. Врвната клетка на аскогената хифа со свивање формира **кукаст израсток**. Јадрата на дикарионот истовремено се делат и од 4 новонастанати јадра едното преминува во кукастиот израсток, другото во базалниот дел и две од различен пол остануваат во врвната клетка. Базалниот дел на клетката и кукастиот

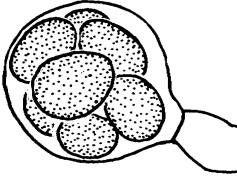
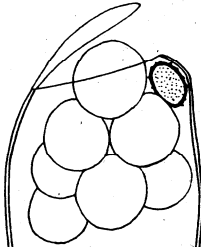
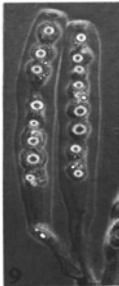
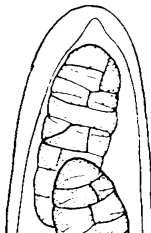
израсток се одвојуваат со септи, а врвната клетка постанува **мајка клетка на аскусот**. Во неа се врши кариогамија, што е почеток на спојување на содржината на половите органи, а клетката израснува во аскус кој на почетокот содржи едно диплоидно јадро. По редукциона делба и митоза настануваат 8 јадра кои се центри на образување на 8 **аскоспори** (сл. 2). Повеќето аскомицети во аскусот содржат 8 аскоспори, но има и отстапувања, па нивниот број може да биде помал или поголем. Образованите аскоспори се наоѓаат во преостанатиот дел на цитоплазмата која се нарекува епиплазма. Таа учествува во образување на сидовите, исхраната и исфрлувањето на аскоспорите.

Кај *Pyronema omphaloides*, како и кај повеќето габи, двата важни моменти во процесот на оплодување, плазмогамија и кариогамија, временски и просторно се оддалечени. Помеѓу процесите на плазмогамија и кариогамија се одвива процес на развивање на аскогени хифи, со чие образување се зголемува бројот на аскуси, па според тоа и на аскоспорите настанати од еден аскоген. Тој дел во циклусот на развој на габите, од плазмогамија до завршување на кариогамија, е хомолог на диплоидна фаза, но поради карактеристични особености на јадрениот апарат се нарекува дикарионска фаза.

На овој начин се одвива процесот на полово размножување кај голем број претставници, но постојат разни отстапувања од опишаниот процес кои главно се карактеризираат со упростувања. Така машките и женски полови органи можат да бидат потполно исти или воопшто да ги нема и во тој случај копулираат две соматски хифи или дури две аскоспори. Антеридиуми често не се развиваат, па функцијата на машки гамети ја вршат јадрата на соматските клетки. Исто така, кукастиот израсток на аскогената хифа може воопшто да не се развие.



Сл. 2 Формирање на аскус со аскоспори

Прототуникатни	Еутуникатни		
	Унитуникатни		Битуникатни
	Оперкулатни	Иноперкулатни	
			

Сл. 3 Типови на аскуси

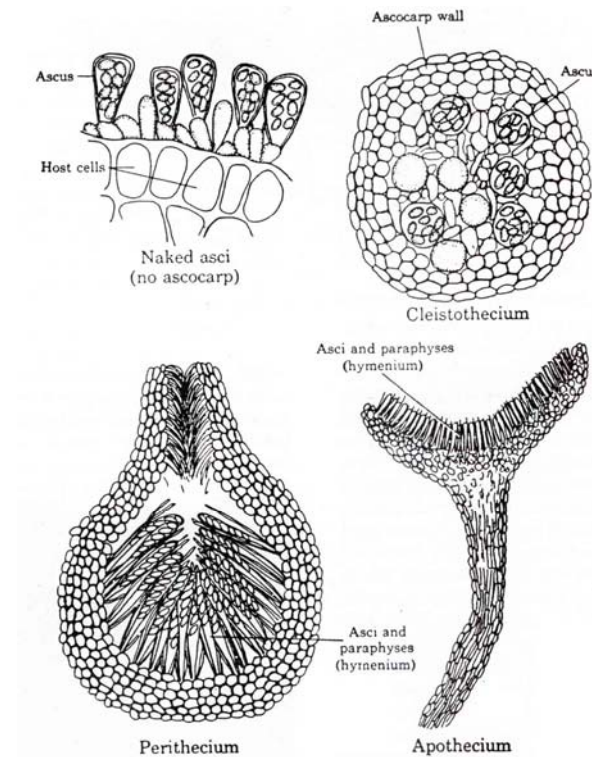
Сите аскуси не се со иста градба, постојат повеќе типови (сл. 3.). **Прототуникатни** аскуси се оние кои немаат механизам за активно исфрлување на спорите и нивниот сид се разложува кога ќе созреат аскоспорите. Другиот тип на аскуси се **еутуникатни**, имаат механизам за исфрлање на спорите; се делат на унитуникатни и битуникатни. **Унитуникатните** аскуси, како што кажува самото име, имаат само една обвивка. Понекогаш овие аскуси имаат вграден капак (**оперкулум**), па се нарекуваат **оперкулатни**, или специјална структура во вид на еластичен прстен при врвот на акусот, **иноперкулатни аскуси**. Обата механизми имаат улога во отворање на акусот и исфрлање на аскоспорите. **Битуникатните аскуси** имаат двослоен сид. Надворешниот слој е тенок и нерастеглив, а внатрешниот е дебел и еластичен. Кога акусите се зрели, тенкиот надворешен сид пука, а дебелиот внатрешен, апсорбира вода и се шири носејќи ги аскоспорите кон горе и така го потпомага нивното активно исфрлување.

Аскоспорите не се подвижни, во смисла на самоисфрлување, но без оглед на тоа, повеќето аскомицети имаат активно расејување на аскоспорите, како што е веќе истакнато. Акусите се мали пиштоли за спорите, кои функционираат на принцип на зголемување на внатрешниот притисок. Задачата на многу аскуси е да ги лансираат своите аскоспори во турбулентните воздушни струења. Аскоспорите најчесто се едноклеточни, ретко повеќеклеточни, топчести или овални, со безбоен или обоен сид; сидовите се мазни или со различни задебелувања во облик на боцки, мрежа итн.

Акусите можат да се образуваат *директно на мицелиумот* (што се сретнува кај претставници на понизок еволутивен степен на развој), или во *сложени плодни тела* – *аскокарпи*. Истовремено со развој на аскогените хифи, се развиваат и хифите на мицелиумот кои ги обраснуваат аскогените хифи и се формира плодно тело. Аскокарпот е тело со двојна морфолошка природа и е изградено од: 1.

соматски хаплоидни хифи – **плектенхим** кои го образуваат главниот дел на аскокарпот и 2. оплодени аскогени, аскогени хифи, и млади и зрели аскуси, кои претставуваат незначителен дел од плодното тело. Понеѓу аскусите често се наоѓаат хифи кои се нарекуваат **парафизи**, хаплоидни се и заедно со аскусите го градат **химениумот** на плодното тело. Аскусите можат да бидат во внатрешноста или на површината на плодното тело.

Се разликуваат три типа на аскокарпи: **клеистотеција** – затворено плодно тело, со топчест облик со неуредни аскуси; **перитеција** – отворено плодно тело, со крушковидна форма со **остиолум**, внатрешноста е обрасната со химениум; **апотеција** – отворено плодно тело, со чиниест или пехарест облик, на површината носи химениум (сл. 4).



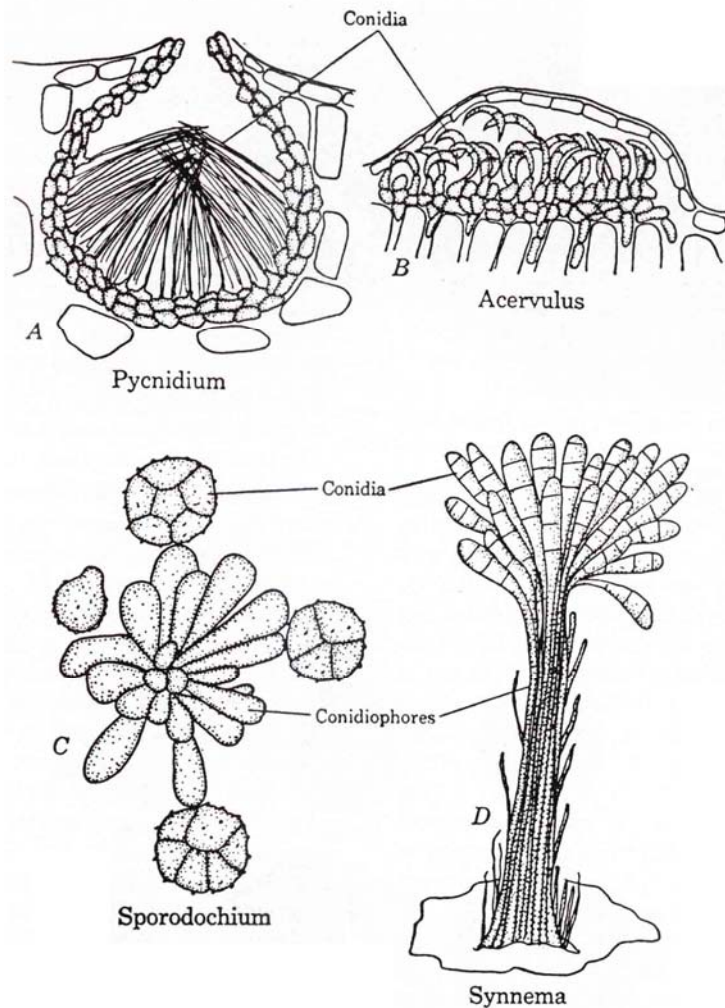
Сл. 4 Место на образување на аскуси и типови на аскокарпи

(голи аскуси, без аскокарп; **клеистотеција** – аскус, сид на аскокарпот; **перитеција** – аскуси и парафизи, химениум ; **апотеција** – аскуси и парафизи, химениум)

Формата на аскокарпот е клучна за расејување на спорите. Во клеистотецијата аскусите се добро заштитени, но не ги исфрлуваат спорите активно, тие можат да се ослободуваат само по раскинувањето на перидиумот од клеистотецијата. Перитецијата дава поголема заштита, но го ограничува степенот со кој аскоспорите можат да се ослободуваат, таа овозможува поединечно празнење на аскусите.

Апотецијата е идеална за празнење на поголем број аспуси одеднаш, во воздушната средина, но аспусите во текот на развитокот се лошо заштитени.

Кај некои претставници плодните тела се образуваат на посебно диференцирани, испреплетени хифи (**строма**) *кои претставуваат преоден стадиум помеѓу чисто соматскиот и репродуктивниот дел на габата*. Мал број претставници од овој тип образуваат **аскостроми** или **псевдотеции**, кои по изглед се слични на перитециите, но битно се разликуваат по тоа што немаат свој сид, туку неговата функција ја врши плектенхимот на стромата.



Сл. 5 Четири типа на конидиомати:

А) Пикнидија, Б) Ацервула, С) Спородихија и Д) Коремиија

Повеќето Ascomycota се размножуваат и бесполово, при што продуцираат конидиоспори (**конидии**). Конидиите се образуваат на специјални воздушни хифи – **конидиофори**, кои се издигнуваат над супстратот. Конидиофорите настануваат поединечно на мицелиумот, здружени во снопчиња – **коремии**, перничииња – **ложа**

или во крушковидни тела со отвор на врвот – **пикнидии** (сл. 5). Конидиите можат да бидат едноклеточни или повеќеклеточни и со различен облик: топчест, цилиндричен, српест итн.

Не е редок случај поедини претставници често да се јавуваат во конидијален стадиум што имало влијание и на имињата на видовите. Анаморфниот или конидијален стадиум на многу габи од овој тип има посебно име.

Класификацијата на типот Ascomycota во најголем дел се базира на отсуство, односно присуство на аскокарп и неговата форма, но и на морфологијата, анатомијата, физиолошките карактеристики и начинот на живот.

Одделот Ascomycota опфаќа три поттипа: **Saccharomycotina**, **Taphrinomycotina** и **Pezizomycotina**.

Во овој практикум ги наведуваме само **класите на пододелот Pezizomycotina**:

Arthoniomycetes
Dothideomycetes
Eurotiomycetes
Laboulbeniomycetes
Lecanoromycetes
Leotiomycetes
Lichinomycetes
Orbiliomycetes
Pezizomycetes
Sordariomycetes

Поттип: SACCHAROMYCOTINA

Класа: SACCHAROMYCETES

Ред: SACCHAROMYCETALES

Фам.: Saccharomycetaceae

Телото е мицеларно или едноклеточно. Од останатите претставници на типот Ascomycota се разликуваат по отсуство на аскокарп и аскогени хифи. По копулација на гаметангиумите, со иста или различна големина, или по копулација на посебни клетки, продуктот на оплодувањето (зигот) директно преминува во аскус, во кој настануваат аскоспори.

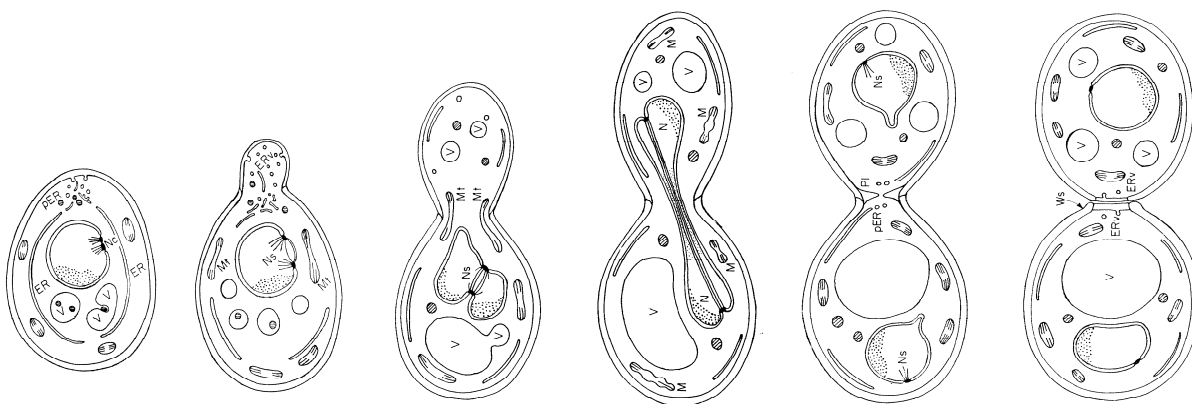
1. *Saccharomyces cerevisiae* Meyen ex E.C. Hansen

Габата *Saccharomyces cerevisiae* е главно позната под името пивски квасец, се одржува само во култура и е претставена со неколку стотини соеви.

Ова е едноклеточна габа, клетките се еднојадрени, овални, со тенка мембрана. Протоплазмата е со зрнеста структура и покрај јадрото содржи

митохондрии, вакуоли, зрна гликоген, а во старите клетки можат да се најдат и масни капки.

Во шеќерен раствор, при добра аерација и соодветна температура, клетките на квасецот брзо се размножуваат со пупење. На површината на клетките се образува сферичен израсток, кој кога доволно ќе порасне, со преграда се одделува од мајката клетка. Понекогаш на ќеркините клетки се образува пупка пред да се одвои со преграда од мајката клетка. На тој начин настанува низа од лабаво поврзани клетки кои се нарекуваат **псевдомицелиум**. Овие низи можат да бидат разгранети, кога од една клетка со пупење во разни правци, се одвојуваат поголем број на ќеркини клетки (сл. 6).



Сл. 6 *Saccharomyces cerevisiae*

На образувањето на аскуси не претходи полов процес, тие се развиваат непосредно од диплоидни клетки. Бројот на аскоспори во акусот не е константен и е два до четири. Во циклусот на развој на овие габи се забележува прилично долга хаплоидна фаза, после која копулираат две хаплоидни соматски клетки, образувајќи диплоидна соматска клетка.

S. cerevisiae има способност активно да предизвикува шеќерно вриење и продуцира најмногу алкохоли од сите квасци (10-19 %). Со помош на вински сорти на квасци се добива вино од грозје. Во зависност од тоа дали ќе се потроши целиот шеќер во процесот на вриење се добиваат различни видови на вина. Во процесот на вриење освен етил алкохол и јаглероден диоксид се образува и мала количина на други материи, од кои зависи вкусот и аромата на виното. Пивските сорти на квасец учествуваат во процесот на производство на пиво. Пекарските сорти се користат во пекарската индустрија. Во тестото под влијание на квасецот доаѓа до алкохолно вриење, при што се ослободува јаглероден диоксид кој предизвикува нараснување на тестото.

Поттип: TAPHRINOMYCOTINA

Класа: TAPHRINOMYCETES

Ред: TAPHRINALES

Положбата на редот Taphrinales во сиситемот на класификација е нејасна. Претставниците не образуваат плодни тела и се карактеризираат со долготрајна дикарионска фаза, еутуникатни аскуси и активно исфрлање на аскоспорите. Отсуството на плодни тела се припишува на прилагодувањето на паразитски начин на живот.

Фам.: Taphrinaceae

2. *Taphrina pruni* Tul.

Taphrina pruni е предизвикувач на болест **на плодови од слива** (*Prunus domestica*). Габата може да зарази и млади гранчиња, листови и цветови, но тоа е поретко. Плодовите се заразуваат за време на зачнувањето или непосредно по тоа. Првите знаци на заболување се забележуваат 15-20 дена по цветањето.

Мицелиумот е изграден од септирани хифи, обично двојадрени. Хифите се развиваат интерцелуларно или субкутикуларно. Интерцелуларните хифи можат да продрат длабоко во ткивото на домаќинот. По извесно време, обично во втората половина на пролетта, мицелиумот кој го зазема целиот мезокарп на плодот, создава густ сплет на хифи, од кои се развиваат аскуси. Аскусите се цилиндрични, со заоблени ивици, аскоспорите се едноклеточни, топчести, овални или елиптични. По созревањето на аскоспорите, под притисок на акусот, пука епидермисот и тие избиваат на површината на плодот.

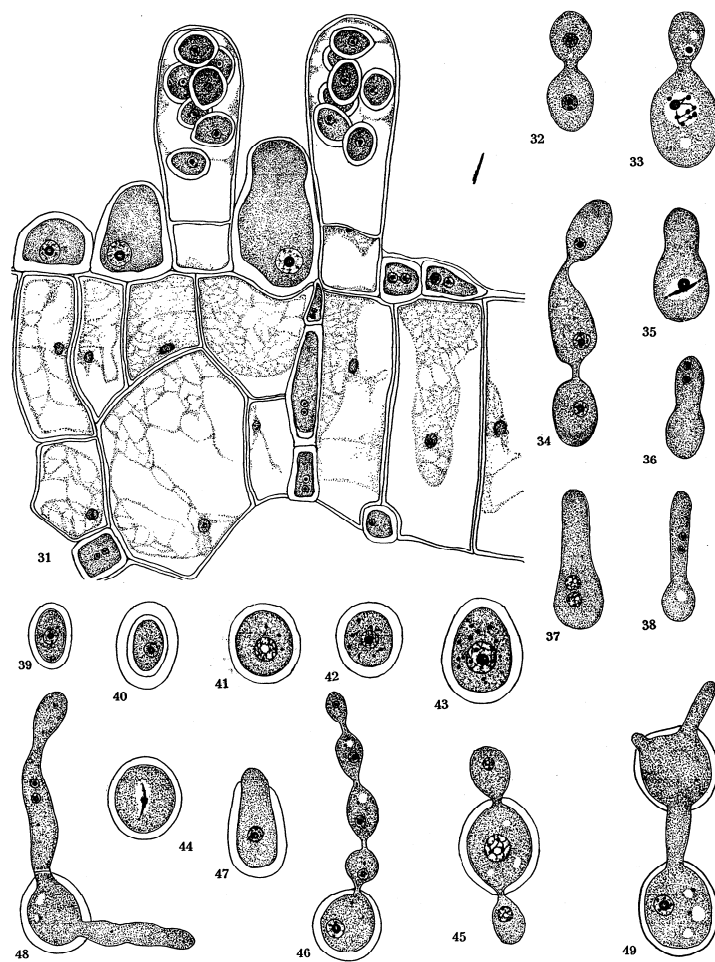


Fig. 31.—Cross section of upper part of peach leaf showing fungus at various stages of development; mycelium, ascogenous cells and mature asci $\times 1,600$. F. A. A. and Heidenhain's haematoxylin.—Fig. 32–49.—Spores of *Taphrina deformans* and their germination in culture. All are multispore cultures except those shown in fig. 35, 38, 43, and 45 which are from a single spore culture. Fixing solutions and stains used were as follows: fig. 32, modified Carnoy's and

Сл. 7 'Ртење на спори на *Taphrina deformans* во култура

Аскоспорите набрзо по фомирањето, со пупење образуваат мали, топчести или овални еднојадрени хаплоидни **бластоспори** (конидии). Пупењето на аскоспорите се одвива додека се уште во аскусот или откако ќе се бидат ослободени. Аскоспорите и бластоспорите се разнесуваат со дождовни капки и се задржуваат во пукнатините на стеблото до наредната пролет. На површината на домаќинот бластоспорите можат да продолжат со **пупење**, продуцирајќи **секундарни бластоспори** или можат да **'ртат во 'ртечко цевче**. После 'ртењето конидијалното јадро се дели и неколку јадра мигрираат во 'ртекото цевче. Формираниот мицелиум врши инфекција на растението домаќин. Кај *T. pruni* нема секундарна зараза во текот на вегетацијата.

Утврдено е дека мицелиумот на *T. pruni* може да презими во гранките на домаќинот, откаде на пролет преминува во младите плодници на цветовите, растејќи напоредно со развивањето на плодот. Таквиот повеќегодишен мицелиум

образува интерцелуларни хифи, кои за разлика од едногодишниот мицелиум продираат длабоко во ткивото на заразеното растение.

Под влијание на паразити, кои делуваат стимулативно, инфицираните плодови растат побрзо од здравите, се издолжуваат и закривуваат, и добиваат облик кој потсетува на рог. Често во нивната внатрешност воопшто не се развива семка. Месото е крто, со сунгереста конзистенција, а плодот со бледо зелена боја.

Појавата на ова болест е присутна во разни делови на светот. Многу е распространета во Европа, а интензитетот на инфекцијата варира од година во година. Сите заразени плодови, било да се делумно или потплоно опфатени со болеста, пропаѓаат во текот на вегетацијата, што значително влијае на приносот. *T. pruni* покрај слива може да зарази и вишна, цреша и уште некои плодови.

Taphrina deformans (Berk.) Tul. е паразит на листови од праска (сл. 7).

Поттип: PEZIZOMYCOTINA

Класа: LEOTIOMYCETES

Ред: ERYSIPHALES

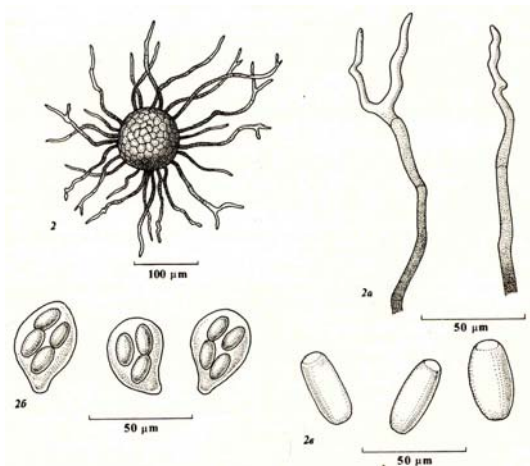
Редот Erysiphales опфаќа само една фамилија (Erysiphaceae) и сите претставници се облигатни паразити на растенија, на кои предизвикуваат болести под името „пепелница“. Се развиваат главно на листови, ретко на млади изданоци, цветови и плодови. Заболениите растителни органи, со присуството на мицелиум и конидии, добиваат карактеристична сивкаво-пепелава боја, откаде што потекнува и народното име. Важни таксономски карактеристики се бројот на аскуси и клеистотеции и градбата на **израстокот (апендикс)** на клеистотецијата.

Фам.: Erysiphaceae

3. *Erysiphe cruciferarum* Opiz ex L. Junell
(syn. *Erysiphe communis* (Wallr.) Schltdl.)

Erysiphe cruciferarum е облигатен паразит на *Convolvulus arvensis* (чадорче). Мицелиумот се развива во вид на компактна мрежа на површината на инфицираниот орган на растението домаќин (еписитно), септиран е и многу разгранет. Се уочува како бело-сивкава прекривка на листовите, ретко на стеблото на домаќинот. Мицелиумот се прицврстува за епидермисот на домаќинот со **апресории** од кои поаѓаат **хаустории** во вид на тенки хифи.

Во текот на вегетацијата, на растението домаќин напоредно со образување на мицелиум, се формираат и **спори за бесполово размножување**. **Конидиите** се образуваат на кратки конидиофори, неколку генерации во текот на вегетациониот период. Се формираат во базипетални низи, едноклеточни се, овални и безбојни. Се развиваат во голем број на почетокот на летото и на растението му даваат карактеристичен пепелав изглед – „пепелница”. Способни се да ’ртат веднаш по одвојувањето од конидиофорите, лесно се разнесуваат со ветер и овозможуваат ширење на габата на големи пространства. Конидиите се еднакви кај сите претставници од фамилијата Erysiphaceae, а бесполовиот стадиум е опишан под името *Oidium*.



Сл. 8 *Erysiphe cruciferarum* – аскокарп (клеистотеција), апендикси, аскуси со аскоспори и конидии

Циклусот на развој на габите се завршува со полов процес, т.е. со образување на плодни тела. На крајот на летото на листовите се гледаат клеистотеции во вид на топчиња со жолта до скоро црна боја, во зависност од староста. Плодните тела се развиваат на мицелиумот, имаат јасно диференциран сид, перидиум, кој е повеќеслоен, со псевдопаренхимска градба. Надворешните

слоеви на перидиумот се кутиниризани. На надворешната површина на клеистотецијата се образуваат многубројни апендикси, со кои се прицврстува за домаќинот. Кај сите претставници на родот *Erysiphe* апендиксите се прости, неразгранети и обично не се разликуваат од хифите на мицелиумот со кои се преплетуваат (сл. 8). Во внатрешноста на плодното тело се наоѓаат многубројни аскуси. Тие се елиптични, цилиндрични или крушковидни. Во аскусите се развиваат 4-7 едноклеточни аскоспори. По прскањето на перидиумот, аскоспорите активно се исфрлаат, способни се веднаш да 'ртат и да извршат инфекција на домаќинот.

Неколку претставници на родот *Erysiphe* се облигатни паразити на економски важни растенија (*Blumeria graminis* (DC.) Speer (syn. *Erysiphe graminis* DC.)) на пченица и 'рж, *Erysiphe betae* (Vaňha) Weltzien на репа и др.) на кои предизвикуваат смалување на асимилационата површина, што влијае на приносот.

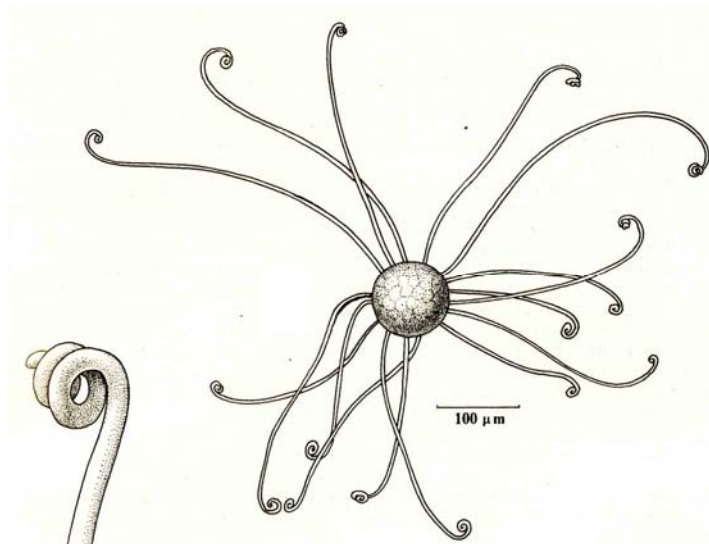
Видот *Erysiphe necator* Schwein. (syn. *Uncinula necator* (Schwein.) Burrill) е опасен паразит на листови од лоза.

Видот *Erysiphe heraclei* DC. се развива на листови од растенија, претставници од фамилијата Apiaceae.

4. *Sawadaea bicornis* (Wallr.) Miyabe (syn. *Uncinula aceris* (DC.) Sacc.; *Uncinula bicornis* (Wallr.) Lév.)

Sawadaea bicornis е паразит на разни видови на родот *Acer*, многу често на *Acer campestre* (клен). Животниот циклус на патогенот се одвива како кај сите пепелници, главните разлики се во бројот на аскуси и клеистотеции и градбата на апендиксот.

Мицелиумот е послабо развиен отколку кај *Erysiphe cruciferarum*, поголем дел се развива на горната површина на листовите, понекогаш и на млади гранчиња. Во текот на развојот на мицелиумот се развиваат апресории и хаустории. Неколку дена по инфекцијата на домаќинот, соматските хифи продуцираат голем број исправени, провидни конидиофори. Конидиите се формираат во низи или поединечно. Тие како и кај повеќето претставници на фамилијата Erysiphaceae се овлани или цилиндрични, провидни или едноклеточни. Како и другите пепелници и родот *Sawadaea* има анаморфен стадиум – *Oidium*.



Сл. 9 *Sawadaea* sp.
заразен лист од *Acer* sp. – аскокарп (клеистотеција) и апендикс

На крајот на вегетацијата, на заболениите листови на домаќинот, се забележуваат клеистотеции. На почетокот тие се топчести, со созревање малку се сплеснуваат. Израстоците се развиваат во различен број во екваторијалната зона или на горната страна на плодното тело. Тие се крути, безбојни, при врвот се гранаат еднаш, ретко двапати, и *секој крак е малку свиткан кон внатре, или спирално свиткан на врвот* (сл. 9). Во клеистотециите се формираат по неколку елиптични или јајцевидни аспуси. Бројот на аспоспори во аспусот кај пепелниците е варијабилен. Кај *Sawadaea bicornis* најчесто се сретнуваат осум аспоспори, а поретко шест.

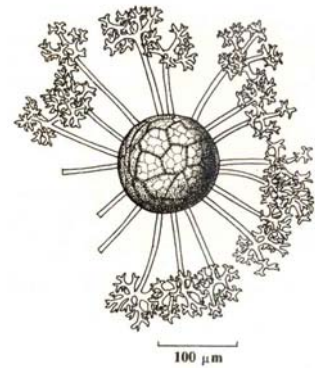
5. *Microsphaera alphitoides* Griffon & Maubl.

Облигатен паразит на претставници на родот *Quercus*, ги напаѓа сите видови на европски дабови и нанесува големи штети. Сериозни оштетувања нанесува на млади растенија, бидејќи заразените листови обично се сушат.

Мицелиумот главно се развива на листовите на домаќинот. На почетокот е пајажинест, а подоцна се забележува како бела или жолтеникава прекривка на инфицираниот лист. Животниот циклус е сличен како кај останатите пепелници. Кај овие видови, конидиите главно се развиваат како поединечни спори на издолжени конидиофори, ретко во кратки ланци. Конидиите служат за расејување на паразитот во текот на летото, т.е. за секундарно ширење на заразата. Прво е откриен и опишан анаморфниот стадиум на оваа габа под името *Oidium quercinum*, па дури подоцна телеоморфниот стадиум *Microsphaera alphitoides*.

Примарната инфекција ја вршат аскоспорите на пролет. Клеистотециите се топчести со поголем број на аскуси и апендикси распоредени во екваторијален појас или на горниот дел на клеистотецијата. *Апендиксите се во вид на цврсти израстоци кои дихотомно се разгрануваат на врвот* (сл. 10).

Од овој род се опишани повеќе видови кои паразитираат главно на дрвенести растенија.



Сл. 10 *Microsphaera alphitoides* – заразен лист на *Quercus* sp. и аскокарп

Класа: SORDARIOMYCETES

Ред: PHYLLACHORALES (syn. *Polystigmatales*)

Фам.: Phyllachoraceae

6. ***Polystigma rubrum* subsp. *rubrum*** (Pers.) DC.
(syn. *Polystigma rubrum* (Pers.) DC.)

Родот *Polystigma* опфаќа повеќе видови од кои кај нас најчест и економски најважен е *Polystigma rubrum* subsp. *rubrum* (сл. 11), кој предизвикува **болест на сливата** позната под името „**пламеница**“, поради црвено-портокаловите дамки, кои се јавуваат на листот.

Мицелиумот на габата се развива во ткивото на листот, и тоа интерцелуларно и интрацелуларно. Во почетните фази на заразата на листот се забележуваат хлоротични дамки, како резултат на разорување на хлорофилот. На местата каде што се појавуваат дамки се формираат **строматични структури, задебелено лисно ткиво проткаено со хифи од габата. Стромите** на почетокот на развојот се портокалови, потоа црвени и на крај темноцрвени, испакнати кон горната страна, а вдлабнати на опачината на листот.

Во текот на летото во стромите се образуваат многубројни пикнидии (**конидиомати**), со крушковидна форма, поврзани преку остиолумот со надворешната средина. Во шуплината на пикнидиите се формираат многубројни кратки конидиофори со долгнавести кончести **пикноспори**. Пикноспорите истекуваат од пикнидиумот во вид на слузава маса на површината на листот. Со оглед на тоа дека не можат да вршат секундарна зараза, сè уште не е разјаснета нивната улога во циклусот на развој на габата. Податоците за функцијата на пикноспорите се различни, старите автори ги сметале за „спермации“, но ова тврдење не можеле да го докажат. Подоцна е докажано дека се способни да 'ртат, но не можат да го инфицираат домаќинот, па не им се признава инфективно значење. Овој пикнидијски стадиум е опишан како *Polystigmina rubra* (Desm.) Sacc..

Пред крајот на вегетацијата во стромите, како резултат на полов процес, се зачнуваат перитеции. Нивното развивање се довршува на пролет и ослободувањето на аскоспорите се поклопува со развојот на вегетацијата. Ослободените аскоспори се разнесуваат со ветер и кога ќе достигнат на лист на слива во капка вода 'ртат и на тој начин вршат примарна инфекција.

Сл. 11 *Polystigma rubrum* subsp. *rubrum* – надворешен изглед

Поделбата која ја извршиле различни автори во циклусот на развој на *Polystigma rubrum* subsp. *rubrum* во две биолошки фази: анаморфна или паразитска (за време на вегетацијата на домаќинот) и телеоморфна или сапробна (во опаднати листови) не одговара потполно на процесите кои се случуваат во животниот циклус на оваа габа. Познато е дека перитециите се зачнуваат на листовите уште во лето, латентни се во текот на зимата на паднати листови и на пролет го компетираат развитокот.

Пламеницата е една од најчестите болести на сливата. Појавата на **суперпаразитите** *Gloeosporium polystigmacolum* и *Trichothecium roseum* (Pers.) Link, кои се развиваат во стромите на *Polystigma rubrum* subsp. *rubrum* предизвикуваат нивна стерилност, што значително го намалува инфективниот потенцијал на овој паразит.

Поткласа: HYPOCREOMYCETIDAE
Ред: HALOSPHERIALES
Фам.: Nectriaceae

7. *Nectria cinnabarina* (Tode) Fr.

Родот *Nectria* вклучува габи кои се развиваат на дрвенести делови од разни дрвја. Повеќето се сапроби, но има и неколку опасни паразити особено на овошки. Оваа габа се јавува како широко распространет сапроб на изумрени гранки, првенствено од листопадни дрвја (јавор, бука, брест, бреза и др.), но напаѓа и многу овошки (јаболка, орев, дудинка). При повреда на кората (паразит на рани), продира во здравите ткива и го оштетува растението.

Мицелиумот се развива во кората, но продира и во дрвото, кое не го разорува, но ја апсорбира скоро целата резервна храна содржана во клетките. Во текот на пролетта под кората се образуваат розови **строми**, во вид на перничии. Подоцна на кората се уочуваат портокалови перничии на кои се развива слој од прости или слабо разгранети палисадно подредени конидиофори со конидии. Стромите се изградени од дебели и кратки дршки, кои во самата кора и горниот проширен дел се во облик на перничии. Дршките и перничиијата градат хифи кои меѓусебно се преплетени и сраснати со бочните сидови, кои на пресек даваат впечаток на ткиво (псевдопаренхим). Стромите се јавуваат поединечно или во групи во текот на целата година. На местата каде што се развиваат стромите, кората се разорува и пука. При суво време стромите се суви и незабележливи, а при влажно јасно се истакнуваат како резултат на бабрење на слузта во која се наоѓаат конидиите. Конидиите се цилиндрични или овални, едноклеточни, и во текот на вегетацијата на домаќинот брзо се шират со ветер или капки дожд. Во циклусот на развој на оваа габа, во природата доминира конидијалниот стадиум, кој е опишан под името *Tubercularia vulgaris* Tode.

Сл. 12 *Nectria cinnabarina* – надворешен изглед

Многу ретко, пред почетокот на зимата, на ниво на стромите се образуваат плодни тела – перитеции. Со нивното настанување се менува изгледот на стромите, кои стануваат темноцрвени со зрнеста структура, која претставува перитеција. Перитециите се со топчест облик, со перидиум со темноцрвена боја и остиолум низ

кој се врши активно исфрлување на аскоспорите. Аскусите се цилиндрични, безбојни, со по 8 аскоспори. Аскоспорите се со различна големина, дури и во ист акус, цилиндрични, двоклеточни, безбојни и заедно со парафизите го сочинуваат химениумот. Зрелите аскоспори се среќаваат во месец март, во моментот кога растението домаќин е осетливо и истекуваат од перитециумот во вид на желатиозна маса.

Nectria cinnabarina (сл. 12) презимува на повеќе начини: во вид на мицелиум во заразени гранки, во вид на строма и во вид на перитеција. Инфекцијата се врши на местата на повреди на домаќинот, аскоспорите ’ртат во мицелиум, кој брзо се шири низ дрвото по должина на гранката, така што може да зафати поголем дел од стеблото, дури и целата круна.

Ред: HYPOCREALES

Фам.: Clavicipitaceae

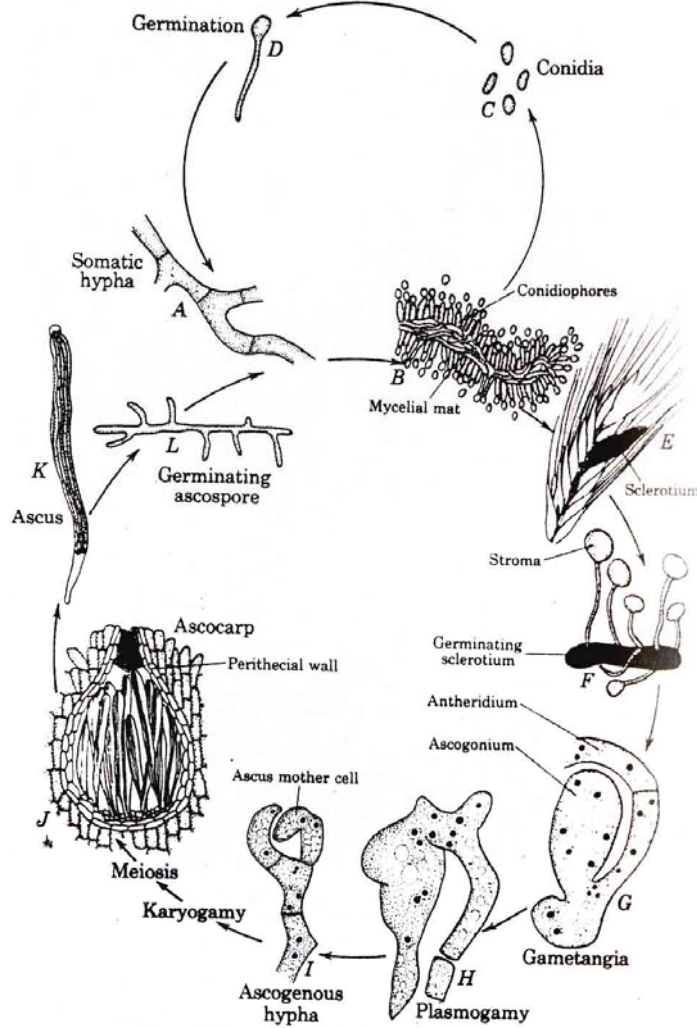
8. *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul.

Родот *Claviceps* опфаќа голем број претставници кои се паразити на треви и житарици, а најраспространет и најзначаен за земјоделството е видот *Claviceps purpurea*, паразит на ’рж. Габата предизвикува заболување познато под името „’ржена гламна”. Болеста е позната уште од среден век, била причина за појава на болести, па и смрт на голем број луѓе. Денес нејзиното значење е многу помало, бидејќи се врши здравствена контрола на семенските насади, а современите машини за доработка на семето и отпорните сорти овозможуваат гламната повеќе да не е значаен проблем кај нас.

Аскоспорите вршат примарна инфекција на растението за време на цветање. Достигнуваат на устенцето на толчникот, или во нектарот на цветот, каде ’ртат. Хифите продираат низ столпчето, навлегуваат во внатрешноста на плодникот и го разоруваат неговото ткиво. По неколку дена се образуваат кратки, бројни и меѓусебно збиени конидиофори, на чии врвови се развиваат ситни, едноклеточни безбојни конидии. Истовремено со одвојување на конидиите се лачи сладок сок богат со шеќери и амнинокиселини, познат под името „медена роса”, кој се насобира во внатрешноста на цветот и понекогаш се излева во вид на жолтеникави капки. Слаткиот сок ги привлекува инсектите, кои го смукаат заедно со конидиите и на тој начин ја распространуваат габата во текот на вегетацијата на растението домаќин. Конидијалниот стадиум е опишан под името *Sphacelia segetum* Lév. и порано бил сметан за посебен вид.

Спорулацијата и секрецијата на „медната роса” престанува по неколку недели. Мицелиумот во заразениот плодник станува збиен, побогат со резервни материи, посиромашен со вода и како резултат на метаморфоза настануваат **склероции**. Тоа се компактни, тврди творби, со издолжен облик (0,2-5 cm долги), темноплави до црни по боја и со ребреста површина. Развојот на склероциите се одвива бавно и созреваат истовремено со семките на домаќинот. На заразените класови можат да се видат издолжени склероции, познати кај народот како „кучешки нокти”. По созревањето склероциите паѓаат на почва, каде презимуваат,

т.е. мируваат сè до цветањето на 'ржта. На пролет од склероциите се развиваат неколку (20-30) стромы, кои се изградени од долги дршки и топчести главички. На површината на топчестиот дел на стромата, втиснати се крушковидни перитеции исполнети со издолжени аскуси. Парафизы не се образуваат. Аскусите содржат по 8 кончести аскоспори (**сколекоспори**), кои во услови на висока влажност, како вискозна течност, истекуваат низ остиолумот. Разнесувањето на аскоспорите во фаза на цветање на 'ржта се врши со инсекти, дождовни капки, па и со ветер со што отпочнуваат нов сезонски циклус на инфекција (сл. 13).



Сл. 13 *Claviceps purpurea* – животен циклус

'Ржената гламна се јавува ширум светот. Покрај на 'рж, се јавува и на пченица, јачмен, овес и бројни треви, но поретко. Причина за тоа не е тесната специјализираност на габата, туку градбата на цветот. Кај 'ржта, која се опрашува вкрстено, цветот е отворен, а кај другите житарици, кои главно се карактеризираат со самооплодување цветовите се затворени.

Освен негативното влијание на приносот, *C. purpurea*, поради отровноста на склероциите претставува голема опасност. 'Ржениот леб во кој има примеси на склероции е штетен за човекот. Во минатиот век контаминацијата на 'ржен леб со гламна била одговорна за појава на ерготизам кој предизвикал гангрена и губење на екстремитети. Исто така, присутните алкалоиди (корнутин, ерготамин и др.) предизвикуваат контракција на мазните мускули, крвните садови, а го стимулираат и централниот нервен систем и симпатикусот. Овие алкалоиди нашле примена во современата медицина каде се користат за лечење мигрена, како и за правење на препарати кои ја стимулираат контракцијата на утерусот при породување и ја забрзуваат периферната циркулација. Денес за потребите на фармацевтската индустрија се користат два метода за добивање на алкалоиди: од склероции добиени со вештачко заразување на 'рж и по пат на биосинтеза во сапробна култура на овие габи.

Поткласа: XYLARIOMYCETIDAE
Ред: XYLARIALES (syn. Sphaeriales)
Фам.: Xylariaceae

9. *Xylaria polymorpha* (Pers.) Grev.

Xylaria polymorpha е сапроб на гнили пенушки од листопадни дрвја, најчесто бука. Мицелиумот се развива во подлогата, а на површината на подлогата се формираат строми. Стромите се изградени од дебелосидни хифи, темни се, најчесто со издолжено овален облик (сл. 14).

Сл. 14 *Xylaria polymorpha* – надворешен изглед

Горниот дел на стромата е проширен и заоблен, а при основата се стеснува во кратка или долга дршка. Се јавуваат во помали или поголеми групи, ретко поединечно, дрвенести се, долги 6-11 cm, а широки 1,5-3 cm. Додека се млади стромите, на врвовите носат мали едноклеточни, топчести конидии. Во горниот проширен дел на стромата се забележуваат брадавичести задебелувања кои претставуваат отвори на перитеции втиснати во стромата. Перитециите се топчести

со јасно изразен темнокафеав перидиум и остиолум кој се наоѓа на врвот на краткиот врат. Во нив се наоѓаат цилиндрични безбојни аскуси на долги дршки, кои се карактеризираат со присуство на тенок, провиден прстен на врвот. Во акусите се образуваат 8 едноклеточни темни аскоспори, кои се линеарно распоредени. Покрај аскуси, во перитециите се наоѓаат и бројни трајни парафизи. Долниот стеснет дел на стромата, дршка, е мазен и стерилан.

Видот *Xylaria hypoxylon* (L.) Grev. се карактеризира со врвни разгранувања на стромите во форма на рокчиња (сл. 15). Најчесто са јавува како сапроб на пенушки од листопадни дрвја.

Сл. 15 *Xylaria hypoxylon* – надворешен изглед

Видот *Poronia punctata* (L.) Fr. формира поединечни чашковидни перитеции со бела боја и црни остиолуми (сл. 16). Се развива на измет.

Сл. 16 *Poronia punctata* – надворешен изглед

Покрај сапробни видови, некои претставници на фамилијата Xylariaceae се паразити.

Фам.: Diatrypaceae

Видот *Diatrype stigma* (Hoffm.) Fr. формира *ресупинатни плодни тела* (прикрепени за супстратот) (сл. 17). Се развива како сапроб на паднати гранки и пенушки.

Сл. 17 *Diatrype stigma* – надворешен изглед и аскоспори

Сл. 18 *Diatrype disciformis* (Hoffm.) Fr. – надворешен изглед и аскоспори

V ВЕЖБА

Следните претставниците габи образуваат плодни тела апотеции или модифицирани апотеции. Апотециите најчесто се во облик на чашка или чинија, можат да бидат седечки (сесилни) или на дршка, епигеични (растат на површина) или хипогеични (подземни видови). Се раликуваат по бојата и можат да бидат темнокафено-жолти, розови, портокалови, црвени, зелени, кафеави и црни. Димензиите варираат од многу ситни, едвај видливи, до крупни, неколку центиметри, па и повеќе во пречник. Химениумот најчесто ја прекрива нивната внатрешна страна и ги гради палисадно распоредените аскуси и парафизи. Аскусите се главно унитуникатни и се правилно распоредени во внатрешноста на аскокарпот.

Класа: LEOTIOMYCETES

Ред: RHYTISMATALES

Фам.: Rhytismataceae

1. *Rhytisma acerinum* (Pers.) Fr.

Паразит на разни видови од родот *Acer*. Болеста која ја предизвикува габата, припаѓа на најраспространетите и е најкарактеристична по своите симптоми. По последиците кои ги предизвикува е штетна и за младите и за старите дрвја. Кај младите предизвикува губење на скоро сите листови, а кај старите ја намалува асимилационата површина на листовите.

Првите знаци на болеста се манифестираат со појава на хлоротични дамки на листовите од инфицираните растенија. Во текот на летото жолтите хлоротични дамки се задебелуваат, како резултат на развој на мицелиумот и образување на строми. Стромите се до 2 cm во дијаметар, топчести, поединечни, сјајно-црни, малку напупчени кон лицето на листот и малку набрани на површината, а нивниот број зависи од интензитетот на заразата. Поради карактеристичниот изглед на стромите болеста е позната под името „катранеста пегавост на листот” (Сл. 1).

Сл. 1 *Rhytisma acerinum*

Строми на *Rhytisma acerinum* на лист од *Acer* sp.

Од крајот на пролетта и во текот на летото, во површинските делови на сромите, кои сè уште се во вид на жолти дамки, на заразените листови, се

образуваат пикнидии. Во пикнидиите се развиваат конидиофори со конидии. Конидиите или пикноспорите се безбојни, стапчести, едноклеточни и не се способни да извршат инфекција. Конидијалниот стадиум е опишан под името *Melasmia acerina* Lév..

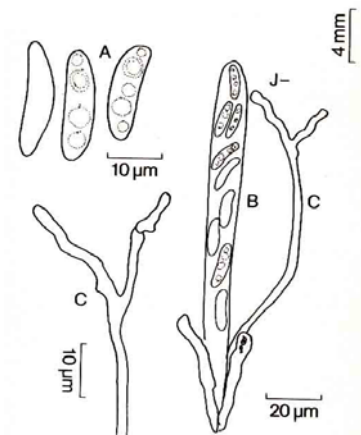
На крајот на летото престанува продукцијата на конидии, листовите на домаќинот паѓаат, дамките стануваат испакнати, темни, скоро црни. Во стромите, на паднатите листови, до следната пролет се образуваат апотеции. Во внатрешноста на стромите палисадно подредените монокариотски хифи претставуваат зачеток на химениум. Зачетокот на химениумот се сретнува од есен до пролет кога од него настанува **химениум**. На крајот на февруари се образуваат аскуси во затворени апотеции. По созревањето на аскоспорите во аскуси, прска површинската кора на стромите и апотециите се отвораат. Псевдопаренхимската кора е изградена од ситни клетки и има заштитна функција, го штити химениумот од механички влијанија и ниски температури во текот на зимата. Аскоспорите се безбојни, стапчести, мазни, $60-80 \times 1,5-2,5 \mu\text{m}$. За разлика од анаморфната фаза која се развива паразитски, телеоморфната фаза го комплетира својот развиток сапробно.

Rhytisma salicinum Fr. паразитира на листови од *Salix* (врба), на кои образува црни дамки.

2. *Propolis farinosa* (Pers.) Fr. (syn. *Propolis versicolor* De Not.)

Апотециите се јавуваат како мали испакнатинки во форма на елипса или круг, на кората од дрвото, 2-5 mm широки, кафеави, но со бел химениум. Парафизите на врвот се разгранети, а спорите се цилиндрични, закривени (Сл. 2).

Се јавува како сапроб на паднати гранки од листопадни дрвја, поретко на четинари, во текот на целата година и е широкораспространет вид.



Сл. 2 *Propolis farinosa*
макроскопски изглед – апотеции
микроскопски изглед – аскоспори (A), аскуси со аскоспори (B), парафизи (C)

Класа: PEZIZOMYCETES

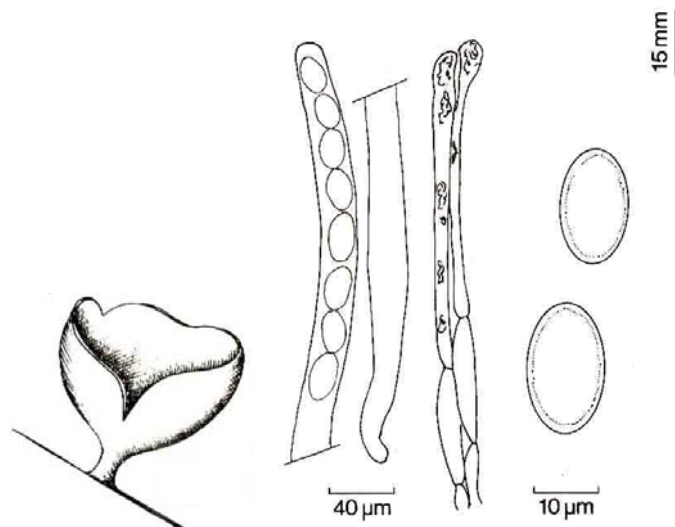
Ред: PEZIZALES

Фам.: Pezizaceae

3. *Peziza* sp.

Родот *Peziza* може да се смета како типичен претставник на дискомицетите. Видовите на овој род се сапроби на гнило дрво, а се наоѓаат и на шумска почва богата со органски материи.

Разгранетиот септиран мицелиум се развива во супстратот, додека аскоспорите и апотециите се развиваат на површината. Аскокарпите се краткотрајни, додека мицелиумот е траен. Плодните тела се со впечатливи бои, се развиваат поединечно или во групи. Младите плодни тела се ситни, со топчеста форма и се затворени. При созревање широко се отвораат и добиваат облик на пехар или чинија, со $\pm$ засечени рабови. Зрелото плодно тело е типична апотеција, изградена од мешавина на два вида на хифи. Апотециите се различни по големина (1-10 cm), седечки или поретко со кратка дршка. Внатрешниот слој на пехарот е живо обоен (најчесто портокалово-црвен) и го носи химениумот. Надворешниот слој обично не е обоен.



Сл. 3 *Peziza* sp.

Шематски приказ на плодно тело (аскокарп) – апотеција; микроскопски изглед – аспуси со аскоспори, парафизи

Целото плодно тело е тенко, лесно кршливо. На површината на апотецијата е химениумот, кој е изграден од меѓусебно збиени и палисадно подредени парафизи и спороносни органи – аскуси. **Парафизите** се крајни гранки на соматските, монокариотски хифи, кончести, септирани и проширени на врвот. Зрелите аскуси се издолжени, цилиндрични, со долга дршка. Во нив се наоѓаат по 8 аскоспори, поредени во линеарна низа при врвот на акусот. Аскоспорите се едноклеточни, елиптични, со мрежесто задебелена мембрана (Сл. 3). Под химениумот се наоѓа субхименијален слој, образуван од полови органи и дикарионски аскогени хифи настанати од аскогените по оплодувањето. Стерилниот дел на апотецијата е од псевдопаренхимска природа изграден од монокариотски хифи.

Аскусите и парафизите се позитивно фототропни, така што нивните движења се насочени кон изворот на светлина. Со созревање на аскоспорите, акусот се отвора во вид на мал капак на врвот, сидот на акусот се контрахира и аскоспорите се исфрлаат и на 20-30 mm далечина во воздушната средина.

Првенствено се сретнуваат во шуми на влажна почва, како видовите ***Peziza badia*** Pers. и ***Peziza vesiculosa*** Bull. и др., а мал број видови се развиваат на гнили делови од листопадни дрвја, како ***Peziza violacea*** Pers..

Peziza vesiculosa има карпофор 3-8 cm во пречник, кога е млад е топчест, а подоцна се отвора на врвот, сесилен или со кратка дршка. Аскоспорите се бели, елиптични или мазни, 20-25 x 12-14 μm . Се среќаваат во текот на целата година, особено во доцна зима и пролет. Се јаде, но нема мирис и вкус.

4. ***Sarcosphaera coronaria*** (Jacq.) J. Schröt.
(syn. *Sarcosphaera crassa* (Santi) Pouzar)

Апотеците се многу големи, 3-10 cm широки, прво топчести, подземни, скоро затворени, потоа излегуваат на површината, се отвораат и добиваат форма на длабока чаша (Сл. 4). Рабовите се поделени на неправилни заострени завршетоци. Химениумот е со виолетова боја. Месото е дебело. Онадвор е влакнеста, сивкаво-бела со виолетови нијанси.

Расте на варовнички почви, од пролет до рано лето.

Сл. 4 *Sarcosphaera coronaria*
макроскопски изглед на плодно тело (аскокарп) – апотеција

Фам.: Sarcoscyphaceae

5. *Sarcoscypha coccinea* (Jacq.) Sacc.

Претставниците од родот *Sarcoscypha* се карактеризираат со присуство на ситни плодни тела, обично со форма на пехар. *Sarcoscypha coccinea* е чест лигниколен вид, сапроб на гранки (леска, глог и сл.). Карпофорите се 1-5 cm во пречник, во вид на пехар, слабо отворени, со малку свиткани рабови (Сл. 5). Се развиваат поединечно или во мали групи. Дршка обично отсуствува или е до 2 cm долга, влакнеста во основата. Надворешниот ѕид на апотецијата е белузлав или розов, додека внатрешноста е покриена со интензивноцрвен или портокалово обоен химениум. Химениумот го сочинуваат издолжени палисадно подредени аскуси и парафизи. Аскоспорите се елиптични, едноклеточни, мазни, 24-40 x 10-12 μm . Конидии не се образуваат.

Се развиваат во зима или рана пролет, на гнили гранки и на хумус. Се јаде, но е со среден квалитет. Месото е еластично, без особен мирис и вкус.

Сл. 5 *Sarcoscypha coccinea*
макроскопски изглед на плодно тело (аскокарп) – апотеција

Фам.: Morchellaceae

***Morchella* sp. – смрчки**

Претставниците на родот *Morchella*, познати како смрчки, образуваат најкрупни плодни тела од дискомицетите. Апотециите се меснати и јасно диференцирани на шапка и дршка (Сл. 6), се развиваат поединечно или во групи.

Мицелиумот се развива во подлогата, а над супстратот се апотециите. По половиот процес, при кој доаѓа до спојување на содржината на клетките, кои не се диференцирани на гамети, се формираат апотеции. *Шапката* е топчеста или во форма на конус, а бојата варира од жолта до темнокафеава или сива. Површината на шапката со прегради е поделена на голем број комори, кои се отворени, а внатрешноста е обрасната со химениум. Рабовите на коморите се стерилни и го делат химениумот на делови. Химениумот го сочинуваат аскуси и парафизи. Аскоспорите од аскусот се исфрлаат постепено, една по една. *Дршката* на плодното тело е цилиндрична, шуплива во средината, во основата проширена, мазна и стерилна. Шапката е срасната со дршката. Вака градените аскокарпи со својот облик потсетуваат на плодно тело кај габите од Basidiomycota.

Смрчките не се чести. Зависно од видот, се јавуваат од крајот на март до крајот на мај, во четинарски и листопадни шуми, меѓу паднати листови, по рабови на шуми и на други слични места.

Смрчките се главно габи кои се јадат; со варење или сушење се разложуваат штетните материи кои ги содржат овие габи.

6. *Morchella esculenta* (L.) Pers.

Morchella esculenta е чест и широкораспространет вид. Површината на шапката е со мрежовидни ребра кои формираат неправилни комори со различна големина (Сл. 6). Месото е белузникаво до бледорозово по боја, ароматично, има сладок вкус и пријатен мирис. Расте во паркови, градини, покрај патишта и во светли листопадни и мешани шуми. Се јаде и е една од најквалитетните печурки.



Сл. 6 *Morchella esculenta*
шематски приказ;
макроскопски изглед на плодно тело (аскокарп) – апотеција

7. ***Mitrophora semilibera*** (DC.) Lév.
(syn. *Morchella semilibera* DC.)

Mitrophora semilibera, мала смрчка. Се јавува во исто време и на исти места како и другите смрчки. Од нив се разликува по тоа што шапката е релативно мала во однос на целото плодно тело и само средниот дел е сраснат со добро развиената дршка, а краевите се слободни. Карпофорот е 5-15 cm висок, со конусен врв кој може да биде зашилен или тап (Сл. 7).

Шапката има изразени набори, а коморите се обраснати со химениум. *Дршката* е широка 2-6 cm, а висока 6-16 cm, делумно навлегува во шапката. Аскоспорите се безбојни, елиптични, мазни, со димензии 22-30 x 13-17 μm .

Видовите на овој род понекогаш се јавуваат масовно на пролет. И тие како и сите смрчки, пред употреба, мора да бидат термички обработени, бидејќи во свежа состојба содржат штетни материи.



Сл. 7 *Mitrophora semilibera*
шематски приказ;
макроскопски изглед на плодно тело (аскокарп) – апотеција

Фам.: Tuberaceae

8. ***Tuber* spp.** – тартуфи

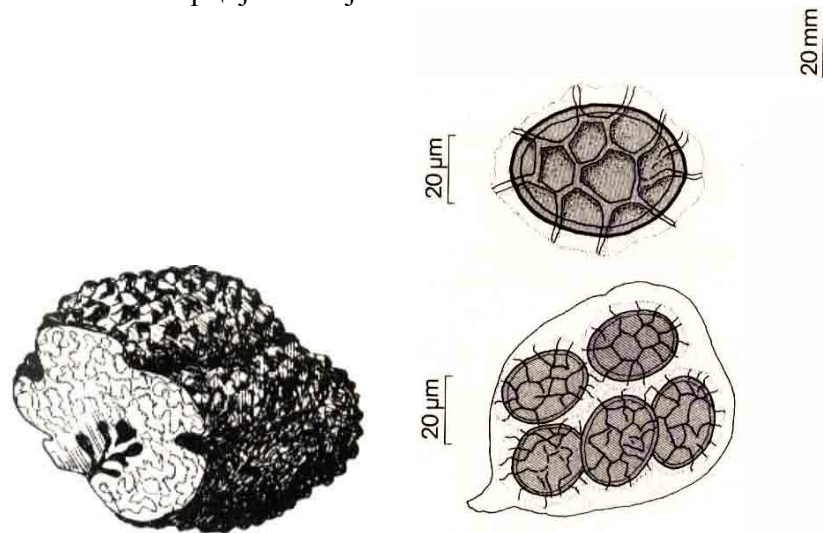
Габите од родот *Tuber* образуваат хипогеични плодни тела. Аскокарпите се од типот на апотеции, но бидејќи се развиваат во почва, нивната градба е изменета и прилагодена на стаништето. Претставниците се во микоризни односи со

одредени видови дрвенести растенија. Се развиваат 15-30 cm под површината на почвата во микориза со млади корења на дрвенести растенија.

Апотециите се во форма на грутки, обвиени со цврст перидиум, со мазна или брадавичава површина, со месесто или восочно ткиво. Плодните тела на почетокот се отворени, подоцна се затвораат, и на нивниот пример може да се види како условите на средината влијаат на градбата. Аскокарпите се зачнуваат во вид на чиниести апотеции, па химениумот се затвора и се образуваат набори. Како последица на затворањето, на пресек на зрел аскокарп се уочуваат канали (надворешни вени) и набори (внатрешни вени). Кај поедини видови вените се здружуваат во заедничка пукнатина, која е во врска со надворешната средина.

Аскуите се распоредени во внатрешноста на вените, кадешто образуваат химениум. Аскуите се овални или сферични и содржат мален број на аскоспори, 1-4, ретко 8, нивниот број често варира (Сл. 8). Аскоспорите се релативно крупни, едноклеточни се и не се ослободуваат активно во воздушна средина. Површината на аскоспорите е со различни орнаменти што претставува важна таксономска карактеристика. Нивното расејување зависи од животни.

Плодните тела на тартуфите се ценети како гастрономски специјалитети. Се пронаоѓаат со помош на дресирани кучиња или свињи, кои се осетливи на нивниот карактеристичен интензивен мирис, кој е присутен само кога аскокарпите се зрели. Во последните години се зголемува интересот за одгледување на овие габи, но тоа се чува како голема комерцијална тајна.



Сл. 8 *Tuber* sp.

макроскопски изглед – плодно тело (аскокарп);

микроскопски изглед – аскуи со аскоспори

Tuber melanosporum Vittad., црн тартуф, е ценет тартуф. Гради микориза со даб, бука, габер и леска. Формира топчести плодни тела, со променлива големина (најчесто 2-7 cm), со крупни брадавици на површината на црните перидиуми. Глебата е мека, водникава, во почетокот со зеленикаво-виолетова боја, а кога е зрела е црна со силни разгранети вени. Аскуите се овални, со 1-4 елиптични, црни аскоспори, со игличести орнаменти, со димензии 30-50 x 20-30 µm.

Аскокарпите се зачнуваат во рано лето, а созреваат меѓу март и ноември. Кога плодните тела се зрели ослободуваат многу силен мирис, сличен на мирис на лук, а специфичниот вкус е тешко да се опише. Извонредни се за јадење, и свежи и зготвени.

Tuber magnatum Pico, бел тартуф е најскапоцен и најценет тартуф. Исто така гради микориза со корења на даб, бука, габер и леска. Грутките се со варијабилна големина (најчесто 2-8 cm), изградени од повеќе лобуси, така што имаат неправилен облик, со мазен, светлокафеав перидиум. Глебата е бела, жолтеникава, темнокафена или сива по боја, мека, нежна, со тенки бели вени, кои се разгранети и анастомозирани. Аскусите се во форма на вреќи, со 1-6 топчести, темнокафеави аскоспори, со изразени мрежести орнаменти, со димензии 35-50 x 32-42 μm .

Зрелите аскокарпи се сретнуваат од лето до зима. Имаат продорен мирис, кој е сличен на мирис на лук, вкусот е необичен, но пријатен. Се јадат свежи и зготвени.

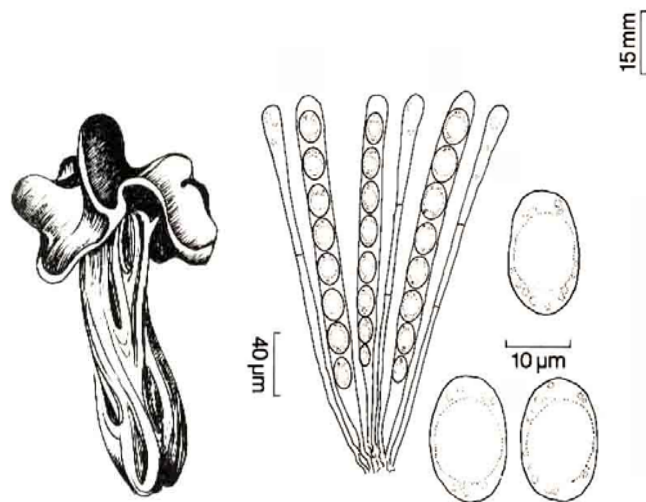
Фам.: *Helvellaceae*

9. *Helvella lacunosa* Afzel. – сиво седло

Плодното тело е апотеција, составено од шапка и дршка. Шапката има форма на седло, и е составена од 2-3 неправилни лобуси, слободни од дршката (Сл. 9). Онадвор е сива до сиво-црна, а внатрешноста е сиво-бела. Површината ѝ е фино кадифена. Химениумот се наоѓа на надворешната површина на шапката. Дршката е шуплива, со многубројни комори. Онадвор е со неправилни длабоки бразди, задебелена во основата. По боја е сиво-бела до сиво-црна.

Се јаде, но само исушена и извриена.

Helvella lacunosa расте во листопадни и мешани шуми, посебно на изгорена почва, лете и наесен.



Сл. 9 *Helvella lacunosa*

шематски приказ на плодно тело (аскокарп) – апотеција
микроскопски изглед – аскуси со аскоспори, парафизи

10. *Helvella elastica* Bull.

(syn. *Leptopodia elastica* (Bull.) Boud.)

Плодното тело е апотеција, со дршка. Апотециите се конвексни, во форма на свонче (Сл. 10). Рабовите се розово-кафеави, понекогаш со виолетови нијанси. Однадвор е белуздава до кремова, а иста по боја е и дршката.

Расте во листопадни и четинарски шуми, во лето и есен.

Сл. 10 *Helvella elastica*

макроскопски изглед на плодно тело (аскокарп) – апотеција

Фам.: Pyronemataceae

11. *Scutellinia scutellata* (L.) Lambotte

Плодното тело е апотеција, 3-15 mm во дијаметар. Химениумот е со црвена боја. По рабовите има кафени влакненца (Сл. 11).

Расте на почва, на растителни остатоци, од пролет до есен.

Сл. 11 *Scutellinia scutellata*

макроскопски изглед на плодно тело (аскокарп) – апотеција

12. *Otidea abietina* (Pers.) Fuckel

Плодното тело е апотеција, во форма на чашка, 2-4 см широко (Сл. 12). По боја е портокалово до црвено-кафеаво, понекогаш со розово-виолетови нијанси, мазно.

Расте во четинарски шуми, во лето и есен.



Сл. 12 *Otidea abietina*
шематски приказ на плодно тело (аскокарп) – апотеција

13. *Aleuria aurantia* (Pers.) Fuckel

Плодното тело е сесилна апотеција, без дршка, прикрупено за подлогата (Сл. 13). По боја е светлопортокалово до црвено, мазно. Парафизите се исправени, малку проширени кон врвот.

Се јавува од јуни до октомври.

Сл. 13 *Aleuria aurantia*
макроскопски изглед на плодно тело (аскокарп) – апотеција

14. *Humaria hemisphaerica* (F.H. Wigg.) Fuckel

Плодното тело е апотеција, 0,5-3 cm широко, на почетокот е топчесто, а потоа длабоко вдлабнато во форма на чашка (Сл. 14). Одинавгор е светлокафено. Химениумот е сив до сиво-жолт, понекогаш со розови нијанси. По рабовите има темнокафеави влакненца. Спорите се со орнаменти во вид на неправилни брадавици, со две масни капки.

Расте во шуми, на почви богати со органски материи и на растителни остатоци. Се јавува на есен.

Сл. 14 *Humaria hemisphaerica*
макроскопски изглед на плодно тело (аскокарп) – апотеција

Ред: HELOTIALES (syn. LEOTIALES)

Фам.: Helotiaceae

15. *Bisporella citrina* (Batsch) Korf & S. E. Carp.

Плодното тело е сесилна апотеција (Сл. 15), со светложолта до портокалова боја, 0,5-3 mm во дијаметар. Расте на паднати гранки или гнило дрво од листопадни дрвја.

Сл. 15 *Bisporella citrina*
макроскопски изглед на плодно тело (аскокарп) – апотеција

Фам.: Leotiaceae

16. *Leotia lubrica* (Scop.) Pers.

Плодното тело е апотеција, со дршка (Сл. 16). Апотециите се желатинозни, хемисферични, конвексни, во вид на лобуси, жолто-зелени по боја, 0,5-2 cm широки. Дршката е цилиндрична, жолта до светлокафена, со зелени гранули.

Расте на сиромашни почви или меѓу мов, во листопадни шуми, често заедно со папрати, поединечно или во мали групи. Се јавува на есен.



Сл. 16 *Leotia lubrica*
шематски приказ на плодно тело (аскокарп) – апотеција

VI ВЕЖБА

ЛИШАИ

Лишаите се космополитски организми, во чиј состав влегуваат два организма – алга и габа. Порано лишаите се сметаа за растенија, меѓутоа, со нивни детални проучувања, научната јавност сфати дека претставуваат група која доволно се разликува од останатите живи организми за да може да се третира како посебен ентитет. После долгогодишно проучување на лишаите, повеќе или помалку независно, денес со меѓународно признати акти е утврдено дека лишаите треба да се проучуваат заедно со габите.

Лишаите претставуваат заедница на алга и габа и затоа се вели дека имаат двојна природа. Во оваа заедница алгата и габата се така испреплетени што претставуваат единствен талус. Габната компонента во оваа заедница се нарекува **микобионт** (гр. *myces* = габа + *bios* = живот), додека алгалната се нарекува **фотобионт** (гр. *photos* = светлост / светлина + *bios* = живот). Особините на лишаите се разликуваат од особините кои би ги имале алгата или габата ако се самостојни. Голем број научници ги сметаат лишаите за лихенизирани габии.

Микобионтите ги претставуваат главно габии од типот Ascomycota (Discomycetes, Pyrenomycetes и Loculoascomycetes) и мал број Basidiomycota. Габите се онолку колку што има и видови на лишаи и имињата на видовите лишаи се всушност имиња на микобионтите. Фотобионтите, од друга страна, ги има многу помалку, околу 100 вида од типовите Chlorophyta и Cyanophyta. Ова значи дека поединечни видови фотобионти можат да имаат повеќе габни партнери. Во повеќе од 90% лишаи, фотобионтите се од родовите *Treboxia*, *Trentepohlia* (Chlorophyta) и *Nostoc* (Cyanophyta). А околу 70% од сите лишаи ја содржат зелената алга *Treboxia*. Клетките на фотобионтот се во близок контакт со клетките на микобионтот иако ретко се формираат хаустории. Која алга ќе се здружи со која габа веројатно зависи од тоа колку алгата е отпорна на дејството на габата.

Проценката на бројот на лишаи варира кај различни автори и изнесува од 13500 (*Alexopoulos* и соп., 1996; *Ingold* и *Hudson*), преку 14000 (*Carline* и *Watkinson*, 1996), па до 18000 видови (*Kendrick*, 1985).

ОПШТИ КАРАКТЕРИСТИКИ НА ЛИШАИТЕ

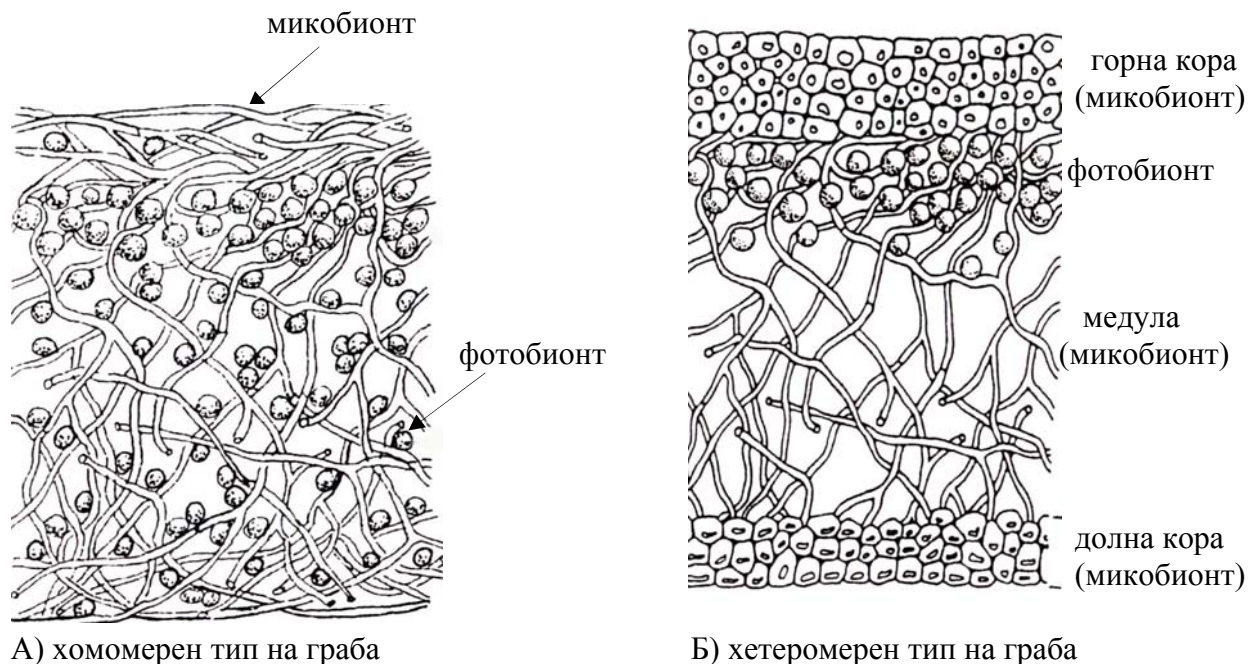
Однос на алгата и габата во лишајот – Интересно е дека во природата фотобионтите повеќе ја задржуваат својата независност и под одредени услови можат да живеат и самостојно, за разлика од габите кои без својот партнер пропаѓаат. Причината за тоа, меѓу останатото може да се бара и во односот помеѓу членовите на заедницата. Фотобионтот го снабдува микобионтот со продуктите од фотосинтеза, а ако алгата е од типот Cyanophyta тогаш и со азот настанат во процес на фиксација на азот. Користа која ја има алгата од својот партнер не е така очигледна, но се смета дека микобионтот ја штити од јак интензитет на светлина, од исушување и го снабдува фотобионтот со вода и минерални материји. Квантитативно габата преовладува во талусот. Многу се ретки и обратни случаи, но ги има (пр. *Coenogonium* sp.).

Постојат различни мислења за односот на микобионтот и фотобионтот во лишајот. Според едно, лишајот претставува заедница од која обата партнера извлекуваат корист – **мутуалистичка симбиоза**. Според друго, габата паразитира на клетките од алгата, при што нивниот однос е балансиран паразитизам – **умерен паразитизам**. Габата покрај тоа што

паразитира, може истовремено во исхраната да користи и мртви клетки од алги – **ендосапропаразитизам**. Трето мислење е дека во прашање е **телотизам**, т.е. дека габата ја заробила алгата и дека таа има владеечка улога во заедницата, иако односот во основа е симбиотски.

МОРФОЛОГИЈА И АНАТОМИЈА – Талусот на лишајот е ентитет сам за себе и обично не личи ниту на габата, ниту на алгата поединечно. Постојат три основни, и низа на преодни, морфолошки форми на талуси: **корест** (крустозен), **листест** (филозен) и **грмушест** (фрутикозен). Најчесто спомнувана преодна форма е **лушпеста** (сквamuлозна), која некои автори ја сместуваат во основните форми. Корестите форми се многу цврсто прикрупени за подлогата и нивното одвојување е многу тешко. Листестите форми се листовидни и само со еден дел од својата долна површина се прицврстени за супстратот. Грмушестите видови обично се со цилиндричен талус, често се разгранети и врзани за подлогата само на местото на прицврстување, додека останатиот дел од талусот виси или стои исправено.

Скоро кај сите лишаи, габата го сочинува најголемиот дел на талусот. Постојат два главни типа на градба на талусот кај лишаите, засновани на распоредот на клетките на алгата меѓу хифите на габата. Кај еден тип, клетките на алгата се повеќе или помалку рамномерно распоредени во талусот, **хомомерен тип** на градба (сл. 1. А), а кај други клетките на алгата формираат посебен слој, **хетеромерен тип** на градба (сл. 1. Б). Голем дел од познатите лишаи имаат хетеромерен тип на градба.



Сл. 1. Градба на талус кај лишаи

Во слоевитиот, хетеромерен, талус обично постојат четири слоја:

1. **горна кора (горен кортекс)** од густо испреплетени хифи на габата,
2. фотосинтетски, **фотобионтски слој**, каде се наоѓаат клетки на алгата обвивени со тенкосидни, лабаво пакувани (подредени) хифи на габата,
3. **медула**, т.е. срцевина, од лабаво испреплетени хифи на габата и

4. долна кора (долен кортекс), кој е нешто потенок од горниот, псевдопаренхимски.

Горната кора има заштитна функција и може да биде желатиозна кога акумулира вода. Во слојот кој се наоѓа под неа алгата врши фотосинтеза, а габата ги презема продуктите на овој процес. Алгалниот слој обично зазема 5-10% од волуменот на талусот. Срцевината претставува средишен дел на талусот. Долната кора е обично потенка од горната, кај некои видови може да има хифална структура која личи на ризоиди, **ризиди**, а кај некои целиот слој може да отсуствува. Корестите и листестите талуси со хетеромерна градба, на напречен пресек имаат **билатерална симетрија**, додека грмушестите се со **радијална симетрија**.

Покрај зелените алги, како примарни симбионти, во лишајот може да биде присутна и некоја *Cyanophyta* како секундарен симбионт. Во тој случај клетките на модрозелените алги се групирани во специфично диференцирани внатрешни и надворешни структури на талусот кои се нарекуваат **цефалодии**. Тоа се места каде се врши фиксација на азот за потребите на заедницата. Постојат околу 400 родови на лишаи кои покрај зелена имаат и модрозелена алга.

Контактот меѓу фотобионтот и микобионтот може да се оствари на повеќе начини. Еден начин е кога **фотобионтот создава екстрацелуларна супстанца** која ги врзува клетките на алгата за хифите на габата. Микобионтот може непосредно да контактира со алгата, при што хифите образуваат **апресории** на површината на клетките на алгата. Исто така можат да се образуваат хаустории кои продираат во клетките што изумираат, во дегенерирани клетки, или во здравите клетки. Постојат **два типа на хаустории**. Кај *интрацелуларниот тип*, сидовите и на габата и на алгата се ресорбирани и хаусторијалната плазмалема е во директен контакт со плазмалемата на алгата. Кај *интрапариеталниот тип*, хифите притискаат и предизвикуваат инвагинација на сидот на клетките на алгата.

Во составот на лишаите можат да бидат и повеќе од два партнера (до четири). Ако е присутен **повеќе од еден фотобионт**, лишајот се нарекува **химер**, т.е. здружен талус. Химероидниот талус може да има две многу различни морфологии во рамките на својот талус, по една во регионот на секој фотобионт. Меѓутоа ако се присутни **повеќе од една габа**, нивниот однос во заедницата не е јасен, и најверојатно во прашање се некои **лихениколни габи кои паразитираат на лишајот**.

ФИЗИОЛОГИЈА – Кога еднаш алгата ќе се најде во заедница, нејзината физиологијата се менува и постанува особено пропустлива за јаглехидрати. Габата ги користи овие материи како извор на јаглерод и со нивна помош обезбедува низок осмотски потенцијал во хифите. Штом еднаш габата ќе ги ресорбира растворливите јаглехидрати, како што се рибитол, еритрол и глукоза, ги трансформира во трехалоза. Тоа е типичен шеќер за габите и се смета дека неговата висока концентрација би можела да биде одговорна за можноста за преживување при екстремно исушување. Кај лишаите кои соржат *Cyanophyta*, покрај супстанции кои содржат јаглерод, габата прима и супстанции кои соржат азот, поради способноста на автотрофот да врши фиксација на азот.

Група супстанции, која е специфична за лишаите, а која не ги образува ни габата, ни алгата, надвор од заедницата, се **лишајски киселини** или лишајски супстанции. Во поново време се наведуваат околу 600 хемиски соединенија специфични за лишаите, кои им помагаат да преживеат во неповолни животни средини и да се одбранат од бактерии, други габи и прживари. По природа овие соединенија се масни киселини, лактони и поликетони. Постојат „хемиски соеви“ на лишаи каде различни популации, иако морфолошки и анатомски не се разликуваат, образуваат различни хемиски супстанции.

Талусот на лишајот има неограничен раст. Габата расте многу поспоро во лишајот отколку кога се изолира и има хифи кои се главно со дебели сидови. Растот на лишајот во целина е многу бавен, изнесува неколку милиметри годишно (обично 1-4 mm во зависност од видот) и може да биде многу долговечен. Одредени видови растат со константна брзина, додека други растат во налети, во зависност од тоа дали условите на кои се изложени се поволни или неповолни. Се смета дека некои видови се стари и преку 4500 години, што ги става во конкуренција за најстри живи организми. Со оваа особина на лишаите тесно е поврзана нивната способност во неповолни услови да преминат во состојба на анабиоза. Тогаш сите животни активности се намалуваат на минимум, но штом повторно настанат поволни услови, лишајот многу брзо ги враќа своите активности на нормала. Лишаите примаат и оддаваат вода со целата површина на талусот и не поседуваат механизми за нејзино чување, туку се однесуваат по законите на физиката. Водата ја апсорбираат дебелосидните хифи на габите или кога се присутни *Cyanophyta*, галертната обвивка на алгата.

РАЗМНОЖУВАЊЕ – Размножувањето кај лишаите се одвива главно по вегетативен пат. Расејувањето во многу случаи се врши со фрагментација на талусот, кој ги содржи обата симбионти. Во сува состојба лишаите се многу крти, лесно се кршат и скршените делови се расејуваат со ветер или со други агенси. Доколку паднат на поволна подлога од нив се развива нов лишај. На површината или во внатрешноста на талусот на лишајот се образуваат посебни структури, **соредии** и **изидии**, чија функција е регенерација или расејување на талусот на блиски или далечни локалитети.

Изидиите се мали, столпчести, едноставни или гранести структури, кои се состојат од хифи на габи и од клетки на алги *покриени со кора*. Тие се развиваат на површината на талусот, се разнесуваат со ветер, животни или со капки дожд. Сепак, се доста тешки, па се смета дека главно служат за регенерација на талуси кои изумираат.

Соредиите се микроскопски ситни структури кои се состојат од неколку клетки на алга обвиени со хифи на габа, *без посебна обвивка*. Групации на соредии градат прашкаста маса која потсетува на пудра. Тие можат да бидат расеани по површината на талусот, или се образуваат во специјализирани делови на талусот кои се нарекуваат **соралии**. Се пренесуваат на ист начин како и изидиите, но се полесни, па расејувањето се врши на поголеми далечини.

Иако примарна функција на цефалодиите е фиксација на азот, во неколку случаи е приметено дека *цефалодиите можат да служат и за расејување*.

Алгите во состав на лишаите се размножуваат со соматска **клеточна делба**, или со формирање на **апланоспори**. Издвоени во култура, зелените алги се стимулираат да поминуваат низ фаза на брзо растење и клеточна делба, но можат да образуваат и бифлагелатни зооспори.

Габите во состав на лишаите формираат **конидии**, **аскоспори** и **базидиоспори** кои се типични за нивната таксономска група. Околу 10000 видови образуваат телеоморфи, околу 8000 видови телеоморфи и анаморфи, а 40-тина родови само анаморфи или се стерилни. Најчесто се образуваат **апотеции**, иако се сретнуваат и **перитеции**. За разлика од габите, аскусите во апотециите на габите во состав на лишаите созреваат бавно и спорадично. Постојат три типа на апотеции: **леканорни**, **бијаторни** и **лецидејни**. Леканорните имаат талусен раб кој е со иста боја како и талусот на лишајот, а различен од бојата на самата апотеција, а сопствен раб немаат. Бијаторните и лецидејните имаат сопствен раб, кој е со иста боја како и апотецијата, а немаат талусен раб. Сопствениот раб кај бијаторните апотеции е мек и со светли бои, а кај лецидејните е тврд и со темни бои.

Спорите на симбионтите можат да се расејуваат одвоено. Тогаш е неопходно из'ртената спора (млад мицелиум) да се најде во близина на клетки на алга, за да можат да се здружат и при поволни услови да формираат лишај. Сè повеќе има докази дека независното расејување и образување на талус во природата е вообичаен процес. Во прилог на тоа се и морфолошки и имунолошки податоци, кои потекнуваат од локалитети каде се случувале пожари. На овие места прво се појавиле само алги, а по извесно време истите се наоѓани во состав на лишаите. Така настанатите лишаи не образувале соредии, туку обата партнера се размножувале со спори. Наведениот пример потврдува дека фотобионтите можат самостојно да опстанат во природата. Со ослободување на аскоспорите може да се случи таа со себе да понесе и клетки на алга. Во тој случај, кога спората ќе најде на поволни услови за 'ртење, таа во себе веќе го има својот симбионт.

СТАНИШТА, ЗНАЧЕЊЕ И ПРИМЕНА НА ЛИШАИТЕ

Иако лишаите се распространети ширум светот, типични станишта се чиста средина со услови на влага. Многу големата разновидност на супстрати може да се види и по тоа што лишаите можат да се најдат на: мермер, неиспрани стаклени површини, на оклопот на галапагоските желки, карпи, на пустинско земјиште, стврдната лава, замрзнати супстрати во поларните региони, на кората од дрвјата, надгробни споменици и др. Владее мислење дека лишаите се ксерофити и мезофити (растат на суво и умерено влажно земјиште). Географски можат да се најдат од Арктикот до Антарктикот, на различни станишта.

Иако лишаите се наоѓаат на многу различни супстрати, поедини лишаи обично населуваат специфични супстрати, како што се површина на камења (**епилитни**) или внатрешност на камењата (**ендолитни**), почва (**териколни**), кора на дрво (**кортиколни**), листови (**фоликолни**).

Како организми кои се исклучително осетливи на присуство на сулфур диоксид, флуор и други супстанции во воздухот, лишаите се индикатори за квалитетот на воздухот. Различни видови се осетливи во различна мера, поради тоа присуството на одредени видови може да укаже на степенот на загаденост на тој простор. Загадените места на кои нема лишаи се нарекуваат лишајски пустини. *Lecanora conizeoides* Nil. е најтолерантна на високо ниво на сулфур диоксид, друга крајност е *Pannaria rubiginosa* (Thunbg.) Del. и *Lobaria scrobiculata* (Scop.) D.C. кои се екстремно осетливи. Покрај загаденоста на воздухот, лишаите се и индикатори за загаденост на одредено подрачје од кисели дождови. Исто така, поради фактот дека овие организми натрупуваат радионуклеотиди, тешки метали и пестициди во своите талуси, служат за одредување на степенот на загаденост на животната средина со овие материи. При хаварији на нуклеарни електрани или при случајно ослободување на радиоактивни материи, како и при користење на нуклеарно оружје, ослободените радионуклеотиди се внесуваат во внатрешноста на талусот или се задржуваат на површината.

Лишаите се користат во исхраната на животните бидејќи хранливата вредност им е сразмерно голема (содржат лишајски скроб, протеини и витамини). Без оглед на ниската содржина на протеини, лишаите како што е *Cladonia rangiferina* (L.) Web., претставуваат важен извор на храна за ирвасите и американските северни елени во ладните зимски месеци кога е намален изборот на храна. Поедини лишаи се штитат од преживарите со секундарните метаболити.

Примената на лишаите е повеќекратна. Уснинската киселина е докажан антибиотик. *Evernia prunastri* (L.) Ach. и други видови се преработуваат за да можат да се користат во парфимериската индустрија како фиксативи и есенцијални масла. Пигментите на лишаите и денес се екстрахираат и се користат за боење на текстил, иако нивната примена во минатото била многу поголема. Еден од рН индикаторите, лакмусот, е исто така по потекло од лишајот *Roccellia lecanora*. Денеска во исхраната на човекот се користат брашно и супи од лишаи, а некаде и се пржат на врело масло.

КЛАСИФИКАЦИЈА И ПРЕТСТАВНИЦИ

Долго време ботаничарите мислеле дека лишаите се автономни растенија и дури пред помалку од еден век, талусот на лишајот е објаснет на вистински начин. Меѓутоа, иако се составени од неколку организми, талусите на лишаите формираат постојани форми кои се означуваат како видови.

Кај следниве претставници микобионтот е габа од типот Ascomycota. Од алгите се сретнуваат и зелени и модрозелени, или од обете групи заедно. Најголем дел од лишаите припаѓа на оваа класа.

Collema spp.

Претставниците од овој род се лишаи со *листест талус*. Талусот во сува состојба има изглед на ситни, неуочливи луспи со црна боја. На влага набабрува, се зголемува, станува темнозелен по боја, слузав. Во неговиот состав влегува алгата *Nostoc*, која поседува добро развиена галертна обвивка, како резултат на што лишајот во присуство на влага набабрува. За подлогата се прицврстува со целата површина. Населува различни подлоги: почва, дрво, камен. Во анатомски поглед талусот е со хомеомерна градба.

ГРАДБА НА ХОМЕОМЕРЕН ТАЛУС – хифите на габите се рамномерно распоредени во целиот талус, градејќи нешто погуст слој на горната и на долната површина. Кај примитивните облици оваа разлика не постои. Конците на алгата се рамномерно распоредени во целиот талус, не образуваат посебен слој. На површината на талусот можат да се сретнат соредии, изидии или апотеции.

Xanthoria parietina (L.) Beltr.

Xanthoria parietina се карактеризира со *листест тип на талус* кој е со форма на розета или расте неправилно, цврсто налегнува на супстратот, на рабовите е поделен со резни, 2-10 cm во пречник. Резните се плоскати или издигнати на краевите и често се препокриваат. По боја се зелено-портокалови, портокалови или жолто портокалови, што е условено од типот на супстратот на кој се развива и начинот на исхрана. Долната страна на талусот е белуздава, на периферијата жолтеникава, обично без ризини. Во центарот на талусот се развиваат многубројни плодни тела на габата – апотеции, 1-6 mm во пречник. Обично се жолто-портокалови, потемни од талусот. Аскоспорите се 10-18 x 6-10 µm. Во состав на лишајот влегува зелена алга, затоа лишајот нема способност за бабрење во присуство на влага.

Ова е нитрофилен вид, т.е. за развивање му е потребна зголемена количина на азотни соли. Главно населува подлоги од дрво: ограда, кора од дрвја и слично.

ГРАДБА НА ХЕТЕРОМЕРЕН ТАЛУС – на горната и долната површина од талусот се наоѓа кора изградена од густо испреплетени хифи на габата. Горната кора е обично подобро развиена од долната. Непосредно под долната кора се наоѓа слој во кој со хифите на габата се измешани алги (клетки и конци). Под него е слој од растресити хифи, срж.

***Physcia* spp.**

Претставниците од овој род имаат *листест тип на талус*, ретко листесто грмушест, често со кружен облик, поделен на резни. По боја се сиви, сиво-маслинести или белузлави, ретко потемни. Долната страна на резните е белузлава до кафена. Ризини секогаш се развиваат, поединечни или дихотомно разгранети, белузлави или кафени. Апотециите се од леканорен тип, седечки или со кратки дршки. Во аскусите се образуваат осум двоклеточни аскоспори, со кафена боја.

Често се наоѓа на кора од дрвја, заедно со *Xanthoria parietina*.

***Graphis scripta* (L.) Ach.**

Лишај со *корест тип на талус*. Талусот се развива на кора (епифлоеден тип) или во кора (хипофлоеден тип) на дрвја. Се забележува по изменетата боја на подлогата и по апотециите. Апотециите се скоро црни, по облик се извиени, често со грановити бразди и потсетуваат на арапско писмо. Аскоспорите се со димензии 20-70 x 7-10 µm.

Населува карпи и кора на дрвја (липа, евла и др.), космополит.

***Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.**

Морфолошки *листест тип на талус*, крупен, 20-30 cm во пречник. Талусот е доста крт, дебел, со длабоки резни по работ, зелено-кафеав, сиво-зеленкав или светло кафен, навлажнет постанува зелено-маслинест. Талусот е мрежесто-јамчест т.е. во внатрешноста се уочуваат ребра и коморички, што потсетува на белодробни алвеоли (откаде потекнува и името на видот). На површината на талусот се запазуваат ретки, крупни апотеции, а на надолжните ребра зрнести творби, соредии. Апотециите се 2-5 mm во пречник, црвено-кафени со тенок раб. Во аскусот се образуваат 2 (ретко 3 или 4) едноклеточни аскоспори, со димензии 18-30 x 6-8 μm .

Населуваат кора, особено листокапни дрвја, се развиваат на помала или поголема висина над почвата, понекогаш помеѓу мов на карпи. Многу чест вид, од низините до високите планини.

Видовите од родот *Lobaria* се многу осетливи на кисели дождови. Изгледа дека некои лишаи со фотобионти од типот Cyanophyta, како што е *Lobaria*, се поосетливи на кисели дождови од лишаите чии фотобионти се зелени алги.

***Peltigera canina* (L.) Willd.**

Морфолошки талусот е од *листест тип*, неправилен или ретко во розета, крупен, со пречник до 20 cm. Краевите се подвиткани угоре, светлопепелави или кафено-сиви. Не образуваат долна кора и од долната страна формираат многубројни долги ризини. Апотециите често се наоѓаат на краевите на резните, топчести се, кафени, со пречник 4-10 mm. Во аскусот има 4-8 едноклеточни аскоспори, со димензии 35-70 x 3-5 μm .

Се развива помеѓу мовови при основата на стеблата, на пенушки, карпи, почва. Многу чест вид, од низините до високите планини.

Претставниците на родот *Peltigera* биле важни експериментални организми во изучувањето на азотната фиксација и акумулација на тешки метали. Така е најдено дека *Peltigera* има необично висока толеранција за тешки металии, како што се цинк и калциум.

Cladonia spp.

Претставниците од родот *Cladonia* поседуваат **два типа на талус**: примарен и секундарен. *Примарниот талус е корест*, во облик на лушпички на подлогата или листест со хетеромерна градба. *Секундарниот талус, подеција*, секогаш е издигнат и се развива на примарниот талус поединечно или во бусен. Може да биде со различен облик, роговиден или во форма на чашка, неразгранет или гранест. На врвот на подецијата се развиваат црвеникави апотеции и листесто-лушпести структури, **филоклadiи**. Апотециите се од лецидеен тип. Во аскусот се образуваат осум едноклеточни безбојни аскоспори.

Живее помеѓу мовови при основата на стеблата, на пенушки, на почва. Лишаите на овој род се познати како „еленски мовови“. Ја сочинуваат главната храна на ирвасите и северните елени.

***Umbilicaria pustulata* Hoffm.**
syn. *Lasallia pustulata* (L.) Merat

Талусот е од *листест тип, кожест*, со пречник 5-20 cm или поголем. Во почетокот на развојот е повеќе или помалку топчест, подоцна со неправилен облик со нарезени или расцепени рабови, прицврстен за подлогата со гомфа. Горната површина на талусот е сивкава или нечисто кафена, во средината белуздава со повеќе или помалку радијално распоредени надуени и испупчени меури со пречник од околу 8 mm. На периферијата на талусот се наоѓаат многубројни, групирани изидии. Долната површина на талусот е темна, црно-кафена, кон периферијата посветла со длабоки дупчиња. Апотециите се 1-3 mm во пречник и ретко се образуваат. Аскоспорите се образуваат по една во аскус, темни се и елиптични, 50-70 x 28-37 μ m.

Се развива на силикатни и варовнички карпи, на отворени и слабо осојни места, во планински подрачја, ретко во низини.

***Rhizocarpon geographicum* (L.) DC**

Талусот е изграден од многубројни *ареоли*, аглести или округли, плоснати или испупчени. По боја е интензивно жолт, зеленкаво-жолт, ретко сиво-жолт. Апотециите се аглести или округли, црни, 0,3-1,5 mm во пречник. Во акусот се формираат осум повеќеклеточни аскоспори, зеленкави или смеѓо-зелени, 20-40 x 10-22 μ m.

Се развиваат на силикатни карпи. Широко распространет вид, особено во брдски и планински подрачја.

***Evernia prunastri* (L.) Ach.**

Evernia prunastri се карактеризира со *талус од мешовит тип*. Во морфолошки поглед е грмушест, а во анатомски хетеромерен со дорзовентрална симетрија. Талусот е дихотомно разгранет, виси или се издигнува на супстратот прицврстен со основата. Сив е или жолто-зеленкав, горната страна е посветла од долната. Апотециите се многу ретки, со црвенкаво-смеѓа боја, аскоспорите се со димензии 7-11 x 4-6 mm.

Најчесто се развива на кора од четинарски и листопадни дрвја, ретко на карпи. Многу чест вид во планинските подрачја.

Видовите од родот *Evernia* припаѓаат на видови кои се користат во парфимериската индустрија како фиксативи.

***Usnea florida* (L.) Wigg.**

Талусот морфолошки е од грмушест тип, 5-20 cm, анатомски е хетеромерен, со радијална симетрија, што е типично за овој морфолошки тип. По боја е сиво-зелен. Виси на подлогата, за која е прицврстен со гомфа. На краевите на талусот се развиваат крупни, чиниести апотеции.

Се развива на гранки од четинарски дрвја, во услови на исклучително чист воздух. Распространувањето на видовите од родот *Usnea* е проучувано во врска со индустриско загадување на воздухот, особено сулфур диоксид.

***Alectoria* spp.**

Талусот е *грмушест, хетеромерен, со радијална симетрија*, висечки или полегнат по супстратот, обично богато разгранет. Составен е од цилиндрични грнаки кои на места се по малку плоснати или деформирани и набрани. По боја е сив до жолто-зеленкав. Апотециите се многу ретки, ситни, леканорни, поставени од страните, ретко на краевите на граните. Во аскусот има 2 до 4, ретко 8 едноклеточни, безбојни аскоспори.

Лишајот се развива на гранки и стебла од дрвја, често четинари, од кои виси. Исто така се развива во услови на исклучително чист воздух. Се разликува од родот *Usnea* по начинот на гранење и по тоа што ретко образува апотеции.

Ред AURICULARIALES

Фам. Auriculriaceae

1. *Auricularia auricula-judae* (Fr.) Quél. (syn. *Hirneola auricula-judae* (L.) Berk.)
– јудино уво (Сл. 1. А)

Мицелиумот се развива на подлогата, а на површината се развиваат плодни тела кои обично се во групи. Обликот и големината на плодните тела се различни, можат да бидат во форма на пехар или чинија, со помали или поголеми набори на површината, понекогаш потсетуваат на ушна школка, откаде потекнува и името. Дршката не е изразена, па плодните тела странично се прикрепуваат за супстратот. При суво време тие се со незначителна големина, суви, тврди, црни (како кора), а на влажно набабруваат и добиваат галертно-’рскавична конзистенција и темнорумена боја. На внатрешната страна на плодните тела се наоѓа химениум во кој се образуваат базидиоспори.

Се јаде. Во источните земји е специјалитет, особено во Јапонија каде е многу ценета во свежа состојба како салата.

Расте како сапроб на стари стебла и пенушки од дрвенести растенија (особено на бозел) од август до март.

Видот *Auricularia mesenterica* (Dicks.) Pers. (Сл. 1. Б) се разликува по тоа што плодните тела се поизразено ресупинатни. Горната површина е влакнеста и зонирана, наизменично светлосива и маслинесто-кафеава.

Сл. 1. А) *Auricularia auricula-judae*
Ред GOMPHALES
Фам. Ramariaceae

Б) *Auricularia mesenterica*

Ramaria spp. – коралки

Видовите од овој род имаат кораловидно плодно тело, поради што се познати како коралки. Бојата најчесто е белузлава, жолта, розово-црвеникава. Месото е кршливо. Спорите се брадавичави, елипсовидни или вретеновидни.

Растат на почва, во листопадни и иглолисни шуми, од јуни до ноември. Најчести видови кај нас се *Ramaria aurea*, *Ramaria flava* и *Ramaria botrytis*.

Сл. 2. А) *Ramaria aurea*

Б) *Ramaria flava*

В) *Ramaria botrytis*

2. ***Ramaria aurea*** (Schaeff.) Quél. – златна коралка (Сл. 2. А)

Плодното тело е високо 8-20 cm, а широко 5-12 cm. Кораловидно е, добро разгрането, со бела до слабо жолта боја во основата, и златно жолта или окер боја на врвот на гранчињата. Месото е, кршливо, бело, со пријатен мирис и сладок вкус.

Се јаде, но само во млада состојба. Доста сличена е со слабо отровните видови *Ramaria formosa* (Pers.) Quél. и *Ramaria pallida* Maire. Кај обата основата на плодното тело е слабо жолтеникава до розеникава, а вкусот на месото е горчлив.

Расте на почва во листопадни и зимзелени шуми, од јуни до октомври. Многу чест и широкораспространет вид.

3. ***Ramaria flava*** (Tourn. ex Battarra) Quél. – жолта коралка (Сл. 2. Б)

Плодното тело е високо 10-15 cm, а широко 5-15 cm. Кораловидно е, многу разгрането, со назабени и долги гранчиња. Има лимон до сулфурно-жолта боја, која со стареење станува окер. Дршката има големина 5-8 x 4-5 cm. Полна е, белузлава до слабо жолта, често со црвеникави дамки по површината. Месото е меко, кршливо, бело до бледојолто, при оштетување слабо поцрвенува. Има пријатен мирис и сладок вкус.

Се јаде. Можна е замена со останатите коралки, но не е опасна доколку собраните примероци не се со горчлив вкус.

Се среќава во листопадни и зимзелени шуми од јули до октомври. Чест и широкораспространет вид.

4. ***Ramaria botrytis*** (Pers.) Ricken – црвена коралка (Сл. 2. В)

Плодното тело е високо 7-15 cm, а широко 6-20 cm. Кораловидно е (многу потсетува на карфиол), густо разгрането со многубројни куси гранчиња. Има белузлаво-розова до белузлаво-црвеникава боја. Дршката има димензии 3-4 x 1,5-6 cm. Полна е, добро развиена, белузлаво-розова. Месото е полно, меко, кршливо и не ја менува бојата. Има мирис и вкус на овошје.

Се јаде.

Расте во листопадни и иглолисни шуми од јули до ноември. Чест вид, широкораспространет. Посебно е чест во букови шуми.

Ред CANTHARELLALES

Фам. Cantharellaceae

5. *Cantharellus cibarius* var. *cibarius* (Fr.) Quél. (syn. *Cantharellus cibarius* Fr.) – лисичарка (Сл. 3.)

Шапката има пречник 3-10 cm. Најпрво е испакната, а потоа изразито инковидна, со доста неправилен раб. Површината ѝ е мазна, сува и гола, со бледожолта до изразито жолта боја. Ламели отсутвуваат. Делот од химениумот кој ги создава спорите е сместен од внатрешната страна на шапката во вид на надолжни жили или ребра кои се спуштаат по дршката и имаат иста боја со шапката. Нема типична дршка туку таа е поврзана со шапката во една целина. Дршката има димензии 3-8 x 1-2 cm. Се стеснува кон основата, има жолта боја како и шапката. Месото е жолтеникаво, тврдо и малку жилаво.

Се јаде и е многу вкусна, со одличен квалитет. Оваа е една од најексплоатираните габи кај нас.

Слични видови: Отровната *Omphalotus olearius* (DC.) Singer има вообичаени ливчиња и дршка, горчлив вкус и расте на суви дрвја. *Hygrophoropsis aurantiaca* (Wulfen) Maire има исто така вообичаени ливчиња и дршка, и не е микоризен.

Cantharellus cibarius var. *cibarius* е микоризен вид, расте поединечно или групно во иглолисни и листопадни шуми, преку лето и наесен. Широкораспространет и многу чест вид.

Сл. 3. *Cantharellus cibarius* var. *cibarius*

Сл. 4. *Craterellus cornucopioides*

Фам. Craterellaceae

6. *Craterellus cornucopioides* (L.) Pers. – црна труба (Сл. 4.)

Шапката е широка 3-8 cm. Инковидна е, со вдлабнатинка во средината. Површината ѝ е мазна, кадифеста, набрана, со неправилен раб. Има темно кафеава до црна боја. На долната страна од шапката се наоѓа спороносен дел кој има иста боја како и шапката. Дршката е долга 3-10 cm, се стеснува во основата и има малку посветла боја од шапката. Месото е тенок, набрчкано, со темнокафеава до црна боја. Има неодреден мирис и вкус.

Се јаде, и е со многу добар квалитет.

Расте во иглолисни и листопадни (честа во дабови и букови) шуми од јули до октомври.

Фам. Hydneaceae

7. *Hydnum repandum* L. – жолто еж (Сл. 5.)

Шапката е широка 3-15 cm во пречник. Отпрвин е испакната, потоа широкоотворена, често инковидна, со неправилна форма. Површината ѝ е сува и мазна со брановиден раб. Има кремова до бледојолта боја. Химениумот е со боцки, кои се со димензии 0,2-0,6 cm. Густе се, тенки, кршливи, се спуштаат по дршката со белкаста до бледо жолта боја. Дршка има димензии 2-7 x 1,5-3 cm, полна, цилиндрична, често ексцентрично поставена спрема шапката, со иста боја или малку потемна како и боцките. Месото е тврдо, дебело, кршливо, бело по боја, на пресек или оштетување малку пожолтува. Има неодреден мирис и слабо горчлив вкус.

Може да се јаде, но само кога е млада. Со стареењето станува горчлива и овој вкус не се губи ниту со долго варење.

Расте самостојно или во мали групи во листопадни и иглолисни шуми од јули до ноември. Се јавува во изобилство.

Сл. 5. *Hydnum repandum*

Ред HERICIALES

Фам. Hericiaceae

8. *Hericium coralloides* (Scop.) Pers. – (Сл. 6. А)

Плодното тело се состои од базално стебло со повеќекратно разгранети гранки кои произлегуваат од него во вид на корал, и на краевите висат. Има фини боцки. Целото плодно тело е кремovo-бело. Стеблото е дебело 10-40 mm. Гранките се аглести, $\pm$ збиени, 5-10 mm дебели и стануваат сè потенки, со трновидни изданоци по цела должина. Краевите на гранките се покриени со неправилни висечки гроздови од боцки, боцките се 5-10 mm долги, 0,5-1 mm дебели, се стеснуваат кон основата. Има мек и донекаде жилав состав, со непријатен мирис и непријатен и слабо изразен вкус. Расте главно поединечно, но некогаш по неколку мали плодни тела се јавуваат заедно.

Се јаде.

Расте на суви стоечки и паднати стебла од *Abies*. Се јавува во лето и есен и е редок вид.

Сл. 6. А) *Hericium coralloides*

Сл. Б) *Auriscalpium vulgare*

9. *Auriscalpium vulgare* Gray (Сл. 6. Б)

Плодното тело е поделено на шапка и дршка. Шапката е кружна, полукружна до бубреговидна, 10-20 x 7-15 mm, со ексцентрично прицврстена дршка. Горната површина е слабо конвексна, донекаде се спушта низ дршката, хиспидно-томентозна, светлокафеава, жолто до црвено-кафеава, понекогаш станува мазна со стареење, работ понекогаш е брановиден и со вдлабнатинка, каде е вметната дршката. Долната површина е со боцкаст хименофор, розова до сиво-кафеава. Хименофорот не се спушта по дршката или едвај се спушта, боцките се конусни, зашилени, 2-3 mm долги, дршката е 20-60 x 1-3 mm, донекаде тенка кон основата, надворешно fino томентозна и влакнесто-томентозна кон основата, темнокафеава, внатрешноста е цврста. Месото е белузлаво, цврсто; кутисот е видлив како црна линија при пресек на шапката. Расте поединечно или во групи, понекогаш соединети со основите.

Не се јаде.

Расте на шишарки од *Pinus*, кои се +/- закопани во почвата, а според литературни податоци ретко и на шишарки од *Picea*. Се јавува во лето и есен и е широкораспространет вид.

Ред PORIALES

Фам. Polyporaceae

10. *Polyporus varius* (Pers.) Fr. – елегантна дупчарка (Сл. 7. А)

Шапката има пречник 3-8 cm. Инковидна е, со неправилна форма и вдлабнатина во средината. Површината ѝ е мазна со брановиден раб. Има од светложолта, кафеава до темнокафеава боја. Порите се ситни, многубројни, бели до кремиви на почетокот, а со стареење потемнуваат. Дршката има големина 3-7 x 2-3 cm. Тврда е, жилава, полна, со крем-жолта боја во горниот дел и со изразито црна боја во основата. Месото е бело, тенко, цврсто и целулозно. Има неодреден мирис и горчлив вкус.

Не се јаде.

Расте преку цела година како сапроб на паднати стебла и пенушки од листопадни дрвја, особено на бука. Еден од најзастапените видови во букови шуми.

Сличен е видот *Polyporus arcularius* (Batsch) Fr. – аглеста дупчарка (Сл. 7. Б), кој се разликува по тоа што има карактеристично широки пори.

Сл. 7. А) *Polyporus varius*

Б) *Polyporus arcularius*

11. ***Polyporus squamosus*** (Huds.) Fr. – пастрмка (Сл. 8. А)

Шапка во пречник е 5-60 cm. Има лепезовидна форма, жолтеникава основа со темнокафеава концентрично поставени лушпи. Работ е танок, прво подвиткан, подоцна исправен. Цевчињата се бели до кремиви, многуаголни, цврсто залепени за месото, слегуваат низ дршката до одредена висина. Дршката е куса, ексцентрична, тврда, темнокафеава до црникава во основата. Цврсто ја обраснува дрвната подлога. Од еден заеднички корен можат да израснат повеќе плодни тела. Месото е бело, дебело од 1 до 3 cm. Прво е меко, а подоцна жилаво, со мирис на брашно или краставица.

Оваа габа се јаде (не постои опасност од замена со отровни видови) и е со просечен квалитет. За исхрана се користат само младите плодни тела.

Широкораспространета габа од април до почетокот на ноември. Се среќава на црн габер, бука, орев, црница, багрем, брест и др.

Видот ***Polyporus tuberaster*** (Jacq.) Fr. (Сл. 8. Б) е сличен на претходниот и се разликува по централно поставената дршка.

Сл. 8. А) *Polyporus squamosus*

Б) *Polyporus tuberaster*

Фам. Coriolaceae

12. ***Laetiporus sulphureus*** (Bull.) Murrill (syn. *Polyporus sulphureus* (Bull.) Fr.) – сулфурна погача (Сл. 9.)

Плодните тела се подередени како ќерамиди, полукружни до лепезовидни, често имбрикатни. Во дијаметар се од 100 до 300 (500) mm и дебели од 10 до 15 mm. Горната површина е неправилно набрана, велутиозна. По боја е сулфурно-жолта до портокалова, често со концентрични зони. Рабовите се вдлабнати. Порите се неправилно округли, 3-5 на mm. Должината на цевчињата е до 5 mm. Кога габата е свежа има мека конзистенција, а со стареењето станува кршлива и ронлива. Постарите плодни тела стануваат светло-жолти до сивкави. Предизвикува карбонизирачко гниење.

Расте на живи и паднати стебла од широколисни дрвја, многу ретко на четинари, главно на видови од родот *Prunus*, *Pyrus*, *Robinia* и *Populus*, во алпските зони исто така и на *Larix*. Се јавува од пролет до есен и е чест вид.

Сл. 9. *Laetiporus sulphureus*

13. ***Trametes versicolor*** (L.) Lloyd (syn. *Coriolus versicolor* (L.) Quél.) – (Сл. 10. А)

Плодното тело е пилеатно, многу ретко полупилеатно. Пилеите се полукружни до лепезести, или во форма на розета. Индивидуалните пилеи се 20-70 (100) mm во пречник и оддалечени 10-50 mm од супстратот, релативно тенки, 1-5 mm дебели, често прицврстени за супстратот со дршковидни изданоци, исто така понекогаш се спуштаат. Горната површина е брановидна, радијално набрчкана, fino покриена со кратки меки влакненца, концентрично зонирана со различни бои. Зоните се црникави, синкави, кафеавкасти, црвеникави, жолтеникави, често понекогаш слабосјајни. Рабовите се брановидни, неправилно назабени, ± остри. Долната површина е со порест хименофорот, белузлаво до кремovo обоена или жолто-окер. Порите се кружно-аглести до издолжени и закривени, 2-4 (5) на mm, должината на цевчињата е 0,5-4 mm. Составот е пенест и жилав. Расте во редови,

поредени како ќерамиди, многу ретко поединечно, често во големи колонии. Предизвикува бело гниење.

Расте на суви стебла од широколисни дрвја, со и без кора, многу ретко на четинари. Габите колонизираат главно прицврстени или паднати суви гранки, стебла и пенушки, но исто така се и паразити на рани. Се јавува во текот на целата година и е чест едногодишен вид.

Сл. 10. А) *Trametes versicolor*

Б) *Trametes hirsuta*

14. *Trametes hirsuta* (Wulfen) Pilát – (Сл. 10. Б)

Плодното тело на вертикални супстрати е полукружно, со форма на лепеза, широко прицврстено, на хоризонтални супстрати е во форма на розета, 30-100 mm во пречник, и се простира 20-60 mm на супстратот, 5-10 mm во дебелина каде што е прицврстено. Горната страна е зонирани со концентрични бранови, со алтернирачки хирсутно-хиспидни и мековлакнесто-томентозни зони, особено јасни кон центарот, белузлави, кремове обоени, окераста, жолто-кафеавкасти, често зелени од алги. Рабовите се остри, брановидни до назабени, ресесто-мековлакнести до мазни кога се стари. Долната површина е фино пореста, белузлава до кремове обоена, подоцна кафеавкаста со сивкави тонови. Порите се кружно-аглести, 2-4 на mm, должината на цевчињата е 1-4 mm. Месото е белузлаво до кремове обоено, 2-6 mm дебело, коресто, еластично, жилаво, со слаб мирис на анис, вкусот е по малку горчлив. Расте поединечно, но често во редови, поредени како ќерамиди, понекогаш се соединети со другите под нив. Предизвикува бело гниење.

Многу е чест на паднати стебла и пенушки од широколисни дрвја и грмушки. Ретко се јавува на четинари.

15. *Cerrena unicolor* (Bull.) Murrill – (Сл. 11. А)

Плодното тело на исправени супстрати е седечко, често со декурентни пилеи во форма на ќерамиди. Пилеите се простираат до 50 mm, целосно заземајќи неколку дециметри во дијаметар. Горната површина на пилеите е влакнесто-томентозна, брановидно-туберкулатна, концентрично зонирани. Маргиналните зони се светлосиви, сиво-кафеавкасти до кафеавкасти кон центарот. Долната страна е силно лабиринтно-пореста, кај постарите видови се крши на мали плоснати

запчиња, по боја е сива до сиво-кафеава; 2-3 пори на mm кога се млади. Трамата е коресто-жилава, јасно разграничена од пилеатниот томентум со тенка бела линија. Предизвикува бело гниење.

Се развива на листопадни дрвја, како паразит на рани или на исушени стебла, како и во основата на пенушки, обично на *Aesculus*, *Acer*, *Fagus*, *Quercus*, а според литературни податоци и на други листопадни дрвја, од низините до планините. Се јавува во текот на целата година, широкораспространет вид, но не е чест.

Сл. 11. А) *Cerrena unicolor*

Б) *Bjerkandera adusta*

16. ***Bjerkandera adusta*** (Willd.) P. Karst. – сивопорка (Сл. 11. Б)

Плодното тело е пилеатно (шапковидно) или потполно ресупинатно (прилепено за подлогата) до полупилеатно. Пилеите на вертикални супстрати се полукружни, во форма на школка или бајраче, често подредени како ќерамиди, исто така полупилеатни, често заземаат големи површини, потполно ресупинатни на долната површина на супстратот, кружни или во форма на розета на горната површина. Пилеите се со дијаметар 20-60 mm, тенко меснати. Горната површина е томентозна, ± концентрично зонирани, а со стареењето станува мазна, окереста до сиво-кафеава или црникава. Маргиналните зони се белузлави кога се млади, црникави кога се стари, донекаде брановидни. Долната површина е пореста. Порите се неправилно кружни, 4-6 пори на mm. Површината од страната на порите најпрво е светлосива, потоа темносива до црникава, белузлава кон рабовите, поцрнува при допир, должината на цевчињата е 1-2 mm. Блузлавата шапкина трама јасно се одделува од сиво-црниот цвечест слој. Месото е пенесто, жилаво, со мирис и вкус на габа. Предизвикува бело гниење.

Расте на суви стебла од широколисни дрвја, обично на *Fagus*, на пенушки, стоечки стебла и на оштетени делови од живи дрвја. Едногодишен, чест вид, кој се јавува во текот на целата година.

17. ***Grifola frondosa*** (Dicks.) Gray – (Сл. 12.)

Плодните тела се во вид на бројни вдлабнати шапки со заедничка дршка, кои се простираат до 50 cm во дијаметар. Поединечните шапки имаат дијаметар до 6 cm. Горната површина е сива до кафеава, мазна и со радијални ребра. Површината на порите е бела до окераста. Порите се правилни, 2-3 на mm.

Расте во основата на корењата на листопадни дрвја, особено на *Quercus*. Предизвикува бело гниење.

Сл. 12. *Griffola frondosa*

Сл. 13. *Pycnoporus cinnabarinus*

18. ***Pycnoporus cinnabarinus*** (Jacq.) Fr. – портокалова густопорка (Сл. 13.)

Плодното тело е едногодишно, делумно прикрупено, одрвенето, плочесто, со димензии 7 x 13 x 4 cm. Горната површина е окер до кајсија-портокалова, со текот на времето избледува или поцрнува. Порите имаат округла до аглеста форма и мали димензии (3-4 на mm). Површината им е портокалова.

Лесно препознатлив вид по уникатното обојување. Се развива како сапрофит на паднати стебла и гранки од листопадни дрвја (најчесто бука и даб), преку целата година. Широко распространета габа.

19. ***Fomes fomentarius*** (L.) J. J. Kickx – трат, праум (Сл. 14. А)

Плодно тело е повеќегодишно, делумно прикрупено, одрвенето, во форма на копито, и широко до 15 cm. Горната површина со текот на времето добива цврста зонирана кора; постариот дел е сив, а краевите се светлокафеави и малку влакнести. Порите имаат округла форма и мали димензии (4-5 на mm), површина им е светлокафеава.

Слични видови: *Phellinus igniarius* има темнокафеаво месо, додека *Fomitopsis pinicola* има бела површина на порите. Видовите од родот *Ganoderma* имаат кафеав споров прав.

Лесно препознатлив вид. Посебно е чест на паднати букови стебла, но се јавува и како паразит при што причинува големи штети во буковите заедници. Не е посебно врзан за одредени супстрати, па е познат и од орев, даб, врба, бреза, евла и др. Иако во Западна Европа станува редок, во нашата земја е широкораспространет и многу чест вид.

Сл. 14. А) *Fomes fomentarius*

Б) *Fomitopsis pinicola*

20. ***Fomitopsis pinicola*** (Sw.) P. Karst. – црвенопојасен трат (Сл. 14. Б)

Плодно тело е повеќегодишно, делумно прикрупено, одрвенето, во форма на копито, со димензии 38 x 20 x 15 cm. Горната површина со текот на времето добива цврста зонирани кора; постариот дел е сив до кафеав или црн, а краевите се црвено-кафеави, по што најлесно се разликува од сличните видови. Порите имаат округла форма и мали димензии (5-6 на mm), површината им е кремова и при триење станува изразито жолта.

Лесно препознатлив вид, посебно по црвената маргинална зона. Чест е на паднати стебла од иглолисни дрвја (бор и ела), а поретко се јавува како паразит на млади стебла. Широко е распространет.

21. ***Pyrofomes demidoffii*** (Lév.) Kotl. & Pouzar – фоин трат (Сл. 15.)

Плодно тело е повеќегодишно, прикрупено, расте поединечно. Широко е до 15 cm широко. Горната површина е влакнеста и кафеава по боја. Маргините се

округли, со окер боја, фино влакнести, а кај постари примероци поцрнуваат. Површината на порите е светло окер, по форма се округли. Ги има 2-3 на mm. Месото е задрвенето, со дебелина до 2 cm. Има портокалова боја до боја на цимет.

Се развива исклучиво како паразит на дива фоја. Ова е многу редок европски вид, со дистрибуција врзана за дивата фоја. Во Европа позната единствено од Македонија и Бугарија.

Сл. 15. *Pyrofomes demidofii*

22. *Daedalea quercina* (L.) Pers. – дабова мрежница (Сл. 16. А)

Плодно тело е повеќегодишно, поединечно или е составено од неколку дела, споени странично. Широко е прикрупено, полукружно со ширина до 20 cm. Цврсто е прикрупено за супстратот, и е задрвенето и тврдо. Горната површина е мазна до фино влакнеста. Порите се неправилни, издолжени, во форма на лавиринт; површината е со окер обојување. Месото е тврдо.

Се развива како сапрб на суви дабови стебла и пенушки. Почесто се среќава на постари дабови стебла. Широко распространет вид.

Сличен е видот *Daedaleopsis confragosa* (Bolton) J. Schröt. (Сл. 16. Б) кој исто така има лавиринтни пори, но се разликува по потенките плодни тела и расте на *Salix* (врба).

Сл. 16. А) *Daedalea quercina*

Б) *Daedaleopsis confragosa*

Фам. Lentinaceae

23. *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm. – буковка (Сл. 17. А)

Шапката во пречник е од 3 до 15 (30) cm. Во младоста е црникава, а потоа сива, кафеава, на крај избледува. Шапката е ексцентрична, дебеломесеста, со подвиткан раб, мазна. Ливчињата во почетокот се бели, потоа сивкави и на крајот жолтеникави. Ливчињата наизменично се комбинираат со покуси ламелули кои се спуштаат низ дршката до различна висина. Дршката е мошне куса, а често и отсуствува. Ексцентрична е, полна, надолу потесна, при дното обрасната со куси влакненца. Месото е бело, најдебело над дршката, нежно, со стареењето станува жилаво. Има пријатен вкус и сладок мирис.

Извонредно вкусна габа. Тврдата дршка треба да се отфрли.

Со оглед на тоа што оваа е зимска лигниколна габа која расте во гроздови, скоро е невозможно да се замени со други видови.

Расте како сапрофит на паднати стебла и пенушки од разни видови листопадни дрвја (бука, топола, врба, црница, орев, багрем, евла и др.). Многу чест вид кој се јавува преку целата година.

Сл. 17. А) *Pleurotus ostreatus*

Б) *Pleurotus pulmonarius*

В) *Pleurotus eryngii*

24. *Pleurotus pulmonarius* (Fr.) Quél. – светла буковка (Сл. 17. Б)

Шапката е широка од 2 до 10 cm во пречник. Лепезовидна е или во форма на школка. Расте во групи каде се преклопуваат една со друга и има бела до кремова

боја. Ливчињата се густе, во почетокот бели, а потоа окер-крем обоени. Дршката е мошне куса и е странично поставена. Месото е бело, со мирис на брашно или амонијак.

Извонредно вкусна габа.

Расте во групи, како сапрофит на паднати стебла и пенушки од листопадни дрвја. Посебно е честа во буковите заедници и се јавува наесен. Широкораспространет вид.

Ред STEREALES

Фам. Stereaceae

25. *Stereum hirsutum* (Willd.) Pers. – жолт стереум (Сл. 18. А)

Плодно тело е 2-6 cm во дијаметар. Плочесто е, со широка допирна површина врз супстратот. Горната површина е жолто-портокалова до сиво-бела, влакнеста, концентрично зонирана, со тенки, брановидни краеве. Долната површина е мазна, жолта до кафеаво-портокалова и не ја менува бојата при оштетување. Месото е дебело 0,1-0,2 cm. Жолто е и кожата.

Слични видови се: *Stereum subtomentosum* Pouzar, кој има светложолти маргини и расте на врба и евла; *Stereum insignitum* Quél., кој има кафеави концентрични кругови на горната површина и расте на бука. *Trametes versicolor* (L.) Lloyd е многу сличен, но на долната површина има порест хименофор.

Расте како сапроб на пенушки и паднати гранки и стебла од разни листопадни дрвја и грмушки. Оваа е една од најчестите габи во нашите шуми која се развива преку целата година.

Сл. 18. А) *Stereum hirsutum*

Б) *Stereum rugosum*

26. *Stereum rugosum* Pers. – (Сл. 18. Б)

Плодното тело е ресупинатно, многу ретко кај стрите примероци со, кафеава, пилеатна рабна зона, која слабо се одделува, формира крпички 0,5-2 mm дебели и се простираат неколку сантиметри до неколку дециметри. Горната површина е мазна до нерамна или туберкулатна. Темна е, белузлава, окераста до портокалово-сива, исто така сиво-розова или сивкаста кога е влажна, кога ќе се изгребе станува црвена. Рабовите се јасно ограничени, лесно се одвојуваат кога се стари. Кога е свежа составот е пенест и жилав, кага е сува е цврст и корест, кршлив. Јасното слоење е препознатливо на пресек во плодните тела кои се стари неколку години (според литературни податоци до 20 слоја).

Расте на суви, стоечки или паднати широколисни дрва, со и без кора, особено на *Fagus* (бука), *Corylus* (лешник), *Betula* (бреза), *Quercus* (даб), итн. Се јавува во текот на целата година и е ширококораспртостранет, повеќегодишен вид.

Фам. *Steccherinaceae*

27. *Irpex lacteus* (Fr.) Fr. – (Сл. 19.)

Плодното тело е ресупинатно до пилеатно. По боја е кремovo до светлосивкаво. Пилеите се широки од 0,5 до 2 cm, томентозни до хирсутни. Химениумот на почетокот е пороиден, а потоа потсека на лабиринтен сè до ирпикоиден (назабен) со набрани запци; запците се долги од 1 до 5 mm. Расте на листопадни дрвја.

Сл. 19. *Irpex lacteus*

Фам. *Corticaceae*

28. *Vuilleminia comedens* (Nees) Maire – (Сл. 20. А)

Плодното тело е потполно ресупинатно, често формира континуирани пространства долги неколку дециметри. Површината ѝ е ± мазна, кога е влажна е темна до сјајна и со состав како маст, со белузлава до бледа боја на месо или

сивкава со лилави нијанси, често со точки. Месото е желатинозно-восочно, лигаво на допир, понекогаш (особено кај постарите плодни тела) со белузлава ± томентозна рабна зона, јасно одвоена од кората. Кога е сува плодните тела се бледи и стануваат напукани и нејасно видливи. Кората на прицврстените гранки и стебла е прилично одделива и свиткана нагоре спротивно на рабовите на плодното тело.

Расте на суви, голи дрва, прицврстени или паднати гранки, на мали стоечки стебла од листопадни дрвја, особено на *Quercus* (даб), но исто така и на други листопадни дрвја. Чест вид кој се јавува во текот на целата година, но особено во зима и во влажни периоди.

Сл. 20. А) *Vuilleminia comedens*

Б) *Vuilleminia megalospora*

29. *Vuilleminia megalospora* Bres. – дабова поткорка (Сл. 20. Б)

Плодно тело е коресто, често формира слоеви долги по неколку дециметри. Површината му е мазна, при влажно време сјајна, белузлава до боја на месо или сива со виолетова нијанса. Маргините се јасно одвоени од кората. Сувите плодни тела избледуваат и стануваат незабележителни на гранките. Месото е желатинозно и восочно.

Редок вид бидејќи се среќава на специфични супстрати. Спаѓа во декортикациони видови, кои растат под кората и ја одделуваат од гранката. Расте на суви гранки од живи стебла, кај нас само на прнар и на македонски даб. Познат е од Јужното Повардарие и Галичица. Има термофилен карактер и медитеранска дистрибуција.

Фам. *Phanerochaetaceae*

30. *Terana caerulea* (Lam.) Kuntze (syn. *Pulcherricium caeruleum* (Lam.) Parmasto) – светлосина покривка (Сл. 21.)

Плодно тело е широко од 3 до 8 cm во дијаметар. Коресто е, дебело околу 0,5 mm, помалку или повеќе округло. Понекогаш повеќе плодни тела се спојуваат па добива поголеми димензии. Површината има светла индиго-сина боја, во

центарот е потемна, а краевите кај постари примероци се одделени од подлогата. Месото е ципесто, меко и слично на восок.

Лесно препознатлива габа по карактеристичното обојување. Расте како сапрофит на паднати гранки и стебла од разни грмушки и дрвја. Медитерански вид со изразен термофилен карактер, чест во јужниот дел на земјата.

Сл. 21. *Terana caerulea*

Ред GANODERMATALES

Фам. Ganodermataceae

31. *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat. – плоската сјајница, уметничка габа (Сл. 22. А)

Плодно тело е повеќегодишно, прикрупено, задрвенето, плоскато. Површината на шапката е брадавичава, сива до црна или кафеава, обично покриена со слој од чоколадно кафеави спори. Маргините се тенки и бели. Површина на порите кај младите претставници е кремovo-бела и кога ќе се протрие со рака добива кафеава боја. Порите се тркалезни со големина од 4 до 6 mm. Месото е тврдо.

Лесно се препознава во природа и позната е уште како „уметничка габа”, поради тоа што кај свежи примероци на површината може да се црта со остар предмет. Се развива како сапроб на суви дрвја и пенушки, особено често на бука.

Сл. 22. А) *Ganoderma applanatum*

Б) *Ganoderma lucidum*

32. *Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karst. — дабова сјајница (Сл. 22. Б)

Плодно тело е едногодишно, со централно до странично поставена дршка. Шапката е широка до 15 cm или повеќе. Кај активно растечките видови горната површина е жолта на маргините, а потоа портокалово-црвена до темно црвеникаво-кафеава. Покриена е со материја која ѝ дава полиран изглед. Често е препокриена со споров прав. Маргините ѝ се заострени. Порите се тркалезни до аглести, широки, на површината отпрвин бледокремови, а потоа светло-окер, 4-5 на mm. На допир стануваат пурпурно-кафеави. Месото е тврдо.

Напиток од иситнети плодни тела се користи како лек против повеќе болести.

Сапроб е, најчесто на дабови пенушки, но расте и привидно на земја. Не е ретка во нашите дабови шуми. Покрај даб собрана е на круша, црница и ела.

Ред HYMENOGASTRALES

Фам. Hymenochaetaceae

Phellinus spp.

Видовите од родот *Phellinus* имаат пилеатни до ресупинатни плодни тела. Површината на порите е темнокафена, понекогаш покриена со мицелиумска кора.

Растат на живи и паднати стебла од широколисни дрвја. Предизвикуваат бело гниење.

33. *Phellinus igniarius* (L.) Quél. — (Сл. 23.)

Плодното тело е варијабилно по големина и форма, дебело е, пирамидално до апланатно (плоснато), со округли рабови. Горната површина е кафеаво-сива до кафеаво-црна, со широки зони. Има цврста трама (внатрешен слој без пори). Порите се округли, 4-6 на mm.

Расте на видови од родот *Salix* (врби).

Сл. 23. *Phellinus igniarius*

Ред SCHIZOPHYLLALES

Фам. Schizophyllaceae

34. *Schizophyllum commune* Fr. – (Сл. 24.)

Шапката е 10-30 (50) mm во пречник. Има облик на школка до лепеза, со тесни до точковидни прицврстувања за супстратот. Површината е покриена со долги слаби влакна и долги рапави влакна и е томентозна. По боја е сиво-белузлаво до розово-белузлава исто така зеленикава од алги кои растат кога е стара, концентрично зонирани и радијално брановидна до слабо крзнена. Рабовите се назабени, кога се млади се свиткани. Месото е окерасто, жилаво, радијално влакнесто, тенко, со киселкаст мирис и вкус, кои се слабо изразени. Ламелите се со розова боја на месо, понекогаш со лилави нијанси, окересто-кафеавкасти кога се стари, широки, лепезесто се шират од прицврстената точка кон рабовите, краевите кога се суви се расцепени и свиткани кон внатре, повторно се затвораат на влажно. Дршката отсутствува или е само слабо развиена, многу кратка. Оваа габа е јако хигоскопна, сувите плодни тела се свиткани и се цврсти како коска, на влажно се ревитализираат и се еластични и жилави. Обично расте во групи, седечки до поредени како ќерамиди, од време на време скоро во розети.

Расте во и надвор од шуми, често на светли, сончеви и суви места, како и на чистини, на краеве на шуми, итн., на суви, паднати или стоечки стебла од широколисни дрвја, многу ретко на четинари, а расте дури и на клупи во паркови. Особено е чест на *Fagus* и *Quercus*. Се јавува во текот на целата година и е чест и широкораспространет вид.

Сл. 24. *Schizophyllum commune*

Ред BOLETALES

Фам. Boletaceae

35. ***Boletus edulis*** Bull. – летен вргањ (Сл. 25. А)

Шапката во пречник е 8-25 cm. Месната е, крупна, прво полутопчеста, а потоа широкоотворена до испакната. Површината ѝ е мазна, лигава при влажно време. Има многу варијабилна боја, од белузлава до темнокафеава. Цевчињата се тесни, бели, па жолти и конечно зеленикави, лесно се одделуваат од шапката. Дршката е со димензии 6-8 x 2-6 cm. Дебела е, месната, полна, кон основата задебелена и има кремова боја. Мрежичката е добро развиена и по боја белузлава. Месото е дебело, кршливо, бело. Не ја менува бојата на пресек или допир.

Се јаде и е со одличен квалитет. Овој е еден од најексплоатираните видови кај нас.

Расте во листопадни и зимзелени шуми од јуни до ноември.

Слични видови: од отровниот *Boletus satanas* се разликува по тоа што не посинува.

Сл. 25. А) *Boletus edulis*

Б) *Boletus satanas*

36. ***Boletus satanas*** Lenz – ѓаволски вргањ (Сл. 25. Б)

Шапката е со димензии 8-25 cm. Отпрвин е топчеста, потоа широкоотворена и испакната. Површината ѝ е мазна, работ брановиден. По боја е бледокафеава или кремова. Цевчињата се прилично долги, со каналче, и имаат зеленикаво-жолта боја. Површината им е отпрвин жолта, па портокалова и потоа црвена како крв. На притисок стануваат модро-зелени. Дршката е со димензии 4-15 x 4-10 cm. Масивна е, дебела, нагло се задебелува кон основата. Веднаш под шапката е жолта, а надолу сè поцрвена. Мрежичката е добро развиена и е по боја темноцрвена. Месото е дебело, тврдо, кршливо, бело по боја и на пресек посинува. Има непријатен мирис и благуњав вкус.

Отровна е, но не е смртоносна.

Расте на варовнички почви, најчесто во листопадни шуми, посебно дабови и букови, од јули до ноември. Редок вид.

Видовите *B. erythropus* и *B. queletii* кои се јадат исто така посинуваат на пресек, но се без мрежичка и имаат потемни шапки.

37. ***Boletus luridus*** Schaeff. – мрежестоног вргањ (Сл. 26. А)

Шапката е широка 5-20 cm. Месната е, крупна, отпрвин полутопчеста, а потоа широкоотворена до испакната. Површината ѝ е мазна, лигава при влажно време. Има многу варијабилна боја, од сиво-кафеава до темнокафеава. Цевчињата се слободни, жолти или жолто-зеленикави, на допир посинуваат. Порите се матно до темноцрвени. Дршката е со димензии 6-8 x 2-6 cm. Дебела е, месната, полна, се задебелува кон основата и има кремova боја. Мрежичката е добро развиена и има црвеникава боја. Месото е дебело, кршливо, со жолто-сива боја. На пресек веднаш ја менува бојата во зеленикаво-сина.

Се јаде, но само со претходно превривање.

Расте во листопадни шуми, најчесто букови и дабови; од јуни до ноември. Многу чест и широкораспространет вид.

Сличен е со видот ***Boletus queletii***, кој нема мрежичка на дршката.

Сл. 26. А) *Boletus luridus*

Б) *Boletus queletii*

38. ***Boletus queletii*** Schulzer – келетов вргањ (Сл. 26. Б)

Шапката е 5-15 cm во дијаметар. Црвено-кафеава е, жолто-кафеава, портокалова. Во младоста е полутопчеста до чиниесто вдлабната кај стари примероци; кожичката е сува и кадифеста. Цевчињата се жолти, а потоа зеленикави, на притисок посинуваат. Порите се аглести, ситни, жолти, а подоцна портокалово-црвени. Карактеристична за овој вид е т.н. “Peltureau” линија, односно сменување на поиздигнати врвови на пори кои се црвени, со пониски жолти, така што се добива впечаток на портокалово обојување. Дршката е висока 5-15 cm, а широка од 1,5 до 4,5 cm. Во средината е најширока односно вретенеста, или пак над дното најширока, за повторно да се стесни. На горниот дел е жолта, а на дното црвена како варено цвекло. Покриена е со црвени лушпички кои кон дното стануваат покрупни. Нема ни трага од мрежичка. Месото на пресек е жолто, а на

дното од дршката црвено како крв. На пресек веднаш посинува, а потоа добива зеленикави нијанси. Без мирис е, а вкусот е киселкав.

Може да се јаде само термички обработена.

Најверојатно е широкораспространет вид кај нас, но поради слабата истраженост на габите досега е познат само од Велешко, Скопје и Китка. Расте во паркови, дабови и букови шуми, од мај до октомври.

Можна е замена со видот *Boletus luridus*, кој се јаде, по чија дршка има мошне истакната црвеникава мрежичка.

39. *Boletus erythropus* (Fr.:Fr.) Secr. – зрнесто стеблен вргањ (Сл. 27.)

Шапката во пречник е 5-20 cm. Во младоста е полутопчеста, потоа конвексна и на крајот чиниесто вдлабната. Бојата варира од кафеава до темнокафеава, и е најтемна од сите вргањи. Работ е понекогаш црвеникаво или жолтеникаво обоен. Кожичката на почетокот е кадифена, а подоцна гола и не се лупи. Цевчињата се долги до 3 cm, густе се, жолти па жолто-маслинести, на пресек веднаш посинуваат, и се вдлабнато прираснати со дршката. Порите се ситни, округли, жолти само во најрана младост, подоцна поцрвенуваат, а на допир брзо посинуваат. Дршката е 4,5-18 cm во должина и 2-7 cm во ширина. Тврда е, жолто-црвена, со фини лушпички, без мрежичка, на пресек посинува. Лушпичките од врвот кон основата на дршката се покрупни. Месото е жолто, цврсто, со сладуњав вкус, на пресек посинува, скоро редовно е без црви.

Добро сварена е мошне вкусна. При недоволна термичка обработка предизвикува гастроинтестинални тегоби.

Расте во дабови, букови и иглолисни шуми од мај до ноември. Честа и широкораспространета габа.

Може да се замени со видот *Boletus queletii*, кој условно се јаде (само термички обработен), кој во основата на дршката е црвен како цвекло, а шапката никогаш не е толку темна.

Сл. 27. *Boletus erythropus*

40. *Suillus luteus* (L.) Gray – масловка (Сл. 28. А)

Шапката е широка 5-12 cm во пречник. Испупчена е, па широкоотворена. Површината ѝ е мазна и сјајна при суво време, лигава кога е влажно. Кожичката многу лесно се лупи од шапката. Има бледо до темнокафеава боја. Цевчињата се сраснати со дршката, тесни се и куси, неправилни, бледожолти и не ја менуваат бојата при допир. Дршката е долга 5-6, а широка 2-3 cm. Цилиндрична е, полна, жолта над прстенчето, кафеавкаста под него. Има потемни точки (гранули) по целата површина. Прстенчето е кожесто, обвиснато, бело, а подоцна темно кафено. Месото е меко, дебело, бело со жолта нијанса. На допир не ја менува бојата. Има неодреден мирис и вкус.

Се јаде, има извонреден квалитет. Пред употреба треба да се излупи слузестата кожичка од шапката.

Расте лете и наесен исклучиво во иглолисни шуми, најчесто борови, поединечно или во мали групи. Многу чест и широкораспространет вид.

Видот *Suillus granulatus*, кој се јаде, се разликува по тоа што нема прстенче, има изразито жолто-кафеава гранули, и кога е млад од порите излачува бели капки од млечен сок.

Сл. 28. А) *Suillus luteus*

Б) *Suillus granulatus*

41. *Suillus granulatus* (L.) Snell – волчјо лепче, зрнеста масловка (Сл. 28. Б)

Шапката е широка 3-10 cm во дијаметар. Кај млади примероци е полусферична, а подоцна плосната, жолто до црвено-кафеава. Површината ѝ е мазна, сјајна, со кожичка која многу лесно се одвојува. Рабовите на почетокот се навнатре подвиени, а подоцна исправени и рамни. Цевчињата се сраснати со дршката, белузникави до жолти, со округли или аглести пори, кои кога се млади излачуваат капки од бел млечен сок. Дршката е со големина 5-8 x 1-2 cm. Цилиндрична е, под шапката белузликава до жолта, а кон основата жолто-кафеава,

со жолти до кафеави брадавички на површината. Месото е меко, крeвко, бело или жолтеникаво, при оштетување не ја менува бојата.

Се јаде во свежа состојба или конзервирана, со одделување на кожичката на шапката.

Расте во иглолисни шуми, од почетокот на летото до крајот на есента. Широко распространет вид. На есен се јавува масовно во борови шуми.

VIII и IX ВЕЖБА

Ред AGARICALES

Фам. Agaricaceae

1. *Agaricus xanthodermus* Genev. – жолтонога печурка (Сл. 1. А)

Шапката во пречник е 5-15 cm. Отпрвин е полутопчеста, а подоцна се отвора и станува слабо испакната. Мазна и бела кога е млада, а со стареење се покрива со слабо изразени сиво-кафеави лушпи, кои се погусте кон врвот. Кон работ честопати се јавуваат жолти дамки. При допир веднаш ја менува бојата во сулфурно-жолта. Ливчињата најпрво се бели, потоа светлорозови и на крај темнокафеави, слободни, густе и широки. Дршката е долга 5-15, а широка 1-2 cm. Цилиндрична е, внатре шуплива, при основата се задебелува. Има бела боја. Прстенчето е бело, со задебелени рабови што се одделуваат и даваат изглед на двослојно прстенче. На допир пожелтува. Месото е бело при основата на дршката, и интензивно пожелтува. Вкусот е непријатен со мирис на мастило и карбол.

Отровна е, предизвикува потење, вцрвенување и стомачни проблеми кај некои луѓе.

Слични видови: може да се замени со *Agaricus arvensis* Schaeff. кој исто така на допир пожелтува, но има мирис на анис, или со *Agaricus campestris* кој не пожелтува. Изразито жолтото месо во основата на дршката и непријатниот мирис на карбол ја прават лесно препознатлива. Непријатниот мирис посебно се чувствува при готвење.

Чест вид. Расте од јули до ноември по рабови на шуми, ливади, паркови, градини и покрај патишта.

Сл. 1. А) *Agaricus xanthodermus*

Б) *Agaricus campestris*

2. *Agaricus campestris* L. – полски шампињон (Сл. 1. Б)

Шапката во прешник е од 5 до 15 cm. Кога е млада е полутопчеста и ја задржува оваа форма подолго време. Подоцна е рамно отворена. Има мазна површина со бела боја, но понекогаш има и светлокафеави луспи. Ливчињата се слободни, густе, најпрво светлорозови, а подоцна темнокафеави до црни. Дршката е долга 3-10 cm, а широка 1-2 cm. Полна е, мазна, и слабо се задебелува кон основата. По боја е најчесто бела, понекогаш жолтеникава. Прстенчето е тенко и бело, краткотрајно. Месото е бело, со розова нијанса во основата на ливчињата. Има пријатен мирис и сладок вкус.

Една од највкусните печурки, со одличен квалитет.

Слични видови: можна е замена со смртоносно отровните *Amanita phalloides* и *A. virosa* кои имаат бели ливчиња, волва и растат во шуми. Со другите шампињони замената не е опасна, освен со *Agaricus xanthodermus* кој пожолтува.

Расте од мај до ноември на ливади, пасишта и покрај патишта. Широкораспространет и многу чест вид.

3. *Agaricus silvicola* (Vittad.) Peck – шумски шампињон (Сл. 2.)

Шапката во пречник е од 5 до 10 cm. Полутопчеста е, испакната и кремова. Со стареењето станува рамна, отворена и пожолта. Површината ѝ е сува, мазна и на допир пожолтува. Ливчињате се слободни, густе и тенки. Најпрво се сиво-розови, а подоцна темнокафеави. Дршката е со големина 5-8 x 1-1,5 cm. Цилиндрична е, мазна, луковичесто задебелена во основата. Со иста боја е како и шапката. Прстенчето е кожесто, слободно, бело на горната страна, а светлокафеаво одоздола. Месото е тенко, бело, со силен мирис на анис, и со сладок вкус.

Многу вкусна печурка, може да се јаде и сурова.

Слични видови: шумскиот шампињон може да се замени со други видови шампињони. Опасна е замената со зелената пупавка (*Amanita phalloides*) која има бели ливчиња, волва во основата на дршката, бел споров прав и на допир не пожолтува.

Расте во листопадни и зимзелени шуми од септември до почетокот на ноември. Чест е и широкораспространет вид.

Сл. 2. *Agaricus silvicola*

4. *Agaricus macrosporus* (Møll. & Schaeff.) Pilát – голем шампињон (Сл. 3.)

Шапката е долга од 8 до 30 cm. На почетокот е топчеста, потоа широкоиспакната со бела боја. Површината ѝ е покриена со слабо жолтеникави луспи, повеќе изразени при сушно време. Со стареењето работ постепено се назабува. Ливчињата се слободни, густы, најпрво светлокафеавы, а со стареење темнокафеавы. Дршката е со големина 5-12 × 2,4-4 cm. Масивна е, полна, бела, и се стеснува кон основата. Кај младите примероци во основата е покриена со бели луспи кои подоцна исчезнуваат. Прстенчето е бело, еднослојно, назабено, дебело и лесно кршливо. Месото е полно, дебело, со бела боја. При сечење или оштетување понекогаш поцрвенува во основата на дршката. Има јак мирис на анис, кој со стареењето потсетува на бадем. Има сладок и неодреден вкус.

Се јаде и е со висок квалитет.

Овој е шампион со најголеми димензии, па е лесно препознатлив.

Не е чест, се среќава на ливади, пасишта, поединечно или групно во линии или кругови. Широкораспространет вид.

Сл. 3. *Agaricus macrosporus*

5. ***Macrolepiota procera* var. *procera*** (Scop.) Singer (syn. *Macrolepiota procera* (Scop.) Singer) – сончарка, срска печурка (Сл. 4. А)

Шапката во пречник е од 10 до 30 cm. Отпрвин е јајцевидна или топчеста, подоцна широко отворена со неизразено испупчување на средината. Површината ѝ е прекриена со луспи често наредени во концентрични кругови. Има кремова до светлокафеава боја која редовно е потемна во средината. Ливчињата се слободни, густы, широки, меки, и со бела боја. Дршката е долга од 15 до 35 cm. Тенка е, шуплива, цилиндрична кон основата се задебелува, многу жилава и влакнеста. По боја е кремова прошарана со темнокафеавы линии. Прстенчето е добро развиено, двослојно е и подвижно по дршката. Месото е меко, тенко, сочно и бело по боја. Кај старите примероци е суво, кожесто и кремово. Има пријатен мирис и сладок вкус.

Се јаде и една од највкусните печурки. Се употребува само шапката како и кај другите сончарки што можат да се јадат.

Слични видови: Со оглед на димензиите *Macrolepiota procera* var. *procera* не може да се замени со смртоносните лепиоти, кои се многу помали. Единствено е можна замена со *M. mastoidea* која исто може да се јаде.

Се среќава во светли листопадни и зимзелени шуми, пасишта и ливади од почетокот на јули до крајот на ноември. Многу чест вид и широкораспространет низ целата земја.

Сл. 4. А) *Macrolepiota procera* var. *procera*

Б) *Macrolepiota mastoidea*

6. ***Macrolepiota mastoidea*** (Fr.) Singer – грбава сончарка (Сл. 4. Б)

Шапката е широка од 8 до 11 cm во дијаметар. Кога е млада е полутопчеста, а со стареењето се отвара со изразено големо испупчување во средината. Површината ѝ е покриена со ситни лушпи со иста или со малку потемна боја од основата. Има кремова боја која редовно е потемна во средината. Ливчињата се густе, широки, тенки, слободни и со бела до кремова боја. Дршката е долга од 8 до 12 cm, цилиндрична е, тенка и малку задебелена во основата. Жилава е, влакнеста и покриена со многу ситни, зрнести, кремиви лушпи. Прстенчето е двослојно, слободно и бело до кремово. Месото е бело, меко и со неодреден мирис и вкус.

Се јаде и е вкусна.

Слични видови: може да се замени со останатите сончарки кои исто така се јадат.

Се среќава по рабовите на шумите, по ливади и по пасишта. Поретко се среќава во светли шуми. Чест и широкораспространет вид.

7. ***Chlorophyllum rhacodes*** (Vittad.) Vellinga (syn. *Macrolepiota rhacodes* (Vittad.) Singer) – лушпеста сончарка (Сл. 5.)

Шапката е широка од 8 до 11 cm во пречник. На почетокот е јајцевидна, а подоцна широкоотворена, без испакнатинка или пак со незначителна испакнатинка на средината. Кожичката ѝ е дебела и мазна кога е млада, подоцна напукнува и формира широки и крупни крпички (лушпи) наредени во концентрични кругови. Има кремова до слабокафеава боја. Ливчињата се слободни, густы, тенки, бели, а на допир или оштетување поцрвенуваат. Дршката е долга од 10 до 15 cm. Цилиндрична е, шуплива, дебела, масивна, задебелена во основата, мазна, со кремова до црвена боја. Прстенчето е двослојно, слободно, кожесто, и може да се движи по дршката. Месото е бело и меко, а на пресек станува црвеникаво. Има пријатен мирис и вкус.

Се јаде и е вкусна.

Може да се замени со останатите сончарки кои исто така се јадат.

Расте во листопадни и иглолисни шуми, ливади и пасишта, од средината на јуни до средината на ноември. Чест е и широкораспространет вид.

Сл. 5. *Chlorophyllum rhacodes*

Фам. Tricholomataceae

8. ***Calocybe gambosa*** (Fr.) Donk (syn. *Tricholoma georgii* (L.) Quél.) – гурѓевка (Сл. 6.)

Шапката во пречник е од 5 до 15 cm. На почеток е полутопчеста, а потоа широкоотворена и неправилно испупчена. Површината ѝ е мазна и сува, а работ неправилен. Има светлокремова боја. Ливчињата се бели, густы, назабени, сраснати со дршката. Дршката има големина 3-7 x 2-3 cm. Цилиндрична е,

полна, често задебелена во основата, со бело-кремова боја. Месото е дебело, кршливо и бело. Има мирис и вкус на брашно.

Се јаде и е многу вкусна.

Слични видови: *Tricholoma columbetta* (Fr.) P. Kumm. која има жолтеникави, црвеникави или сиви петна по шапката и дршката, а се јавува преку лето и наесен.

Се среќава на пасишта, во паркови, по рабови од шуми, од април до јуни. Многу чест и широкораспространет вид.

Сл. 6. *Calocybe gambosa*

9. ***Clitocybe gibba*** (Pers.) P. Kumm. (syn. *Clitocybe infundibuliformis* (Schaeff.) Fr.) – мала грленка (Сл. 7.)

Шапката е широка од 3 до 8 cm во пречник. Отпрвин е широкоотворена, потоа инковидна со изразена вдлабнатинка во средината. Површината ѝ е мазна и сува, со брановиден раб. Има кремovo-жолтеникава до слабо кафеава боја. Ливчињата се густе, се спуштаат низ дршката. Имаат кремova боја. Дршката е со димензии 3-8 × 0,5-1 cm. Цилиндрична е, слабо задебелена во основата, со иста боја како и шапката. Месото е меко, тенко, белузлаво, со неодреден вкус и слаб мирис на бадем.

Се јаде и е високо квалитетна.

Слични видови: *Clitocybe squamulosa* (Pers.) Fr., кој има луспи на шапката.

Расте во листопадни, иглолисни и мешани шуми од јули до ноември. Многу чест и широкораспространет вид, понекогаш се јавува во изобилие, посебно во букови и дабови шуми.

Сл. 7. *Clitocybe gibba*

10. *Marasmius oreades* (Bolton) Fr. – самовилско каранфилче (Сл. 8.)

Шапката е широка од 2 до 6 cm. Прво е звонеста, а потоа испакната, тенко месеста, мазна, белузлава, жолта до жолтокафеава. Ливчињата се белузлави, подоцна жолтеникаво-кафеави, слободни, дебели, ретки; се редат покуси со подолги. Дршката е цилиндрична, жилава, полна, со големина 2-10 x 0,3-0,5 cm. Месото е бело, тенко, со пријатен мирис и сладок вкус.

Многу вкусна габа, особено за приготвување на супи и сосови.

Слични видови: можна е замена со отровните *Inocybe* spp., кај кои шапката е секогаш расцепена и *Clitocybe rivulosa*, чии ливчиња се спуштаат по дршката.

Формира „самовилски“ кругови по ливади, пасишта и рабови од шуми. Широкораспространет и многу чест вид од април до ноември.

Сл. 8. *Marasmius oreades*

11. *Mycena pura* (Pers.) P. Kumm. – виолетова шапка (Сл. 9. А)

Шапката во пречник е од 2 до 5 cm. Отпрвин е конусовидна, а потоа широкоотворена, со грпка на средината. Површината ѝ е мазна, со видливи радијални ребра. Има многу променлива боја и тоа од кремова, розово-виолетова до сино-виолетова. Ливчињата ја допираат дршката, ретки се, со кремово-виолетова боја. Дршката има големина 3-7 x 0,4-0,8 cm. Тенка е, цилиндрична, кршлива, со иста боја како и шапката, има остатоци од мицелиумот во основата. Месото е тенко, белузлаво. Има мирис и вкус на ротквичка.

Отровна е, содржи мало количество мускарин.

Слични видови: *Mycena pelianthina* (Fr.) Quél. исто така расте во букови шуми, но ливчињата се со темновиолетови рабови.

Расте во листопадни и зимзелени шуми од јуни до ноември. Чест и ширококораспространет вид.

Сл. 9. А) *Mycena pura*

Б) *Mycena polygramma*

12. *Mycena polygramma* (Bull.) Gray – набрана шапка (Сл. 9. Б)

Шапката е широка од 2 до 4 cm во пречник. Конусовидна е, со испакнатинка во средината. Површината ѝ е мазна со радијални ребра. Има бледо до сиво кафеава боја. Ливчињата се широки, ја допираат дршката. Имаат бела боја која со стареењето добива розово-виолетова нијанса. Дршката има големина 3-10 × 0,3-0,5 cm. Тенка е, долга, со надолжни линии, цилиндрична, со остатоци од мицелиумот во основата. Има сивкаста боја. Месото е бело и тенко, со мирис и вкус на ротквичка.

Се јаде, но е безначајна поради малите димензии.

Слични видови: *Mycena vitilis* (Fr.) Quél. расте во исти станишта, но е со помали димензии. *Mycena galericulata* (Scop.) Gray е покрута и има мазна дршка.

Расте на гнили дрвја или земја, во листопадни, ретко во зимзелени шуми, од јули до ноември. Чест и ширококораспространет вид.

Фам. *Pluteaceae*

13. *Amanita caesarea* (Scop.) Pers. – булка, јајчарка, царска габа (Сл. 10. А)

Шапката е широка од 8 до 30 cm во пречник. Најпрво е јајцевидна, а потоа полутопчеста до испакната. Површината ѝ е најчесто мазна, но можно е присуство на крупни крпички како остатоци од волвата. Работ ѝ е рамен, целокраен, со куси добро изразени радијални ребра. Има портокалова до слабоцрвена боја. Ливчињата се густе, слободни од дршката, дебели со златно

жолта боја. Дршката има големина 5-15 × 1,5-3 cm. Цилиндрична е, месната, полна, со луковичесто задебелување при основата. Има златно-жолта боја. Прстенчето е кожесто, жолто, со ребрести рабови. Месото е дебело, со бела до светложолта боја која под кожичката е поизразена. Има пријатен мирис и вкус.

Се јаде, и е една од највкусните печурки. Позната е уште од римско време по што и го добила латинското име.

Слични видови: по портокалово-црвената боја на шапката и жолтите ливчиња и дршка лесно се разликува од отровната *Amanita muscaria* var. *muscaria*, која има изразито бели ливчиња и дршка.

Се среќава на отворени и топли места во светли листопадни шуми од јуни до октомври. Чест вид, широкораспространет низ целата земја. Во повеќе региони се собира за јадење.

Сл. 10. А) *Amanita caesarea*

Б) *Amanita muscaria* var. *muscaria*

14. ***Amanita muscaria* var. *muscaria*** (L.) Pers. (syn. *Amanita muscaria* (L.) Lam.) – мувоморка (Сл. 10. Б)

Шапката е широка од 6 до 18 cm во пречник. Кога е млада е изразено испакната, а подоцна е широкоотворена, со интензивно црвена боја. На површината се распознаваат бели крпички кои се остаток од обвивката (волвата). При влажно време крпичките можат да отпаднат. Ливчињата се слободни и бели. Дршката има големина 8-16 × 2-3 cm. Бела е, полна и честопати покриена со бели крпички, кои при влажно време пожолтуваат како резултат на бојата на шапката. Прстенчето е бело до слабо жолто, кожесто, двослојно. Месото е бело, жолто до слабо црвено под кората на шапката. Има пријатен вкус и сладок мирис.

Отровна е, предизвикува ефект сличен на алкохолно труење. Посебно е опасна за деца и постари лица, каде може да предизвика и смрт.

Расте во листопадни и иглолисни шуми, почесто во букови и смрчови, во лето па сè до доцна есен.

15. ***Amanita vaginata* var. *vaginata*** (Bull.) Fr. (syn. *Amanita vaginata* (Bull.) Lam.) – сива мувоморка (Сл. 11. А)

Шапката во пречник е од 4 до 10 cm. Отпрвин е јајцевидна, на крај широкоотворена, со изразено испупчување во средината и ребрест раб. Има мазна и сува површина, скоро секогаш без остатоци од волвата. Бојата ѝ е маслинеста до сиво-кафева. Ливчињата се бели, меки, густе и слободни. Дршката е со големина 13-20 × 1-2 cm, цилиндрична е, постепено се задебелува кон основата, и е покриена со фини влакненца распоредени во спирални прстени. Сместена е во широка волва. Има бела до кремова боја. Прстенчето отсуствува, за разлика од повеќето видови од родот *Amanita*. Месото е меко, кршливо, бело. Нема посебен мирис, но е со сладок вкус.

Слични видови: во млада состојба е можна замена со *Amanita phalloides* и *A. pantherina* од кои се разликува по ребрестиот раб и отсуството на прстенче.

Расте на отворени места, шумски ливади, во светли иглолисни, листопадни или мешани шуми, од крајот на мај до октомври. Широкораспространет вид, но не е многу чест.

Сл. 11. А) *Amanita vaginata* Б) *Amanita verna* В) *Amanita phalloides*
var. *vaginata*

16. ***Amanita verna*** (Bull.) Lam. – бела мувоморка (Сл. 11. Б)

Шапката во пречник е од 4 до 13 cm. По облик и форма е слична на *A. phalloides* од која се разликува по белата боја. Површината ѝ е мазна и леплива на влажно време. Ливчињата се густе, тенки, слободни, бели со многу ламелули. Дршка има големина 4-10 × 0,5-1 cm. Тенка е, мазна, постепено се задебелува кон основата која е покриена со ситни бели лушпи. Сместена е во широка волва. Прстенчето е бело, кожесто, обвиснато надолу. Месото е меко, бело, без некој посебен мирис.

Оваа е смртно отровна печурка. Предизвикува слични симптоми како *A. phalloides*.

Слични видови: слична е на *Amanita phalloides* и *Amanita virosa* (Fr.) Bertill. кои се исто така смртно отровни. *Agaricus silvicola* кој се јаде, честопати се заменува со овој вид, но се разликува по розовите ливчиња.

Расте од јуни до ноември, претежно на топли места во листопадни шуми. Редок вид е, познат од Маврово, Скопска Црна Гора, Кожуф и Шар Планина.

17. *Amanita phalloides* (Vaill. ex Fr.) Link – зелена пупавка (Сл. 11. В)

Шапката е широка од 4 до 15 cm во пречник. Најпрвин е јајцевидна (обвиткана со бела волва), потоа испакната, а на крај широкоотворена. Мазна е, без остатоци од волвата, леплива на влажно време, често напукната. Има жолто-зелена до темномаслинеста боја. Ливчињата се слободни, густе, тенки, меки, со бела боја. Дршката има големина 5-15 × 1-1,5 cm. Кон основата луковичесто се задебелува и завршува во бела широка торбеста волва. Површината ѝ е бела, рапава и напукната. Прстенчето е постојано присутно, широко е и кожесто, и има бела боја. Месото е меко, бело до жолто-зелено под кожичката на шапката, и со неодреден мирис.

Оваа е најотровна печурка. Доволно е да се консумира 60-70 g во свежа состојба (само една мала печурка) за да се манифестираат сите симптоми кои на крај завршуваат со смрт во 90% од случаите. Симптомите се појавуваат во период од 6-24 часа.

Слични видови: можна е замена со видовите од родот *Agaricus* spp. кои се јадат и кои имаат розови ливчиња.

Расте во листопадни, мешани и иглолисни шуми, најчесто во дабови од јуни до ноември. Не е честа, но во некои години и на некои локалитети се јавува зачестено. Позната од Матка, Скопска Црна Гора, Јакупица, Шар Планина, Галичица, Кожуф, Кочанско и од Малешевијата.

18. *Amanita pantherina* (DC.) Krombh. – пантерка (Сл. 12. А)

Шапката е широка од 5 до 10 cm. Најпрвин е конвексна, а потоа широкоотворена, со ребрест раб. Површината ѝ е мазна, леплива при влажно време, покриена со бело-жолти лушпести остатоци од волвата, кои можат да отпаднат (при дожд). Има жолто-кафеава до маслинеста боја. Ливчињата се густе, слободни, тенки и бели по боја. Дршката има големина 7-15 × 1-1,5 cm. Цилиндрична е, мазна, со постепено задебелување во основата. Во основата има тесна мала волва над која се забележуваат еден или два прстеновидни појаси – остатоци од волвата. Има бела боја. Прстенчето е тенко, кожесто, брановидно и бело. Месото е полно, бело и меко, со неодреден мирис.

Силно е отровна. Предизвикува смрт во висок процент од случаите на труење.

Слични видови: Многу слична со *Amanita rubescens* var. *rubescens* која се јаде и на која шапката, ливчињата, дршката како и целото месо ѝ е со црвеникава нијанса додека кај *A. pantherina* се потполно бели.

Расте во иглолисни и листопадни шуми, посебно во бука од јуни до ноември. Чест и широкораспространет вид.

Сл. 12. А) *Amanita pantherina*

Б) *Amanita rubescens* var. *rubescens*

19. ***Amanita rubescens* var. *rubescens*** (Pers.) Fr. (syn. *Amanita rubescens* Pers.)
– бисерка (Сл. 12. Б)

Шапката е широка од 5 до 15 cm. Најпрво е топчеста, потоа испакната, а на крај широкоотворена. Површината ѝ е сјајна, покриена со црвеникави крпички кои се погусте кон средината. Крпичките често отсуствуваат при влажни и врнежливи сезони. Кожичката лесно се отстранува. Бојата е кафеаво-црвеникава, под кожичката поинтензивно црвена. Ливчињата се густе, слободни, бели со розово-кафеави точки, при оштетување или допир поцрвенуваат. Дршката има големина 8-15 × 1,5-2,5 cm. Цилиндрична е, полна, се задебелува кон основата. Бела до розова над прстенчето, црвеникава кон основата. Во основата на волвата се забележуваат крпички распоредени во неколку реда (остатоци од волвата). На пресек или на допир поцрвенува. Прстенчето е бело, кожесто, со ребрест раб. Месото е бело, меко, нежно. Станува црвено на пресек или допир.

Може да се јаде. При подготвувањето треба да се излупи кожичката за да се отстрани термолабилниот отров хемолизин, кој се распаѓа на високи температури (>70 °C).

Слични видови: најчеста е замената со *A. pantherina*.

Расте во иглолисни и листопадни шуми, од јуни до октомври. Широкораспространет и многу чест вид, посебно во букови шуми.

Фам. **Bolbitiaceae**

20. ***Agrocybe cylindracea*** (DC.) Gillet (syn. *Agrocybe aegerita* (V. Brig.) Singer)
– бела тополка (Сл. 13.)

Шапката е широка од 4 до 10 cm во дијаметар. Прво е полусферична, а потоа плоската до слабо вдлабната во центарот. Кај младите индивидуи бојата е бледожолта, а со стареење станува 'рѓаво-црвена и темнокафеава во центарот. Површината ѝ е сува, на почетокот мазна, а со стареењето напукнува во центарот. Работ е најпрво подвиткан навнатре и сраснат со дршката, а подоцна е исправен, целокраен, понекогаш радијално насечен. Ливчињата се густе, сраснати со дршката или слабо се спуштаат по неа. По боја се кафеави. Дршката има димензии 5-10 x 1-1,5 cm. Цилиндрична е, тврда, покриена со ситни лушпи. Прво е кремova, а потоа жолто-кафеава. Прстенчето е постојано, бело по боја, а по спорулацијата станува кафеаво од спорите. Месото е дебело, бело, а во основата на дршката светлокафеаво.

Сл. 13. *Agrocybe cylindracea*

Се јаде, и има вкус на лешник.

Слични видови: *Agrocybe praecox* (Pers.) Fayod, кој се јавува напролет и во почетокот на летото. Расте поединечно или во групи на ливади и пасишта.

Расте преку целата година на пенушки и суви стебла од топола и врба. Многу чест вид.

Фам. *Coprinaceae*

21. *Coprinus comatus* (O. F. Müll.) Gray – голема мастилавка (Сл. 14. А)

Шапката е висока од 3 до 18 cm, а широка до 6,5 cm. Во младоста е цилиндрична со подвиен раб, потоа свонеста, тенко месеста, бела, покриена со груби лушпи кои штрчат, наредени како ќерамиди. Кожичката на темето е целосна и има боја на лешник. Ливчињата се мошне густе, слободни, на средината најшироки. Првин се бели, потоа розови, а на крајот поцрнуваат, при што целосно преминуваат во густа црна течност што наликува на туш. Дршката има димензии 6-20 x 1-3 cm. Цилиндрична е, шуплива, кон основата задебелена, бела, со слободен прстен кој брзо отпаѓа. Месото е бело, меко, сочно и тенко, со пријатен вкус и мирис.

Извонредно вкусна габа. Потребно е веднаш да се припреми зашто и младите примероци за неколку часа поцрнуваат.

Слични видови: не постои опасност од замена со отровни габи.

Широкораспространет вид, расте по пасишта, ливади, паркови, на ѓубре, од април до ноември.

22. *Coprinus atramentarius* (Bull.) Fr. – јајцевидна мастилавка (Сл. 14. Б)

Шапката во пречник е од 3 до 7 cm. Отпрвин е јајцевидна, потоа свонеста, на крај станува отворено конусовидна. Површината ѝ е покриена со ситни светликави лушпи кои се почести во средината, со добро изразени радијални ребра и неправилен раб. Има сиво-кафеава до кафеава боја. Ливчињата се густе, слободни, изразито назабени, најпрво бели, потоа стануваат сиво-кафеави, а на крај стануваат изразито црни. Дршката има големина 7-15 × 1-1,5 cm. Отпрвин е полна, потоа шуплива, цилиндрична, жилава, мазна во горниот дел, во основата со спирални лушпички наредени во концентрични кругови. Најпрво е бела по боја, а потоа потемнува од спорите. Месото е бело, тенок, кршливо, со стареењето се распаѓа во црна маса.

Се јаде, но мора да се внимава 24 часа пред и по јадење да не се консумира алкохол. Предизвикува антабусен синдром.

Слични видови: доста е сличен со *Coprinus acuminatus* (Romagn.) P. D. Orton кој е потенок и има зашилена шапка и со *Coprinus alopecius* Lasch (syn. *C. insignis* Peck), кој има брадавичави спори.

Расте во групи, на пасишта, ливади, паркови и на места богати со мртва органска материја, од мај до ноември. Многу чест и широкораспространет вид.

23. *Coprinus micaceus* (Bull.) Fr. – сјајна мастилавка (Сл. 14. В)

Шапката во пречник е од 1 до 4 cm. Во младоста е јајцевидна, потоа свонеста. Со стареењето се отвора и добива конусовидна форма. Површината првин ѝ е покриена со ситни мали светкави лушпи (како лискун), потоа станува мазна, често радијално напукната. Ливчињата се бели со стареење поцрнуваат, тенки се, нежни, слободни или ја допираат дршката. Дршката е со димензии 3-8 × 0,3-0,5 cm. Тенка е, цилиндрична, шуплива, белузлава кога е млада, а со стареењето поцрнува. Месото е кремово, тенок, се распаѓа со стареењето. Има неодреден мирис и вкус.

Се јаде, но 12 часа пред и по јадењето не смее да се консумира алкохол, поради појавата на антабусен синдром.

Слични видови: *Coprinus disseminatus* (Pers.) Gray, кој е многу помал и не преминува во течна маса; *Coprinus domesticus* (Bolton) Gray, кој има бели лушпи на врвот од шапката. Обата вида не се јадат.

Расте во групи или гроздови близу трупчиња од листопадни дрвја, од мај до ноември. Многу чест и широкораспространет вид.

Сл. 14. А) *Coprinus comatus* Б) *Coprinus atramentarius* В) *Coprinus micaceus*

Ред RUSSULALES

Фам. Russulaceae

24. *Russula cyanoxantha* (Schaeff.) Fr. – виолетово-зелена гулапка (Сл. 15. А)

Шапката е широка од 5 до 15 (22) cm во пречник. Отпрвин е полутопчеста, а потоа раширена и на крај вдлабната, дебеломесеста. Бојата е најчесто виолетово-зелена, а може да биде и сосема зеленикава или виолетова. Кожичката може делумно да се лупи. Ливчињата се обично бели, а поретко светлокремови, доста се густы, тенки и еластични; малку се спуштаат по дршката. Дршката има димензии 5-12 × 1-3 cm. Бела е, ретко со виолетово-црвеникава нијанса, гола, полна, а подоцна исполнета со мека срцевина. Месото е бело, под кожичката на шапката виолетово-црвено, со пријатен вкус, без мирис.

Ова е една од највкусните гулапки.

Можна е замена со други гулапки кои се јадат. Бојата на шапката, благиот вкус и еластичноста на ливчињата ја одвојуваат од отровните гулапки.

Многу чест вид, посебно во букови шуми. Широко распространет од јуни до октомври.

Сл. 15. А) *Russula cyanoxantha*

Б) *Russula xerampelina* var. *xerampelina*

25. *Russula xerampelina* var. *xerampelina* (Schaeff.) Fr. (syn. *Russula xerampelina* (Schaeff.) Fr.) – харингова гулапка (Сл. 15. Б)

Шапката во пречник е од 4 до 13 cm. Најпрво е испакната, а потоа широкоотворена, често вдлабната во средината. Површината ѝ е мазна и сува со малку изразен ребрест раб. Има црвено-кафеава до маслинесто-зеленкаста боја, редовно потемна во средината. Ливчињата се густе, кршливи, тврди, слободни или слабо ја допираат дршката, и имаат светложолта боја. Дршката има големина 3-11 × 1-3 cm. Цилиндрична е, тврда, кршлива, полна со белкаста боја. Месото е бело, тврдо, кршливо со сладок вкус и мирис на риба.

Се јаде.

Слични видови: *Russula elaeodes*, која има маслинесто-зеленикава шапка, бела дршка и најчесто расте под буки.

Расте од јули до ноември во листопадни шуми, посебно дабови и букови. Многу чест и широкораспространет вид.

26. *Lactarius deliciosus* (L.) Gray – рујница, портокалова млечка (Сл. 16. А)

Шапката е широка од 3 до 10 cm во пречник. Најпрвин е испупчена, а потоа широкоотворена во форма на инка. Има бледојолта до портокалова боја со бројни потемни дамки наредени во концентрични кругови. Дамките честопати позеленуваат. Површината ѝ е мазна и сува. Работ е најпрво правилен, а потоа брановиден. Ливчињата се густе, кршливи, слабо се спуштаат по дршката. Првин се жолто-портокалови, потоа изразено портокалови, со синозелени дамки. При оштетување или допир стануваат синозелени. Дршката е со големина 3-6 × 1,5-2 cm. Цилиндрична е, шуплива, кршлива, во основата се стеснува, со иста боја е како и шапката, и позеленува при оштетување и на допир. На површината се забележуваат портокалово-црвени дамки. Месото е дебело, кршливо, тврдо, со жолто-портокалова боја, а на пресек позеленува. Има пријатен овошен мирис и благунав вкус. Млекото е портокалово, со малку горчлив вкус.

Се јаде и е една од највкусните млечки.

Слични видови: *Lactarius torminosus* (Schaeff.) Gray е повлакнест, расте исклучиво под брези и има бело лепливо млеко.

Расте од јуни до ноември во мешани и иглолисни шуми, посебно под бор. Широкораспространет вид, многу чест и понекогаш се јавува масовно во боровите шуми.

Сл. 16. А) *Lactarius deliciosus*

Б) *Lactarius piperatus*

27. *Lactarius piperatus* (L.) Pers. – лута млечка (Сл. 16. Б)

Шапката во пречник е од 5 до 20 cm. Прво е испакната, а потоа широкоотворена, со вдлабнатинка во средината (во форма на инка), со брановиден раб. Површината ѝ е мазна и сува. Има бела до кремова боја, со зеленикави дамки. Ливчињата се спуштаат по дршката, густе се, кршливи, најпрво бели, а со стареењето стануваат кремиви. Дршката е долга од 3 до 7 cm, а широка од 2 до 3 cm. Цилиндрична е, се стеснува кон основата, и има иста боја како и шапката. Месото е дебело, бело, со неодреден мирис и многу лут вкус. Млекото е обилно, бело, многу луто.

Се јаде кога е млада, а подоцна е многу лута и горчлива. Може да се користи како лут зачин.

Слични видови: може да се замени со *Lactarius vellereus* var. *vellereus* (Fr.) Fr. (syn. *Lactarius vellereus* (Fr.) Fr.), кој е многу горчлив.

Расте во листопадни шуми од јуни до ноември. Се јавува масовно, посебно во букови шуми. Широкораспространета е низ целата земја.

28. *Lactarius zonarius* (Bull.) Fr. – зонирана млечка (Сл. 17. А)

Шапката во пречник е од 3 до 10 cm. Прво е испупчена, а потоа широкоотворена со вдлабнатина во средината. Површината ѝ е мазна, со жолтеникава до црвеникава боја, со неколку нејасни потемни концентрични кругови. Ливчињата се густе, тенки, кршливи, се спуштаат по дршката. Најпрво се бледо жолти, подоцна црвеникави. Дршката е долга од 2,5 до 4,5 cm, а широка од 1 до 2 cm. Куса е, цилиндрична, шуплива, се стеснува кон основата. Има светлокремова боја, со неизразени бледи дамки. Месото е бело, со мирис на перуника и лут вкус. Млекото е бело, со лут вкус.

Не се јаде.

Слични видови: *Lactarius evosmus* Kühner & Romagn., кој расте специјално под тополи.

Расте во листопадни шуми, претежно дабови, од јуни до крајот на октомври. Редок вид е, познат од Китка и Галичица.

29. *Lactarius blennius* (Fr.) Fr. – вискозна млечка (Сл. 17. Б)

Шапката во пречник е од 4 до 10 cm. Најпрво е широкоиспупчена, а потоа широкоотворена со вдлабнатина на средината. Површината ѝ е мазна и сува, на влажно време вискозна, со брановиден раб. Има сиво-зелена боја со кафеави дамки кои понекогаш се распоредени концентрично. Ливчињата се тенки, густы, отпрвин бели до кремиви, а при оштетување стануваат сиво-кафеави. Дршката има димензии 4-5 × 1-1,5 cm. Цилиндрична е, шуплива, лигава, со бела до кремива боја. Месото е полно, кршливо, бело, при оштетување добива бледомаслинеста боја. Има неодреден мирис, и лут и остар вкус. Млекото е бело, со сушење станува кремиво-сиво, и има лут вкус.

Не се јаде.

Слични видови: *Lactarius fluens* Boud. со истакнати маслинесто-кафеави концентрични кругови по шапката.

Расте во листопадни шуми (посебно во букови), од јуни до октомври. Многу чест е и ширококораспространет вид.

X ВЕЖБА

„Класа: GASTEROMYCETES”

Гастеромицети

Gasteromycetes се полифилетска група на габи за кои е карактеристично дека немаат активно ослободување на базидиоспори од базидиокарп. Претставниците на класата образуваат топчести плодни тела со широк спектар на форми и структури што ја отежнува идентификацијата. Можат да бидат едвај видливи со голо око до многу крупни и комплексни. Обвиени се со **перидиум** изграден од еден до три слоја, зависно од видот. Внатрешноста на телото е исполнета со **глеба (спорогена глеба, која е изградена од комори и трама, и субглеба)**. Коморите се обраснати со химениум и одвоени со трама. Трамата е изградена од тенкосидни и дебелосидни хифи. Кога постои добро развиен химениум, кај Gasteromycetes, тој е присутен само во текот на раните стадиуми на развој на плодното тело (базидиокарп), а отсуствува кога се ослободуваат базидиоспорите. Иако кај сите Gasteromycetes се присутни едноклеточни холобазидии, тие се со многу варијабилен изглед кај различни видови, од недиференцирани структури слични на хифи до **субглобозни (полутопчести)** клетки. Кај повеќето видови базидиоспорите се симетрично распоредени на кратки или долги стеригми, кога се зрели отпаѓаат, понекогаш носејќи цела или дел од стеригмата. Базидиоспорите можат да бидат елиптични, **глобозни (топчести)**, со мазни или брадавичаво-мрежести сидови и формираат спорогена маса. Бидејќи не се исфрлаат активно, базидиоспорите се нарекуваат **статизмоспори**.

По созревањето на базидиоспорите плодното тело може природно да се отвори на различни начини, или трајно да остане затворено со спорите кои се ослободуваат дури по разложувањето на перидиумот, под дејство на надворешни влијанија.

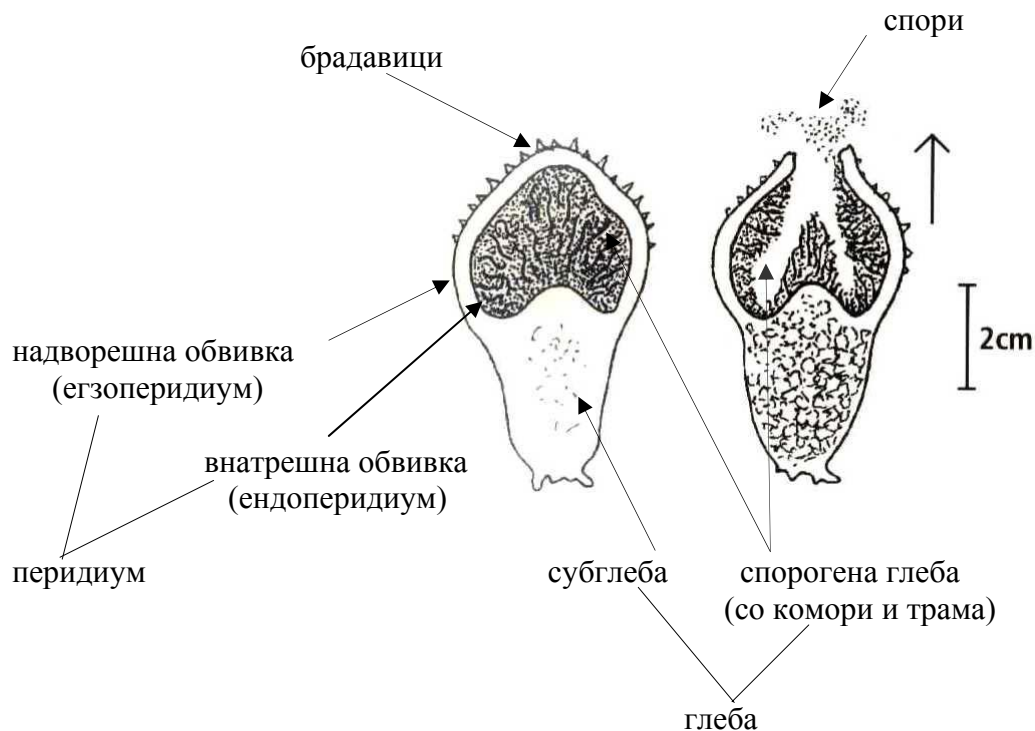
Најчесто се сапроби на почва, понекогаш на паднати стебла или на екскременти од животни, а некои градат микориза. Отровни видови не се познати, а исто така не се познати ни причинители на болести кај виши растенија. Плодните тела се јадат додека се млади.

Ред LYCOPERDALES

Фам. Lycoperdaceae

Lycoperdon spp.

Родот *Lycoperdon* е најброен во рамките на фамилијата Lycoperdaceae. Мицелиумот образува компактни мицеларни врвци на кои се формираат плодни тела, надземни и затворени. Додека се млади се со топчест облик и млечно-бела боја. Зрелите плодни тела имаат облик на превртена крушка. На надолжен пресек на плодното тело се гледаат надворешниот перидиум и внатрешното ткиво, глеба (Сл. 1.).



Сл. 1. Пресек на плодно тело

Перидиумот е изграден од два меѓусебно цврсто сраснати слоја: *ендоперидиум* и *егзоперидиум*. На егзоперидиумот се наоѓаат брадавици или боцки. **Глебата** е диференцирана на два дела: долен стеснет дел, **субглеба** (би одговарал на зачеток на дршка – *рецептакулум*) и горен проширен дел, **спорогена глеба**. На пресек низ млада спорогена глеба се забележуваат *комори*, со различен облик и големина, во кои се формираат *базидии* со *базидиоспори*. Стерилниот дел на глебата помеѓу коморите е *трама*. Во потполно зрелите плодни тела трамата се ресорбира и се јавува само како остаток во вид на конци – *капилицумии*, кои се измешани со *базидиоспорите*. Капилицумиите се хигроскопни и со своите движења го потпомагаат расејувањето на спорите. Базидиите се кратки, округли и често со неправилен облик, со *базидиоспори* на долги *стеригми*. Базидиоспорите се темни, се создаваат во голем број, така што зрелото плодно тело содржи маса од спори и

капилицумии. Врвот на зрелото плодно тело се отвора со пукање на перидиумот во вид на правилна пукнатина. Така кај сите претставници од Lycoperdales, базидиоспорите се ослободуваат во шуплината на карпофорот формирајќи прашкаста маса. Капките дожд кои ги удираат плодните тела, или некој друг притисок, предизвикуваат ослободување на облаци од спори низ остиолумот.

Овие габи се развиваат како сапроби во шуми и на пасишта. Младите плодни тела се јадат додека се бели на пресек. По вкус потсетуваат на шампињони.

1. *Lycoperdon perlatum* Pers. – тиквеста пувка (Сл. 2. А)

Плодното тело во долниот дел е потесно, а во горниот пошироко, односно има тиквеста форма. Кај некои примероци долниот и горниот дел се скоро подеднакво задебелени. Достигнува висина до 10 cm, а ширина до 6 cm. Целата површина е покриена со кршливи боцки кои лесно отпаѓаат. Морфолошки плодното тело се состои до два дела: горен спорообразувачки (глеба) и долен стерилен (субглеба). Во почетокот бојата на плодното тело е бела, а подоцна станува светлокафеава. Со стареење на врвот на темето се формира отвор со дијаметар од 5 mm низ кој се исфрлаат спорите. Месото прво е бело и тврдо, а подоцна станува жолтеникаво, меко и водникаво.

Младите плодни тела со бело и тврдо месо се јадат.

Расте во секакви шуми, пасишта и ливади, од мај до ноември. Многу честа и широкораспространета габа.

Сл. 2. А) *Lycoperdon perlatum* Б) *Lycoperdon echinatum* В) *Lycoperdon pyriforme*

2. *Lycoperdon echinatum* Pers. – еж-пупка (Сл. 2. Б)

Плодно тело е крушковидно, 2-5 cm високо и до 3 cm широко. Стерилниот дел е издолжен во форма на дршка. Надворешната обвивка (егзоперидија) е составена од боцки долги 5 mm, отпрвин бели, а потоа кафеави. Внатрешната

обвивка (ендоперидија) е тенка, еластична и се отвара на темето со мал отвор за време на спорутирањето. Месото во младоста е бело, со стареење станува црвенкасто-кафеаво. На крајот спороносниот дел се претвора во темнокафеава правлива маса од спори.

Се јаде додека е млада, кога месото е бело и тврдо.

Расте во листопадни и иглолисни шуми од мај до октомври. Помалку е застапена од претходната.

3. *Lycoperdon pyriforme* Schaeff. – (Сл. 2. В)

Плодното тело е високо 10-50 (70) mm, а во пречник е 10-35 (50) mm. Има форма на круша, боздоганесто е, главичесто, $\pm$ сферично, и нагло преминува во конусна дршка со јасно видливи базални ризоморфи. Дршката е 1/3 до 1/2 од вкупната висина на плодното тело. Егзоперидиумот е рапаво грануларен до фино брадавичест, понекогаш фино искршено-мрежест, скоро тапо боцкаст во дршката. Кога е млад е бел, потоа окераст и кога е стар костеново-кафеав. Ендоперидиумот е цврст како картон, белузлав кога е млад, потоа светло до костеново-кафеав, ретко потполно мазен, со стареење распукува формирајќи пора на врвот. На пресек, спорогената глеба и субглебата се бели кога се млади, но со стареење спорогената глеба станува маслинесто-кафеава и флукозно-прашнава, додека субглебата станува бела и во вид на мала комора. Има цврст состав, непријатен мирис и слабо изразен вкус. Расте во гроздови до поголеми групи, многу поретко поединечно.

Се јаде.

Расте на суви, обично гнили листопадни дрва и четинари, често на пенушки и корења, понекогаш исто така и на почва, но во тој случај секогаш е поврзан со дрво преку мицелиумски конци. Се јавува во лето и есен и е чест вид.

4. *Bovista plumbea* Pers. – оловносива пувка (Сл. 3.)

Плодно тело е сферично или јајцевидно, 2-3 cm во дијаметар. Нема стерилна основа (субглеба). Обвивката (перидија) е двослојна. Надворешниот слој е тенок, кожест, со фино гранулирана површина. По боја е најпрво бел, потоа оловносив до сивоцрн. Внатрешниот слој е тенок, ципест, оловносив до темноцрн, при созревање се отвора на темето со мал неправилен отвор. Месото во младоста е бело, подоцна кафеаво. На крајот спороносниот дел се претвора во темнокафеава правлива маса од спори.

Се јаде во млада состојба.

Широкораспространет и многу чест вид, расте по пасишта, ливади, во ниска трева, од средината на пролетта до крајот на есента.

Сл. 3. *Bovista plumbea*

5. ***Handkea utriformis*** (Bull.) Pers. (syn. *Calvatia utriformis* (Bull.) Jaap) – полска пуфка (Сл. 4. А)

Плодното тело е крушковидно, од 6 до 12 cm во дијаметар, со спорообразувачки (спорогена глеба) и стерилен дел (субглеба). Надворешната обвивка е составена од крупни аглести, неправилни лушпи или брадавици кои брзо отпаѓаат. Прво се бели, а потоа сивокафеави. Внатрешната обвивка е тенка, мембрановидна и при созревање на спорите во горниот дел напълно исчезнува. Стерилната основа е месеста, еластична, прво бела потоа бледокафеава. Сувите остатоци од стерилната основа често пати презимуваат. Месото во младоста е бело, подоцна маслинесто-зелено до темнокафеаво. На крајот спороносниот дел се претвора во темнокафеава правовидна маса од спори.

Се јаде во млада состојба.

Широкораспространет и многу чест вид, расте по пасишта, ливади, од средината на пролетта до крајот на есента.

Сл. 4. А) *Handkea utriformis*

Б) *Langermannia gigantea*

Видот ***Langermannia gigantea*** (Batsch) Rostk. (Сл. 4. Б) е сличен на *Handkea utriformis*, но има поголеми димензии.

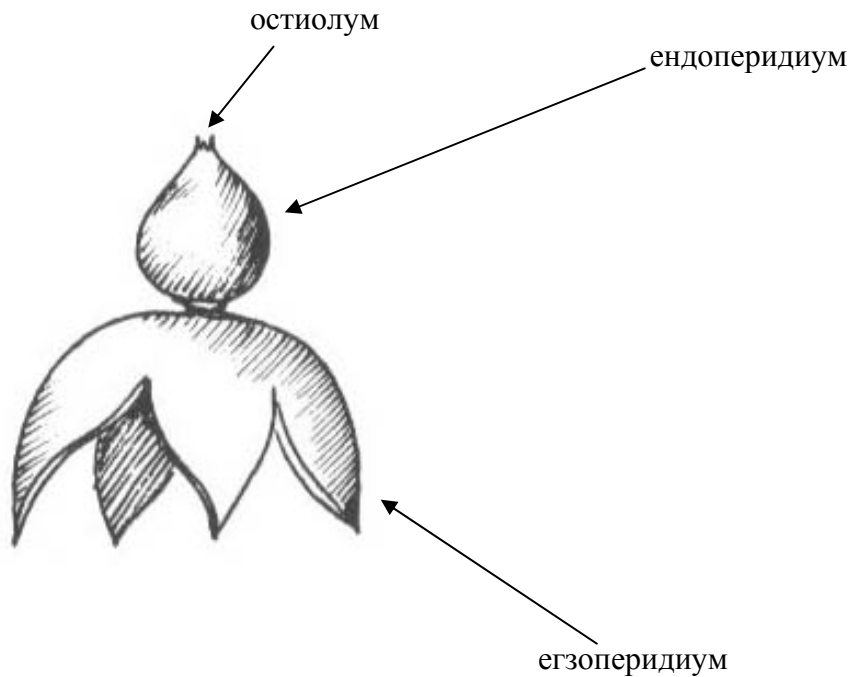
Фам. Geastraceae

***Geastrum* spp.**

Младите плодни тела се со топчест облик. Со созревање на надворешниот слој, двослојниот перидиум свездесто се раскинува на краци, кои се свиваат надолу давајќи карактеристичен свездест изглед на плодното тело (карпофор). Егзоперидиумот е со дрвенеста конзистенција и прска на 4-10 радијално

распоредени краци. Ендоперидиумот е понежен и како обвивка ја обмотува глебата. При созревање на плодното тело ендоперидиумот прска на темето во облик на кружна пукнатина – остиолум преку кој се исфрлаат спорите (Сл. 5.). Краците на егзоперидиумот се хигроскопни и го помагаат исфрлањето на спорите. Кога времето е влажно краците се отворени и базидиоспорите се ослободуваат, кога е суво се затвораат штитејќи ја глебата и спречувајќи го ослободувањето на спорите.

Видовите од овој род се сапроби на песоклива и глинеста подлога во четинарски и листопадни шуми. Почести видови се *Geastrum fimbriatum* Fr. и *Geastrum triplex* Jung..



Сл. 5. *Geastrum* sp. – шема

6. *Geastrum fornicatum* (Huds.) Hook. – прилепена свезда (Сл. 6.)

Плодно тело е широко од 2 до 10 cm во дијаметар. Најнапред е затворено, сферично, потоа се отвора и надворешниот слој се дели на 4-10 радијални краци. Краците се свртени надолу и прикрупени за врвовите на 4 слични но пократки и пошироки краци, свртени нагоре. Химениумот има големина 1-1,5 cm. Тркалезен е, кафеав, се отвора со една пора.

Не се јаде.

Чест вид, расте во листопадни шуми. Познат е од повеќе локалитети (Шар Планина, Кожуф, Јакупица, Китка).

Сл. 6. *Geastrum fornicatum*

7. *Myriostoma coliforme* (Dicks.) Corda – дупчеста свездичка (Сл. 7.)

Плодното тело е широко од 2 до 10 cm во дијаметар. Најнапред е затворено, сферично, а потоа се отвора и надворешниот слој се дели на 5-12 кафеави краци. Химениумот е тркалезен, 1,5-5 cm. По боја е сребрено-кафеав, и се отвора со повеќе пори. Се држи на неколку тенки вратчиња.

Не се јаде.

Редок вид, расте на песоклива почва. Познат само од Демир Капија, островот Голем Град и од Дојран.

Сл. 7. *Myriostoma coliforme* – дупчеста свездичка

Ред **Nidulariales**

Фам. **Nidulariaceae**

8. *Cyathus striatus* (Huds.) Willd. – (Сл. 8. А)

Плодните тела се ситни, имаат изглед на надолжно наребран пехар или се слични на корпички со изразени пруги (откаде потекнува и името на видот), 0,5-1

см широки. Надворешната страна на плодното тело е сиво-кафеава, а внатрешната е сива и остро набраздесна. Во внатрешноста на плодното тело се наоѓаат 10-20 топчести тела – **перидиоли** (како јајца во гнездо). Во текот на развој на базидиокарпот со разделување на спорогенеата глеба настануваат перидиоли. Од трамата настанува цврста обвивка околу секоја перидиола, а внатрешноста е исполнета со химениум. Перидиолите се прицврстени за внатрешниот сид на карпофорот со посебни хифални врвки. Целите перидиоли се одвојуваат заедно со хифалните врвки и се разнесуваат, а лепливите хифалните врвки ги прилепуваат на предметот на кој паѓаат. Базидиоспорите се ослободуваат по разложување на сидот на перидиолите или по поминување низ дигестивниот систем на хербивори.

Скоро нема сомневање дека специјалниот облик на базидиокарп на видовите од родот *Cyathus* се развил во врска со расејување на спорите со вода. Големите дождовни капки кои паѓаат се распрскуваат во капки кои се одбиваат од сидовите на базидиокарпот и се „искачуваат“ по него носејќи ги со себе перидиолите.

Не се јаде.

Cyathus striatus се развива на гнили гранки, помеѓу мовови во основата гнили дрвја, но се јавува и на измет од хербивори.

Видот *Cyathus olla* (Batsch) Pers. (Сл. 8. Б) се разликува од *Cyathus striatus* по тоа што плодните тела се мазни, не се со пруги. Внатрешноста на плодните тела е сива по боја.

Сл. 8. А) *Cyathus striatus*

Б) *Cyathus olla*

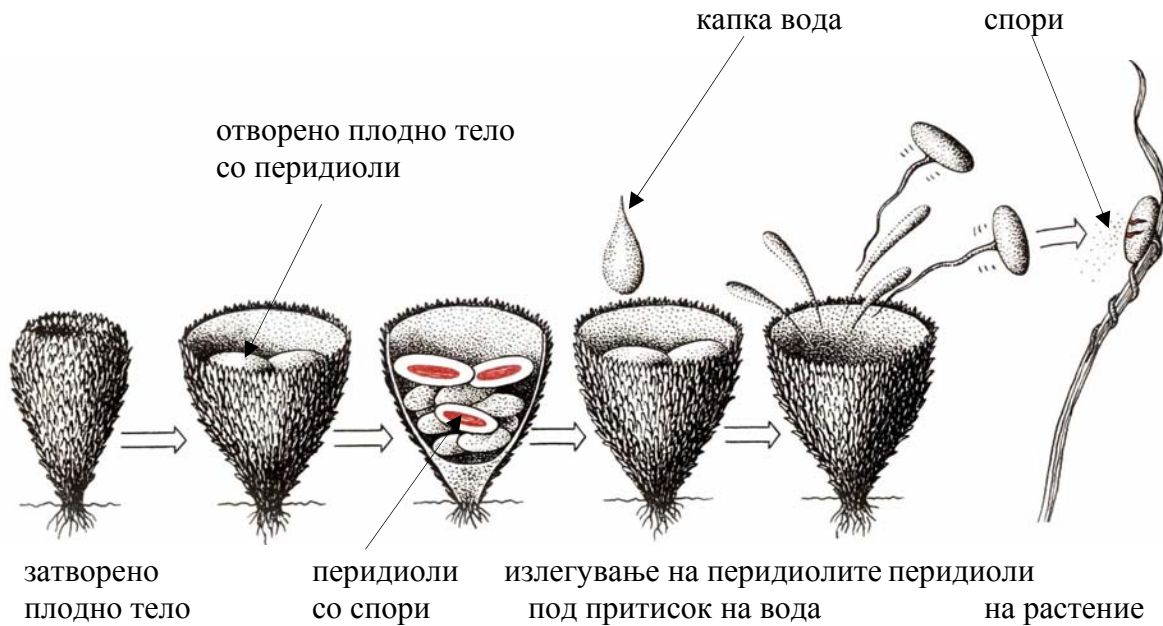
В) *Crucibulum laeve*

9. *Crucibulum laeve* (Huds.) Kambly – (Сл. 8. В)

Плодното тело кога е младо е скоро сферично до јајцевидно, подоцна е во вид на буре. Високо е од 5 до 10 mm, а широко до 7 mm. Кога е младо е потполно затворено со жолт до окер, тричав, оперкулум (epifragm), кој распукнува кога е созреан и потполно ја открива вдлабнатината. Надворешноста е белузлава до жолта кога е млада, подоцна кафеава до црно-кафеава и томентозна. Ванатрешната површина е кремова до окераста, мазна, во дното на чашката има до 15 кремово обоени, лековидни перидиоли, 1-1,5 mm широки, кои содржат спори и секоја е поврзана со конци (funiculus) како папочна врвца. Составот на плодното тело е

мек и жилав. Сидот на плодното тело (peridium) е еднослоен. Расте групно до гроздовидно често во купчиња и по стотина.

Расте на гнили дрва и рспаднати остатоци од растенија. Се јавува во лето и есен и е широко распространет вид.



Ред TULOSTOMATALES

Фам. Tulostomataceae

Tulostoma spp.

Видовите од родот *Tulostoma* (Сл. 9.) имаат плодното тело со дршка. Дршката е вметната во чашка (вдлабнатина) од долната страна на полутопчестиот перидиум. Перидиумот е едноставен, со мал отвор на врвот. Глебата е прашкаста. Капилициумот е добро развиен, често со јасно задебелување на преградата.

Растат на почва, на пескливи места или помеѓу мов на варовничка почва.

Сл. 9. *Tulostoma* spp. – плодно тело со дршка, чашка (вдлабнатина) од долната страна на полутопчестиот перидиум, отвор на врвот

Фам. Battarreaceae

10. *Battaraea phalloides* (Dicks.) Pers. – фалоидна батареа (Сл. 10.)

Плодно тело се состои од дршка и химениум во форма на шапка покриен со кафеав споров прав. Дршката е висока 10-25 cm, покриена со влакна и има остаток од волва при основата. Во почетокот има јајцевидна форма, од која со текот на времето излегува долга дршка и химениум.

Не се јаде.

Расте на песклива почва. Редок вид, познат само од Дојран, Дебар и островот Голем Град.

Сл. 10. *Battarrea phalloides* – фалоидна батареа

Ред PHALLALES

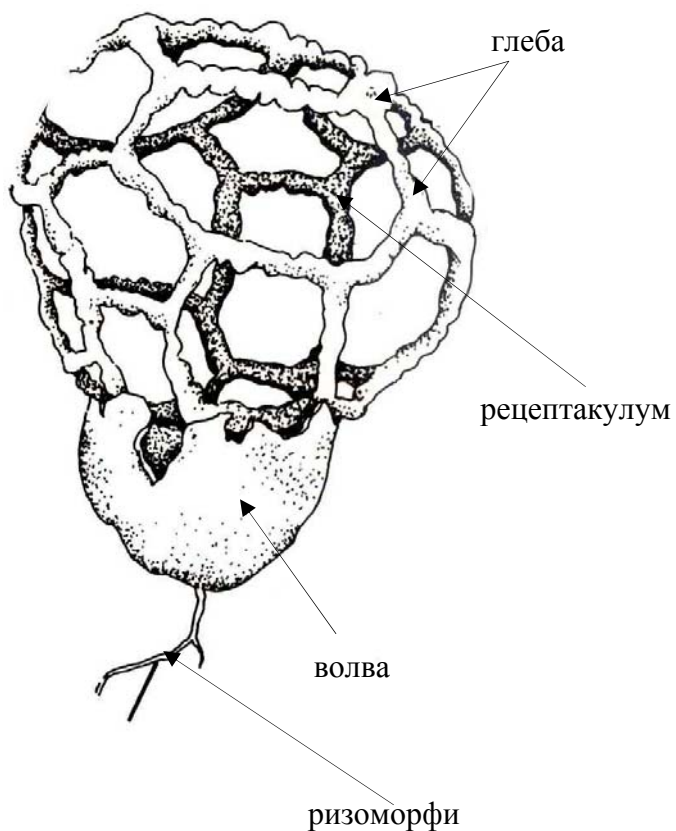
Фам. Clathraceae

11. *Clathrus ruber* P. Micheli – вештеркино срце (Сл. 11.)

Плодното тело се развива подземно, има сферична до јајцевидна форма, која во зрела фаза се појавува над површината на почвата. Јајцето се раскинува и од него излегува црвено мрежовидно образование со широки повеќеаголни празнини. Високо е до 10 cm и во зрела фаза има светлоцрвена боја со жолтеникава нијанса кон основата, а внатрешните површини на празнините се покриени со зеленикава лигава маса од споров прав. Месото е сунѓересто, порозно, меко, со непријатен мирис на леш.

Не е за јадење, има непријатен мирис.

Редок вид, расте поединечно или во групи. Познат е од Јакупица и Гевгелиско.

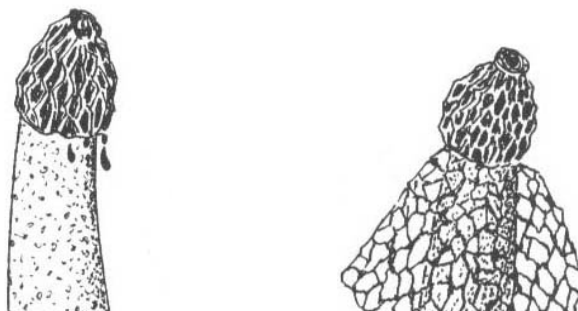


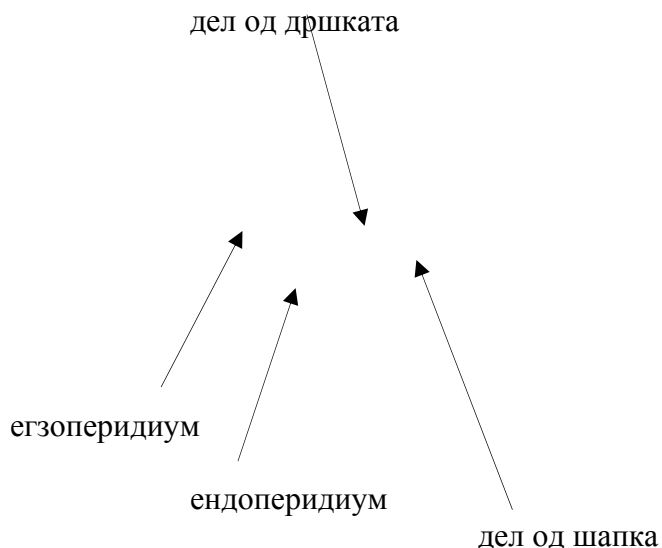
Сл. 11. *Clathrus ruber* – вештеркино срце

Фам. Phallaceae

***Phallus* spp.**

Мала група на габи кои главно се развиваат во тропските предели. Зрелите плодни тела се со живи бои.





12. *Phallus impudicus* L. – бесрамник, ѓаволско јајце (Сл. 12. А)

Шапката е висока 3-6 cm. Свонолика е, во форма на напрсток, мрежесто избраздена, покриена со лигава материја на која се наоѓаат спорите. Лигата има јак непријатен мирис со кој ги привлекува мувите, кои ги пренесуваат спорите на големи далечини. Дршката е висока 10-25 cm. Шуплива е, кон дното потенка. Излегува од јајцевидно образование, високо 4-7 cm и широко 3-5 cm, прикрупено за супстратот преку разгранети мицеларни нишки. Месото е мошне крвко.

Не се јаде, но некои ја јадат во млада состојба, кога е во форма на јајце, при што отсуствува непријатниот мирис.

Широкораспространет и многу чест вид, расте како сапробионт на шумска почва групно или поединечно во сите шуми (посебно букови), лете и наесен.

Видот *Phallus hadriani* Vent. – адријанов бесрамник (Сл. 12. Б) е сличен на претходниот, има светловиолетово јајце и расте најчесто на песок.

Сл. 12. А) *Phallus impudicus* Б) *Phallus hadriani*

XI ВЕЖБА

КЛАСА: TELIOMYCETES

Претставниците на оваа класа, за разлика од претставниците на Ascomycetes и Basidiomycetes, се карактеризираат со потполно отсуство на базидиокарп, што е резултат на прилагодување на паразитски начин на живот, или базидиокарпот може да е заменет со **телиоспори**, собрани во соруси или растурени во внатрешноста на ткивото на домаќинот. Телиоспорите преживуваат во неповолни услови и по својата функција се пробазидии. Базидијата со трансферзални септи е поделена на четири клетки кои формираат по една базидиоспора и активно се исфрлаат. Некои претставници во циклусот на развој формираат неколку типови на бесполови спори.

Оваа класа е претставена со два реда: **Septobasidiales** и **Uredinales**. Редот Uredinales (164 рода, околу 7000 вида), опфаќа претставници кои се облигатни паразити и се познати како „рѓи“.

Ред: Uredinales

фам: Pucciniaceae

1. *Puccinia graminis*

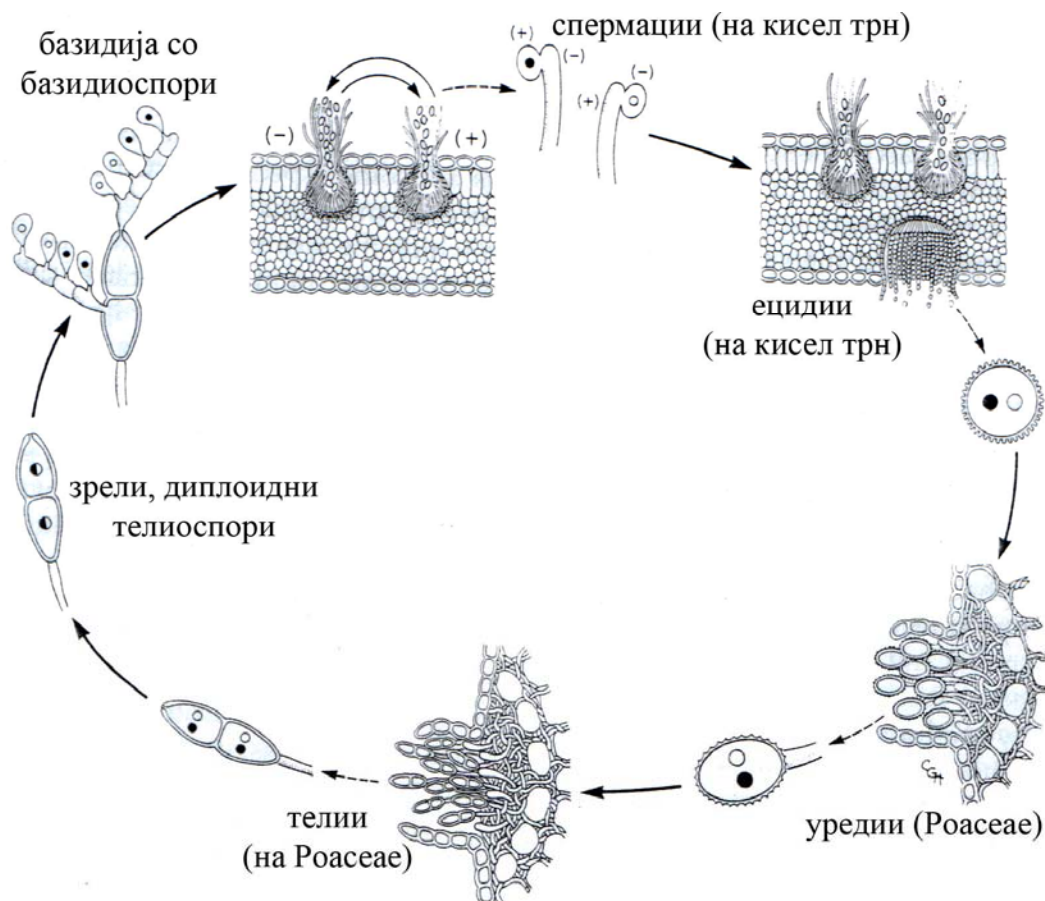
Puccinia graminis е облигатен биотроф на виши растенија, чиј животен циклус бил предмет на проучување на голем број истражувачи, со оглед на неговата сложеност. Во текот на животниот циклус менува два домаќина - **хетеретска форма**. Првиот домаќин е *Berberis vulgaris* (кисел трн), а другиот домаќин е некоја житарица или трева (Сл. 1.). Во мицелиумот, а особено во спорите се наоѓаат масни капки со портокалова боја како резултат на присуство на липохроми. Од нив потекнува портокаловата боја на заразените делови на растението. Сите видови од редот Uredinales содржат липохром, па болестите предизвикани од овие габи, поради карактеристичниот изглед на симптомите, се наречени „рѓи“.

Мицелиумот се развива во меѓуклеточните простори на растението домаќин. Посебно диференцирани хифи (хаустории), кои на својот врв имаат проширување, продираат во клетките на домаќинот и вршат апсорпциона функција. Во текот на животниот циклус *P. graminis*, продуцира **пет вида на спори** кои правилно се менуваат и таквиот развој е означен како потполн.

На заразените листови на ПРВИОТ ДОМАЌИН, во текот на пролетта, на горната површина на листот се уочуваат жолтеникаво-портокалови дамки со отвори, кои претставуваат отвори на **пикнидии**. Заразените листови во свежа состојба се надуени и со изменет изглед. Пикнидиите се топчести лежишта со отвори на врвот во кои се образуваат **пикнидиоспори (спермации)** и **рецептивни хифи**. Спермациите се мали топчести клетки со *хаплоидно јадро*, потопени во слузава маса. Истиот хаплоиден мицелиум продуцира и спермации и рецептивни хифи, така што истовремено се застапени и машки и женски структури, но не се случува самооплодување. Слатката течност со пријатен мирис која ја лачат пикнидиите, ги привлекува инсектите. Инсектите на своите ножиња ги разнесуваат пикнидиоспорите помеѓу различни вкрстувачки типови. Ако пикнидиоспората од еден вкрстувачки тип (+) достигне на рецептивните хифи на друг вкрстувачки тип (-) доаѓа до фузија и образување на дикариотски (секундарен) мицелиум.

На дикариотскиот мицелиум се формираат крупни пехарести **ецидии**, кои се гледаат на долната страна на заразени листови од *Berberis vulgaris*. Младите ецидии се зачнуваат во меѓуклеточните простори на сунѓерестото ткиво на листот. На почеток се топчести со задебелен перидиум. Во периодот на созревање на спорите, перидиумот пука и неговите рабови се свиткуваат така што целата ецидија добива изглед на пехар. Во внатрешноста на ецидијата настануваат **едноклеточни дикариотски спори - ецидиоспори** или пролетни спори.

Ецидиоспорите се образуваат во долги линеарни низи, топчести се, со тенка мазна мембрана и портокалова содржина, 15-19 μm . Способни се веднаш да 'ртат доколку паднат на соодветен домаќин (од фам. Poaceae).



Сл. 1. Животен циклус на *Puccinia graminis*

На заразеното стебло и листови на ВТОРИОТ ДОМАЌИН се уочуваат карактеристични симптоми во вид на пруги со портокалова боја. Бојата потекнува од присуството на **уредиоспори**, богати со липохроми. Тие настануваат во лежишта на **уреди** кои немаат одреден облик, немаат развиен перидиум, туку под епидермисот на домаќинот се јавува сплет на хифи на кои настануваат уредиоспори на кратки дршки, формирајќи, т.н. *соруси*. Уредиоспорите или летните спори се *едноклеточни*, *дикариотски*, елипсовидни, жолти до портокалово-црвени, со израсстоци во вид на боцки, со димензии 15-24 x 21-40 μm . Бројот и положбата на порите за 'ртење на секоја од нив е од големо значење при одредување на видовите од родот *Puccinia*. Уредиоспорите во текот на летото ја шират инфекцијата и се способни да 'ртат штом паднат на некое растение од фамилијата Poaceae.

Извесен период пред завршување на вегетациониот период на домаќинот во истите или во нови лежишта се развиваат **телиоспори**. Лежиштата на телиоспорите, **тели**, се уочливо темни. Градбата на телиоспорите има систематско значење. Кај *P. graminis* телиоспорите се *двоклеточни*, со дебела костенливо темна мембрана и долга дршка. На почетокот на развој телиоспорите се *дикариотски*, а подоцна во нив настанува јадрена фузија давајќи *диплоидна состојба*. Секоја клетка на зрелите телиоспори содржи по едно диплоидно јадро. Телиоспорите, по презимување, на пролет 'ртат и од обете клетки на

телиоспорите се образува по една фрагмобазидија. Јадрата од клетките преминуваат во базидија во која се одвиваат две делби, првата е редукциона, а втората е митотска. Четирите новонастанати јадра преминуваат преку стеригми во издиференцирани **базидиоспори**. Од образуваните базидиоспори две се +, а две - и се нарекуваат **споридии**. Споридиите се *монокариотски*, *хаплоидни* и активно се ослободуваат од врвот на стеригмите. Тие не можат да ја заразат пченицата, но ако паднат на кисел трн формираат хаплоиден мицелиум. Доколку споридиите не паднат на соодветен домаќин тие продуцираат **секундарни**, па дури и **терциерни споридии**.

P. graminis е космополитски вид, кој покрај пченица може да врши зараза и на јачмен и 'рж. Како резултат на нејзината инфекција во „годините на рѓа” приносот лесно опаѓа под половина или пак жетвата е потполно уништена.

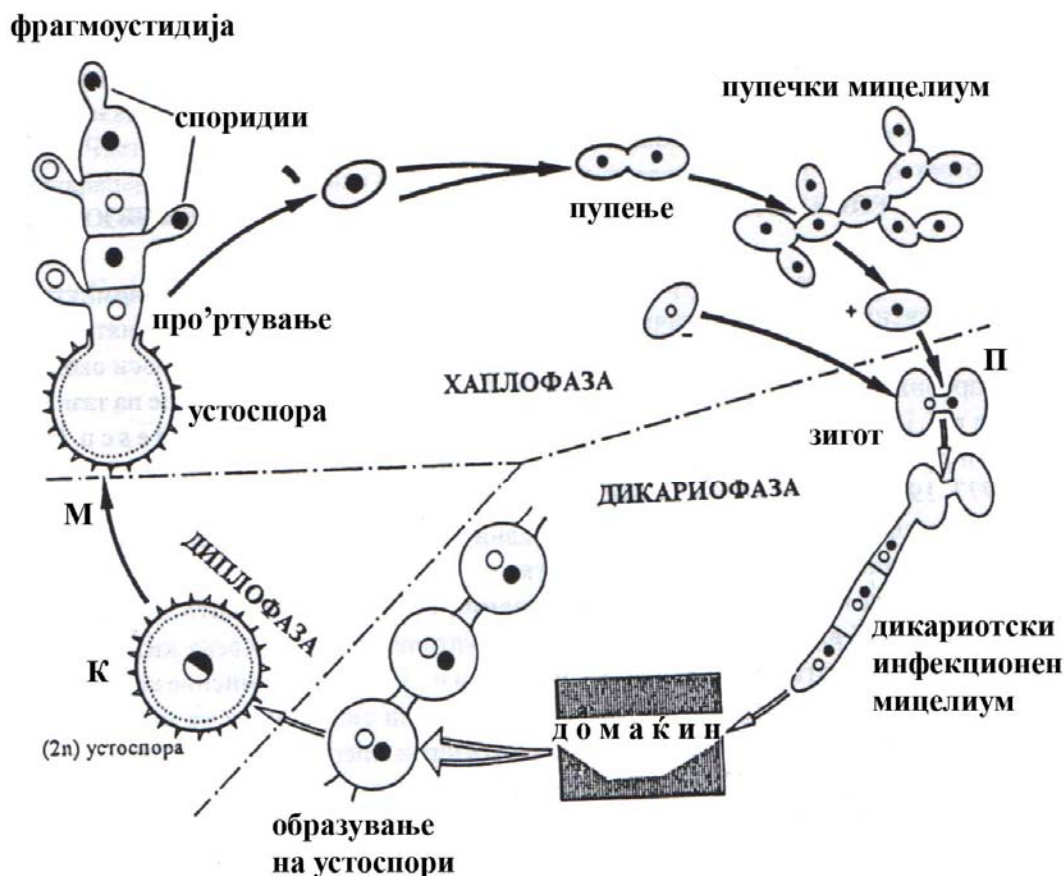
КЛАСА: USTOMYCETES (USTILAGYNOMYCETES)

Оваа класа е претставена со седум реда: **Cryptobasidiales**, **Cryptomycocolacales**, **Exobasidiales**, **Graphyolales**, **Platyglloeales**, **Sporidiales** и **Ustilagynales**.

Редот е претставен со околу 1000 вида, познати како гламни.

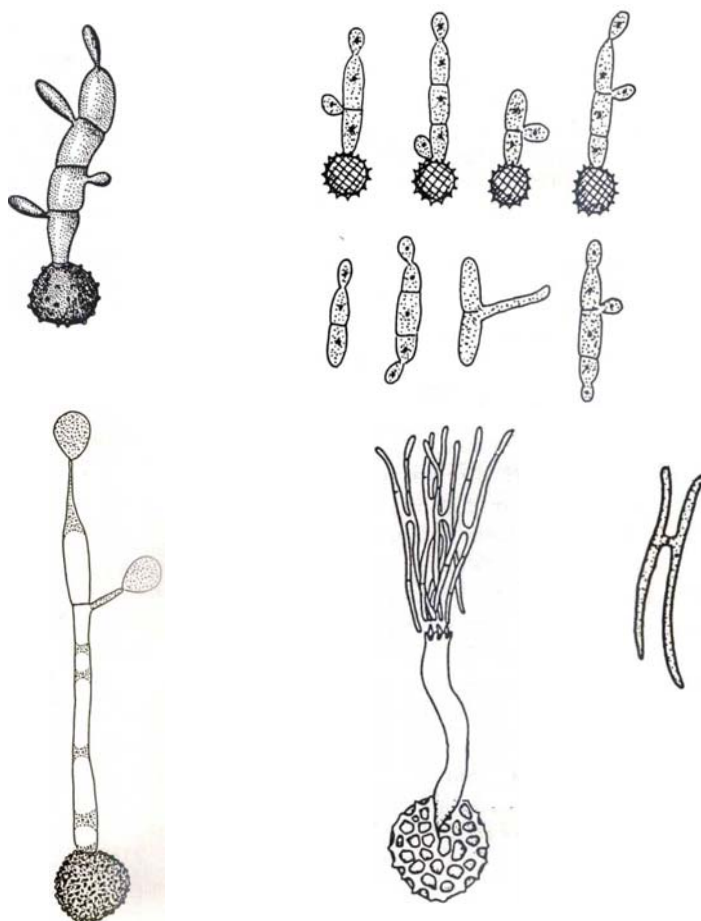
ОНТОГЕНЕТСКИ КАРАКТЕРИСТИКИ НА ГЛАМНИТЕ

Гламните имаат **диморфен талус** во форма на **дикарионски мицелиум** и **хаплоидни споридии**. Животниот циклус е со смена на хаплоидна, дикарионска и диплоидна јадрена фаза. Гламните се развиваат на вегетативните и генеративните органи на семените растенијата. Тие формираат дикарионски инфективен мицелиум, кој се разгранува и развива меѓуклеточно, поретко меѓуклеточно во растителните ткива. Мицелиумот се диференцира на вегетативен и спороген. Двата вида на мицелиум се разликуваат морфолошки, физиолошки и по нивната местоположба. Вегетативниот мицелиум се разградува кон крајот на вегетацијата на домаќинот. Спорогениот мицелиум потполно се преобразува во **устоспори** или кај претставниците на некои родови - во **устоспори** и **стерилни делови на сорусот**. За други родови карактеристично е образување на **гломерули** со различна компактност и цврстина, во кои само дел од образуваните спори се **фертилни (устоспори)**, а другиот дел се **стерилни**.



Сл. 2. Циклус на развој кај *Ustilaginales* (П – плазмогамија, К – кариогамија, М - мејоза)

Хетероморфниот животен циклус може да се определи како **хапло-дикариофазен** (ред *Ustilaginales* сл. 2.) или **дикариофазен** (ред *Tilletiales*) поради долгата дикарионска фаза и исклучително кратката диплоидна фаза. Хаплофазата започнува по мејотската делба на диплоидното јадро на устоспората и завршува со процес на плазмогамија, по што започнува најдолгата фаза - дикарионската. Мејотската делба се одвива при развојот на устоспората во устидија. Најчесто среќаван случај е преминување на диплоидното јадро во устидија и одвивање на мејоза во неа. Меѓутоа, првата делба од мејозата може да започне во устоспората, а втората да се одвива во устидијата. Поретки се случаите, при кои и двете делби на мејозата се одвиваат во устоспората, откаде четирите хаплоидни јадра преминуваат во устидијата. Начинот на развивање и морфологијата на устидијата се од исклучително важно значење за таксономијата на гламните. Устидијата се трансформира во **холоустидија**, кога е **несептирана** (пр.: кај родот *Tilletia*) и **фрагмоустидија**, кога е **напречно септирана** (пр.: кај родот *Ustilago*). На холоустидијата терминално се образуваат хаплоидни споридии, по правило со точно определен број. Фрагмоустидијата е со (1-) 3 или повеќе напречни септи, коишто се образуваат по одвивање на мејозата. Секоја од клетките на фрагмоустидијата латерално формира споридии со неопределен број. Основните типови на развој на устоспората кај претставниците на *Tilletiales* и *Ustilaginales* се илустрирани на слика 3.



Сл. 3. Основни типови на развој на устоспора

Половиот процес е соматогамија, при што се сливаат клетки од два хаплоидни талуса. Клетките се без морфолошка диференцијација, но физиолошки се разликуваат по типот на вкрстување. Плазмогамијата се одвива после спојувањето на две споридии или помеѓу хифи (образувани од споридии или од клетки на фрагмоустидијата). Плазмогамијата може да се одвива преку сливање на внатрешната содржина на две несоседни или соседни клетки на фрагмоустидијата со образување на цитоплазматски мосчиња или преку директно сливање на клетките. Некои од видовите се псевдохомоталични. Кај некои од нив отсуствува плазмогамија, т.е. кај оние кај кои уште од устидијата двете хаплоидни јадра со различен тип на вкрстосување миграат во споридија. Споридијата на тие видови самостојно ја врши инфекцијата и образува дикарионски мицелиум. Јадрата на дикарионот имаат спротивно поставени, различно полови алели. Втора можност за псевдохомотализам е плазмогамија помеѓу клетките на фрагмоустидијата, со јадра со различен тип на вкрстување. Кај видови со холоустидија можна е плазмогамија меѓу споридии со различен тип на вкрстување, која се одвива директно на устидијата. Постојат и случаи на хомотализам, но тие се исклучок.

Кариогамијата се одвива во устоспората во различни стадиуми од нејзиниот развој. По кариогамијата почнува диплоидната фаза, која кај гламните е најкратка фаза.

Коеволутивниот развој на гламните со домаќините, довел до приспособување на паразитот кон онтогенетските особини на растението, коешто пак довело до разнообразие во начините на инфекција. Селективниот резултат од тоа е специфичност на местото и времето на дејствување на соодветен орган кај домаќинот. Според Карат'гин постојат осум основни начини на инфекција на растението од гламни, разграничени на основа на инффицираниот

орган (или група органи), прку кој (кои) се развива причинителот на болеста, и според начинот на развој на мицелиумот.

1. Инфекција на никулец. Инфекцијата ја вршат устоспорите, уште за време на ртењето на семето. Мицелиумот се развива дифузно. На пример, кај *Tilletia caries*, *Urocystis oculata*.
2. Лисна инфекција. Мицелиумот се развива преку основните епидермални клетки или прку стомите на листот и се развива строго локално во област на инфекцијата. На пример, кај видови од родовите *Entyloma* и *Doassansia*.
3. Ембрионална инфекција. Мицелиумот претходно го заразува зачетокот, во кој презимувал во непотполна анабиоза, и во почетокот на вегетативната сезона дифузно се развива со растителните ткива. На пример кај *Ustilago nuda* и *U. tritici*.
4. Инфекција на пупки. Мицелиумот се развива преку пупките и се развива локално или полудифузно (се развива по стеблото до следната пупка или се всадува во генеративниот орган). На пример, кај *Ustilago scitaminea*. Кај многу видови тоа не е основен, туку дополнителен пат на инфекција (*Sporisorium relianum*).
5. Инфекција на изданоци. Се сретнува кај гламни во повеќегодишни коренести видови растенија. Мицелиумот презимува во коренот и секоја година ги заразува изданоците, и за разлика од претходниот тип на инфекција се развива дифузно.
6. Инфекција на генеративни органи. Мицелиумот се развива преку различни стерилни и фертилни делови на генеративните органи на растението, следува брза инвазија на нападнатите органи (локален развој) и забрзано формирање на спороносци. Зачетокот или не се развива како последица на разорувањето на семените пупки, или ако се развил до заражувањето со мицелиумот, дегенерира со разраснување на спорогениот мицелиум. При овој тип на инфекција се уништува мајкиното растение, а при ембрионална инфекција - ќеркиното (мајкиното растение преку чии органи продрел паразитот, останува здраво). Двата типа се разликуваат и по карактерот на распространување на мицелиумот. Со овој тип на инфекција, на пример, се видовите од родот *Anthracoidea*.
7. Генеративно-никулеста инфекција. Преодна форма на инфекција меѓу никулестата и ембрионалната инфекција. Во тек на летото се инфицира зрното (перикарпот), во текот на следната пролет - никулците, а подоцна и целото растение (дифузен развој на мицелиумот). На пример, кај *Ustilago avenae* и *U. hordei*.
8. Инфекција на корен. Мицелиумот се развива во коренот и се развива локално. На пример, кај видови од родот *Entorrhiza*.

ДОМАЌИНИ НА ГЛАМНИТЕ

Гламните паразитираат само на скриеносемените растенија. Сите видови гламни, опишани кај други групи домаќини (мовови, иглолисни растенија, *Welvitchia*, чемпреси), денес се исклучени од *Ustilaginales* и *Tilletiales* и припаѓаат на други родови на габи. Гламните се појавиле во средината на креда, кратко време по појавата на скриеносемените растенија. Нивни домаќини се околу 4200 вида од 83 фамилии. Најголем дел од видовите (71%) се развиваат на класата *Liliopsida*, а останатите на класата *Magnoliopsida*. Поголемиот дел од родовите се целосно специјализирани на монокотиледоните растенија. По број на видови фамилиите на домаќините се подредени по следниот ред: *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Asteraceae*, *Polygonaceae*, *Liliaceae*, *Ranunculaceae* и други.

Најмногу видови домаќини се нападнати од *Ustilago*, *Microbotryum*, *Urocystis*, *Anthracoidea* и *Schizonella*.

Поголем дел од видовите образуваат соруси во генеративните органи.

СТОПАНСКО ЗНАЧЕЊЕ НА ГЛАМНИТЕ

Гламните заземаат многу важно место помеѓу причинителите на болести по селскостопанските растенија, како и во однос на распространувањето и нанесувањето на штети на културните житни растенија, па се економски најважна група на габни паразити. Дури и слабите инфекции на културните површини доведуваат до значителни загуби на зрното. Заразените житни растенија изостануваат во растот и се поподложни на заболувања од други габи (на пример, од 'рѓи). Процентот на заразување многу варира низ годините, што зависи од агрометеоролошките услови и успехот на фитопатолошките мерки. Таквите мерки доведуваат до големо намалување на загубите на зрното во последните години, но за сметка на тоа е потребно вложување на определени средства, како и правилна и системска употреба. Обидите во борба со гламните и неможноста за практично потполно отстранување се поврзани со нивната висока способност за прилагодување, специфичната еднородност на сортите житни растенија, како и со загубата на стабилноста спрема гламните кај некои широко култивирани сорти. Познавањето на биолошките особини на паразитите и можноста за нивно правилно одредување се од важно значење за преземање на ефективни мерки во борбата со нив. За спречување на заболувања, предизвикани од гламни, се користат разни хемиски, хемиско-термички и термички дезинфекции.

Распространети се и други групи економски важни видови гламни, и тоа: на фуражни растенија кои растат на ливади и пасишта, кисели и разни други видови треви; по други културни растенија; по декоративни и лековити растенија. Стопански важните ливадски и пасишни видови растенија се инфицирани од гламни пред сè во сувите ливади и пасишта и на високопланинските ливади и пасишта. Со позитивна улога, но со ограничен број видови, е групата на гламни по плевели. Меѓутоа, некои од тие видови можат да бидат успешно користени како микохербициди за биолошко уништување на плевелите.

Културните житни растенија се напаѓани од 17 вида на габи. Само на *Oryza sativa* кај нас нема гламни, но во Азија на оризот се развива *Tilletia barclayana*. Општо домаќините во оваа група се 11 вида.

Sporisorium destruens - на просо (*Panicum miliaceum*). Распространет е насекаде, каде се одгледува просо.

Sporisorium relianum - на обична, шеќерна и тихничка метла (разновидност на *Sorghum bicolor*), суданка метла (*S. sudanense*) и пченка (*Zea mays*).

Sporisorium sorghi - на обична, шеќерна и тихничка метла и суданска метла. Распространет е насекаде каде се одгледува метла.

Sporisorium cruentum - на обична и шеќерна. Редок вид.

Tilletia caries - на пченица (*Triticum aestivum*). Се среќава и на 'рж.

Tilletia contraversa - на двореден јачмен (*Hordeum distichon*), обичен јачмен (*H. vulgare*), пченица (*Triticum aestivum*). Економски многу важен паразит.

Tilletia laevis - на пченица (*Triticum aestivum*). Економски многу важен паразит, масовно распространет. Се среќава и на 'рж.

Tilletia secalis - на 'рж (*Secale cereale*). Слабо се јавува по посевите.

Urocystis occulata - на 'рж. Распространет насекаде каде што се одгледува 'рж, но слабо се јавува по посевите.

Urocystis tritici - на пченица (*Triticum aestivum*). Се јавува насекаде каде што се одгледува пченица, но само во некои региони нанесува штети.

Ustilago avenae - на овес (*Avena barbata*, *A. nuda*, *A. sativa*) и јачмен (*Hordeum vulgare*). Економски важен паразитски вид, особено на овес.

Ustilago crameri - на два вариетеа од италијански муар (*Setaria italica* var. *moharia*) и (*Setaria italica* var. *maxima*).

Ustilago hordei - на овес (*Avena sativa*), двореден јачмен (*Hordeum distichon*) и обичен јачмен (*Hordeum vulgare*). Причинител на една од најважните болести на јачменот. Се среќава насекаде каде се одгледува јачмен и овес.

Ustilago maydis - на пченка (*Zea mays*). Економски многу важен паразитски вид.

Ustilago nuda - на двореден јачмен (*Hordeum distichon*) и обичен јачмен (*Hordeum vulgare*). Причинител на економски најважната болест на јачменот.

Ustilago tritici - на пченица (*Triticum aestivum*). Распространет е насекаде каде што се одгледува пченица. Економски многу важен паразитски вид. Понекогаш се развива и на 'рж.

Urocystis magica - на лук (*Allium cepa*) е стопански важен паразитски вид.

Следните видови гламни напаѓаат некои култивирани декоративни растенија:

Entyloma calendulae - на *Calendula officinalis*,

Entyloma dahliae - на *Dahlia variabilis*,

Microbotryum violaceum - на *Dianthus* spp.,

Urocystis eranthidis - на *Eranthis hyemalis*,

Ustilago heufleri - на *Tulipa* spp. и

Graphiola phoenicis - на видови палми одгледувани во оранжерии.

Microbotryum violaceum и ***Thecaphora saponariaceae*** нанесуваат штети на лековитото растение *Saponaria officinalis*.