

Б. А. Ҳасанов

МИКОЛОГИЯ

ТОШКЕНТ – 2015

**Ўзбекистон Республикаси қишлоқ
ва сув хўжалиги вазирлиги**

Тошкент давлат аграр университети

**Қишлоқ хўжалик биотехнологияси
ва фитопатологияси кафедраси**

Б.А. Ҳасанов

МИКОЛОГИЯ

Бакалавриат ва магистратура талабалари учун

ЎҚУВ ҚЎЛЛАНМА

ТОШКЕНТ – 2015

Диққатингизга ҳавола этилаётган Микология фани бўйича ўқув қўлланмада ушбу фаннинг саноатдаги ва қишлоқ хўжалигидаги аҳамияти, ривожланишининг тарихи, замбуруғлар ва замбуруғсимон организмларнинг замонавий систематикаси, классификацияси ва номенклатураси, биологияси, тузилиши, ривожланиш цикллари, вегетатив, ножинсий ва жинсий кўпайиш усуллари, қишлоқ хўжалик экинларида муҳим фитопатоген замбуруғлар қўзғатадиган касалликларнинг белгилари, инфекция манбаалари ва микология фанининг бошқа томонлари ёритилган.

Ушбу қўлланма 5А410301 – Ўсимликлар ҳимояси ва 5А410303 – Фитопатология мутахассисликларидан таълим олаётган бакалаврият ва магистратура талабалари учун мўлжалланган.

Муаллиф:

Биология фанлари доктори **Ҳасанов Б. А.**

Тақризчилар:

Ибодов К. И – Мирзо Улуғбек номи Ўзбекистон Миллий университетининг доценти, биология фанлари номзоди

Шералиев А. Ш. - ТошДАУ Қишлоқ хўжалик биотехнологияси ва фитопатологияси кафедрасининг профессори, биология фанлари доктори

Зупаров М. А. - ТошДАУ Қишлоқ хўжалик биотехнологияси ва фитопатологияси кафедрасининг доценти, биология фанлари номзоди

Ушбу ўқув қўлланма Қишлоқ хўжалик биотехнологияси ва фитопатологияси кафедрасининг ...-сонли (12.03.201.. й.) ва Ўсимликларни ҳимоя қилиш, уруғчилик ва селекция факультетининг ...-сонли (24.03.201.. й.), университет ўқув-услубий кенгашининг ...-сонли (12.05.201... й.) баёни асосида чоп этишга рухсат берилган.

© Ҳасанов Б.А.

МУНДАРИЖА

	Бет
Кириш	6
1-боб. Микология фанининг мақсади, вазифалари ва тарихи	9
1.1. Фаннинг мақсади ва вазифалари	9
1.2. Фан ривожланишининг тарихи	10
2-боб. Замбуруғлар ва замбуруғсимон организмларнинг дунёлари, биологияси ва тузилиши	17
2.1. Замбуруғларнинг дунёлари	17
2.2. Замбуруғларнинг тузилиши ва белгилари	19
2.3. Замбуруғларнинг озикланиши	27
2.4. Замбуруғларнинг атроф-муҳит шароитларига муносабатлари	29
3-боб. Замбуруғлар ва замбуруғсимон организмларнинг кўпайиши	34
3.1. Замбуруғларнинг вегетатив кўпайиши	34
3.2. Замбуруғларнинг репродуктив ножинсий кўпайиши	35
3.3. Замбуруғларнинг репродуктив жинсий кўпайиши	39
3.4. Гетерокариоз ва парасексуал жараён	44
4-боб. Замбуруғлар ва замбуруғсимон организмларнинг ривожланиши, тарқалиш усуллари ва паразитик ихтисослашуви	47
4.1. Замбуруғларнинг ривожланиш цикллари	47
4.2. Фитопатоген замбуруғларнинг тарқалиш усуллари	48
4.3. Замбуруғларнинг паразитик ихтисослашуви. Замбуруғлар инфекцион жараёнининг хусусиятлари	50
5-боб. Замбуруғсимон организмлар ва Ҳақиқий тубан замбуруғларнинг номенклатураси ва систематикаси	55
5.1. Содда хайвонлар, ёки Протозоа (=Протистлар) – <i>Protozoa</i> (=Protists) дунёси	55
5.1.1. Плазмодиофоромикота – <i>Plasmodiophoromycota</i> филуми	
5.1.2. Миксомикота – <i>Myxomycota</i> филуми	
5.2. Хромиста (=Страменопила) – <i>Chromista</i> (=Stramenopila) дунёси	59
5.2.1. Оомикота – <i>Oomycota</i> филуми	
5.2.2. Гифохитриомикота – <i>Hyphochytriomycota</i> филуми	
5.2.3. Лабиринтуломикота – <i>Labirinthulomycota</i> филуми	
5.3. Ҳақиқий замбуруғлар – <i>Fungi</i> (=Mycota, Mycetes) дунёси	70
5.3.1. Хитридиомикота – <i>Chytridiomycota</i> филуми	
5.3.2. Зигомикота – <i>Zygomycota</i> филуми	
6-боб. Юксак замбуруғлар. Аскомикота (<i>Ascomycota</i>) филуми	90
6.1. Умумий маълумотлар	90
6.2. Архиаскомицетлар – Архиаскомицетес (<i>Archiascomycetes</i>) синфи	98
6.3. Ҳақиқий ачитки замбуруғлари – Сахаромицеталес (<i>Saccharomycetales</i>) тартиби	102
7-боб. Юксак замбуруғлар. Плектомицетлар – Плектомицетес (<i>Plectomycetes</i>) тартиблар гуруҳи	108
8-боб. Юксак замбуруғлар. Пиреномицетлар – Пиреномицетес (<i>Pyrenomycetes</i>)	120

тартиблар гуруҳи	
9-боб. Юксак замбуруғлар. Дискомицетлар – Дискомицетес (<i>Discomycetes</i>)	141
тартиблар гуруҳи	
10-боб. Юксак замбуруғлар. Локулоаскомицетлар – Локулоаскомицетес (<i>Loculoascomycetes</i>)	159
тартиблар гуруҳи	
11-боб. Гифали аскомицетларнинг Эризифалес (<i>Erysiphales</i>) ва бошқа тартиблари	179
11.1. Эризифалес (<i>Erysiphales</i>) тартиби	179
11.2. Лабульбениалес (<i>Laboulbeniales</i>) тартиби	186
12-боб. Юксак замбуруғлар. Дейтеромицетлар (<i>Deuteromycetes</i>) – ножинсий усулда кўпаяувчи аскомицетлар ва бошқа замбуруғлар гуруҳи	189
12.1. Архиаскомицетлар (<i>Archiascomycetes</i>) синфининг анаморфалари	208
12.2. Сахаромицеталес (<i>Saccharomycetales</i>) тартибининг анаморфалари	208
12.3. Клейстотецийли аскомицетларнинг анаморфалари	208
12.4. Перитецийли аскомицетларнинг анаморфалари	210
12.5. Апотетийли аскомицетларнинг анаморфалари	215
12.6. Локулоаскомицетларнинг анаморфалари	217
12.7. Бошқа аскомицет замбуруғларнинг анаморфалари	222
12.8. Базидиомицетларнинг анаморфалари	222
13-боб. Юксак замбуруғлар. Базидомицота (<i>Basidiomycota</i>) филуми	226
13.1. Агарикалес (<i>Agaricales</i>) тартиби	233
13.2. Гастеромицетлар (<i>Gasteromycetes</i>) гуруҳи	241
13.3. Афиллофоралес (<i>Aphyllophorales</i>) тартиби	246
13.4. Бошқа базидиомицетлар	258
14-боб. Устилягиналес (<i>Ustilaginales</i>) тартиби (қорақуя замбуруғлари)	266
14.1. Устилягинацеа (<i>Ustilaginaceae</i>) оиласи	271
14.2. Тиллециацеа (<i>Tilletiaceae</i>) оиласи	272
15-боб. Уредииналес (<i>Uredinales</i>) тартиби (занг замбуруғлари)	275
Адабиётлар	292
Илова. Глоссарий	294

КИРИШ

Микология фани замбуруғлар ҳақидаги фан бўлиб, унинг аҳамияти ҳозирги даврда шунчалик ортдики, Европа ва АҚШ нинг етакчи олимлари томонидан уни, генетика, ботаника, зоология, химия, физика, математика каби «мегафанлар» қаторига ўтказиш таклиф қилинмоқда (Hawksworth, 2009¹). Илгари замбуруғлар типига киритилган организмлар ҳозирги даврда, ўсимликлар ва ҳайвонлар дунёлари каби, тирик организмларнинг яна учта мустақил оламига – Ҳақиқий замбуруғлар (Kingdom Fungi) олами ва иккита замбуруғсимон организмлар оламлари – Страменопила (Kingdom Stramenopila) ва Протистлар (Kingdom Protists) дунёларига ажратилган. Тузилиши ва таксономик ўрни бўйича бу оламларга мансуб организмларнинг ораларида жуда катта фарқлари бўлса ҳам, улар ушбу қўлланмада, анъанага биноан, умумий «замбуруғлар» номи билан аталади.

Замбуруғлар табиатда тирик организмларнинг барча жойларда учрайдиган катта гуруҳини ташкил қилади. Халқаро микология институти директори проф. Д. Хоуксвортнинг ҳисобларига кўра табиатда замбуруғларнинг 1,5 млн га яқин тури мавжуд², аммо ҳозиргача фан томонидан уларнинг тахминан 70 мингтаси (5 фоизи) аниқланган (Alexopoulos et al., 2007; Hawksworth, 2009).

Замбуруғларнинг табиатдаги асосий роли органик моддаларни минераллаштиришдан иборат. Ўсимлик ва ҳайвонлар қолдиқларини емириб, улар табиатда умумий модда алмашинуви жараёнида муҳим санитария функциясини бажаради. Баъзи замбуруғлар яшаш жараёнида инсонлар учун фойдали моддаларни – антибиотиклар, органик кислоталар ва бошқа бирикмаларни яратади. Баъзи замбуруғларнинг ферментатив фаолиятдан нон ва пиво маҳсулотларини ишлаб чиқаришда фойдаланишади.

Ижобий фаолияти билан бир қаторда замбуруғлар материаллар биозарарланишининг асосий агентлари бўлиб, улар мураккаб техник, радиоэлектрон, оптик жиҳозлар ва қурилмалар, ёғоч-тахта, табиий ва синтетик тола ва газламалар, тўқимачилик маҳсулотлари, тери, қоғоз ва китоблар, пластмасса ва пластификаторлар, резина, нефть маҳсулотлари, айниқса бензин, авиаёнилғи, керосин, мой ва мойловчи-совутувчи суюқликлар, лак ва бўёқли қопламаларни емиради ва ҳатто металл ва металл конструкцияларида биокоррозия қўзғатади, далада ва омборхоналарда ўсимлик ва ҳайвонот маҳсулотларини чиритади, ўсимликларда ҳар хил касалликларни қўзғатиб, халқ хўжалигига катта зарар етказади.

Замбуруғларнинг инсон ҳаётидаги ўрни бекиёсдир. Ўсимликлар касалликларининг аксариятининг асосий қўзғатувчилари микроскопик замбуруғлар бўлиб, улар қишлоқ хўжалигида жуда катта салбий роль ўйнайди. Жумладан, ғўзанинг вилт касалликлари, бўғдойнинг қоракуя ва занг касалликлари, мевали дарахтларнинг калмараз касаллиги, токнинг оидиум, милдью, антракноз ва қишлоқ хўжалик экинларининг кўп бошқа касалликлари бунинг мисоли бўла олади. Шу сабабдан микология фитопатология фанининг асоси ва таркибий қисми ҳисобланади. Замбуруғлар ҳақида билимга эга бўлиш «Умумий фитопатология», «Фитопатология», «Қишлоқ хўжалик фитопатологияси», «Ўрмон фитопатологияси», «Донли экинлар касалликлари», «Ҳимояланган жойдаги экинларнинг касалликлари», «Ўсимликлар иммунитети», «Ўсимликлар карантини», «Қишлоқ хўжалик экинларини касалликлардан ҳимоя қилиш» ва кўп бошқа фанларни ўзлаштириш учун талаб қилинадиган асосий шартлардан биридир.

Маданий экинлар замбуруғлар қўзғатадиган касалликлар билан ялпи зарарланиши фожиали оқибатларга олиб келганлиги тўғрисида деҳқончилик илми тарихида кўп маълумотлар мавжуд. Ўсимликларни *эпифитотиялардан* – муайян майдонда касалликлар

¹ Hawksworth D.L. Mycology: a Neglected Megascience. Part 1/pages 1-15 in: Rai M., Bridge (eds.). Applied Mycology. CAB International, 2009.

² Бошқа микологларнинг ҳисоб-китобларига кўра, замбуруғлар ва замбуруғсимон организмлар таркибига тахминан 500 000 та тур киради (R.M. May, 1991).

ялпи ривожланишидан – ҳимоя қилишнинг замонавий, анча ишончли усуллари мавжудлиги туфайли, эпифитотиялар натижасида юз берадиган ҳалокатли оқибатлар ҳозирги даврда кам кузатилади, аммо ўсимликларнинг замбуруғ касалликлари бугунги кунда ҳам қишлоқ хўжалигига жуда катта зарар етказмоқда. Мисол учун, фитофтороз ривожланиши натижасида картошка ҳосилининг ярми ёки ундан ҳам кўпроғи йўқотилиши, помидор эса бутунлай ҳосил бермаслиги мумкин. Бугдой ва бошқа ғалла экинларининг занг касалликлари туфайли кўп ҳолларда ҳосилнинг 30-40 фоизи, ун-шудринг туфайли эса 10-15 фоизи нобуд бўлади. Касалликлар туфайли кўп сабзавот маҳсулотлари йўқотилади. Мевалар, сабзавотлар ва туганаклар чириши қишлоқ хўжалигига энг кўп зарар етказадиган касалликлардир.

Патогенлар зарарининг бир шакли – маҳсулот сифати пасайишидир. Масалан, калмараз билан зарарланган олманинг сотиш баҳоси пасаяди. Картошка туганакларида калмараз мавжуд бўлса, маҳсулотнинг бутун тўпи (партияси) сифати ва, табиий, баҳоси бўйича пастроқ категорияга ўтказилади.

Ўзбекистон қишлоқ хўжалиги олдида пахтачиликни ва бошқа техник экинлар етиштиришни ривожлантириш, аҳолини ўзимизда етиштирилган дон, сабзавот, картошка, мева, узум, цитрус ва полиз экинлари маҳсулотлари билан тўла таъминлаш вазифаси қўйилган бўлиб, бу соҳада мустақиллик йиллари давомида муайян муваффақиятларга эришилди. Шу билан бирга қишлоқ хўжалигини янада ривожлантириш ва ҳосилдорликни кескин ошириш учун имкониятлар мавжуд. Бунинг амалга ошириш учун ўсимликшуносликнинг замонавий интенсив технологияларини қўллаш, жумладан экинларни ўсув даврида ва йиғилган ҳосилни омборхоналарда сақлаш пайтида замбуруғлар қўзғатадиган касалликлардан ишончли ҳимоя қилиш лозим.

Экинларни касалликлардан ҳимоя қилиш учун биринчи навбатда касаллик қўзғатувчи организмларни тўғри аниқлаш, уларнинг биологияси ва экологик факторларга талаблари, ривожланиши, тарқалиши, бир мавсумдан иккинчисигача сақланиши ҳақидаги ва бошқа маълумотларга эга бўлиш ва шулар асосида экинни ҳимоя қилишнинг самарали усуллари билиш ва уларни тўғри муддатларда қўллаш талаб этилади. Бунинг учун микология асосларини, жумладан юқорида келтирилган маълумотларни чуқур ўзлаштирган, экинларда учрайдиган касаллик қўзғатувчиларини тўғри аниқлай оладиган, самарали кураш чораларини аниқ биладиган ва уларни ўз вақтида қўллашни ташкил қила оладиган малакали мутахассислар тайёрлаш таълим тизимининг негизи ҳисобланади.

Микология фанининг аҳамиятини яна қуйидаги мисоллардан кўриш мумкин. Нон маҳсулотларини тайёрлаш, сабзавотларни тузлаб сақлаш, пиво, вино ва бошқа спиртли маҳсулотларни ишлаб чиқариш ва кўп бундай жараёнлар ачитки замбуруғлари амалга оширадиган бижғиш ёрдамида бажарилади. Табиатда модда алмашинувида замбуруғлар (бактериялар билан бирга) асосий целлюлоза, лигнин, пектин ва бошқа бирикмаларни парчаловчилар бўлиб, улар тупроқ қишлоқ хўжалик экинлари ўзлаштира оладиган органик моддалар (чиринди, гумин кислоталари, минерал тузлар, микроэлементлар ва б.) билан бойитилишини таъминлайди. Ўрмонларда замбуруғлар ёғочнинг асосий қисмлари бўлган целлюлоза ва лигнин моддаларини чиритувчи ва ўрмон экосистемаларида биомасса яратилишини таъминловчи энг муҳим организмлардир.

Микология тўғрисида яна қуйидагиларни айтиш мумкин: - ўсимликларни ҳимоя қилиш фанининг тахминан ярмини ташкил қиладиган қишлоқ хўжалиги фитопатологияси фанининг асоси ва ажралмас қисмини микология фани ташкил қилади; - тупроқ микробиологияси билан бир қаторда тупроқ микологияси тупроқшунослик фанининг ўта муҳим қисмларидан биридир; - медицина микологияси медицинанинг ўта муҳим бўлимларидан бирини ташкил қилади; - микология фармацевтика фанининг энг муваффақиятли ва ўта юқори даражада долзарб инструментларидан бири ҳисобланади. Кўп замбуруғ турлари биологик фаол моддалар, жумладан антибиотиклар, ферментлар ва бошқа шу каби бирикмаларнинг продуцентлари бўлиб, ушбу моддалар халқ хўжалиги, қишлоқ хўжалиги ва медицинада кенг қўлланилади.

Бунинг мисоли – 1928 йилда Буюк Британиялик микробиолог Александром Флеминг кашф қилган пенициллин антибиотигидир. Уни *Penicillium chrysogenum* (ва бир неча бошқа *Penicillium* туркуми турлари) синтез қилади. Пенициллин илгари миллионлаб инсонлар ҳаётини сақлаб қолган ва ҳозирги замонда ҳам пенициллинлар гуруҳи препаратлари кўп беморларнинг ҳаётларини сақлаб қолмоқда.

АҚШ да кашф этилган ва ишлаб чиқариладиган, замбуруғлар (*Cylindrocarpon lucidum* ва *Tolypocladium inflatum*) синтез қиладиган ўта кучли иммунодепрессант бўлган антибиотик – циклоспорин – ёрдамида дунёда минглаб инсон аъзоларини трансплантация қилиш амалиётлари ўтказилмоқда. Замбуруғларнинг ўта салбий томонларидан бири – ОИТС ва ҳар хил саратон (рак) касалликлари билан зарарланган инсонлар нобуд бўлишининг асосий сабаби касалликларнинг ўзлари бўлмасдан, балки беморларнинг иммунитетини кескин пасайиши туфайли улар ҳар хил паразит, кучсиз патоген ва ҳатто сапротроф замбуруғлар билан иккиламчи зарарланиши эканлиги кейинги йилларда кўп марта тасдиқланган.

Ундан ташқари, ерёнғоқ ва пекан ёнғоғи, маккажўхори, тарик ва ғалла экинларининг донларида ва кўп бошқа маҳсулотларда *Aspergillus ochraceus* ва *Penicillium viridicatum* охратоксин, *Aspergillus flavus* ва *Aspergillus parasiticus* афлатоксинларни ва *Fusarium* туркуми турлари фумонизин токсинларини ҳосил қилади. Охратоксин инсонларда буйрак атрофияси касаллигини кўзғатади. Афлатоксинлар эса синовларда барча тест ҳайвонларида саратон касаллигини кўзғатган, инсонларда жигар ракини кўзғатади ва улар ҳозиргача аниқланган канцероген бирикмалар орасида энг кучлилари ва дахшатлиларидир. АҚШ да кўп йиллардан бери озиқ-овқат маҳсулотлари таркибида афлатоксинлар мавжудлигини текшириш мажбурий ҳисобланади. Афлатоксинлар нафақат ўсимлик маҳсулотларида, улар гўшт, тухум ва бошқа кўп, ҳар куни истеъмол қилинадиган озиқ-овқатларда учрайди. Фумонизинлар отларда ўлим билан тугайдиган неврологик касаллик, чўчкаларда ҳам шундай натижали нафас олиш йўллари касаллиги ва инсонларда қизилўнғач саратонини кўзғатади; буларнинг барчасининг сабаби *Fusarium* sp. билан зарарланган маккажўхори донидан тайёрланган маҳсулотларни истеъмол қилиш эканлиги гумон қилинади. Ушбу туркумнинг айрим турлари бошқа, жуда кучли токсинларни синтез қилади ва улардан баъзилари Афғонистонда ва Вьетнамда биологик қурол сифатида ишлатилган (Alexopoulos et al., 2007).

Ушбу ўқув қўлланма Ўзбекистон Республикаси Олий ва ўрта-маҳсус таълим вазирлиги томонидан тасдиқланган «Микология» фанидан ўқув дастури асосида ёзилиб, Тошкент давлат аграр университетининг 5А410301 – «Ўсимликлар ҳимояси» ва 5А410301 «Фитопатология», «Қишлоқ хўжалик фитопатологияси карантин асослари билан» мутахассисликлари бўйича магистрантлар ва бакалаврлар учун мўлжалланган.

1-БОБ

МИКОЛОГИЯ ФАНИНИНГ МАҚСАДИ, ВАЗИФАЛАРИ ВА ТАРИХИ

Замбуруғлар ва замбуруғсимон организмлар, уларнинг табиатда ва инсон ҳаётидаги аҳамияти. Микология ва фитопатология фанлари туғилиши ва тарихи. Хужайра теорияси, микроскоп кашф этилиши. Фан пайдо бўлишида олимлар (М. Тиллет, Б. Прево, ака-ука Л. ва Ш. Тюлянлар, Ч. Дарвин, Л. Пастер) нинг роллари. Микология фани шаклланишига энг катта ҳисса қўшган немис олими Генрих Антон де Барининг тажрибалари ва кашфиётлари. Россияда фан туғилиши ва ривожланиши. М.С. Воронин, А.А. Ячевский ва бошқа олимларнинг фанга қўшган ҳиссалари. Й. Эрикссон томонидан фитопатоген замбуруғлар турларининг ихтисослашган формалари ва Э. Стекмен томонидан уларнинг физиологик ирқлари кашф этилиши. Ўзбекистон олимларининг микология фани ривожланишига қўшган ҳиссалари.

Мавзу бўйича адабиётлар: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11.

1.1. ФАНИНГ МАҚСАДИ ВА ВАЗИФАЛАРИ

Микология (грекчадан *mykes* – замбуруғ, *logos* – илм) – замбуруғлар ҳақидаги фан бўлиб, унинг асосий вазифалари замбуруғлар ва замбуруғсимон организмлар (тубан ва юксак замбуруғлар) нинг тузилиши, озикланиши, уларнинг атроф-муҳит факторлари билан муносабатлари, вегетатив, ножинсий ва жинсий кўпайиши усуллари, ядро фазалари ҳақида билим асосларини ўзлаштириш, қишлоқ хўжалиги экинларининг хавфли касалликларини қўзғатадиган замбуруғларнинг ўзига хос белгилари, улар қўзғатадиган касалликлар турлари, географик тарқалиши, замбуруғларни аниқлаш усуллари, уларнинг хўжайин ўсимликларда ривожланиш цикллари ва паразитлик ихтисослашуви ҳақида билим беришни ўз ичига олади.

Фаннинг мақсади – замбуруғлар (айниқса фитопатоген микромицетлар) ва уларнинг табиатдаги ҳамда инсон ҳаётидаги аҳамияти, биологияси, тузилиши, замонавий систематикаси ва номенклатураси, асосий таксономик гуруҳларининг характерли белгилари, морфологияси ва биологик хусусиятларини ўрганишдан иборат.

Барча махсус фанлар каби микология ҳам бир қатор чегарадош фанлар, жумладан *микробиология*, *вирусология*, *ботаника* ва *генетика* фанларининг билимлар системасига таянади. Микология *фитопатология* фанининг асоси ҳисобланади. Ундан ташқари, микроскопик замбуруғлар инсон ва ҳайвонларда ҳар хил ва кўп сонли касаллик турларни қўзғатиши маълум, шу сабабдан дунёда микология фанининг яна бир йирик ва муҳим йўналиши *медицина микологиясидир*.

Микология фани асосий ихтисослик фани ҳисобланиб, уни ўқитишда ўқув режасида режалаштирилган ўсимликлар таксономияси, номенклатураси, анатомияси, физиологияси, генетикаси, ўсимликшунослик, деҳқончилик, тупроқшунослик ва агрокимё, органик ва аорганик кимё, биокимё ҳамда математика ва иқтисод фанларидан етарли билим ва кўникмаларга эга бўлиш талаб этилади.

Замбуруғлар қўзғатадиган касалликлар ривожланишининг характери кўп томондан қишлоқ хўжалик экинларини ўстириш технологияларига боғлиқ: касаллик қўзғатувчилари далада тўпланиши жараёнида алмашлаб экиш муҳим роль ўйнайди; ўғит тури ва миқдори ўсимликлар зарарланиши даражаларига таъсир этади ва ҳ. Кейинги даврда касалликларга чидамли навлар яратишнинг аҳамияти тобора ортмоқда.

Анчагина микроскопик замбуруғлар ҳашаротларни зарарлаб, уларда ҳар хил касалликлар қўзғатади. Шу сабабдан микология *энтмология* фани билан ҳам боғлиқдир.

Фитопатология фанининг асоси тариқасида микология фанининг энг муҳим вазифаларидан яна бири – қишлоқ хўжалигига фитопатоген замбуруғлар келтирадиган зарарни камайтиришдан иборат. Буни амалга оширишда эса ўсимликларда касаллик қўзғатувчи замбуруғларнинг биологияси, экологияси, генетикаси, ривожланиш цикллари ўрганиш кўзда тутилади. Ўзбекистон иқтисодиётининг асосий қисмини

қишлоқ хўжалик ишлаб чиқариши ташкил этади. Шу сабабдан экинларни етиштиришда замбуруғлар қўзғатадиган касаллик турларига диагноз қўйиш (уларнинг қўзғатувчиларини идентификация қилиш, яъни биологик турини аниқлаш) касалликларга қарши кураш чораларини ишлаб чиқишнинг биринчи босқичи ҳамда асоси ҳисобланади. Ўсимлик касалликларини қўзғатувчи замбуруғларнинг хўжайин ўсимликда ривожланиш циклини билиш эса муайян касалликка қарши кураш ўтказишнинг энг самарали усуллари ва муддатларини танлаш учун имкон яратади. Қишлоқ хўжалик экинларининг янги, касалликларга чидамли навларини яратишда (селекцион жараёнларда) ва касалликларга қарши фунгицидларнинг самарасини аниқлаш учун ўтказиладиган синов тажрибаларида замбуруғларни синтетик ва табиий озуқа муҳитларида ўстириш, касаллик қўзғатувчи замбуруғларнинг инокулюмларини тайёрлаш ва касалликларнинг сунъий инфекция фонларини яратиш усуллари билиш талаб қилинади. Шунинг учун ушбу фан асосий ихтисослик фани ҳисобланиб, экинларни касалликлардан ҳимоя қилишда ва экинларнинг янги, касалликларга чидамли навларини яратиш соҳасида муҳим билимларни беради.

1.2. МИКОЛОГИЯ ФАНИ РИВОЖЛАНИШИНИНГ ТАРИХИ

Одамлар қадим замонлардан бошлаб ўсимликларда касалликлар пайдо бўлишининг сабабларини аниқлаш, уларни даволаш воситаларини топиш ва касалликларнинг олдини олиш учун ҳаракат қилишган. Бошоқли экинларнинг қорақуялари, экин ҳосилини пасайтирувчи поя ва барглардаги занг ва ун-шудринг – бу ва бошқа касалликлар деҳқонларни безовта қилиши турган гап эди. Бу касалликларни нима қўзғатади? Уларнинг олдини олиш мумкинми?

Замбуруғларни мунтазам равишда ўрганиш XVII асрда *Ван Лёвенгук* микроскопни кашф этганидан кейин бошланди. Шу аср ўрталарида *Роберт Гук* ва *Марчелло Мальпиги* биринчи бўлиб атиргулда занг қўзғатувчи замбуруғнинг катталаштирилган тасвирини кўришди. Аммо улар замбуруғни мустақил организм деб қабул қилмади, балки ўсимлик ҳаёт кечиришида пайдо бўлган маҳсулот, деб ўйлашди. Замбуруғлар табиати олимлар учун номаълумлигича қолаверди.

Француз ботаниги *М. Тиллет* 1775 йилда буғдойнинг қорақуя касаллиги уруғларнинг қорақуя чанги билан зарарланишининг натижаси эканлиги, ушбу чанг эса “юкумли захар”ни буғдойга юктирадиган фаол агент эканлиги ҳақида хабар қилди.

Бошқа француз ботаниги – *Бенедикт Прево* – 1807 йилда қорақуя ривожланишининг сабаби паразит замбуруғ эканлигини тадқиқотларда исботлади. У замбуруғ ўсимликка қандай қилиб киришини ва тўқимада қандай ривожланишини ўзига тасаввур ҳам қила олмасдан туриб, буғдой уруғини мис сульфат ва мис карбонат билан дорилаш бўйича кўп тадқиқотлар ўтказди, уруғ дорилаш қорақуяга қарши самара беришини аниқлади ва аслида буғдойни қаттиқ қорақуядан ҳимоя қилиш масаласини ҳал қилди.

Ботаниклар узоқ вақт давомида австриялик олим – *Франц Унгернинг* дунёқараши, унинг «тирик организмлар ўз-ўзидан пайдо бўлиши» назарияси таъсирида бўлишди. Ф. Унгернинг фикрига кўра касалликнинг сабаби ўсимлик шираларининг носоғлом ҳолати бўлиб, замбуруғлар – касаллик натижасидир.

Ўсимлик касалликлари пайдо бўлиши сабабларини тадқиқ қилишда ва бунда замбуруғларнинг ролини кашф этишда муайян бурилиш фақат XIX асрда 1830-йиллар охири - 1840-йиллар бошларида юз берди.

Олимларни хужайра тузилиши ва ўсимликларнинг индивидуал ривожланиши муаммолари тобора ўзига жалб қила бошлади. Янги йўналиш физиологик ботаника номини олди. Аста-секин физиологик тадқиқотлар микология фанига ҳам кира бошлади. Бу даврда иккита йўналиш – замбуруғлар ривожланиши цикларини ўрганиш ҳамда паразит турларни ва уларнинг ўсимлик касалликлари пайдо бўлишидаги тутган ўрнини тадқиқ қилиш йўналишлари – катта аҳамият касб этди.

Француз ботаниги, Париж фанлар академиясининг аъзоси, профессор *Луи Рене Тюлян* қоракуя, занг, ун-шудринг ва бошқа замбуруғларнинг ҳаёт кечириш цикллари – *ривожланиш цикллари*ни тадқиқ қилди. У укаси *Шарль Тюлян* билан бирга *плеоморфизм* ҳодисасини – яъни битта замбуруғ тури морфологияси ҳар хил бўлган споралаш шаклларини ҳосил қила олишини аниқлади. Бу кашфиётга қадар споралашнинг ҳар бир алоҳида хили замбуруғнинг мустақил тури сифатида қабул қилинар эди. Споралаш хиллари морфологияси бўйича бир-биридан кескин фарқ қилганида улар ҳар хил туркум, оила ва ҳатто синфларга мансуб, деб ҳисобланар эди. Ака-ука Тюлянларнинг асосий хизмати – улар замбуруғларни тадқиқ қилиш учун янги, махсус метод – замбуруғларни спора ўсишидан бошлаб бутун ривожланиш даврини текшириш усулини қўллаганлигидир. Олимлар бошқли ўсимликларда ун-шудринг кўзғатувчи замбуруғ мисолида споралашнинг ҳар хил турлари орасидаги алоқани кашф этишди ва *Oidium* туркумига мансуб деб ҳисобланган замбуруғлар *Erysiphe graminis* (ҳозир *Blumeria graminis*) тури ривожланишининг бир босқичи эканлигини кўрсатиб беришди.

Ака-ука Тюлянларнинг занг замбуруғлари билан ўтказган тадқиқотларидан кейин уларнинг иккита мустақил гуруҳи – эциоспоралаш (эциялари ва спермогонийлари) ва урединоспоралаш (урединио- ва телиобоскичлари) бўлган гуруҳлар мавжудлиги қабул қилинди. Аммо бу икки катта споралаш гуруҳлари орасидаги алоқаларни улар аниқлай олмади.

Микология (ва фитопатология) фан сифатида XIX асрнинг ўрталаридан жадал ривожлана бошлади. Бунинг учун *Чарльз Дарвиннинг* (1809-1882) эволюцион назарияси, хужайра назарияси ҳамда микроскопни такомиллаштириш имкон яратди. Айниқса суякликда микроорганизмлар ўз-ўзидан пайдо бўлиши ҳақидаги тушунчанинг (Ф. Унгер назариясининг) нотўғрилигини исботлаган ва касалликлар пайдо бўлишининг паразитар назариясига асос солган француз олими *Луи Пастер* (1822-1895), немис микробиологи *Роберт Кох* ва немис микологи *Антон де Барининг* ишлари ўта муҳимдир.

Микология фани ва унинг асосида фитопатология фани ҳам шаклланишида ҳал қилувчи ролни немис микологи ***Генрих Антон де Бари*** (1831-1888) ўйнаган.

Антон де Бари 1853 йилда «Қоракуя замбуруғларини тадқиқ қилиш» номли илмий ишини чоп этди. Бу иш асосан замбуруғларнинг спорадан спорагача бўлган ривожланиш циклини аниқлашга бағишланган эди. Олим замбуруғларни тадқиқ қилишнинг ўша даврда ишлатилаётган морфологик усулига зид бўлган янги – онтогенетик – метод яратди. Ушбу ишида А. де Бари нафақат ўсимликлар паразитлари бўлган замбуруғлар ҳақида қоида ишлаб чиқарди, балки ўсимликларда учрайдиган қоракуя ва бошқа замбуруғларнинг споралари ўсимлик тўқималаридан эмас, балки мицелийдан ҳосил бўлишини тажрибаларда исботлади. Бу кашфиёт ўсимлик касалликлари ҳақидаги фанда тўнтарилиш ясади.

А. де Бари 1861 йилда картошка замбуруғи – фитоптора ҳақидаги ишини чоп этди. 1845 ва 1847 йилларда касаллик билан Буюк Британия, Бельгия, Франция, Германиянинг ғарби ва Россиянинг шимолий-ғарбида барча картошка далалари зарарланди ва бу халқ учун фожиага айланди¹. А. де Барининг тадқиқотлари фитопторознинг сабабини ва касаллик ривожланиши хусусиятларини ҳамда касаллик кўзғатувчи *Phytophthora infestans* замбуруғини аниқлашга имкон берди.

Касалликнинг инфекцион табиатини аниқлаш учун А. де Бари биринчи бўлиб *ўсимликларни сунъий зарарлаш методини* қўллади. Унинг тажрибалари замбуруғларнинг биологиясини – касаллик кўзғатувчиларини, уларнинг ўсимликларга кириши ва тўқималарда тарқалиши хусусиятларини, ўсиши ва кўпайишини ўрганишга имкон берди. Агар олдин занг замбуруғлари спораларини ўстириш бўйича тажрибалар ўтказган Л. Р.

¹ 1845-1847 йилларда кузатилган фитоптороз – “картошка ўлати”нинг эпифитотияси – аҳолиси деярли картошка билан кун кечирадиган Ирландия мамлакатада кучли очарчиликка сабаб бўлди. Натижада тахминан 1,5 млн. одам очарчиликдан ўлди, 2 млн. одам эса океан ортига – Америкага кўчиб кетишга мажбур бўлди.

Тюлян улар мицелий ипларини (гифаларини) ҳосил қилишини кўрсатиб берган бўлса, А. де Бари, замбуруғ спораларини тирик хўжайин ўсимликда ўстириб, мицелий тўқималарга киришини, кейин унда конидиофора ва конидиялар пайдо бўлишини кўрсатиб берди.

А. де Бари, бирламчи инфекция манбаи бўлган спорадан хўжайин ўсимликда спора ҳосил бўлгунигача даврни ўз ичига олган замбуруғнинг индивидуал ривожланиш жараёнини ўрганишда биринчи бўлиб *онтогенетик методни* қўллади. Устьица ёки эпидермис орқали замбуруғ соғлом барг ичига киришини кўрсатиб, А. де Бари биринчи бўлиб замбуруғ ўсимлик учун инфекцион (юқумли) эканлигини, яъни унинг паразит эканлигини аниқлади.

Микология ва фитопатология ривожланишида А. де Бари занг замбуруғлар биологиясини тадқиқ қилиш бўйича ўтказган тажрибалари ҳам муҳим роль ўйнади. Яна ўсимликларни сунъий зарарлаш методини қўллаб, олим Тюлянинг занг замбуруғлари икки гуруҳга бўлиниши ҳақидаги назарияси нотўғри эканлигини, ҳақиқатда эса эцио-, урединио- ва телиоспоралаш босқичлари айна бир тур замбуруғга мансублигини исботлади. А. де Бари ўсимлик дунёсида *ҳар хил хўжайинлилик* ҳодисаси мавжудлигини, бугдойда поя занги касаллигини қўзғатувчи замбуруғнинг айрим ривожланиш босқичлари бошқоқли ўсимликларда, бошқалари эса зиркда ўтишини исботлади.

Антон де Бари ишлаб чиққан экспериментал метод ўсимликларда касаллик қўзғатувчи замбуруғларни тадқиқ қилишда кенг қўлланила бошланди. Шу вақтдан эътиборан микология фан сифатида ривожланишида янги давр бошланди, А. де Бари эса, ҳақли равишда, микология ва фитопатология фанларининг «отаси» деб ҳисобланади.

Замбуруғлар яшаш тарзини ифодалаш учун олим *паразит замбуруғлар* ва *сапрофит* (ҳозир – *сапротроф*) *замбуруғлар* терминларини киритди. У ўсимлик касалликлари ривожланишида паразитизмнинг ролини аниқлади. А. де Барининг замбуруғлар паразитизми ҳақидаги назарияси келажакда фитопатология ривожланишининг асоси бўлиб хизмат қилди.

Антон де Барининг шогирди, рус олими академик *Михаил Степанович Воронин* (1838-1903) Россияда микология ва фитопатология фанларининг асосчиси деб ҳисобланади. У карам киласи касаллигининг инфекцион табиатини исботлади, қўзғатувчисини (*Plasmidiophora brassicae*) ва унинг ривожланиш циклини аниқлади; замбуруғ бошқа бутгулдошларга мансуб экинларни зарарлай олишини кўрсатиб берди.

М. С. Воронин кунгабоқарнинг занг касаллигини ва унинг қўзғатувчиси (*Ruscinia helianthi*) нинг ривожланиш циклини тадқиқ қилди. У олган маълумотлар микология ва фитопатология орасидаги алоқани тасдиқлади: касаллик қўзғатувчиси ҳақидаги маълумотлар патологик жараёни ўрганиш пайтида тўлдирилди ва улар асосида химоя чоралари ишлаб чиқилди.

М. С. Воронин томонидан экзобазидиоз касалликлари кашф этилиши фитопатологияда катта ҳодиса бўлди. Брусникада вақти-вақти билан учрайдиган аномалия – барглари хунук шакл олиши, туси ўзгариши, бу белгилар камроқ пояда, ундан ҳам кам – гулларда учраши – билан қизиқиб қолган олим унинг қўзғатувчисини аниқлади ва бу билан у янги – *Exobasidium vaccini* турини кашф этди. У замбуруғ паразитизмининг тажрибада исботлади ва табиатда бошқа ўсимликларда ҳам ушбу туркумга мансуб турлар паразитлик қилишини тахмин қилди. Ҳақиқатан, касаллик қўзғатувчиси брусникада аниқлангандан сўнг, М. С. Воронин асослаган *Exobasidium* туркумига мансуб бошқа турлар топилгани ҳақида хабарлар пайдо бўла бошлади. Уларни миколог ва фитопатологлар Европа, Осиё, Австралия ва Америкада, ҳар хил ўсимликларда аниқлашди. Шундай қилиб фанда янги оила ва ҳатто Базидиомицетлар таркибида янги – Экзобазидиомицетлар тартиби яратилиши учун типик тур ва туркум асосланди.

Рус олими кашфиётининг амалий аҳамияти чой бутасининг экзобазидиози – бу экиннинг Ҳиндистон ва бошқа мамлакатлардаги энг хавфли касаллигининг қўзғатувчиси мисолида яққол намоён бўлади. Касалликнинг сабабини узоқ вақт давомида аниқлаша олмаганлар. Фақат 1895 йилда инглиз микологи ва фитопатологи *Джордж Масси*

пуфакли куйиш номи билан маълум бўлган чой бутаси экзобазидиозининг қўзғатувчисини аниқлади. Брусника ва чой бутаси экзобазидиозлари қўзғатувчиларининг ривожланиши ва паразитик ихтисослашувининг умумий қонуниятларини ўрганиш чой экинзорларининг ушбу хавфли касаллигидан ҳимоя чораларини топишга имкон берди.

А. де Бари ва шогирдларининг тадқиқотлари *микология* ва *фитопатология* фанларининг илмий асосларини яратди. Ўсимлик касалликлари қўзғатувчилари сифатида олимларнинг диққат марказини замбуруғлар эгаллади. Ўсимликларда фитопатоген замбуруғлар қўзғатган бошқа касалликлар (картошканинг фитифтороз, токнинг сохта ун-шудринг, карамнинг кила, ғалла экинларининг қоракуя, занг, ун-шудринг касалликлари ва б.) ҳақида маълумотлар тез тўплана бошлади. Айни мана шу касалликлар қўзғатувчиларини тадқиқ қилиш замбуруғлар патогенлиги ҳақидаги тасаввурни мустаҳкамлади.

Россия микологияси ва фитопатологияси ривожига ботаник, Россия ФА, кейин СССР ФА нинг мухбир аъзоси *Артур Артурович Ячевский* (1863-1932) ҳам катта ҳисса қўшди. У 1901 йилда Петербургда Россияда биринчи микологик ва фитопатологик станция, 1907 йилда эса «Микология ва фитопатология бюроси» ни ташкил қилди, бу Бюро кейинчалик Умумроссия ўсимликларни ҳимоя қилиш илмий-тадқиқот институти – ВНИИЗР нинг микология ва фитопатология бўлимига айлантирилди. Бу бўлим мамлакатда фаолият кўрсатаётган миколог ва фитопатологлар учун илмий марказ вазифасини бажарди.

1915 йилдан бошлаб А. А. Ячевский, мамлакатда тарқалган ўсимлик касалликлари ҳақида маълумотларни тўплаб, уларни «Микология ва фитопатология бўйича материаллар» номли илмий ишлар тўпламида чоп эта бошлади. У бутун дунёда маълум бўлган 500 дан кўпроқ илмий ишларни, жумладан «Россияда ғалла экинларининг занг касалликлари», «Фитопатология (ўсимликлар касалликлари)», икки томли «Замбуруғлар аниқлагичи», «Микология асослари» ва бошқаларни чоп этди. Бу илмий ишлар Россия микологияси ва фитопатологиясида катта роль ўйнади.

Олим атрофида қобилиятли фитопатолог ва микологлар тўпланди. Улар орасида А. А. Ячевскийнинг шогирди ва ишларининг давомчиси *Николай Александрович Наумов* (1888-1959) ҳам бор эди. Н. А. Наумов жуда кўп муаммолар, жумладан фитопатологиянинг назарий аспекти – замбуруғлар паразитизмининг келиб чиқиши, ўсимлик касалликлари тарқалишининг қонуниятлари бўйича ишлаган; муайян касалликларни ва фунгицидларнинг таъсир механизмларини тадқиқ қилган; замбуруғларнинг 25 та туркумга мансуб бўлган 200 тадан кўпроқ янги турларининг ташхисларини тузган. Илмий-тадқиқот билан бирга Н. А. Наумов миколог ва фитопатолог мутахассисларни тайёрлашга кўп диққат қилган.

А. А. Ячевскийнинг яна бир шогирди ва ишларининг давомчиси *Аполинарий Семёнович Бондарцев* (1877-1969) – етакчи рус фитопатологлари ва микологлари билан бири, кўп ўсимлик касалликларини ва замбуруғларнинг янги турларини кашф этган олим, «Маданий ўсимликларнинг замбуруғ касалликлари ва улар билан кураш», «СССР ва Кавказнинг европа қисмида учрайдиган бўқоқ замбуруғлари», «Уй замбуруғларини аниқлаш учун қўлланма» ва бошқа китобларнинг муаллифидир.

А. А. Ячевский 1920 йилда Петроград ўрмон институти (ҳозир Санкт-Петербург аграр университети) да ўрмон фитопатологияси кафедрасини ташкил этди. Кейинчалик бундай кафедра, кабинет ва фитопатология бўлимлари бошқа олий ўқув юртлари ва илмий-тадқиқот муассасаларида ташкил қилинди. Ўрмонларни ялпи қузатув ва уларнинг касалликларини тадқиқ қилиш бўйича фаолият ўтказила бошланди.

Микология ва ўрмон фитопатологияси ривожланишида *Степан Иванович Ваниннинг* (1890-1951) роли катта ва у рус ўрмон фитопатологиясининг асосчиси ҳисобланади. Унинг илмий қизиқишлари доирасига турли дарахтлар касалликлари, фитопатологик тадқиқотлар методикалари, ўрмон ўсимликлари уруғларининг касалликлари, уй замбуруғларининг морфологияси ва биологияси, фитонцидлар ва антибиотикларнинг

замбуруғлар ривожланишига таъсири ва бошқалар кирган. Ҳаммаси бўлиб С. И. Ванин 140 дан кўп илмий иш, жумладан Россияда биринчи “Ўрмон фитопатологияси ўқув курси” қўлланмасини чоп этган.

XX асрнинг 20-нчи йилларида фитопатологияда экологик йўналиш ҳукмронлик қилди. Илмий изланишларда касаллик кўзгатувчиси билан ўсимлик орасидаги умумий қонуниятларни аниқлашга кўпроқ аҳамият берилди. Айниқса мураккаб ривожланиш цикли ва ҳар хил хўжайинлилик хусусияти бўлган занг замбуруғларининг экологиясига кўп ишлар бағишланди.

Занг замбуруғлар экологияси бўйича классик тадқиқотларни профессор *Вальдемар Генрихович Траншель* (1868-1942) ўтказган. Уларнинг натижалари 1939 йилда чоп этилган «СССР нинг занг замбуруғлари обзори» номли асосий асарида умумлаштирилган. В. Г. Траншель занг замбуруғлари хўжайин ўсимликларни алмаштиришини олдиндан айтиб беришни таъминлашга ёрдам берувчи метод ишлаб чиқди. Унинг ҳар хил хўжайинли занг замбуруғлари эциал босқичининг хўжайин ўсимликлари билан ўтказган тажрибалари *Траншель қонунини* ишлаб чиқишга асос бўлди.

XIX аср охири – XX аср бошларида микология ва фитопатология фанлари ривожланиши йўналишларининг бири касаллик кўзгатувчиларининг табақаланиши билан боғлиқ эди. Швед олими *Й. Эриксон* ва профессор А. А. Ячевский 1894 йилда, мустақил (бир-бирининг тажрибаларидан беҳабар) ҳолда, поя занг замбуруғининг (*Russinia graminis*) ҳар хил бошоқли экин турларини (буғдой, арпа ва б.) зарарлай олиши билан фарқланадиган физиологик формаларини аниқлашди.

Америкалик олим Э. *Стекмен* 1917 йилда физиологик формалар янада майдарок шакллarga – маданий экинларнинг ҳар хил навларини зарарлаши бўйича фарқланувчи физиологик ирқларга бўлинишини аниқлади. Кейинчалик физиологик табақаланиш кўп фитопатоген замбуруғлар, бактериялар ва гулли паразит ўсимликларда топилди.

Картошка, сули ва арпа касалликлари бўйича Москва қишлоқ хўжалик институти (ҳозир Россия давлат аграр университети – К. А. Тимирязев номли Москва қишлоқ хўжалик академияси) профессори *Семён Иванович Ростовцев* (1861-1916) тўла, чуқур тадқиқотлар ўтказди. У Россияда биринчи бўлиб қишлоқ хўжалик муассасида фитопатология курсини ўқий бошлади ва фитопатология бўйича «Ўсимликлар патологияси» номли дарслик қўлланма чоп этди.

Ўзбекистонда микология, фитопатология ва ўсимликларни касалликлардан ҳимоя қилиш соҳаларида мутахассисларни тайёрлаш 1920 йилда Ўрта Осиё давлат университетининг қишлоқ хўжалик факультетида бошланган ва 1941 йилда Тошкент қишлоқ хўжалик институтида Ўсимликларни ҳимоя қилиш факультетида давом эттирилган. Ҳозир бу соҳада илмий-тадқиқот ишлари ЎЗР Ўсимликларни ҳимоя қилиш илмий-текшириш институти (ИТИ), Ёўза селекцияси ва уруғчилиги ИТИ, Ўсимлик ва ҳайвонот дунёлари генофонди ИИЧМ нинг микология лабораторияси, Ғаллачилик ИТИ, ЎЗР ФА нинг Ўсимликлар генетикаси ва экспериментал биологияси институти, Сабзавот-полиз ва картошкачилик ИТИ, Мевачилик ва узумчилик ИТИ, Ўзбекистон миллий университетининг Микробиология ва биотехнология кафедраси ҳамда Тошкент давлат аграр университетининг Қишлоқ хўжалик биотехнологияси ва фитопатологияси кафедрасида олиб борилмоқда. Ўзбекистонда ёўза, ғалла, сабзавот, полиз, картошка экинлари, мевали боғлар ва тоқзорларда учрайдиган хавфли замбуруғ касалликларини аниқлаш, уларни кўзгатувчи организмларнинг биологиясини, экинларда ривожланиш цикллари, инфекция манбаалари, мавсумдан мавсумга ўтиш йўллари тадқиқ қилиш ва уларга қарши самарали кураш чораларини ишлаб чиқиш жуда муҳим вазифалар ҳисобланади.

Ўзбекистонда микология ва чегарадош фанлар шаклланиши ва ривожланишига кўп олимлар ўзларининг муайян ҳиссаларини қўшишган. Ёўзани зарарли организмлардан ҳимоя қилиш ҳар доим олимларимиз олдида турган устивор муаммолар қаторига кириб, унинг Ўзбекистонда учрайдиган касалликлари ва уларни кўзгатувчи организмларнинг

белгилари, инфекция манбаалари ва уларга қарши кураш чоралари ҳақидаги маълумотлар биринчи бўлиб 1953 йилда *П.Н. Головин* («Болезни хлопчатника»), кейин 1976 йилда *М.А. Каримов* («Болезни хлопчатника»), сўнгра эса 1980 йилда *Н.С. Мирпўлатова*, *М.Р. Юнусов* ва *У.У. Расулев* томонидан («Справочник по хлопководству») чоп этилган китобларда умумлаштирилган.

Ўзанинг энг хавфли замбуруғ касалликларидан вертициллёз ва фузариоз сўлишни қўзғатувчи замбуруғларнинг систематикаси, биологияси, экологияси, физиологик ихтисослашувини тадқиқ қилишга ва уларга қарши самарали агротехник, кимёвий ва биологик кураш чораларини ишлаб чиқишга ўз ҳиссаларини қўшган олимлардан *А.И. Соловьёва* (1940, 1959), *С.К. Нигманова* (1965, 1971), *К. Караев* (1967), *В.Ф. Идессис* (1968), *М.Х. Камилова* (1971), *С.С. Рамазанова* (1975), *Н.С. Мирпўлатова*, *М.Р. Юнусов* (1980), *А. Ҳақимов* (1983), *Г.Г. Матвеев* (1984), *Х.Р. Сапаров* (1984), *Ж.С. Сафиев* (1991) ва бошқаларни кўрсатиш лозим.

У.У. Расулев (1971, 1980) ўзанинг илдиз чириш, гоммоз, альтернариоз (қўзғатувчилар *Alternaria macrospora*, *A. alternata*), кўсак ва тола касалликларини, *А. Мурси* (1965), *А.Д. Джамалов* (1971, 1978), *Х. Игамбердиев* (1971) ва *М.Ю. Степанов* (1972) альтернариозларини, *А.П. Хитрова* (1949, 1953), *Х. Игамбердиев*, *К. Караев* (1965), *С. Садуллаева* (1965), *П. Ортиқбоев* (1971), *В.А. Тагирова* (1981), *Л.Р. Мухамедов* (1981, 1982), *Х.М. Каримов* (1974, 1980) ва б. илдиз чиришларини тадқиқ қилишган ва уларга қарши асосий кураш чора-тадбирларини ишлаб чиқишган. Ўзанинг барча асосий касалликлари ва уларнинг қўзғатувчилари ҳақида тўла ва батафсил маълумотлар *Б.А. Ҳасанов* ва ҳаммуаллифлар (2002) чоп этган китобда баён этилган.

Лалми ерларда ўстириладиган буғдой ва арпанинг замбуруғ касалликларини *Т.И. Кравцова* (1966, 1970, 1971), *У.У. Расулев* (1970, 1971), *Ю.А. Арипов* (1972), *Г.К. Байгулова* (1972, 1976, 1979), *Л.Е. Гольдштейн* (1972, 1975) ва б. тадқиқ қилишган.

Буғдойнинг поя (*В.А. Мостовой*, 1975), сарик (*З.А. Шаварина*, 1979) ва қўнғир (*Л.Н. Гузь*, 1988) занг касалликлари, уларни қўзғатувчи замбуруғлар ҳамда ушбу касалликларга қарши кураш чоралари Ўрта Осиё фитопатология институтида ўрганилган ва *Б.А. Ҳасановнинг* (2007) монографиясида умумлаштирилган. Ўзбекистон, Қозоғистон ва Тожикистонда ғалла экинларида ва бошоқли ўтларда анаморф замбуруғлар қўзғатадиган касалликларни, уларни аниқлаш усуллари, қўзғатувчи замбуруғларнинг биологияси, систематикаси, экологиясини *Б.А. Ҳасанов* тадқиқ қилиб, бу соҳада кўп илмий ишлар чоп этган ва ушбу мамлакатларда биринчи бўлиб буғдойнинг сарик доғланиш касаллиги мавжудлигини (қўзғатувчи *Pyrenophora tritici-repentis*, анаморфаси *Drechslera tritici-repentis*) ва унинг тарқалишини аниқлаган.

Н.Г. Кузнецова ва *Н.К. Турсуметова* (1970) сабзавот, полиз ва картошка экинларини касалликлардан ҳимоя қилишга бағишланган тавсияларни чоп этишган; бу экинларнинг фузариозларини *Е.В. Гербаневская* (1958), *С.Т. Песцова* (1970, 1973), *Г.В. Песцов* (1990), помидорнинг кладоспориоз касаллигини *А. Арамов* (1989), картошканинг тупрок замбуруғлари қўзғатадиган касалликларини *У. Раҳимов* (2001), нўхатнинг илдиз чириш, фузариоз, аскохитоз ва бошқа касалликларини *П. Ортиқбоев* ва *Ж. Раҳмонов* (2005а,б,в, 2006), *З. Бобомуродов*, *С. Нарбаева* (2005), тарвузнинг ун-шудринг касаллигини *Т.С. Мусаев*, *Р.А. Ашуров* (1987), иссиқхона экинлари касалликларини *А. Ҳақимов* (1991, 2005), *И. Исомиддинов*, *А. Раҳматов* (2007), мева ва сабзавот маҳсулотларининг омборхоналарда учрайдиган касалликларини *Э.А. Холмуродов* (2004) тадқиқ қилишган. Сабзавот, полиз ва картошка экинларининг касалликлари, уларни қўзғатувчи замбуруғларнинг белгилари, ривожланиш цикллари, инфекция манбаалари ва кураш чоралари *Б.А. Ҳасанов*, *Р.О. Очилов* ва *Р.А. Гулмуродов* томонидан 2009 йилда чоп этилган ўқув қўлланмасида тўла ва батафсил ёритилган.

Ҳосилга жиддий зарар етказадиган мевали дарахтлар ва токда асосан замбуруғлар қўзғатадиган касалликлар соҳасида *Т.С. Панфилова* (1950), *Ф.Г. Аҳмедова* (1960), *Ў. Набиев* (1974, 1976, 2007), *М.М. Мирзаев* ва б. (1976, 2007), *О. Ерёменко* (1979, 1995), *Т.Б.*

Ниёзов (1995), П. Назаров (2005), М. Зупаров ва б. (2007), А. Раҳматов (2008) фаолият кўрсатишган. Ушбу соҳа бўйича батафсил ўқув қўлланмаси Б.А. Ҳасанов, Р.О. Очилов, Э.А. Холмуродов ва Р.А. Гулмуродов томонидан 2010 йилда чоп этилган.

Тут дарахтлари касалликлари ҳақидаги биринчи маълумотларни 1930 йилда Н.Г. Запромётлов чоп этган. Тутнинг вертициллёз вилт касаллигини Э. М. Азимжанов (1975), ризосферасининг микобиотасини М.А. Зупаров (1984), тут дарахти ва ипак қурти микобиотасини В.Е. Хохлачёва (1981), фузариоз касалликларини А.Ш. Шералиев (1992) тадқиқ қилишган.

Бир қатор миколог олимлар қишлоқ хўжалик экинлари ва б. ўсимликларда замбуруғларнинг айрим таксономик гуруҳларининг турлари қўзғатадиган касалликларни ўрганишган. Жумладан Н.И. Гапоненко (1960) *Peronosporales* тартибига кирувчи сохта ун-шудринг, П.Н. Головин, Н.И. Гапоненко (1960) ҳақиқий ун-шудринг қўзғатувчи замбуруғлар бўйича аниқлагичларни чоп этишган. ЎзР ФА Ботаника ИТИ, Микробиология ИТИ ва Ўзбекистон Миллий университетининг бир гуруҳ олималари (С.С. Рамазанова, Х.М. Киргизбаева, М.Ш. Сағдуллаева, Н.И. Гапоненко, М.Г. Гулямова, Ф.Х. Файзиева, Ф.Г. Ахмедова, Н.П. Кучми, М.Н. Азимходжаева, Я.С. Салиева) томонидан мамлакатимизда биринчи бор чоп этилган аниқлагичлар (Флора грибов Узбекистана) 8 томдан иборат бўлиб, I-том ун-шудринг замбуруғлари, II-том тубан замбуруғлар, III-том занг замбуруғлари, IV-том қорақуя замбуруғлари, V-том оч тусли гифомицетлар (*Moniliaceae*), VI-том тўқ тусли гифомицетлар (*Dematiaceae*), VII-том аскомицетлар ва VIII-том пикнидали целомицетларга бағишланган.

Б.А. Ҳасанов анаморф замбуруғларга мансуб бўлган *Helminthosporium sensu lato* туркумининг таксономик муаммоларини ўрганиб, ушбу туркум турлари *Bipolaris*, *Drechslera*, *Exserohilum* ва *Curvularia* туркумларига ўтказилиши лозим эканлигини аниқлаган олимларнинг (Shoemaker, 1959, 1962; Leonard, Suggs, 1974; Sivanesan, 1984; Alcorn, 1983, ва б.) ғояларини қўллаб, ушбу туркумларнинг турлари бўйича 1992 йилда аниқлагич-монография чоп этган.

Муҳокама учун саволлар

1. Микология фанининг асосий вазифаси нимадан иборат ва фан нимани ўрганади?
2. Олимларнинг фикларига кўра табиатда замбуруғларнинг нечта тури мавжуд ва улардан нечтаси фанга маълум?
3. Замбуруғларнинг табиатдаги асосий ролига ва уларнинг фойдали ва зарарли фаолиятига нималар киради?
4. Замбуруғларнинг қайси турлари пенициллин антибиотигининг продуцентларидир? Бу антибиотикни қайси олим кашф қилган?
5. Замбуруғлар синтез қиладиган токсинларнинг қайсилари иссиққонли ҳайвонлар ва инсон учун ўта хавфли ҳисобланади?
6. Микология фанининг қандай соҳалари мавжуд ва микология асосида қандай янги, махсус фанлар пайдо бўлган?
7. Микология қандай чегарадош фанлар билан яқиндан боғлиқ?
8. Микология фани пайдо бўлишида қайси олимлар Антон де Барига қадар ўз ҳиссаларини қўшган? Француз олимлари ака-ука Тюлянлар микология соҳасида қандай тадқиқотлар ўтказишган?
9. Ф. Унгернинг «тирик организмлар ўз-ўзидан пайдо бўлиши» ҳақидаги назарияси нотўғри эканлигини қайси олимлар исботлаган?
10. Нима сабабдан Антон де Бари микология (ва фитопатология) фанининг асосчиси деб ҳисобланади? Картошка ўлати ва ғалла экинларининг занг касалликларини тадқиқ қилиш жараёнида Антон де Бари қандай кашфиётлар қилган?
11. Замбуруғларни тадқиқ қилишда Антон де Бари яратган онтогенетик усулнинг моҳияти нима?
12. Қайси олим Россияда микология фанига асос солган ва қайси олимлар фан ривожланишига ўзларининг катта ҳиссаларини қўшган?
13. Ўзбекистонда ўсимликларда касаллик қўзғатувчи замбуруғларни ўрганиш ва экинларни замбуруғ касалликларидан ҳимоя қилиш соҳаси билан қандай илмий ташкилотлар шуғулланади? Бу соҳаларда фаолият кўрсатган ва кўрсатаётган олимлардан қайларни биласиз ва улар қандай экинларнинг замбуруғ касалликлари билан тадқиқотлар ўтказган?

2-БОБ

ЗАМБУРУҒЛАР ВА ЗАМБУРУҒСИМОН ОРГАНИЗМЛАРНИНГ ДУНЁЛАРИ, БИОЛОГИЯСИ ВА ТУЗИЛИШИ

Биологик тур ҳақида тушунча, тур – классификация асоси. Замбуруғ ва замбуруғсимон организмларнинг систематикаси. Эски систематикада Замбуруғлар типига киритилган замбуруғлар ва замбуруғсимон организмлар ҳозирги даврда қуйидаги учта дунёга бўлиниши: 1. Ҳақиқий замбуруғлар - *Fungi* (= *Mycota*) дунёси. 2. Хромиста, ёки Страменопила - *Chromista* (= *Stramenopila*) дунёси. 3. Содда ҳайвонлар, ёки Протистлар - *Protozoa* (= *Protists*) дунёси.

Ушбу филумлар синфлар, тартиблар гуруҳлари, тартиблар, оилалар ва туркумларга бўлиниши. Карл Линней давридан бери ишлатилиб келинаётган бинар номенклатура ҳақида маълумот. Туркум ва тур номлари ёзилиши қоидалари. Замбуруғ ривожланишидаги анаморфа ва телеоморфа босқичлари. Телеоморфа номининг приоритетга эга эканлиги.

Замбуруғлар ва замбуруғсимон организмларнинг тузилиши. Замбуруғларнинг таллом, мицелий, гифалари; бир ва кўп ҳужайрали мицелий. Тубан ва юксак замбуруғлар. Замбуруғлар ҳосил қиладиган тузилмалар: гаусторий, ризоид, плектенхима, прозенхима, псевдопаренхима, склероций, строма, мицелиал арконча, ризоморф, мицелиал парда ва ҳ. Замбуруғлар озикланиши, уларнинг фермент системалари. Замбуруғларнинг атроф-муҳит шароитлари (харорат, намлик, кислород, муҳит реакцияси, ёруғлик ва ҳ.) га муносабатлари.

Мавзу бўйича адабиётлар: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11.

2.1. ЗАМБУРУҒЛАРНИНГ ДУНЁЛАРИ

Замбуруғлар тирик организмларнинг жуда катта гуруҳини ташкил қилиб, амалда улар ҳар бир «экологик тоқча» (ниша) да учрайди. Халқаро микологик институт директори проф. Дэвид Хоуксвортнинг (1991) ҳисоб-китобларига кўра дунёда тахминан 1,5 млн замбуруғ турлари мавжуд бўлиб, кейинги йилларгача улардан тахминан фақат 70 000 таси (~5%) фанга маълум (яъни ўрганилган ва уларнинг илмий тавсифлари чоп этилган).

Замбуруғлар систематикаси – замбуруғ ва замбуруғсимон организмлар дунёлари вакиллари филум (бўлим), синф, тартиб, оила, туркум ва турларга бўлиш – организмларнинг морфологик, биологик, физиологик, биокимёвий, генетик, цитологик ва бошқа хусусиятларига асосланади. Ҳозирги пайтда систематикада алоҳида организмлар ва уларнинг гуруҳлари ДНК сининг тузилишига жуда катта аҳамият берилади, шу сабабдан замбуруғ ва замбуруғсимон организмлар систематикасида анча ўзгаришлар юз берди. Замбуруғлар ҳақида янги маълумотлар тўпланиши туфайли вақти-вақти билан уларнинг систематикаси принциплари ўзгариб туради ва бу жараён кейинчалик ҳам давом этиши кутилади.

Замонавий систематика замбуруғлар алоҳида гуруҳлари ораларидаги эволюцион алоқаларни ҳисобга олган ҳолда тузилади. Унинг асоси *биологик тур* ҳисобланади. Турни ифодалаш учун морфологик, физиологик ва бошқа белгиларнинг комплексидан фойдаланилади, бунда фитопатоген замбуруғлар учун биринчи навбатда, гетеротроф организмларнинг энг асосий хусусияти бўлган уларнинг озуқа субстратига нисбатан ихтисослашиши ҳисобга олинади. Фитопатоген замбуруғларнинг озуқа субстратига нисбатан ихтисослашиши – уларнинг паразитлик хусусиятлари ва зарарланадиган ҳўжайин ўсимликлар доирасидир. Касаллик диагностикасида уни қўзғатувчи турнинг систематикадаги ўрнини аниқлаш шарт ва бу касалликка қарши асосланган кураш чораларини танлаб олишга имкон беради.

Олдин анъанавий замбуруғлар гуруҳига киритилган организмлар ҳозир тирик табиатнинг учта мустақил дунёсига бўлинди – *Protozoa* ёки *Protists* (Протозоа, Протистлар ёки Содда ҳайвонлар), *Chromista* ёки *Stramenopila* (Хромиста, Страменопила) ва *Fungi* ёки *Mycota* (*Mycetes*) (Фунги, Микота, Мицетес – Ҳақиқий замбуруғлар). Ҳар бир олам бир

неча филумга¹ ажратилган. *Protozoa* оламига шилимшиқ моғорлар 5 та бўлим сифатида киритилган; *Chromista* дунёсига қўнғир, зар тусли, сариқ-яшил ва диатом сув ўтлари билан бирга, замбуруғсимон организмлар, ёки *сохта замбуруғларнинг* 3 та филуми – гифохитридийлар, оомицетлар ва лабиринтуллар мансуб. Ҳақиқий замбуруғлар дунёсига Хитридиомикота, Зигомикота, Аскомикота, Базидиомикота филумлари ҳамда Анаморф замбуруғлар (эски номи Дейтеромикота бўлими, ёки Такомиллашмаган замбуруғлар синфи) гуруҳи киради. Шундай қилиб, ҳозирги пайтда замбуруғлар ва замбуруғсимон организмларнинг қуйидаги замонавий систематикаси қабул қилинган (2.1-жадвал).

2.1-жадвал. Замбуруғлар ва замбуруғсимон организмларнинг асосий таксономик гуруҳлари

(Попкова и др., 2005; Alexopoulos et al., 2007; Agrios, 2008)

Оламлар	<i>Protozoa</i> (=Protists) Протозоа (=Содда хайвонлар)	<i>Chromista</i> (=Stramenopila) Хромиста (=Страменопила)	<i>Fungi</i> (=Mycota, Mycetes) Ҳақиқий замбуруғлар
Филумлар	<i>Mycomycota</i>	<i>Oomycota</i>	<i>Chytridiomycota</i>
	<i>Plasmodiophoromycota</i>	<i>Hyphochytridiomycota</i>	<i>Zygomycota</i>
	<i>Acrasiomycota</i>	<i>Labyrinthulomycota</i>	<i>Ascomycota</i>
	<i>Dictyosteliomycota</i>		Анаморф замбуруғлар (=Дейтеромицетлар)
	<i>Euglenozoa</i>		<i>Basidiomycota</i>

Филумларни бир-биридан ажратиш учун ривожланиш циклида ҳаракатчан – хивчинчали босқичи мавжудлиги ёки йўқлиги, вегетатив танаси типи, хужайра деворчаси таркиби, заҳира моддалари типи, метаболизми, хужайраларининг ультратузилиши, митоз типи ва бошқа белгилардан фойдаланилади. Ўз навбатида, кўпайиш жараёнининг хусусиятларига қараб, филумлар синфларга бўлинади. Замбуруғларнинг ушбу филумларига кирадиган синфлар, тартиблар гуруҳлари ва тартиблари, оилалари, асосий туркумлари ва турларининг айрим, муҳим вакиллариининг тавсифлари ҳамда улар ҳақидаги баъзи муҳим маълумотлар қуйида 5-8-бобларда келтирилади.

Ботаник номенклатуранинг халқаро кодекси (БНХК) га биноан замбуруғ турларига ном беришда, бошқа тирик организмлардаги сингари, *бинар номенклатура* қўлланилади, яъни турнинг тўла номи иккита – туркум ҳамда тур – номидан иборат бўлади. Масалан, қовоқдош ўсимликларда антракноз қўзғатувчи замбуруғнинг номи *Colletotrichum lagenarium* (Pass.) Ell. et Halst. Илмий нуқтаи-назардан турни биринчи бўлиб ифодалаган (ва илмий ахборот воситасида чоп этган) ёки унинг систематикадаги ўрнини аниқлаган муаллиф ёки муаллифларнинг номлари замбуруғ номидан кейин келтирилади. Масалан, замбуруғ номидан кейин қўйилган (Pass.) сўзи ушбу замбуруғни биринчи бўлиб Пассерини (Passerini) БНХК нинг махсус талабларига мос равишда *Fusarium lagenarium* тури номида эълон қилганидан дарак беради. Кейинчалик Эллис ва Хальстен замбуруғ ҳақиқатда Коллетотрих – *Colletotrichum* туркумига киришини исботлашган ва шунга асосланиб, патогеннинг тўғри номини ва таксономик жойини ўрнатишган. *Fusarium lagenarium* Pass. номи *Colletotrichum lagenarium* (Pass.) Ell. et Halst. номининг *мажбурий (облигат) синонимидир*². Тур номидан кейин келтириладиган муаллиф(лар) ном(лар)ига ҳамда ушбу турнинг синонимлари номларига қараб, муайян вақт давомида замбуруғ номи ва унинг таксономик мансублиги ўзгаришларини аниқлаш мумкин.

¹ Охири *-mycota* билан тугайдиган атамалар филумлар учун, *-mycetes* билан тугайдиганлари эса синфлар (ва тартиблар гуруҳлари) учун қўлланилади.

² Облигат синоним – замбуруғлар таксономияси билан боғлиқ бўлган илмий асарларда ва матнларда кўрсатилиши шарт бўлган синоним.

Яна бир мисол: арпада тўрсимон доғланиш касаллигини кўзгатувчи замбуруғнинг анаморф босқичининг номи *Drechslera teres* (Sacc.) Shoem. Турнинг илмий тавсифини биринчи бўлиб баён қилган муаллиф(лар) тур номидан кейин келтирилади. Бу ерда тур номидан кейин қўйилган (Sacc.) сўзи бу турни биринчи бўлиб Саккардо (Saccardo) *Helminthosporium teres* номида эълон қилганини билдиради. Кейинчалик Шумейкер (Shoemaker) замбуруғ *Drechslera* туркумига мансублигини, патогеннинг ҳақиқий номини ҳамда таксономиядаги ўрнини аниқлаган. *Helminthosporium teres* Sacc. номи – *Drechslera teres* (Sacc.) Shoem. номининг кўрсатилиши шарт (мажбурий) бўлган синонимидир.

Халқаро ботаник номенклатура кодекси талаб қиладиган замбуруғлар номларини лотин тилида ёзиш усули ҳар бир замбуруғ турининг номи бутун дунёда бир типда ёзилиши ва баён қилинишини таъминлайди. Замбуруғлар номенклатураси ҳақидаги бошланғич тасаввурлар Э. Фриз ва Х. Персоннинг илмий ишларида берилган. Туркум номи доим бош ҳарф билан, тур номи (тур эпитети) эса кичик ҳарф билан ёзилади. Таксономик категориялар ҳам БНХК нинг қоидаларига биноан ёзилади. Туркум ва тур номлари ёзилиши лотин грамматикасига биноан амалга оширилади. Агар тур номи бирор муайян киши ёки хўжайин ўсимлик номидан келиб чиқадиган бўлса, унинг тугалланмаси (охири) қаратқич келишигида ёзилади, масалан, *Ustilago vavilovi*, *Ustilago tritici*. Таксонларнинг охириги қисмлари лотин тилида қуйидаги шаклда унификация қилинган (битта тур – *Pyrenophora tritici-repentis* – тури мисолида) (2.2-жадвал):

2.2-жадвал. Замбуруғлар таксонлари номларининг ёзилиши қоидаси

Ўзбекча	Лотинча (қавс ичида инглизча)		Таксонлар лотинча
	Бирлик шакли	Кўплик шакли	ёзилишининг мисоли
Дунё (олам)	Regnum (Kingdom)	Regni (Kingdoms)	<i>Mycota</i>
Филум (бўлим)	Phylum (Phylum)	Phyla (Phyla)	<i>Ascomycota</i>
Синф	Classis (Class)	Classis (Classes)	<i>Euascomycetes</i>
Тартиблар гуруҳи	(Group of orders)	(Groups of orders)	<i>Loculoascomycetes</i>
Тартиб	Ordo (Order)	Ordinis (Orders)	<i>Pleosporales</i>
Оила	Familia (Family)	Familiae (Families)	<i>Pleosporaceae</i>
Туркум	Genus (Genus)	Generis (Genera)	<i>Pyrenophora</i>
Тур	Species (Species)	Species (Species)	<i>Pyrenophora tritici-repentis</i>

Изоҳ. Оламлар номларининг охири «-ta» қўшимчси билан тугамаслиги ҳам мумкин.

XIII Халқаро Ботаника Конгрессида (Австралия, Сидней ш., 1981 й.) қабул қилинган БНХК (59-параграф, 4-бўлим) га биноан замбуруғлар номларида илгари ишлатилган «таксомиллашган» ва «таксомиллашмаган» атамалари ўрнига, мутаносиб равишда, «телеоморфа» ва «анаморфа» терминлари қабул қилинди, ва бутун замбуруғ учун янги, «голоморфа» термини киритилди. Ушбу қоидага асосан анаморф замбуруғларнинг ҳар бир тури, анаморфа ва телеоморфа босқичлари учун иккита ёки (иккитадан кўп анаморфаси бўлган турлар учун) ундан ҳам кўпроқ бинар номларга (биномиалларга) эга бўлиши мумкин ва бунда замбуруғнинг телеоморфа босқичининг номи анаморфа босқичининг ном(лар)ига нисбатан устунликка (приоритетга) эга.

2.2. ЗАМБУРУҒЛАРНИНГ ТУЗИЛИШИ ВА БЕЛГИЛАРИ

Замбуруғларнинг умумий белгилари. Замбуруғлар эукариотик, споралар ёрдамида кўпаядиган, хлорофиллга эга бўлмаган, озикланиш типи бўйича гетеротрофлар бўлиб, озуқа моддаларни субстратдан танасининг бутун юзаси билан сўриб озикланадиган, ножинсий ва жинсий усул воситасида кўпаядиган, соматик (вегетатив) структуралари

одатда гифалар деб аталадиган ипсимон, шохланган, қобиқ билан ўралган хужайралардан ташкил топган тузилмаларга эга бўлган организмлардир. Аммо кейинги даврларда замбуруғларга берилган бу тавсифлар етарли эмаслиги маълум бўлди, чунки илгари замбуруғлар деб ҳисобланган бир қатор организмлар келиб чиқиши ва кўп бошқа белгилари бўйича бир-бирига яқин эмаслиги аниқланди. Бу организмларнинг барчасини биз ушбу қўлланмада «замбуруғлар» деб атаймиз; уларнинг номенклатураси ва систематикаси куйида 5-8-бобларда баён қилинади.

Биокимёси ва физиологияси, хужайраларининг ультратузилиши, хужайра қобиғининг таркиби ва тузилиши, модда алмашинуви характери ва озикланиш усулига кўра замбуруғлар ҳайвонлар билан ўсимликлар орасидаги мавқени эгаллаб туради, чунки уларда ҳам ҳайвонларга, ҳам ўсимликларга хос айрим белгилар мавжуд. Ҳақиқатан, хужайраларининг полярлиги, устки (апикал) қисми чегараланмаган микдорда ўса олиши, яхши шаклланган хужайра деворчалари ва вакуолалари мавжудлиги, вегетатив ҳолатда ҳаракатсиз бўлиши замбуруғларга ўсимликлар билан ўхшашлик беради. Аммо замбуруғларнинг ҳайвонлар билан ўхшашлик белгилари ҳам бор. Булар – замбуруғларнинг гетеротроф озикланиши, витаминларга эҳтиёжи, азот алмашинуви жараёнида мочевино ҳосил бўлиши ва йиғилиши, захира озуқа моддаси сифатида гликоген синтез қилиниши, кўп турларда хитин мавжудлиги ва б.

Шу билан бирга баъзи белгилари – вегетатив танаси мицелийдан иборат бўлиши ва осмотроф озикланишни таъминлай олиши; ўзига хос ядро циклари, гетеро- ва дикариоз мавжудлиги билан замбуруғлар ўсимликлардан ҳам, ҳайвонлардан ҳам фарқ қилади. Шуларни ҳисобга олган ҳолда кўп олимлар замбуруғларни тирик организмларнинг *Mycota* (= *Fungi* ёки *Mycetes*) номли алоҳида олами сифатида ажратиб чиқариш тарафдоридир.

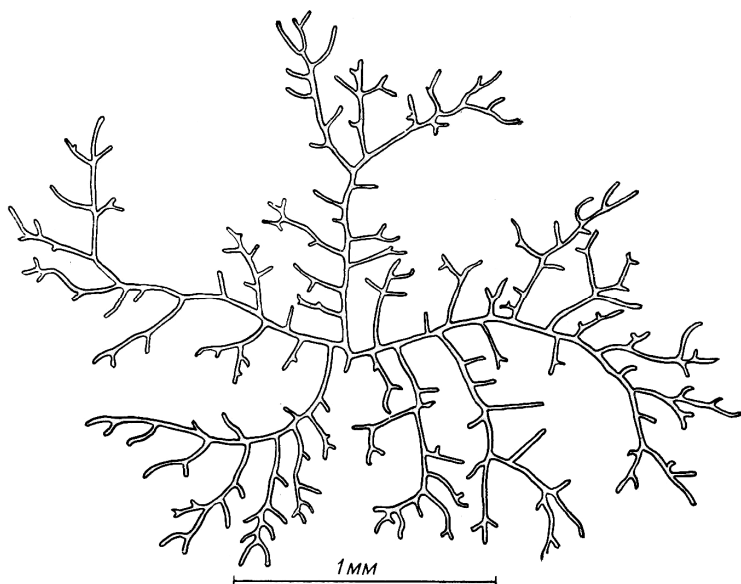
Замбуруғлар ўсимликлардан нафақат гетеротроф озикланиш усули, балки хужайраларининг ўзига хос тузилиши билан ҳам фарқ қилади. Юксак ўсимликлар хужайра қобиқлари целлюлозадан ташкил топишидан фарқли ўлароқ, аксарият замбуруғларнинг хужайра қобиқлари хитин ва гемицеллюлозадан иборат (2.3-жадвал).

2.3-жадвал. Замбуруғлар ва замбуруғсимон организмларнинг асосий таксономик гуруҳларининг хужайра қобиқлари таркибида мавжуд бўлган карбонсувлар
(Попкова и др., 2005)

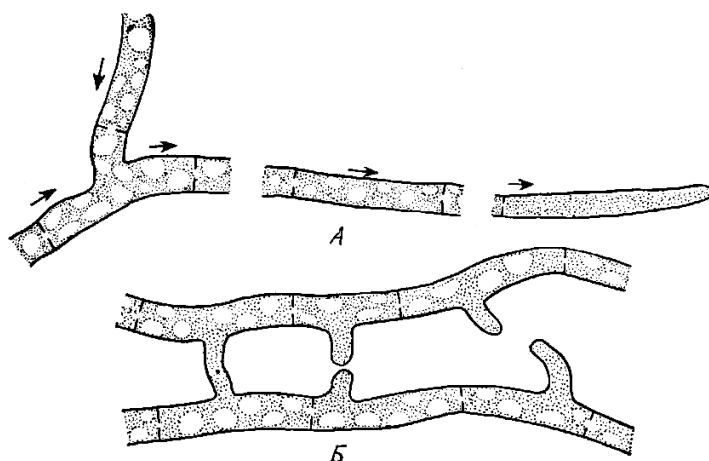
Асосий карбонсувлар	Таксономик гуруҳ
Хитин, глюкан	<i>Chytridiomycota</i>
Хитин, хитозан	<i>Zygomycota</i>
Хитин, глюкан	<i>Ascomycota</i>
Хитин, глюкан	Дейтеромицетлар
Хитин, глюкан	<i>Basidiomycota</i>
Хитин, целлюлоза	<i>Hyphochytridiomycota</i>
Целлюлоза, глюкан	<i>Oomycota</i>
Целлюлоза, гликоген	<i>Dictyosteliomycota</i>
Галактозамин полимери	<i>Myxomycota</i>

Замбуруғларнинг тузилиши. Замбуруғлар хужайралари қобиғида ҳайвонот дунёсига хос бўлган хитин, модда алмашинуви маҳсулотларида мочевино мавжудлиги, захира модда сифатида гликоген ҳосил бўлиши ва баъзи бошқа хусусиятлар замбуруғларни ҳайвонот дунёсига яқинлаштиради. Аммо замбуруғлар ўсимликлар ҳам, ҳайвонлар ҳам эмас. Замбуруғларнинг ривожланиши ўсимликлар ҳамда ҳайвонлар билан боғлиқ бўлмаган ҳолда кечган. Бу нуқтаи назарнинг тўғрилиги ҳақида палеонтологик ва биокимёвий бавосита далиллар мавжуд: бу ўсимликлар билан замбуруғлар ўз эволюцион йўналишларига ажралмасдан илгари ҳам замбуруғлар мавжуд бўлганлигидир.

Замбуруғларнинг вегетатив танаси, **мицелий** деб аталувчи жуда тор, шохланган гифалар системасидан ташкил топган. Мицелийнинг асосий элементи – **гифа** – узун ип бўлиб, у учки қисми билан чегараланмаган миқдорда ўсиш қобилятига эга. Гифаларда кўндаланг жойлашган тўсиқлар (септалар) мавжуд бўлмаслиги мумкин, бундай ҳолда мицелий кўп шохланган битта хужайрадан иборат бўлади. Бундай мицелий **септаланмаган** ёки **хужайраланмаган** (яъни, хужайраларга бўлинмаган) мицелий, деб аталади (2.1-расм). Септалари мавжуд бўлган гифалар кўп хужайрали (**септаланган**) мицелий ҳосил қилади (2.2-расм).



2.1-расм. Тубан замбуруғнинг (*Physomyces blakesleana*) септаланмаган (бир хужайрали) мицелийси (Ильичев и др., 1987)



2.2-расм. Юксак замбуруғнинг септаланган (кўп хужайрали) мицелийси:

А – протоплазма стрелкалар билан кўрсатилган йўналишда, гифаларнинг учига қараб ҳаракатланади. **Б** – қўшни хужайралар орасида анастомоз пайдо бўлиши (Ильичев и др., 1987).

Септаланган мицелий септалар воситасида бир, икки ва кўп ядроли хужайраларга бўлинган. Бундай мицелий юксак (аскомицет, базидиомицет ва анаморф) замбуруғларга хос. Септалар хужайраланмаган мицелийда ҳам – репродуктив органлар ривожланганида ёки гифалар шикастланганида – ҳосил бўлиши мумкин. Хужайра бўлинганида септа икки

томондан марказига қараб ўсади. Одатда септанинг марказида «пора» деб аталувчи тешикча қолади; бу тешикча орқали озуқа моддалари ва баъзи хужайра органеллалари бир хужайрадан иккинчисига ҳаракатланади.

Баъзи замбуруғларда, мисол учун, хитридийларда (*Chytridiomycota*), септалар кўп сонли микротешиклар билан перфорация қилинган. Бундай септа **микротешикли септа**, деб аталади. Замбуруғларнинг аксариятида септада марказий тешик мавжуд ва септанинг қалинлиги четларидан тешикка қараб камайиб боради. Бу – аскомицетларда учрайдиган **оддий септа**. Базидиал замбуруғларда ва зигомицетларда септанинг қалинлиги четларидан тешикка қараб ортиб боради, бу септа **долинор септа**, деб аталади. Баъзи базидиомицетлар септасида тешикчанинг қалпоқчаси – **парентосомаси** – мавжуд. Септа тузилишининг тафсилотларини фақат электрон микроскопда аниқлаш мумкин.

Баъзи тузилиши оддий бўлган сохта ва тубан ҳақиқий замбуруғларнинг вегетатив танаси цитоплазманинг яланғоч (қобиқсиз) бўлакчасидан иборат бўлиб, у **плазмодий**, деб аталади.

Анъанага кўра, вегетатив танаси плазмодий ёки септаланмаган мицелий бўлган замбуруғларни **тубан замбуруғлар**, мицелийси септаланган ва кўп хужайрали бўлганларини эса **юксак замбуруғлар** гуруҳларига бўлишади.

Хужайра қобиғи. Замбуруғлар хужайраларининг (айрим тубан замбуруғларнинг зооспоралари ва вегетатив танаси истисно) полимер тузилишга эга бўлган қаттиқ қобиғи мавжуд ва у бир, икки ёки уч қатли бўлиши мумкин. Бу қобиқ **хужайра деворчаси** ва хужайрадан ажралиб чиқадиган моддалардан ташкил топган. Хужайра деворчаси қобиқнинг асосий структура яратувчи қисмидир. У протопластни ўраб туради ва вегетатив гифалар ҳамда споралар хужайраларига ўзига хос шакл беради, хужайрани ташқи омиллардан ҳимоя қилади ва хужайра билан субстрат орасида модда алмашинувини таъминлайди.

Кимёвий таркибига кўра хужайра қобиғи асосан карбонсувлар, хитин каби азотли бирикмалар ва ёғ моддаларидан ташкил топган. Ундаги карбонсувлар таркиби таксономик аҳамият касб этади. Хужайраларнинг қаттиқ қобиғи мавжудлиги туфайли, замбуруғларнинг вегетатив гифалари ва кўпайиш органлари муайян шаклларга эга. Аксарият замбуруғларнинг (хитридио-, аско-, базидио- ва дейтеромицетлар) хужайра қобиғи таркибида хитин ва глюкан мавжуд. Зигомицетларнинг характерли белгиси – хитозан мавжудлиги ва глюкан йўқлигидир. Оомицетларнинг хужайра деворчаларида целлюлоза ва глюканлар мавжуд. Замбуруғларнинг бу белгилари барқарор ва улар ушбу организмларнинг систематик мақомини аниқлашда диагностик белгилар сифатида қўлланилади (**2.3-жадвал**). Қобиқ хужайранинг ички қисмини атроф-муҳитнинг салбий таъсирларидан ҳимоя қилади ва у орқали хужайра билан субстрат ва хужайра билан атроф-муҳит орасида модда алмашинуви амалга оширилади.

Хужайра қобиғининг тузилиши, таркиби ва хоссалари замбуруғ тури ва хужайраларнинг функциялари билан боғлиқ. Улар хужайра ёши, замбуруғ ўсиш фазаси, озикланиш шароитлари ва бошқа омиллар билан боғлиқ ҳолда ўзгаради. Ёш хужайраларнинг қобиқлари одатда тор, рангсиз ва структураси бўйича бир хил. Вақт ўтиши билан улар қалинлашиши, шилимшиқ синтез қилиши ёки пигмент ҳосил қилиши ва тусини ўзгартириши мумкин. Кўп замбуруғларнинг хужайралари, айниқса споралари қобиғининг ташқи қатламлари **қутинлашган** (мум ва мой моддалари билан тўйинтирилган), бу эса уларнинг ташқи муҳитнинг ноқулай омилларига бардошлилигини оширади. Баъзи замбуруғлар хужайра қобиғининг ташқи қатламларида пигментлари мавжуд. Масалан, *Dematiaceae* оиласига кирувчи тўқ тусли анаморф замбуруғлар нурланиш экстремал шароитларига ва нам етишмаслигига ўта чидамлилиги уларда меланин пигментлари мавжудлиги билан изоҳланади.

Мембрана тузилмалари. Хужайра қобиғининг ички қисмига, хужайра ички қисми (протопласт) ни ўраб турувчи ва хужайра ҳаёт кечириши жараёнида бир қатор муҳим функцияларни бажарувчи цитоплазматик мембрана (плазмалемма) туташади.

Плазмалемма яримўтказувчанлик хусусиятига эга. У моддалар ҳужайрага киритилиши ва ҳужайрадан чиқарилишини тартибга солувчи осмотик тўсиқ бўлиб, ҳужайрада талаб этилган осмотик босим мавжуд бўлишини ва модда алмашинувини амалга оширади.

Ҳужайра ичидаги суяқ муҳитда (коллоид эритма - цитоплазма) ферментлар, аминокислоталар, карбонсувлар, нуклеин кислоталар ва захира моддаларнинг (гликоген, мой, волютин) гранулалари, кучли ривожланган ички мембраналар мажмуаси (жумладан эндоплазматик ретикулум), рибосомалар, Гольджи аппарати, лизосомалар, митохондрийлар ва 1-30 та ядро мавжуд. Репродуктив органлардаги ядролар вегетатив ҳужайрадагилардан каттароқ. Одатда ядронинг диаметри 2-3 мкм. Вегетатив гифаларда ядро асосан митоз, жинсий кўпайишда мейоз усули билан бўлинади.

Ҳужайранинг алоҳида тузилмалари ҳам яримўтказувчан мембраналарга ўралган. Ҳар хил систематик гуруҳларга мансуб замбуруғлар ҳужайраларида, ҳар хил ривожланиш фазаларида, ядроларининг сони бир хил бўлмайди: улар биттадан бир нечагача бўлиши мумкин. Замбуруғ ҳужайраларидаги асосий захира модда гликоген бўлиб, унинг майда дона (гранула) лари цитоплазманинг барча қисмларида равон, тарқоқ ҳолда жойлашади. Ҳужайрада модда алмашинувида катта роль ўйнайдиган метахроматин (волютин) нинг катта миқдорлари мавжуд бўлади. Замбуруғлар ҳужайраларида кўпинча мой моддалари ҳам мавжуд, уларга айниқса споралар, мева таначалари, склероцийлар, мицелийнинг қариган қисмлари бой. Мойлар цитоплазмада майда ва тарқоқ ҳолда, баъзан катта томчилар шаклида жойлашади. Замбуруғ мицелийси ва тиним давридаги формаларининг ҳужайралари таркибида пигментлар, органик кислоталар ва уларнинг тузлари, витаминлар, терпенлар, ферментлар, токсинлар, смолалар ва бошқа моддалар мавжуд бўлиши мумкин. Бу бирикмаларнинг баъзилари захира модда ролини ўйнаши, модда алмашинувида иштирок этиши, ҳимоя вазифасини бажариши ва бошқа функцияларни амалга оширишда қатнашиши мумкин.

Шундай қилиб, замбуруғлар ҳужайралари яхши ташкил қилинган система бўлиб, ушбу организмлар ташқи муҳитнинг ҳар хил муҳитларида ҳаётчанлигини сақлашини таъминлайди. Замбуруғлар озиқланиши мицелийнинг барча қисмларининг юзалари орқали амалга ошади, бунда уларнинг ипсимон тузилиши юза максимал даражада катта бўлишини таъминлайди ва замбуруғлар яшаши учун энг яхши шароитларни яратади.

Мицелий гифаларига радиал жойлашиш хос. Масалан, кўп йиллик ўсимликларда сўлиш қўзғатувчи замбуруғларнинг мицелийси ҳам радиал йўналишда ўсади, шу сабабдан дарахтлар нобуд бўлиши доира шаклидаги участкада кузатилади ва бу доира йилдан йилга катталашади.

Гифалар доим апикал (учки) қисми билан узунасига ўсади ва уларнинг қалинлиги чекланган. Шунинг учун мицелий ипларининг диаметри бутун ҳаёти давомида тахминан бир хил катталиқда – кўп ҳолларда 1 ва 10 (баъзан 20 ёки кўпроқ) мкм орасида – сақланади. Гифалар қалинлигининг барқарорлиги замбуруғ турини аниқлашда диагностик белги сифатида қўлланилади. Ўсиш тезлиги озуқа моддалар гифа учига етказиб берилиши билан боғлиқ ва одатда соатига 0,1-6,0 мм. Алоҳида гифанинг узунлиги бир неча сантиметрге етиши мумкин.

Мицелий ривожланиши муайян ҳарорат ва намликда спора (конидия) ўсишидан бошланади. Олдин спора атроф-муҳитдан намлик шимиб, шишади, кейин унинг қобиғи ёрилади, битта ёки бир нечта муртак (ниш найча) чиқаради ва улар ўсиб, мицелий ҳосил қилади. Гифа ўсиши олдин спора ичидаги захира моддалар ҳисобига амалга ошади, кейинчалик озуқа субстратдан сўрилади.

Кучли шохланган гифалар ўсув пайтида бир-бирига тегади ва бунда кўпинча улар орасида **анастомозлар** - гифалар бир-бири билан қўшилишини таъминловчи «кўприкчалар» ҳосил бўлади. Анастомозлар орқали гифалар ичидаги моддалари, жумладан ядролари билан ҳам, алмашинишади.

Зарарланган ўсимлик ва бошқа субстратлар устида жойлашган мицелий **ҳаво** мицелийси (**экзоген** мицелий), субстрат ичига қараб ўсган мицелий эса **субстрат**

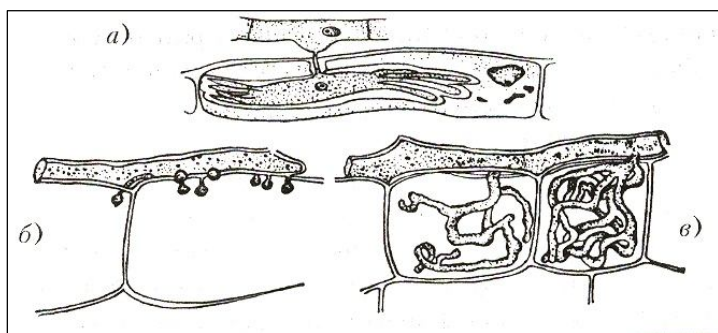
мицелийси (**эндоген** мицелий) деб аталади. Зарарланган ўсимлик органлари устида ҳаво мицелийси атрофига қараб радиал йўналишда ўсади ва гифалар ҳамда кўпайиш органларидан ташкил топган ҳар хил ғубор, момик қатлам, юпқа парда ва ҳоказоларни пайдо қилади.

Мицелийси субстрат устида ривожланадиган паразит замбуруғлар **эктопаразитлар**, деб аталади. Эктопаразитларнинг типик вакиллари – ҳақиқий ун-шудринг замбуруғларидир. Мицелийси ўсимлик тўқималари ичида (яъни эндоген шаклида) ривожланадиган замбуруғлар **эндопаразитлар**, деб аталади. Ўз навбатида, эндоген мицелий **ҳужайра ичида** (ёки **интрацеллюлар**) ва ҳужайралар орасидаги бўшлиқда (**ҳужайралараро**, ёки **интерцеллюлар**) ривожланадиган хилларга бўлинади. Интерцеллюлар мицелий тўқималарда тарқалишида ҳужайралар ичига уларнинг деворчасини тешиб киради.

Интрацеллюлар облигат паразитлар каторига ҳар хил таксономик гуруҳларга мансуб бўлган замбуруғлар, жумладан, *Chytridiomycota* бўлимидан *Olpidium brassicae* ва *Synchytrium endobioticum*, интерцеллюлар факультатив паразитларга *Botrytis* ва *Cladosporium* туркумларига мансуб турлар ва бошқа анаморф замбуруғлар киради. Эндопаразитларнинг аксариятида мицелий ҳужайралар орасида тарқалади. Бу тип юқори даражада ихтисослашган облигат паразитларга, мисол учун, занг замбуруғлари, *Peronosporales* тартибига кирувчи турларга хос.

Паразит замбуруғларнинг аксарияти, зарарланиш жойидан фақат бир неча мм ёки см масофага тарқалувчи **локал мицелий** ҳосил қилади. Аммо баъзи эндопаразитлар, мисол учун, қорақуя замбуруғлари учун, ўсимликнинг айрим органлари ёки ҳатто бутун ўсимликнинг барча қисмларига тарқалувчи **диффуз мицелий** характерлидир.

Гаусторий. Фитопатоген замбуруғларнинг ҳужайралараро жойлашган экзоген ва эндоген мицелийси кўпинча махсус орган – гаусторий (сўрғич) – ҳосил қилади (**2.3-расм**). У ҳўжайин ўсимлик ҳужайрасига киради ва ундан озука моддаларни сўради. Гаусторийлар ҳар хил шаклга, айрим систематик гуруҳлар турлари учун эса бир хил ва турғун шаклга эга бўлиб, бу ҳолда улар муайян систематик гуруҳларнинг диагностик белгилардан бири сифатида қўлланилади.



2.3-расм. *Blumeria* (а), *Albugo* (б) ва *Peronospora* (в) туркумлари турларининг гаусторийлари
(Попкова, 2005)

Гаусторийларнинг ривожланиши, масалан, *Ascomycota* филумига мансуб экзоген ун-шудринг замбуруғларида кўйидаги усулда амалга ошади. Ўсимлик юзасида гифа ясси палла – **апрессорий** – ҳосил қилади ва унинг воситасида эпидермисга зич ёпишади. Апрессорийдан ажралиб чиқадиган ферментлар таъсирида ўсимлик ҳужайрасининг деворчаси шишади ва юмшайди. Апрессорийдан ингичка гифа ўсиб чиқади ва ҳўжайин ўсимликнинг юмшаган ҳужайра деворчасини осон тешиб, ҳужайра ичига киради. У ерда гифа ўсиб, олдин пуфаксимон структура, ундан эса анча мураккаб орган – гаусторий – ҳосил қилади. Эндоген ҳужайралараро мицелийда ҳам гаусторий шу усулда ривожланади, бунда фақат апрессорий ҳосил бўлмайди.

Гаусторий ҳўжайин ўсимлик ҳужайра қобиғини тешиб кирадиган асосий ва жуда ингичка қисмдан ва ҳужайра ичидаги кенгайган қисмдан ташкил топади. Шакли, ўсиш

характери ва шохланиши бўйича гаусторийлар оддий мицелий гифаларидан кучли даражада фарқ қилади. Бунинг сабаби фақат хужайра ичи бўшлиғининг торлиги эмас, балки хужайра таркиби бегона тана киришига кўрсатадиган жавоби ҳамдир. Кўп ҳолларда хўжайин ўсимлик хужайраси цитоплазмасидан целлюлоза ажратилиб, у гаусторий атрофида қобик ҳосил қилади.

Гаусторийлардан фаркли ўлароқ, тирик хужайра бўшлиғидан ўтаётган эндоген мицелийнинг ўсиш характери ўзгармайди. Гаусторийлар мавжудлиги хужайралараро ва хужайра ичи мицелийлари орасидаги тафовутни йўққа чиқаради. Айрим ҳолларда маълум бўлишича, мицелий хужайралар орасида ёки ичида ривожланиши замбуруғ қандай шароитда ривожланаётганлиги билан боғлиқ экан.

Мицелийнинг ўзгарган шакллари. Баъзи замбуруғларнинг мицелийлари субстратга теккан жойларида, **ризидлар**, деб аталадиган калта, шохланган гифалар дастасини ҳосил қилади. Ризидларнинг функцияси илдизларникига яқин бўлиб, улар ёрдамида замбуруғ субстратга ёпишади.

Замбуруғларнинг аксарияти ҳаётининг муайян босқичларида бир-бирига чирмашиб ва бир-бири билан қўшилиб кетган гифалардан ташкил топган тузилмаларни ҳосил қилади. Уларни сохта тўқима, ёки **плектенхима**, деб аталади. Юксак ўсимликларга хос бўлган ҳақиқий тўқималарга дифференцияланиш мавжуд бўлмаса ҳам, замбуруғларнинг плектенхималарини, гифалар зичлиги асосида, икки типга – прозенхима ва псевдопаренхимага – бўлиш мумкин. **Прозенхима** пўк сохта тўқима бўлиб, унда гифалар бир-бирига нисбатан гоҳ параллел жойлашади, гоҳ бир-бирига чирмашиб, қўшилиб кетади. Бундай типдаги тўқималардан замбуруғларнинг ризоморфлари ва стромалари ташкил топади. **Псевдопаренхима (сохта паренхима)** овал ёки изодиаметрик хужайралар ва бир-бирига чирмашиб, қўшилиб кетган гифалардан ташкил топган бўлиб, тузилиши юксак ўсимликларнинг паренхимасига ўхшайди. Псевдопаренхималардан замбуруғларнинг склероцийлари ташкил топади.

Замбуруғлар, атроф-муҳит шароитлари билан боғлиқ ҳолда, вегетатив танасини ўзгартириш қобилятига эга. Мицелийнинг баъзи бундай ўзгарган шакли ўзига хос тиним давридаги структура бўлиб, замбуруғ узоқ вақт давомида бу шаклда сақланиши мумкин.

Мицелийнинг ўзгарган шаклларида склероцийлар, стромалар, мицелиал арқончалар, ризоморфлар ва мицелиал пардалар киради (**2.4-расм**). Улардан энг кўп учрайдигани – **склероцийлар** – ҳар хил шакл ва ҳар хил ўлчамга эга бўлган зич, қаттиқ таначалардир. Улар озуқа моддаларига бой ва таркибида сув кам бўлган гифалар бир-бирига зич ёпишиб ҳосил қилган сохта тўқима (плектенхима) дан иборат бўлиб, уларнинг асосий функцияси – нокулай атроф-муҳит шароитларида тур ўз ҳаётчанлигини сақлашидир. Уларнинг ички қисми (**ўзаги**) одатда юпқа қобикли, рангсиз ёки оч тусли гифалардан, ташқи қисми (**қобиги**) эса қалин, тўқ тусли элементлардан ташкил топган. Шу сабабдан ташқи томонидан склероцийлар кўпинча қора тусли бўлиб кўринади. Тиним давини ўтагач, склероцийлар ўсади ва бунда мицелий ёки споралаш органларини ҳосил қилади.

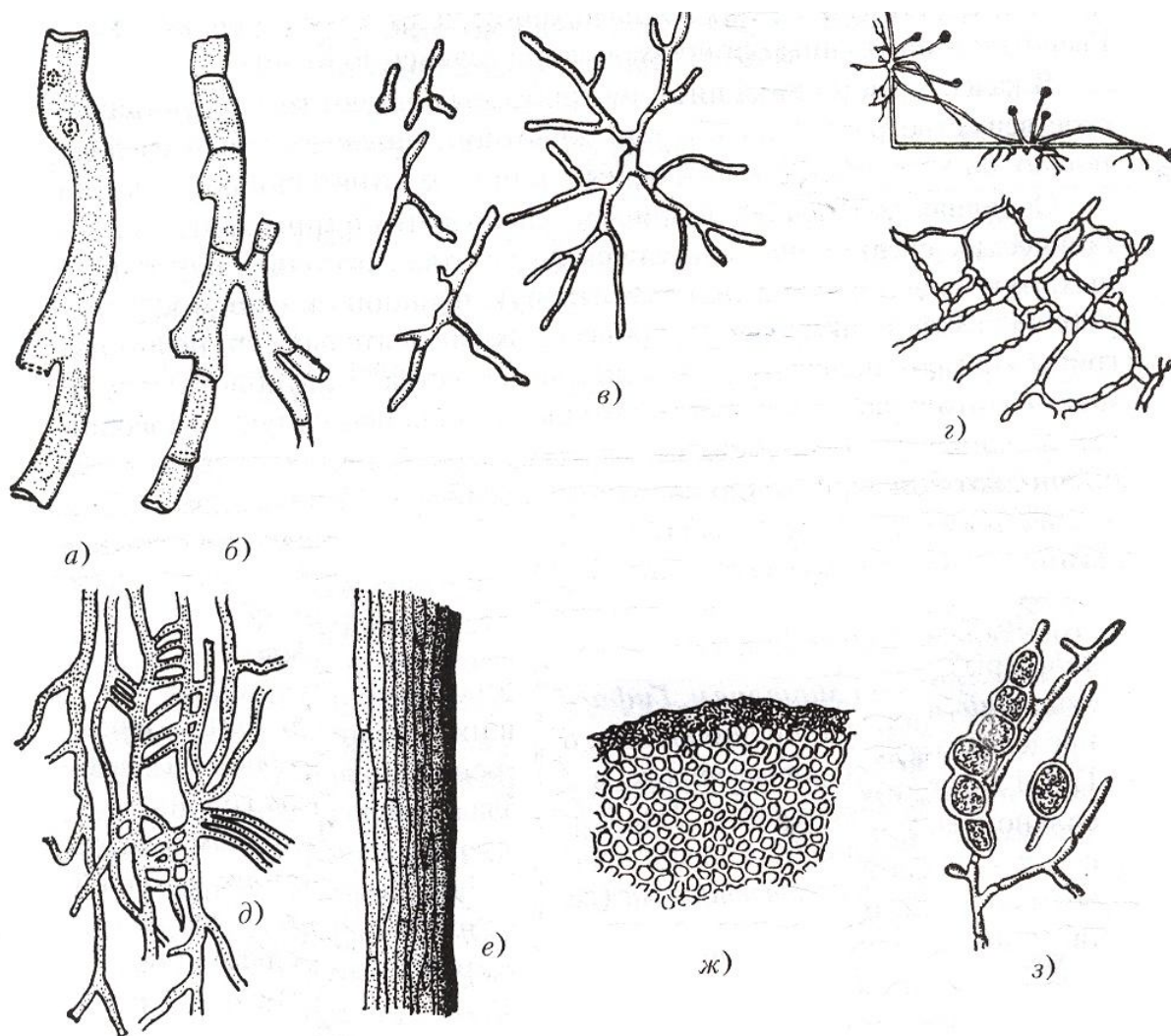
Дифференциациялашган склероцийларни кўп юксак замбуруғлар, жумладан сабзавот, полиз экинлари, картошка ва бошқа ўсимликларда касаллик қўзғатувчи *Sclerotium*, *Botrytis*, *Verticillium*, *Claviceps* туркумлари турлари ва б. ҳосил қилади. Ўлчами кичик (одатда микроскопик) склероцийлар **микросклероцийлар** деб аталади. Агар склероций фақат гифалардан ташкил топиб, замбуруғ билан зарарланган ўсимлик тўқималаридан осон ажраладиган бўлса, у **дифференциялашган** склероций, деб аталади. Агар склероций ҳосил бўлишида гифалардан ташқари зарарланган ўсимлик тўқималари ҳам қатнашса, у **склероциал строма**, ёки **мумия**, деб аталади.

Кўп замбуруғлар ҳосил қиладиган **мицелиал стромалар** – ўсиб, субстрат ичига сингиб кирган йирик ва серэт гифалар қатлами бўлиб, унинг ичида ёки устида замбуруғнинг мева таначалари ёки спора ҳосил қилувчи органлари пайдо бўлади.

Стромалар юмшоқ ёки ёғочсимон қаттиқ, ҳар хил шаклли ва тусли бўлиши мумкин. Мицелиал стромаларни кўп аскомицетлар ҳосил қилади.

Мицелиал арқончаларни ҳар хил юксак замбуруғлар гуруҳларининг вакиллари тез-тез ҳосил қилади. Оддий арқонча бир қанча бир-бирига ташқи шилимшиқ қобиғи ёки калта анастомозлар ёрдамида ёпишган, кўп сонли бўлмаган ва параллел жойлашган бир хил гифалардан ташкил топади. Оддий арқончаларни фақат микроскопда кўриш мумкин.

Функционал дифференциациялашган арқончалар маълум бир функцияни бажариш учун хизмат қилади. Масалан, уй замбуруғи (*Serpula lacrymans*) нинг арқончалари гифалар кўп сонли анастомозлари воситасида бир-бирига мустаҳкам бирикиши натижасида ҳосил бўладиган тузилмалардир. Унинг арқончалари уч хил гифалардан ташкил топади: 1) оддий вегетатив; 2) арқончаларга механик мустаҳкамлик берувчи қобиғи қалин ва ички қисми тор; булар ўзига хос қопловчи материал функциясини бажаради; 3) ички қисми кенг ва хужайра деворчалари ҳар хил даражада қалинлашган, септалари қисман емирилган ўтказувчи (томир) гифалар. Ўтказувчи (томир) гифалари озуқа моддалари ҳаракатини таъминлайди, демак улар ўтказувчи система вазифасини бажаради. Улар гифалар ўлчами, қалинлиги, шакли, консистенцияси, туси ва тузилиши бўйича фарқланади. Арқонча ёрдамида замбуруғ анча узоқ масофадаги озуқа манбааларидан фойдаланиши мумкин.



2.4-расм. Мицелий ва унинг ўзгарган шакллари:

а – септаланмаган мицелий; **б** – септаланган мицелий; **в** – спорадан мицелий ўсиши; **г** – столонлар ва ризоидлар; **д** – анастомозлар; **е** – ризоморфлар; **ж** – склероцийнинг кесмаси; **з** – хламидоспоралар (Попкова, 2005).

Ризоморфлар янада мустаҳкамроқ, тўқ тусли, шохланган арқончалар бўлиб, ташқи кўринишидан улар ўсимлик илдизига ўхшайди. Уларнинг узунлиги бир неча метр,

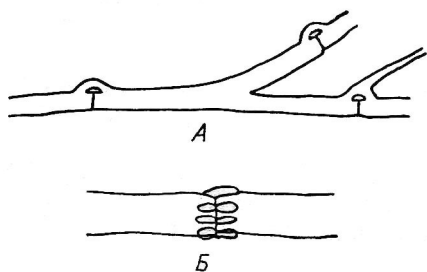
кенглиги бир неча мм га етиши мумкин. Ризоморф таркибидаги гифаларнинг функциялари ҳар хил. Ризоморфнинг ташқи қисми тўқ тусли ва қалин қобиқли хужайралардан, ички қисми – рангсиз, юпқа қобиқли гифалардан ҳамда ўтказувчи томирларга ўхшаш (шоҳланмаган, септалари мавжуд бўлмаган, ички бўшлиғи кенг ва қобиғида халқасимон бўртмалари бўлган) гифалардан ташкил топади.

Аркончалар ва ризоморфларнинг асосий функцияси – замбуруғ вегетатив кўпайишида унинг тарқалишини таъминлашдир. Масалан, тўнка замбуруғи ризоморфлари билан дарахтдан дарахтга, кўпинча бир неча метр масофага, тарқалади. Аркончалар ва ризоморфлар орқали сув ва озуқа моддалар ривожланаётган мева таначаларига етказиб берилиши мумкин. Ниҳоят, қалин қобиқ билан қопланган бу тузилмалар замбуруғ ноқулай атроф-муҳит шароитларида сақланишини таъминлаш учун хизмат қилади.

Мицелиал пардалар – озуқа муҳити устида ёки ичида ривожланадиган, зич, қалин, терига ўхшаш мицелий тузилмасидир. Масалан, ёғочларни емирадиган бўқоқ (пўкак) замбуруғларининг пардалари зарарланган дарахтларнинг тешикларида ҳосил бўлади. Кўриниши терини эслатадиган пардаларнинг эни баъзан 10-15 мм га етади ва жуда мустаҳкам бўлади. Пардадан мева таначалари, мицелий ёки аркончалар ўсиши ва атрофга тарқалиши, баъзан парда устида замбуруғнинг мева таначалари ривожланиши мумкин.

Столонлар. Баъзи *Mucor* туркумига мансуб замбуруғлар ёйсимон ҳаво гифалари – столонлар (мицелийнинг иккита ризоидлар гуруҳлари орасидаги қисми) ҳосил қилади ва улар ёрдамида субстратда тез тарқалади (2.4, г-расм). Замбуруғлар субстратга ризоидлари билан ёпишади, чунки улар ҳар қандай субстратга, ҳатто шишага ҳам теккан жойларида ризоидлар ҳосил қилиш хусусиятига эга.

Тўқалар. Кўп базидиомицет турлар гифаларининг септалари устида кичик, ясси хужайрача – “тўқа” – лари бор. Одатда битта (2.5-расм, А), аммо баъзан (мисол учун ёғоч емирувчи *Coniophora cerebella* турида) 10 тагача тўқа ҳосил бўлиши мумкин (2.5-расм, Б). Баъзан (*Serpula* ва б. турларда) тўқалар муртак ҳосил қилади ва ўсади. Уларнинг роли – замбуруғ мицелийсида икки ядролилик ҳолатини сақлашдан иборатдир.



2.5-расм. *Serpula* ва (А) *Coniophora* (Б) туркумига мансуб замбуруғларнинг гифаларидаги тўқалари (Ильичёв и др., 1987).

2.3. ЗАМБУРУҒЛАРНИНГ ОЗИҚЛАНИШИ

Фитопатоген замбуруғларнинг озиқланиши, уларнинг паразитик ихтисослашиши даражасига боғлиқ ҳолда, ўсимликнинг тирик ёки ўлик хужайралари ҳисобига амалга ошади. Сапротроф тарзда яшаш қобилятини сақлаган факультатив паразитлар муайян вақт давомида ҳам ўсимликлар, ҳам ҳайвонларнинг ўлик органик моддалари ҳисобига яшаши мумкин. Хужайралари ичидаги ва ташқарисидаги осмотик босим ҳар хил бўлиши ёрдамида замбуруғлар озуқа моддаларни сувли эритма шаклида бутун юзаси билан сўриб, озиқланади. Улар ўсимлик тўқималаридаги мураккаб органик бирикмаларни (оксил, карбонсув ва ҳ.) ўзларининг (экзо) фермент системалари ёрдамида оддийроқ моддаларга айлантиради. Сўнгра бошқа (эндо) ферментлар ушбу сўрилган моддалардан замбуруғ танаси учун лозим бўлган юқори молекуляр бирикмалар синтезини катализ қилади.

Озуқа манбаалари. Замбуруғлар хемогетеротроф организмлар бўлиб, улар энергия манбаи сифатида кимёвий моддаларни ва карбоннинг асосий манбаи сифатида органик моддалардан фойдаланади. Замбуруғ ўсиши ва ривожланиши учун биринчи навбатда лозим бўладиган моддалар рўйхатини хужайранинг кимёвий таркибидан кўриш мумкин. Хужайра

умумий массасининг 80-90 фоизи сувдир, шу сабабдан муҳитда сувнинг замбуруғ ишлата оладиган шакли бўлиши шарт. Хужайра қуруқ моддалари таркибининг асосий қисмини (95%) олти та элемент – С, N, P, S, H, O – ташкил этади, булар органогенлар деб аталади. Деярли барча организмлар ўсиши учун кам (0,3-1,0%) микдорларда бўлса ҳам, микроэлементлар – Fe, Mn, Mg, Cu, Cl, K, Ca, Zn ва Na керак бўлади.

Карбон манбаалари. Замбуруғлар гетеротрофлиги учун атроф-муҳитда улар учун органик карбон манбаи бўлиши шарт. Замбуруғлар бу мақсадда қўллай оладиган бирикмалар сони ниҳоятда кўп. Баъзи турларнинг карбонга эҳтиёжини қондириш учун бирорта органик бирикма етарли бўлса, бошқалари муҳитда ўсиш факторлари (В гуруҳ витаминлари, аминокислоталар ва ҳ.) бўлишини талаб қилади.

Баъзи полифаг замбуруғлар таркибида карбон бўлган ҳар хил субстратларни қўллай олади. Мисол учун, *Aspergillus flavus* ҳар хил озиқ-овқат (дон, нон маҳсулотлари, қуруқ мева, гўшт, ёнғоқ, сабзавотлар) ва бошқа маҳсулотлардан (тери, қоғоз, газлама, ҳашаротлар фекалийси ва инсоннинг ичак системасидан) ажратилган. Микроорганизмларнинг кўпчилиги моносакхаридларни, айниқса глюкозани яхши ўзлаштиради. Баъзи истиснолар мавжуд, мисол учун *Phytophthora* турлари мураккаброқ карбонсувларни – крахмал ва декстринни – афзалроқ кўради. Баъзи *Fusarium* турлари пентозаларни яхши ўзлаштиради. Замбуруғларнинг айрим турлари кўп атомли спиртлар (масалан, маннит), органик кислоталар ва аминокислоталарни осон ўзлаштиради. Баъзи замбуруғлар карбонводородларни (нефть, ёнилғи, мой, асфальт ва б.) (*Cladosporium resinae*), мум ва парафин каби турғун бирикмаларни (*Aspergillus flavus*, *A. niger*) ўзлаштира олади. Баъзи, липаза фаоллигига эга замбуруғлар (*Aspergillus niger*, *Penicillium notatum*) зиғир ва пахта ёғи муҳитида яхши ўсиши ва конидиялар ҳосил қилиши аниқланган.

Азот манбаалари. Замбуруғлар ҳаёт кечиришида азот озукаси карбонга нисбатан кам ҳажм эгаллайди. Бунинг сабаблари, биринчидан, хужайра кимёвий таркибидаги азот микдори карбонга нисбатан 5-6 марта кам; иккинчидан, карбон бирикмалари айни вақтда ҳам конструктив, ҳам энергетик алмашинувда ишлатилиши туфайли уларнинг катта микдорлари ўзлаштирилади. Аммо замбуруғ метаболизмида азотнинг роли карбонникидан кам эмас.

Замбуруғлар азотни ҳам минерал, ҳам органик манбаалардан олиши мумкин. Уларнинг кўпчилиги азотга эҳтиёжини аммоний тузлари, баъзилари эса ҳам аммоний, ҳам нитрат тузлари ҳисобига қоплайди. Минерал азотнинг энг универсал манбаи нитрат азотидир. Нитратлар (NO_3^-) ва нитритлар (NO_2^-) азотини замбуруғларнинг тахминан 90% ўзлаштира олади. Баъзи замбуруғлар, масалан оомицетларнинг кўпчилиги ва баъзи базидиомицетлар нитрат азотини яхши ўзлаштира олмайди. Азотли органик бирикмаларни фақат аммиак ҳосил қилиб парчалайдиган замбуруғлар ўзлаштира олади. *Phoma*, *Rhizoctonia*, *Pullularia*, *Puccinia* туркумларига мансуб турлар газ шаклидаги азотни ўзлаштирувчи (азотфиксация қилувчи) замбуруғларнинг кичик гуруҳига киради.

Озуқа моддалар замбуруғлар организмга, хужайра ичида ва унинг ташқарисидаги осмотик босим ҳар хил бўлиши туфайли, бевосита хужайра қобиқлари орқали киритилади. Бунда худди замбуруғ ўсаётган субстратдаги органик моддаларни сўриб оладиганга ўхшаш жараён кузатилади. Озуқа моддалар осмос усулида киритилиши, замбуруғ уларни фақат сувли эритма шаклида ўзлаштира олишини белгилайди. Ўсимлик тўқималаридаги мураккаб органик бирикма (оксил, карбонсув) ларни замбуруғлар ўзларининг фермент системалари ёрдамида оддийроқ, сувда эрувчан моддаларга айлантиради. Сўнгра бошқа фермент системалари тескари жараёни – сўрилган оддий моддалардан замбуруғ танасини қуришда лозим бўлган юқори молекуляр бирикмалар синтезини – катализ қилади.

Замбуруғларнинг ферментлари. Замбуруғларнинг фермент системалари мураккаб тузилишга эга. Уларнинг ферментларини икки гуруҳга бўлиш мумкин. Биринчи гуруҳ – **экзоферментлар**, субстратдан озуқа моддаларни олиш учун уни емириш жараёнларини катализ қилади. Иккинчи гуруҳ – **эндоферментлар**, хужайрага киритилган озуқа моддаларини ўзгартириб, улардан юқори молекуляр бирикмалар синтезини амалга

оширади. Ферментлар иштирокида кимёвий реакциялар ўтади ва ҳужайрага лозим бўлган энергия ҳосил бўлади.

Ферментлар тўпламининг таркиби замбуруғларнинг яшаш тарзи ва ихтисослашиши билан чамбарчарс боғлиқ. Ферментларнинг энг хилма-хиллиги озуқа субстрати сифатида ўсимликлар ва ҳайвонларнинг ўлик тўқималарини ўзлаштирувчи ва ҳар хил материалларда биозарарланиш қўзғатувчи сапротроф замбуруғларда мавжуд. Мураккаб фермент системаси ёрдамида сапротрофлар озуқа манбаи сифатида ҳар хил субстратларни ўзлаштира олади. Факультатив паразитларнинг ферментлар тўплами ҳам анча бой. Аммо, замбуруғнинг паразитик ихтисослашиши даражаси қанча юқори бўлса, унинг ферментлар тўплами шунча кам бўлади. Шундай, факультатив паразитларга нисбатан факультатив сапротрофлар ва айниқса облигат паразитларнинг озуқа субстратлари анча аниқ ва барқарор.

Сифат таркиби бўйича фитопатоген замбуруғларнинг ўсимлик ҳужайра қобиғини емирувчи ферментлари мавжуд. Булардан целлюлаза таъсирида целлюлоза шишади ва эрийди, пектиназа эса ҳужайралараро пластинкаларни эритиш ва тўқималарни бўтқа шаклига келтириш жараёнларини катализ қилади. Бу ферментлари ёрдамида замбуруғ ҳўжайин ўсимлик ҳужайраси ичидаги моддалардан фойдаланишга йўл очади.

Замбуруғ ўсимлик ҳужайрасига киргандан кейин унинг ичидаги моддаларни ўзлаштира оладиган шаклга келтириш вазифасини бажаришда қатнашадиган ферментларининг аҳамияти ошади. Булар биринчи навбатда крахмални гидролизловчи (амилаза), оксилларни парчаловчи (протеаза) ва б. Бу ферментлар ёрдамида замбуруғлар амалда ўсимликнинг барча қисмларини емиради.

Нормал яшаши, ўсиши ва кўпайиши учун замбуруғларнинг кўп озуқа элементларига эҳтиёжи бор, уларнинг орасида энг муҳимлари қаторига карбон, азот, олтингугурт, фосфор, калий, магний ва микроэлементлар (темир, рух, мис, кобальт, марганец, молибден ва б.) киради. Замбуруғларга витаминлар, биринчи навбатда биотин ва тиамин, ўсишни бошқарувчи ва бошқа биологик фаол моддалар ҳам лозим.

Замбуруғларни соф културага ажратиш учун озуқа муҳитини тайёрлаш пайтида организм модда алмашинуви хусусиятлари, уларнинг карбон ва энергия манбааларига эҳтиёжи ҳисобга олинади. Бунда умумий қоида – муҳитда карбон миқдори азотга нисбатан 10-15 барабар кўпроқ бўлиши лозимлигидир. Культураларини бактериал зарарланишдан асраш учун муҳитларни илиқ бўлгунча совутиб, Петри лycopчаларига қуйгач, агар-агар қотишидан олдин уларнинг ҳар бирига 1 мл антибиотик (пенициллин, стрептомицин, хлорамфеникол ва б.) эритмаларидан бирини ёки бир нечтасининг аралашмасини солиш лозим. Булардан фақат хлорамфеникол автоклавда стерилизация қилишга чидамли ва бу жараёнда фаоллигини йўқотмайди. Замбуруғларни ҳар хил субстратлардан ажратиб олиш учун селектив муҳитлар танлаб олинади ва қайси туркум турларини ажратиб олиш режасига кўра махсус кимёвий бирикмалар ҳамда замбуруғлар ўсишини секинлаштирувчи бирикмалардан бири (бенгал нимранги, медицинада ишлатиладиган ҳўкиз сафроси (ўти), натрий пропионат, тритон ёки натрий дезоксихалат) қўшилади.

2.4. ЗАМБУРУҒЛАРНИНГ АТРОФ-МУҲИТ ШАРОИТЛАРИГА МУНОСАБАТЛАРИ

Замбуруғларнинг ҳаёт кечириши, ўсиши, ривожланиши ва паразитлик фаолияти атроф-муҳит шароитларига, биринчи навбатда намлик, ҳарорат, муҳит нордонлиги (рН), кислород билан таъмиланишига ва бошқаларга боғлиқ. Муайян намлик ва ҳарорат мавжуд бўлиши – замбуруғ ривожланиши характерини белгиловчи асосий шартдир. Ўсимлик касаллик билан зарарланиши даражаси буларга бевосита боғлиқлиги туфайли, фитопатогеннинг потенциал имконларини баҳолашда намлик ва ҳарорат алоҳида аҳамият касб этади.

Намлик. Замбуруғларнинг сувга эҳтиёжи томчи намлик мавжудлиги ва ҳавонинг нисбий намлиги (ХНН) билан ифодаланади. Уларнинг аксарияти, масалан, зооспоралари мавжуд бўлган тупроқ замбуруғларининг кўп турлари субстратда ва атроф-муҳитда юқори намлик мавжудлигида яхши ривожланади. Шу билан бирга, тупроқ намлиги керагидан ортиқча бўлиши ҳам кўп замбуруғларга салбий таъсир қилади, чунки бунда улар ҳаёт фаолияти учун зарур бўлган кислородни ола олмайди. Замбуруғларнинг ҳаётчанлигини сақлашга имкон берадиган намлик чегаралари улар фаол ўсиши мумкин бўлган чегараларидан анча кенгрок.

Ривожланиш цикли давомида замбуруғларнинг намликка бўлган талаби ўзгариб туради. Аксарият ҳолларда фитопатоген замбуруғларнинг споралари ўсиши, ўсимлик тўқималарига кириши ва кейинчалик ножинсий споралаш органлари шаклланиши учун томчи намлик ва юқори ХНН мавжуд бўлиши шарт. Ҳақиқий ун-шудринг кўзғатувчи замбуруғлар бундан истисно, чунки улар нисбатан куруқ шароитда ҳам яхши ривожланади. Намлик пасайиши замбуруғларнинг конидиялари ўсиши вақтини узайтиради. Мисол учун *Aspergillus niger* нинг споралари 100% ҳаво намлигида 12 соатда, 85% намликда 17 соатда ва 78% намликда 100 соатда ўсади.

Жинсий кўпайиш органлари ва айниқса тиним даврига кирувчи тузилмалар, масалсан склероцийлар, шаклланиши вақтида юқори намликка бўлган эҳтиёж камаяди.

ХНН паст бўлганида замбуруғнинг вегетатив хужайралари спораларга нисбатан анча тезроқ ҳалок бўлади. Замбуруғ хужайраси олдин эркин, сўнгра боғланган сувни йўқотади. Қанча сув йўқотганлиги билан боғлиқ ҳолда, организм ёки анабиоз ҳолатига киради, ёки ҳалок бўлади. Одатда хужайра боғланган сувининг 7/8 қисмини йўқотганда ҳалок бўлади, бу эса кўп микроорганизмларда ҳаво нисбий намлиги 40-60% бўлганида кузатилади. Мицелийдан фарқли ўлароқ, спора ва конидиялар узок вақт давомида қуришга чидамли. Ўта юқори вакуумда ёки лиофил усулида қуритилган ҳолатда улар бир неча йил давомида ўсиш қобилиятини сақлайди. Ҳаво ва субстрат куруқлигига склероций ва хламидоспоралар ҳам чидамли.

Ҳарорат ҳам замбуруғлар ўсиши ва ривожланишига ҳамда улар қиш пайтида сақланишига таъсир қиладиган муҳим кўрсаткичдир. Минимал ва максимал ҳарорат чегараларидан ташқарида замбуруғлар ўса олмайди. Энг тез ўсиш кузатиладиган ҳарорат оптимум деб аталади. Ўсиш ҳарорати диапазонига қараб замбуруғлар учта катта гуруҳга бўлинади: булар паст ҳароратларда (0-+20°C) яхши ўсадиган психрофиллар, ўртача ҳароратларда (+20-35°C) ривожланадиган мезофиллар ва юқори ҳароратда (50°C ва юқорирок) ўсадиган термофиллардир. Бу бўлинишни шартли деб қабул қилиш лозим, чунки табиатда кўп бир-бирига ўтувчи шакллар мавжуд. Улар учун термотолерантлар (иссиқликка чидамлилар ёки факультатив термофиллар) ва психротолерантлар (совуқка чидамлилар ёки факультатив психрофиллар) атамалари ишлатилади.

Замбуруғларнинг аксарияти учун оптимал ҳарорат 20-25°C. Аммо улардан айримлари ҳароратнинг анча кенг диапазонида – плюс 2 ва минус 40°C орасида ҳам ўса олади. Пастроқ ҳароратда, масалан 0°C атрофида, фақат бир неча психрофил замбуруғ турлари, жумладан қор тагида қишлаётган кузги ғалла майсаларида илдиз чириш ёки димиқиш ва моғорлаш кўзғатувчи замбуруғлар – *Sclerotinia graminearum*, *Microdochium nivale*, *Fusarium avenaceum*, баъзи *Pythium* туркуми турлари ва бошқалар ривожланади. 0°C дан паст ҳароратда замбуруғлар фаол ўса олмайди, аммо уларнинг споралари ва баъзан мицелийлари қаттиқ совуқда ҳам ҳаётчанлигини сақлаши мумкин. Экстремал паст (-269°C) ҳароратларга чидамлилик *Stemphylium sarcinoforme*, *S. ilicis*, *Curvularia geniculata* ва *Cladosporium cladosporioides* турларида мавжудлиги аниқланган.

Термофил ва термотолерант замбуруғлардан *Absidia corimbifera*, *Aspergillus fumigatus*, *A. candida*, *Humicola lanuginosa* ва *Mucor pusillus* хашак тўплари ўз-ўзидан қизиши ва ёнишига ҳамда сақланаётган дон зарарланиши ва йўқотилишига сабабчидир. Баъзи термофил замбуруғлар инсон ва иссиққонли ҳайвонларда касаллик кўзғатади. Инсонларда ҳар хил микозлар кўзғатувчи *Mucor pusillus*, ўпкада аспергиллёз кўзғатувчи

Aspergillus fumigatus ва энцефалит кўзғатувчи *Dactylaria gallopava* турлари уларнинг мисоли бўла олади.

Замбуруғларнинг ҳар бир тури учун муайян ҳарорат диапазони (минимумдан максимумгача) хос бўлиб, бу диапазон ушбу замбуруғлар табиатда ҳаётчанлигини сақлашнинг чегараларини аниқлайди. Оптимал ҳарорат эса патоген замбуруғларнинг ҳар бир тури энг яхши ривожланишини таъминлайди. Агар оптимал ҳарорат билан бирга лозим бўлган намлик ҳам кузатилса, замбуруғларнинг энг тез ўсиши ва ривожланиши кузатилади. Минимал ёки максимал ҳароратларда уларнинг ҳаёт фаолияти сусая бошлайди. Баъзи замбуруғларнинг тиним давридаги споралари, склероцийлари, мева таначалари муайян вақт давомида (минимумдан паст ёки максимумдан юқори) экстремал ҳароратларга бардош бера олади; бу давр давомида замбуруғларнинг барча ҳаётий жараёнлари бутунлай тўхтайди.

Ҳарорат замбуруғлар ареалига бевосита таъсир қилади. Мисол тариқасида *Penicillium* ва *Aspergillus* турларини кўрсатиш мумкин. Умуман олганда, *Penicillium* турларининг кардинал нуқталари *Aspergillus* турлариникидан анча паст. *Aspergillus* турларининг кўпчилиги учун оптимал ҳарорат 30-35°C, *Penicillium* турлариники учун эса 25-30°C. Бунинг натижасида шимолий кенгликларда пеницилларнинг, жанубий кенгликларда эса аспергилларнинг анча кўп турлари мавжуд. Жанубий кенгликлар тупроқларидаги замбуруғларнинг кам қисми пеницилларга мансуб, турлари сони ҳам кам.

Фитопатоген замбуруғлар учун ҳарорат ва намликнинг аҳамиятларини солиштириб кўрадиган бўлсак, замбуруғ ўсимликка тез кириши учун иккови ҳам муҳим эканлигини кўрамиз, кейинги босқичларда эса ҳароратнинг аҳамияти жуда кучаяди. Мицелий ўсимлик ичида ўсиши учун намликнинг унча аҳамияти йўқ, аммо замбуруғ ножинсий споралаш органларини ҳосил қила бошлаши билан, намлик яна чегараловчи факторга айланади. Шу сабабдан, муайян замбуруғ кўзғатган касаллик ривожланиши эҳтимолини аниқлаш учун айти пайтда ҳам ҳарорат, ҳам намликни ҳисобга олиш зарур. Кутилаётган об-ҳаво шароитлари ва касаллик кўзғатувчисининг ҳарорат оптимуми ҳақидаги маълумотларга эга бўлиш касаллик муайян вақт давомида ривожланишини башорат қилишга имкон яратади.

Кислород. Барча замбуруғлар – аэроб организмлар, аммо уларнинг кислородга эҳтиёжи бир хил эмас. Замбуруғларнинг аксарияти, айниқса сапротрофлар ва шартли паразитларнинг кислород билан фаол таъминланишга эҳтиёжи бор. Аммо кўп паразит замбуруғлар кислород кам бўлганида ҳам ривожлана олиш қобилиятини намоён қилади (масалан, кислородсиз шароитда *Fusarium oxysporum* 13 ҳафта давомида ҳаётчанлигини йўқотмайди). Бундай турларга кўп моғор замбуруғлари ҳамда хужайра ичи паразитлари мансуб. Кейингиларда бу хўжайин ўсимликнинг фаол нафас олувчи хужайралари ичида яшашга имкон берувчи хусусият шаклида ҳосил бўлган.

Муҳит реакцияси ҳам замбуруғлар ривожланишида муайян роль ўйнайди. Улар одатда нордон субстратларни ва муҳитнинг биров нордон реакциясини (рН 4-6) хуш кўради, аммо ундан нордонроқ ёки нейтрал ёхуд ҳатто ишқорий субстратларни афзал кўрувчи баъзи турлар ҳам мавжуд. Замбуруғларнинг муҳит реакциясига талаби субстрат таркиби, ҳарорат ва аэрация шароитлари билан боғлиқ ҳолда ўзгариши мумкин.

Нурланишлар. Куёш нурлари (ёруғлик) микроорганизмлар ҳаёт кечириши жараёнларига жиддий таъсир қилувчи атроф-муҳит факторларидан биридир, аммо улар замбуруғлар ривожланишида ҳал қилувчи факторлар қаторига кирмайди. Тажрибаларда ёруғликнинг замбуруғлар спора ҳосил қилишига таъсири ўрганилган. Кўп турларнинг ёруғликка эҳтиёжи умуман йўқ, чунки мицелий одатда ёруғликка кам сезувчан, аммо споралаш органлари нормал ривожланиши ва баъзи турларда ўсиши учун кўпинча тарқок ёруғлик бўлиши лозим. Баъзи замбуруғларнинг споралаш органлари қоронғида умуман ҳосил бўлмайди, баъзилари (*Curvularia lunata*, *Bipolaris sorokiniana*) ёруғликка кўра қоронғида яхшироқ спора ҳосил қилади, бошқалари эса (*Fusarium* sp., *Cercospora* sp.) ёруғлик ўзгаришига бефарқ. Ёруғлик спора ҳосил қилишига ижобий таъсир қилувчи турлар ҳам мавжуд (*Penicillium* spp.). Ёруғликнинг бу жараёнга таъсири битта туркум турлари

орасида ҳам ўзгарувчан бўлиши мумкин: *Botrytis cinerea* ҳам ёруғда, ҳам коронғида конидия ҳосил қилса, *Botrytis gladiolum* фақат ёруғликда ҳосил қилади.

Тўғри тушадиган қуёш нурлари замбуруғларнинг ўсиши ва споралашига ўта салбий таъсир қилади. Фақат ун-шудринг замбуруғлари бундан истисно, улар бундай шароитда фаол ривожланади ва споралаш органларини ҳосил қилади. Ҳар хил, масалан занг замбуруғларининг рангли споралари тўғри тушадиган қуёш нурларига унча-мунча чидамли. Рангсиз споралар тўғри тушадиган қуёш нурлари таъсирида тез ҳалок бўлади. Склероцийлар ва тиним давридаги споралар тўғри тушадиган қуёш нурларига чидамли.

Ультрабинафша (УБ) нурларининг кичик дозалари замбуруғлар ривожланишига ижобий таъсир қилади. Баъзи тўқ тусли замбуруғларда (*Alternaria*, *Bipolaris*, *Exserohilum*, *Drechslera*, *Curvularia*, *Stemphylium* туркумлари турлари) ҳар хил диапазондаги УБ нурлар таъсирида конидиялар ҳосил бўлиши ва улар ўсиши кучаяди. Замбуруғларнинг УБ нурланишга чидамлилиги уларда меланин типидagi тўқ тусли пигмент мавжудлиги билан боғлиқ, деб ҳисоблашади. УБ нурларнинг катта дозалари мутаген ва летал таъсирга эга. Бу таъсир ҳужайраларнинг нуклеин кислоталарида (ДНК ва РНК) юз берадиган кимёвий ўзгаришлар билан боғлиқдир. Улардан энг хавфлиси ДНК да пиримидин димерлари ҳосил бўлишидир. Бу жараён УБ нурланишининг мутаген ва летал таъсирларининг асосий сабаби ҳисобланади. Тўқ тусли замбуруғлар γ-нурланишга чидамлилиги билан ҳам ажралиб туради. Масалан, *Stemphylium* ва *Alternaria* турлари ~161 кл/кг (625 крад) дозага чидайди.

Муҳокама учун саволлар

1. Олдин анъанавий замбуруғлар гуруҳига киритилган организмлар ҳозир тирик табиатнинг нечта мустақил дунёсига бўлинган?
2. Ботаник номенклатуранинг халқаро кодексига биноан замбуруғ турларига ном беришда қўлланиладиган бинар номенклатуранинг моҳияти нима? Бу номенклатурани қўллашнинг мисолиларини келтиринг.
3. Замбуруғларнинг ўзига хос белгилари нималардан иборат? Улар ўсимликлар ва ҳайвонлардан қандай белгилари билан фарқ қилади?
4. Мицелий, гифа, септа, септаланган ва септаланмаган мицелий атамаларни изоҳлаб беринг.
5. Замбуруғлар қандай белгилари асосида тубан ва юксак замбуруғлар гуруҳларига бўлинади?
6. Замбуруғлар ҳужайра қобиғининг тузилиши ва кимёвий таркибини тавсифлаб беринг.
7. Замбуруғ ҳужайраларининг қандай органеллалари мавжуд? Замбуруғнинг битта ҳужайрасида нечта ядро бўлиши мумкин? Ядро бўлиниши қандай усулларда амалга ошади?
8. Замбуруғларнинг ҳаво ва субстрат мицелийларининг фарқи нима? Эктопаразит ва эндопаразит фитопатоген замбуруғлар нималари билан фарқланади? Интрацеллюлар ва интерцеллюлар мицелийлар нималари билан фарқланади?
9. Локал мицелий нималари билан диффуз мицелийдан фарқланади?
10. Гаусторий ва аппрессорий атамаларини тавсифлаб беринг. Уларнинг функциялари нима?
11. Мицелийнинг ўзгарган шакллари қандай тузилмалар қиради? Замбуруғларнинг қандай сохта тўқималари бор?
12. Склероций нима ва у замбуруғларнинг қайси турларида кўп учрайди? Микросклероций нима?
13. Мицелиал стромалар, мицелиал аркончалар, ризоморфлар, мицелиал пардаларни ҳамда столонларни таърифлаб беринг.
14. Замбуруғ танасининг кимёвий таркибига қандай бирикмалар ва кимёвий элементлар қиради? Замбуруғлар озикланишининг ўзига хослиги нима билан ифодаланади?
15. Замбуруғлар озикланишида қандай карбон ва азот манбааларини ўзлаштиради ва уларни қандай бирикмалардан олади? Карбон ва азот манбааларидан қайси бирларига замбуруғларнинг эҳтиёжи катта?
16. Замбуруғларнинг экзоферментлари ва эндоферментларининг функциялари нималардан иборат? Замбуруғларнинг сапротроф, факультатив паразит, облигат паразит ва факультатив сапротроф гуруҳларидан қайсилари энг бой ферментлар тўпламларига эга ва нима учун?
17. Замбуруғлар ўсиши ва ривожланишига атроф-муҳитнинг қайси факторлари кучли таъсир қилади? Замбуруғ споралари ўсиши ва ўсимлик тўқималарига киришида намликнинг роли нима билан ифодаланади?
18. Замбуруғлар ўсиши, ўсимликни зарарлаши ва тўқималарда ривожланиши учун талаб этиладиган ҳарорат минимуми, оптимуми ва максимуми деганда нимани тушунамиз?
19. Психрофил, мезофил, термотолерант ва термофил замбуруғларнинг ҳароратга муносабати бир-биридан нималар билан фарқланади? Ушбу гуруҳларга мансуб замбуруғ турларининг мисолларини келтиринг.

20. Замбуруғлар ўсиши ва ривожланишига кислород мавжудлиги, муҳит нордонлиги ва нурланишлар қандай таъсир қилади?

3-БОБ

ЗАМБУРУҒЛАР ВА ЗАМБУРУҒСИМОН ОРГАНИЗМЛАРНИНГ КЎПАЙИШИ

Замбуруғ ва замбуруғсимон организмларнинг вегетатив кўпайиши. Вегетатив кўпайиш органлари: мицелий бўлакчалари (гифалар), оидиялар, артросторалар (бластосторалар), хламидосторалар ва геммлар.

Жинссиз репродуктив кўпайиш ва ушбу кўпайиш органлари: эндоген споралаш органлари: зооспорангий ва зооспоралар, спорангий ва спорангиосторалар; экзоген споралаш органлари: конидиофора ва конидиялар; коремия, пикнида, ложе.

Жинсий репродуктив кўпайиш усуллари. Плазмогамия, кариогамия, мейоз. Копуляция. Гомоталлизм ва гетероталлизм, псевдогомоталлизм. Замбуруғларнинг жинсий органлари: гаметангий, гаметалар; циста. Тубан замбуруғларнинг жинсий жараёни: изо- ва гетерогамия, хологамия. Оогамия, оогоний, антеридий, ооспора. Зигогамия, зигофоралар, зигоспора.

Юксак замбуруғлар – аскомицетлар ва базидиомицетларнинг дикарионлари, дикариотик ва диплоид мицелийлари ҳосил бўлиши жараёнлари. Ядро фазалари галланиши. Тубан ва юксак аскомицетларнинг халтачалари ҳосил бўлиши жараёнлари. Аскогон, антеридий, аскоген гифалар. Халтачалар «илмоқ» усулида ҳосил бўлиши. Юксак аскомицетларнинг жинсий мева таначалари: клейстотеций, перитеций, апотеций, псевдотеций (аскострома).

Базидиомицетларнинг базидиялари ва базидиосторалари ҳосил бўлиши.

Мавзу бўйича адабиётлар: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11.

Замбуруғлар вегетатив, репродуктив жинссиз ва репродуктив жинсий йўл билан кўпаяди. Замбуруғлар кўпайиши жараёнида ҳосил бўладиган барча хил органлар, жумладан мицелий бўлакчалари, оидия, склероций, хламидоспора, зооспора, спорангиоспора, конидия, зигота, аскоспора, телиоспора, базидиоспора, урединоспора ва ҳоказоларнинг умумий номи *пропагула* деб аталади.

3.1. ЗАМБУРУҒЛАРНИНГ ВЕГЕТАТИВ КЎПАЙИШИ

Замбуруғларнинг вегетатив кўпайиши ножинсий кўпайишнинг бир тури бўлиб, бунда гифа бўлакчалари ва гифаларнинг ўзгарган шакллари – оидиялар (артросторалар), бластосторалар, хламидосторалар, геммлар ва бошқалар воситасида амалга ошади. Бластосторалар гифа хужайралари ёки споралар куртакланиши натижасида ҳосил бўлади. Бунда мицелий хужайраси (спора) нинг бир томонида кичик бўртма пайдо бўлади, у аста-секин ўсиб, катталашади, она хужайрадан ажралади ва ўзи куртакланишни давом эттиради. Куртакланиш натижасида, *псевдомицелий*, деб аталадиган бластосторалар занжирчаси ҳосил бўлади. Бундай кўпайиш усули дрожжаларда ва яланғочхалтачали замбуруғларда учрайди. Мицелийнинг ҳар қандай бир бўлаги ўсиб, янги мицелий ҳосил қила олади. Культураларни сунъий озуқа муҳитида сақлашда вегетатив кўпайтириш усули қўлланилади.

Оидиялар, хламидоспора ва геммлар гифалар алоҳида хужайраларга ажралиб кетиши воситасида ҳосил бўлади. **Оидиялар** (лотинчадан *oidium* – тухум) юпқа қобиқли, овал ёки тухум шаклли бўлиб, ҳаётчанлигини узоқ вақт давомида сақлай олмайди ва замбуруғлар тарқалиши учун хизмат қилади. Баъзан бутун мицелий оидияларга бўлиниб кетади. Ўсганида оидиядан янги мицелий ҳосил бўлади.

Хламидосторалар вегетатив гифа хужайраларидан ҳосил бўлиб, улар якка-якка ёки гуруҳларда, гифа учида (терминал) ёки гифа хужайралари ораларида (интеркаляр) жойлашиши мумкин. Уларнинг қобиғи зич, анча қалин ва тўқ тусли. Бундай қобиғи бўлгани учун хламидаспоралар ноқулай шароитда узоқ вақт давомида ҳаётчанлигини сақлай олади.

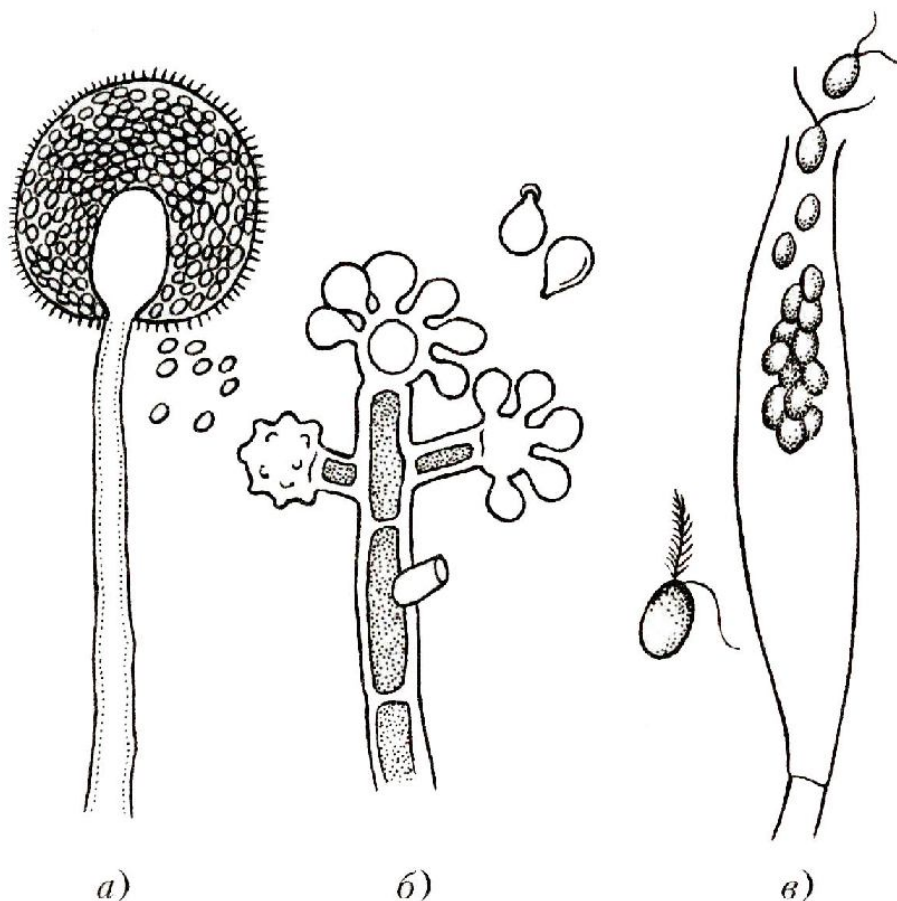
Геммлар хламидостораларга ўхшайди, аммо шакли ва катталиги бўйича кўпроқ фарқланади. Геммлар аскомицетларда (*Taphrina* туркуми турларида), қоракуя, анаморф ва

бошқа замбуруғларда учрайди. Қалин ва тўқ тусли қобиғи мавжудлиги туфайли геммлар ҳаётчанлигини узоқ вақт давомида сақлайди.

Вегетатив кўпайишнинг хилма хиллиги замбуруғларнинг миқдори ортиши ва атроф-муҳитнинг ноқулай шароитларида улар узоқ вақт давомида сақланишини таъминлайди.

3.2. ЗАМБУРУҒЛАРНИНГ РЕПРОДУКТИВ НОЖИНСИЙ КЎПАЙИШИ

Репродуктив кўпайиш ножинсий ёки жинсий йўл билан ҳосил бўлган споралар воситасида амалга ошади. Жинссиз репродуктив кўпайиш споралари замбуруғлар гифаларининг махсус «новдаларида» эндоген ёки экзоген усулда ҳосил бўлади. Споралар ҳосил бўлиши жараёнида пластик материаллар кўп сарфланади, шу сабабдан ножинсий споралаш яхши ривожланган ва етарли миқдордаги заҳира моддалари мавжуд бўлган мицелийда амалга ошади. Эндоген усулда споралар махсус таначалар – **спорангий** ва **зооспорангийлар** ичида, экзоген усулда эса **конидиофора** (конидия банди) устида ривожланади (3.1-расм). Мутаносиб равишда, спорангийда ҳосил бўладиган споралар **спорангиоспоралар** (3.1, а-расм), зооспорангийлардаги споралар **зооспоралар** (3.1, в-расм) ва конидиофораларда ҳосил бўладиганлари **конидиялар** (3.1, б-расм) деб аталади. Зооспоралар яланғоч протоплазмалар бўлиб, битта ёки иккита хивчинчаси воситасида сувда фаол ҳаракатланади. Спорангиоспоралар қаттиқ қобикқа эга ва улар ҳаво оқимлари билан, конидиялар эса ҳар хил усуллар ёрдамида тарқалади.



3.1-расм. Замбуруғларнинг ножинсий репродуктив кўпайиш органлари:

а – спорангий ва спорангиоспоралар; **б** – конидиофора ва конидиялар;

в – зооспорангий ва зооспоралар (Попкова, 2005)

Зооспоралар фитопатоген замбуруғлардан плазмодиофоралар, хитридиомителар ва оомицетларда кузатилади. Ривожланиш циклида ҳаракатчан босқичи мавжуд бўлган замбуруғларнинг зооспораларида икки хил – қамчи шаклли ва усти силлиқ ёки тукли хивчинчалар учрайди:

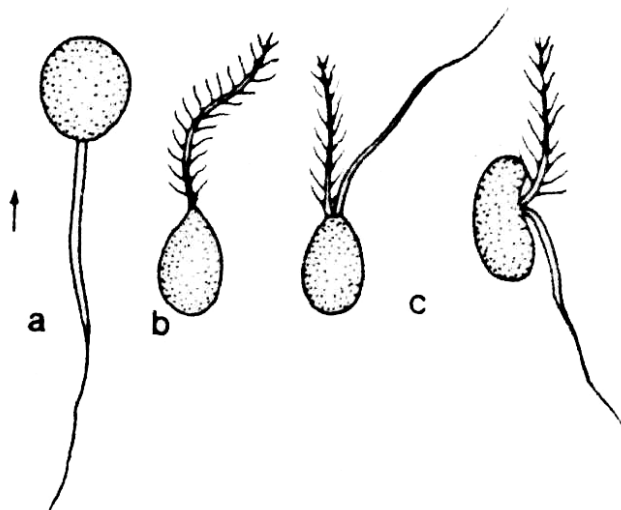
1) битта, орқа томонида жойлашган қамчи шаклли, силлиқ хивчинчали зооспоралар *Chytridiomycota* филуми турлари учун характерли (3.2, а-расм);

2) битта, олд томонида жойлашган тукли хивчинчали зооспоралар *Hyphochytridiomycota* филуми турлари учун характерли (3.2, b-расм);

3) иккитта, олд томонида тукли ва орқа томонида силлиқ (гетероморф, гетероконт) хивчинчали зооспоралар *Oomycota* филуми турлари учун характерли (3.2, c-расм, ўнг томонда);

4) узунлиги ҳар хил бўлган иккитта силлиқ (изоморф) хивчинчали зооспоралар Протозоа оламига кирадиган филумларнинг турлари (шилимшиқ моғорлари) учун характерли. Бу организмлар ҳаётчанлигини фақат сувда сақлай олади.

Кўпайиши зооспоралар воситасида амалга ошадиган замбуруғлар ривожланиши учун юқори ХНН ва томчи намлик мавжуд бўлиши талаб этилади. Шунинг учун карам киласи, картошканинг рак, чангли калмараз, фитофтороз каби ва баъзи бошқа, кўзғатувчилари зооспоралар билан кўпаявчи, замбуруғлар кўзғатадиган касалликларнинг кучли ривожланиши фақат юқори намлик шароитида кузатилади.



3.2-расм. Зооспоралар хивчинчалари: а – қамчи шаклли, b – тукли, c – иккита ҳар хил хивчинчали; зооспоралар стрелка билан кўрсатилган йўналишда сузати (Gams et al., 1987).

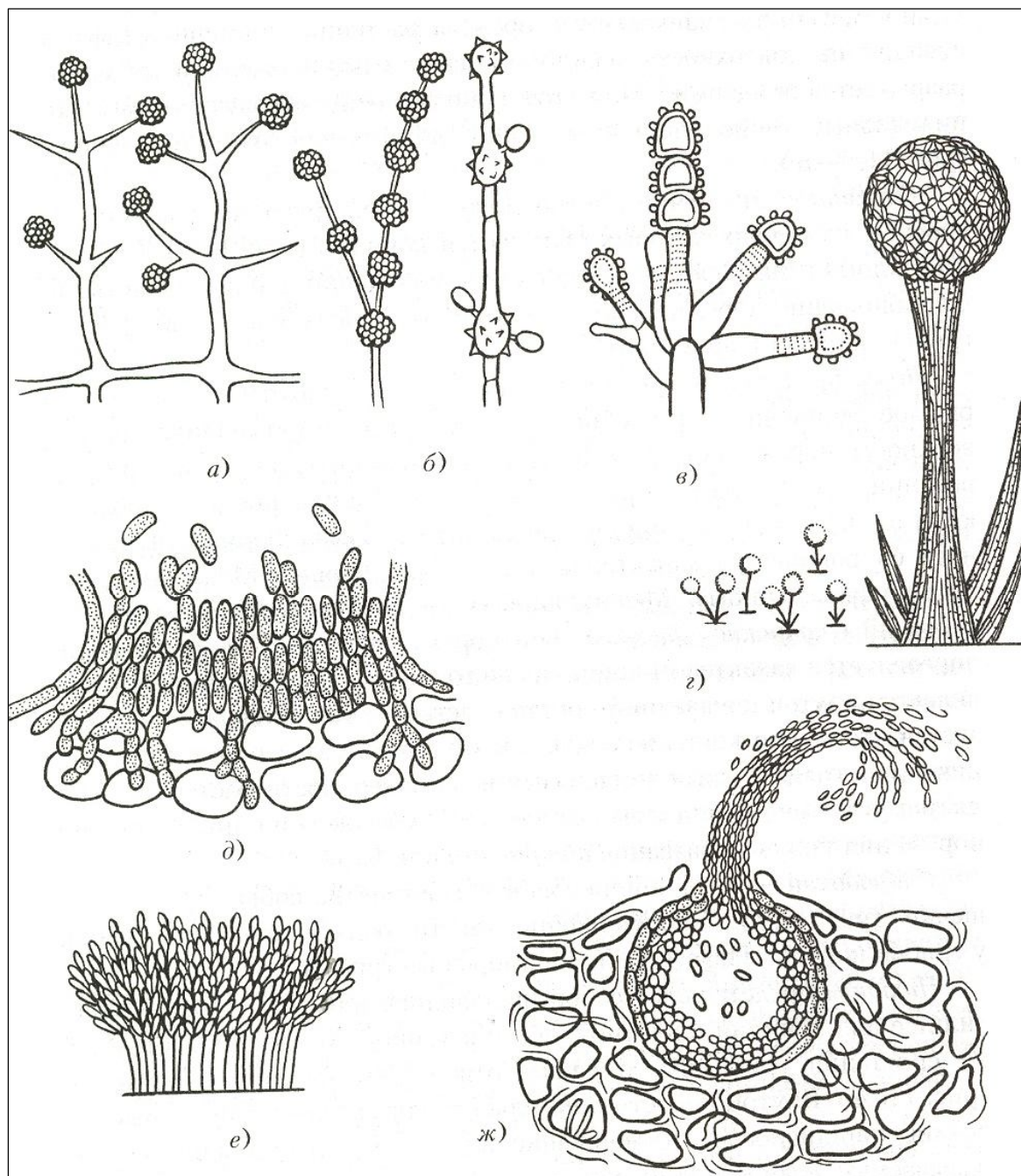
Тубан замбуруғлар ножинсий кўпайишининг яна бир шакли – спорангиал споралашдир. Спорангиоспоралар спорангийнинг йиртилган жойидан ташқарига чиқади ва ҳаво оқимлари билан тарқалади. Бундай ножинсий кўпайишнинг мисоли – баъзан моғорлаган нонда ёки ҳар хил уруғларни ўстирганда пайдо бўладиган бошсимон моғор касаллигининг кўзғатувчисидир (*Mucor* туркумига мансуб замбуруғ).

Тубан замбуруғларнинг эндоген споралари сувли ёки жуда юқори намлик муҳитида ривожланади. Замбуруғларнинг куруқликда яшаш тарзига ўтиши жараёнида зооспорангийлар спорангийларга ва ҳаракатчан зооспоралар ҳаракатсиз спорангиоспораларга айланган. Замбуруғларнинг куруқликда янада мукамаллашиши экзоген споралаш – конидиофоралар ва конидиялар – пайдо бўлишига олиб келган.

Конидиялар қуйидагича шаклланади. Конидиофора учи сал ўсади, кичик бўртма пайдо бўлади ва унга протоплазма оқиб ўтади. Кейин конидиофора муртагида кўндаланг жойлашган тўсиқ (септа) ривожланади, у бўртмани (ёш конидияни) конидиофорадан

ажратади. Аста-секин конидия катталашади, ички қатламлар ҳосил бўлиши натижасида қобиғи қалинлашади. Септа ўсиши тугаганида, конидия конидиофорадан ажралиб кетади. Баъзи ҳолларда биринчи конидия тушиб кетгач, унинг ўрнида, юқорида кўрсатган усулда, иккинчи, учинчи ва ҳ. конидиялар ҳосил бўлади. Кўп ҳолларда конидиофоранинг учида бир вақтда бир неча конидия ривожланади ва конидия занжирчалари ёки конидия бошлари ҳосил бўлади.

Замбуруғларда конидиал споралаш спорангиал споралашга нисбатан кўп тарқалган. Дунёдаги етакчи микологлар томонидан юксак замбуруғлар (аско-, базидио- ва дейтеромицетлар) нинг ножинсий кўпайиши жараёнида ҳосил бўладиган пропагулаларни споралар демасдан, конидиялар деб аташ, спора атамасини бошқа пропагулалар (зоо-, спорангио-, аско- ва базидиоспоралар) учун ишлатиш қатъий тавсия қилинган



3.3-расм. Замбуруғларнинг конидиал кўпайиш органлари: *а,б,в* – якка-якка жойлашган конидиофоралар; *г* – коремия; *д* – ёстиқча (ложе); *е* – спородохий; *ж* – пикнида (Попкова ва б., 2005).

Конидиялар ҳар хил ўлчамга, тусга (рангсиз ва турли тусли), шаклга (думалоқ, ип, урчук, тўқмоқ, тескари тўқмоқ, шохланган ва ҳ.), конидиофорага бирикиш усулларига эга, улар бир ва кўп ҳужайрали бўлиши мумкин. Конидиофоралар оддий, шохланган, рангсиз ёки ҳар хил тусли ва умуман белгилари хилма-хил бўлиши мумкин. Замбуруғларнинг туркумлари ва турларини аниқлашда конидиофора ва конидияларнинг белгилари муҳим диагностик аҳамиятга эга. Конидиофоралар якка-якка ёки гуруҳларда жойлашиши мумкин (3.3, а,б,в-расмлар). Кўп патоген замбуруғларнинг мицелийлари зарарланган ўсимлик органларининг тўқималари ичида ривожланади. Уларнинг конидиофоралари ташқарига баргларнинг оғизча (устъица) ларидан ёки эпидермисни ёриб чиқади. Бунда конидиофоралар махсус конидиал тузилмалар – коремия, ёстикча, спородохий ва пикнидаларни ҳосил қилади (3.3, г, д, ж-расмлар).

Коремия. Устки қисмида конидиялар ҳосил бўладиган, бир-бирига зич ёпишиб жойлашган конидиофоралар коремия (3.3, г-расм) деб аталади. Коремия устидаги конидиялар тўпламлари куруқ кукун ёки шилимшиқ ҳолида бўлиши мумкин. Бу конидиал тузилма анаморфа замбуруғларнинг Гифомицетлар (*Hyphomycetales*) тартиби турларига хос.

Ёстикчалар ясси жойлашган гифалар ва зич конидиофоралардан (3.3, д-расм) ташкил топади ва улар зарарланган субстрат устида ёки ичида жойлашади. Кейинги ҳолда ёстикчалар етилгандан сўнг эпидермисни ёриб, ташқарига очилади. Конидиофоралар ёстикча устида яхлит қатлам шаклида жойлашади. Бу конидиал тузилма анаморф замбуруғларнинг Меланконийлар (*Melanconiales*) тартибига мансуб турларида учрайди. Улар қўзғатадиган ўсимлик касалликлари *антракнозлар* деб аталади. Антракноз билан зарарланган ўсимлик органи ичида қўзғатувчининг мицелийси ривожланади ва эпидермис остида кўплаб конидиофора ва конидиялари ҳосил бўлади. Улар кўпайганида, уларнинг босими туфайли эпидермис ёрилади ва конидиялар тарқалади.

Спородохийлар субстрат устида жойлашган конидиофоралар ва конидияларнинг ёстикчаларидир (3.3, е-расм). Бу конидиал тузилма анаморфа замбуруғларда кўп учрайди.

Пикнидалар думалоқ, тухум, нок ва бошқа шакллардаги мева таначалари (3.3, ж-расм) бўлиб, одатда тўқ тусли қобиққа ва устки қисмида оғизча (устъица) га эга. Пикнида ичида конидиофоралар ва конидиялар (пикноспоралар) мавжуд. Конидиялар пикнида ичида тўпланади, кейин оғизчадан шилимшиқ массаларда чиқади ва ҳавода қуриб, томчилар ёки буралган иплар шаклида қотиб қолади. Шилимшиқ модда ёмғир ёки шудринг сувида эрийди, конидиялар сув томчиларига ўтади ва ёмғир ҳамда шамол воситасида тарқалади. Кўпинча пикнидалар субстрат ичида жойлашиб, ташқарига фақат оғизчаси чиқади. Баъзи замбуруғларнинг пикнидалари субстрат устида жойлашади.

Айрим турларда пикнидаларнинг тўқ тусли қобиғи уларни қуролланмаган кўз билан кўриш имконини беради. Шу сабабдан зарарланган ўсимлик тўқималарида пикнидалар мавжудлигини аниқлаб, баъзи касалликларнинг диагнозини қўйиш мумкин. Бу конидиал тузилма анаморф замбуруғлар (*Deuteromycetes* гуруҳи) нинг Пикнидали замбуруғлар (*Sphaeropsidales*) тартиби турларига хос. Пикнидалар конидияларни ташқи муҳитнинг ноқулай шароитларидан ҳимоя қилади, улар ўсимлик қолдиқларида сақланади ва замбуруғ кишлашини таъминлайди.

Кўп фитопатоген замбуруғлар ўсув даврида бир неча жинссиз конидиал кўпайиш авлодларини беради. Улар табиий инокулюм кенг тарқалиши ва ўсимликлар кўп марталаб қайта зарарланиши функцияларини бажаради. Демак, ножинсий споралар асосан патогеннинг миқдори кўпайиши ва кейин инфекция тарқалиши учун мўлжалланган. Кам ҳоллардагина конидиал кўпайиш қўзғатувчи ноқулай атроф-муҳит шароитларида ҳаётчанлигини сақлаши учун хизмат қилади.

3.3. ЗАМБУРУҒЛАРНИНГ РЕПРОДУКТИВ ЖИНСИЙ КЎПАЙИШИ

Жинсий йўл билан ҳосил бўлган споралар асосан замбуруғ турлари ноқулай шароитда ҳаётчанлигини сақлаш ҳамда популяцияда генетик хилма-хилликни таъминлаш учун хизмат қилади. Жинссиз кўпайиш пропaгулалари эса субстратни тез эгаллашни таъминлайди. Замбуруғ ривожланиши жараёнида ҳар мавсумда бир неча жинссиз кўпайиш авлодларини беради. Уларнинг жинсий кўпайиши эса мавсумда бир марта, одатда ўсув даври охирида ноқулай об-ҳаво шароитлари кузатилганда, қиш келиши арафасида ўрин олади. Жинсий усулда ҳосил бўлган споралар қишлайди ва кейинги йили баҳорда ёки ёз бошида ўсади ва ўсимликларни бирламчи зарарлайди.

Жинсий жараён анаморф замбуруғлардан ташқари барча таксономик гуруҳларга мансуб турларда аниқланган. Бу жараёнда махсус жинсий ҳужайралар иштирок этади. Ҳар қандай жинсий жараённинг моҳияти – иккита ҳужайра қўшилиши ва ота-она организмларидан ирсий материал олган янги организм пайдо бўлишидир. Жинсий жараён замбуруғлар ўзгарувчанлигининг асосий механизми бўлиб, у орқали замбуруғларнинг янги физиологик ирқлари шаклланади. Демак, замбуруғлар ҳаётида жинсий жараённинг асосий функцияси – табиатда уларнинг янги, жумладан патоген шакллари пайдо бўлишидир.

Жинсий жараён учта – *плазмогамия*, *кариогамия* ва *мейоз* (*ядро редукцион бўлиниши*) босқичларидан иборат бўлиб, улар баъзан тез бирин-кетин ўтади, аммо баъзан чўзилиб кетиб, организмнинг бутун ҳаётини қоплайди. Биринчи босқичда иккита (оталик ва оналик) ҳужайранинг протоплазмалари қўшилади (бу жараён плазмогамия ёки *копуляция* деб аталади). Иккинчи босқичда иккита ядро қўшилади ва хромосомаларнинг икки тўпламига эга бўлган диплоид ($2n$) ядро пайдо бўлади. Учинчи босқичда ядро редукцион бўлинади ва хромосомаларнинг гаплоид (n) тўплamlари қайтадан ҳосил бўлади.

Замбуруғлар ривожланиш циклида жинсий жараённинг алоҳида босқичлари эгаллайдиган муддатлар ўта муҳим. Плазмогамия жараёнида ҳар икки ҳужайранинг гаплоид (n) ядролари битта умумий протоплазма ичига тушади ва баъзан улар дарҳол қўшилади (кариогамия бўлади), диплоид ($2n$) ядро ҳосил бўлади, аммо кўпинча улар муайян вақт давомида мустақиллигини сақлайди ($n + n$). Копуляция натижасида ҳосил бўлган икки ядроли ҳужайра *дикарион* ($n + n$) деб аталади. Дикарион ўсиб янги мицелий ҳосил қилса, унинг ҳужайралари ҳам икки ядроли бўлади, бундай мицелий *дикариотик* мицелий деб аталади. Кейин жинсий жараённинг иккинчи босқичи (кариогамия) бўлиб ўтади ва таркибида иккита хромосома тўплами бўлган диплоид ядро ($2n$) пайдо бўлади. Диплоид ҳужайра ўсиб, мицелий ҳосил қилса, диплоид мицелий ҳосил бўлади.

Ҳар хил замбуруғларда ҳар хил бўлган ривожланишининг муайян босқичида мейоз бўлиб ўтади ва хромосомаларнинг гаплоид тўплами тикланади. Шундай қилиб, жинсий кўпая оладиган ҳар бир замбуруғ турининг ривожланиш циклида гаплоид (n) ва диплоид ($2n$) ёки дикариотик ($n + n$) ҳолатлар (ёки ядро фазалари) алмашиб туради: копуляциядан мейозгача – *диплоид (дикариотик) фаза* ва мейоздан янги копуляциягача – *гаплоид фаза* ўрин олади.

Барча тубан замбуруғларнинг жинсий жараёни натижасида тиним даври споралари (цисталар, ооспоралар ва зигоспоралар) ($2n$) ҳосил бўлади (3.4-расм). Цисталардан ва ооспоралардан муртак зооспорангийлар (n), зигоспоралардан эса одатда муртак спорангийлар (n) ўсиб чиқади. Тиним давридаги споралар ўсганида ядро редукцион бўлинади ($2n \rightarrow n + n$) ва ёки гаплоид мицелий (n), ё ичида гаплоид споралари мавжуд бўлган спорангий (n) ҳосил бўлади, яъни гаплоид фаза тикланади. Шундай қилиб, кўп замбуруғлар ривожланиш циклининг асосий қисмини, яхши ривожланган вегетатив мицелий, ножинсий ва жинсий кўпайиш органлари мавжуд бўлган гаплоид фаза эгаллайди. Уларнинг диплоид фазаси жуда қисқа вақт олади ва замбуруғнинг тиним даври фазаси билан чегараланади.

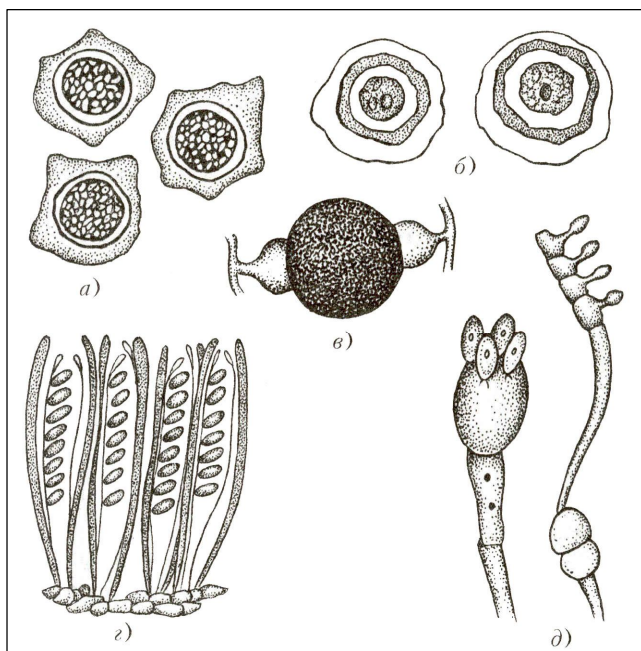
Замбуруғларнинг жинсий органлари **гаметангийлар**, жинсий хужайралари - **гаметалар** деб аталади. Морфологияси бир хил бўлган оталик ва оналик хужайралар кўшилиши **изогамия** (ёки **изогаметогамия**), ҳар хил бўлганлари кўшилиши эса – **гетерогамия** (ёки **гетерогаметогамия**), деб аталади. Оомицетларда дифференциялашган жинсий органлар воситасида амалга ошадиган жинсий жараён **оогамия**, деб аталади. Огамия гаметангиогамия типига мансуб.

Жинсий репродуктив кўпайиш тубан ва юксак замбуруғларнинг (анаморф вакилларида ташқари) барча гуруҳларида мавжуд, аммо у ҳар хил кечади. Тубан замбуруғларнинг энг оддий жинсий жараёни **изогамия**, яъни иккита шакли бир хил ва ножинсий босқичининг зооспораларига ўхшаш бўлган **планогамета** (ҳаракатчан гамета) лар кўшилишидир (яъни, гаметогамия, ёки изогамия). Копуляция натижасида дикарион – хивчинчалари мавжуд бўлган, ҳаракатчан **планозигота** пайдо бўлади. У кўзгатувчи билан зарарланишга мойил бўлган ўсимлик тўқимасига киради, хивчинчлари ва ҳаракатчанлигини йўқотади, зич қобиқ билан ўралади ва тиним даври спораси – **цистага** айланади (**3.4, а-расм**).

Етилган цистада кариогамия кечади ва диплоид ядро ҳосил бўлади. Кейинчалик ядро редукцион бўлинади, ҳосил бўлган гаплоид ядролар митоз усулида бўлинади ва кўп ядроли хужайра – зооспорангий ҳосил бўлади. Ҳар бир гаплоид ядро атрофида цитоплазма участкалари ажралади, булар бўлажак зооспоралардир. Тўла етилган зооспорангийларнинг қобиғи йиртилади ва зооспоралар ташқарига босим билан отилади. Ушбу баён этилган, шакли бўйича энг оддий жинсий жараён, ўсимликларда кўпинча хужайра ичи паразитлари сифатида ривожланадиган тубан замбуруғларга (*Olpidium brassicae*, *Synchytrium endobioticum*) хос. Шилимшиқ замбуруғсимон организмлар (миксомицетлар) да изогамия жараёнида диплоид амёбоид ҳосил бўлади.

Оогамия ва зигогамия – жинсий кўпайишнинг мураккаброқ шакллари.

Оогамия жараёнида мицелийда шакли ва тузилиши ҳар хил бўлган жинсий хужайралар – оналик **оогоний** ва оталик **антеридий** ривожланади. Уларнинг таркиби кўшилиши натижасида, зич, қобиғи кўп қатли ооспора ҳосил бўлади (**3.4, б-расм**). Тиним даврини ўтгач, ооспоранинг ядролари кўшилади ва диплоид ядро ҳосил бўлади. Ооспоралар ўсганида диплоид ядро редукцион бўлинади ва гаплоид ядролар пайдо бўлади. Гаплоид ядролар ҳам бирин-кетин бўлинади ва кўп ядроли зооспорангий ривожланади. Ооспоралар экзоген усулда – ўсимлик тўқималари устидаги мицелийда (*Pythium* sp.) ёки эндоген усулда – тўқима ичида хужайралараро бўшлиқда (*Plasmopara viticola*) ҳосил бўлиши мумкин. Оогамия сохта ун-шудринг кўзгатувчи патогенларда учрайди.



3.4-расм. Замбуруғларнинг жинсий жараёнларида ҳосил бўладиган споралар: а – цисталар; б – ооспоралар; в – зигоспора; г – асклар ва аскоспоралар; д – базидиялар ва базидиоспоралар (Попкова, 2005)

Зигогамия жараёни амалда гаметангиогамия бўлиб, бунда ҳар хил жинсли иккита мицелийнинг ташқи кўриниши бир хил ёки ҳар хил бўлган иккита хужайраси қўшилади. Мицелийлардан калта гифалар ўсиб чиқади, уларнинг учки қисми шишади, кўп ядроли протоплазма билан тўлади. Булар гаметангийлардир. Улар бир-бирига қараб, учлари бир-бирига теккунча ўсади ва ўз мицелийларидан септалар воситасида ажралади. Бир-бирига теккан жойда хужайраларнинг қобиғи эрийди ва уларнинг таркиби қўшилади. Ичида дикарионлар мавжуд бўлган зигота устида кўп қатли, рангли ва ташқи қисми ғадир-будур бўлган қобиқ ривожланади. Бу, тиним даврига кирадиган хужайра **зигоспора**, деб аталади (3.4, в-расм). Зигоспора ўсганида ичида спорангиоспоралари бўлган спорангий ҳосил бўлади.

Цисталар, ооспоралар ва зигоспоралар тиним даври спораларидир, улар қалин қобиқ билан ўралган ва тур нокулай шароитларда ҳаётчанлигини сақлаши учун хизмат қилади. Улар **тубан замбуруғларга** хос. Замбуруғларнинг бу гуруҳи вакиллари жинсий жараёнини тадқиқ қилиш, биологик нуктаи-назардан ўта муҳим бўлган, замбуруғлар жинси мавжудлиги ҳақидаги кашфийётга олиб келди. XX аср бошида А. Блэксли ва унинг ходимлари *Mucorales* тартибига мансуб аксарият турларнинг битта спорадан ўсиб чиққан мицелийсида зиготалар ривожланмаслигини аниқлашди. Фақатгина ташқи кўриниши бир хил бўлган иккита муайян мицелий гифалари учрашганида, уларда жинсий органлар пайдо бўлади ва уларнинг хужайралари қўшилиши натижасида зигота ҳосил бўлади. Мукор замбуруғларида жинсий жараён изогамия типига эканлиги (қўшиладиган органлар шакли ва катталиги бир хиллиги) туфайли ва мицелийларнинг ташқи белгилари асосида уларни оталик ва оналик хилларига ажратиш мумкин эмас. Улар орасидаги бу фарқ “+” ва “-” белгилари билан белгиланади, ҳар хил жинслилик эса **гетероталлизм** (ҳар хил **таллом** – замбуруғнинг вегетатив танаси), деб аталади, бир мицелийда ҳар икки жинс белгилари мавжудлиги эса **гомоталлизм** (бир хил таллом) номини олган.

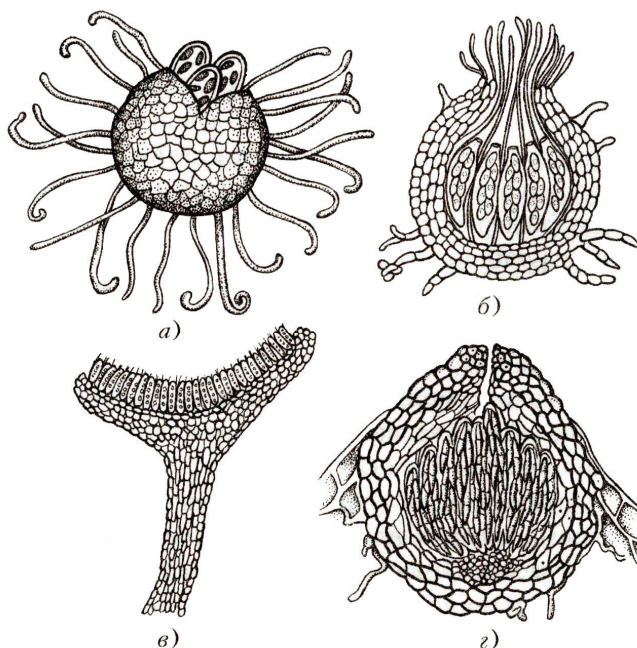
Кейинчалик ҳар хил жинслилик тубан ва юксак замбуруғларнинг кўп турларида топилди, айрим ҳолларда уларнинг жинсини оталик ва оналик аъзолари тузилишидан аниқлаш мумкин бўлди.

Гетероталлизм замбуруғларнинг барча асосий гуруҳларида мавжудлиги аниқланган. Гетероталлик замбуруғларда жинсий жараён фақат иккита ҳар хил жинсли, “+” ва “-” мицелийлар учрашганида амалга ошади. Мисол учун, *Phytophthora infestans* замбуруғининг ҳар икки жинсли мицелийлари Мексикада (Толука номли юксак тоғ водийсида) ва баъзи Европа мамлакатларида ҳамда Россиянинг Европа қисмида учрайди. Бу минтақаларда фитофтороз қўзғатувчисининг ооспоралари кўп миқдорларда ҳосил бўлади ва улар бир неча йиллаб ҳаётчанлигини сақлайди.

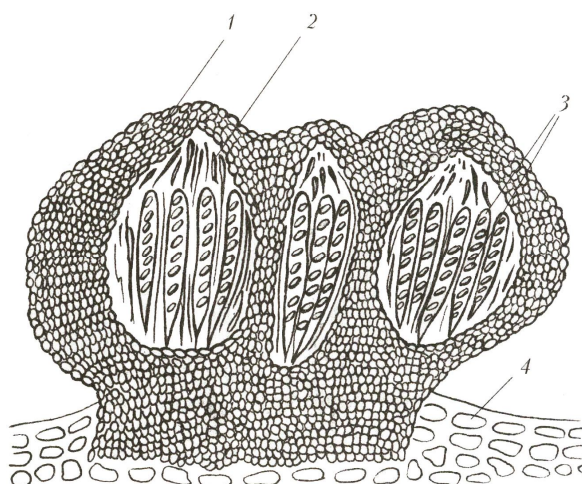
Юксак замбуруғлар – аскомицетлар ва базидиомицетларда – оталанган хужайра тиним даври спорасини ҳосил қилмайди, балки ривожланишини давом эттириб, дикариотик ёки диплоид мицелий ҳосил қилади. Кейинчалик ушбу мицелийдан аскомицетларда ичида аскоспоралари бўлган асклар (халтачалар), базидиомицетларда эса устида базидиоспоралари бўлган базидиялар шаклланади.

Юксак замбуруғ (аскомицет ва базидиомицет) ларда жинсий жараён асклар ва базидиялар ҳосил бўлиши билан якунланади (3.4, г, д-расм). **Асклар** – Аскомикота бўлимининг асосий споралаш аъзолардир. Улар шар, тухум, тўқмоқ, цилиндр, халтачасимон ёки бошқа шаклли тузилмалар бўлиб, ичида эндоген усулда аскоспоралар ҳосил бўлади (3.4, г-расм). Аскоспоралар ҳам ҳар хил – думалокдан то ипсимонгача шаклларга эга. Одатда аск ичида 8 та аскоспора бўлади. Қобиғи тузилишига қараб асклар 2 та гуруҳга бўлинади. **Прототуникат аскларнинг** қобиғи юпка, осон емирилиувчан ва уларда ҳосил бўладиган аскоспоралар пассив шаклда тарқалади. **Эутуникат аскларнинг** қобиғи қалинроқ ва улар аскоспоралар тарқалишида фаол қатнашади. Эутуникат асклар ҳам икки гуруҳга – қобиғи юпкароқ ва бир қат бўлган **унитуникат асклар** ва икки қат бўлган **битуникат аскларга** – бўлинади. Аскоспоралар битуникат асклардан фаол отилади.

Аскомицетларнинг жинсий органлари дифференциациялашган ва уларнинг жинсий жараёни ҳар хил шаклга эга. Тубан аскомицетларда вегетатив гаплоид мицелийнинг икки хужайраси қўшилади, кариогамиядан сўнг диплоид ядро икки марта (биринчиси редукцион) бўлинади. Ҳосил бўлган 8 та ядро цитоплазма билан ўралиб, 8 та аскоспора ҳосил бўлади. Жинсий жараённинг бу шакли тубан замбуруғларникига ўхшаб кетади, аммо бу ҳолда зигота тиним даври спорасига айланмайди, балки дарҳол ўсиб, аск ва аскоспораларни ҳосил қилади.



3.5-расм. Аскомицетларнинг мева таначалари: а – ёпиқ перитециоид аскокарп; б – ярим очик аскокарп (перитеций); в – очик аскокарп (апотеций); г – хўжайин ўсимлик тўқимаси ичидаги локулда ҳосил бўлган ярим очик аскокарп (псевдотеций, бир локулли аскострома) (Попкова и др., 2005).



3.6-расм. Строма ва унинг ичидаги мева таначалари: 1 – строма; 2 – локул; 3 – халтачалар ва аскоспоралар; 4 – хўжайин ўсимлик тўқимаси (Попкова и др., 2005).

Юксак аскомицетлардаги жинсий жараён ҳам гаметангиогамия типига бўлиб, бунда оталик жинсий хужайра – **антеридийнинг** таркиби оналик хужайра – **аскогонга** – оқиб ўтиши орқали амалга ошади. Ядролари кўшилмайди, шу сабабдан **дикарионлар** ($n + n$) пайдо бўлади. Оталанган аскогон ҳам тиним даврига ўтмайди, балки ўсиб, **аскоген гифаларини** ҳосил қилади, ўз навбатида, улар ҳам шохланиб ўсади ва «**илмоқ**» усулида халтачалар ҳосил бўлади. Бу гифаларнинг икки ядролиликни сақлаган учларида асклар ривожланади, аскларда кариогамия ($n + n \rightarrow 2n$) ва редукцион бўлиниш юз беради ($2n \rightarrow n + n$). Халтача ичидаги 8 та гаплоид ядро атрофида, эндоген шаклда, 8 та аскоспора шаклланади. Улар ўсганида, гаплоид мицелий ҳосил қилади. Шундай қилиб, аскомицетлар ривожланиш циклининг кўпроқ қисмини гаплоид фаза (n), бироз камроқ қисмини дикариофаза ($n + n$) эгаллайди ва диплоид фазаси ($2n$) энг қисқасидир.

Баъзи аскомицетларда антеридий мавжуд бўлмайди, уларнинг вазифасини **спермацийлар** бажаради. Тузилишидан спермацийлар майда конидияларга ўхшаш бўлиб (шунинг учун микроконидиялар ҳам дейилади), аскогондан анча узоқ жойларда ҳосил бўлади ва аскогонга ҳаво оқими, ёмғир томчилари ва ҳашаротлар ёрдамида тушади.

Аскомицетларнинг ҳар хил гуруҳларининг асклари ҳар хил шаклга эга бўлиб, улар бевосита мицелийда ёки махсус мева таначаларида ҳосил бўлади. Мева таначаларининг тузилиши, асклар ва аскоспораларнинг шакли, уларнинг мева таначаларидан чиқиш ва тарқалиш усуллари – бу синф вакиллариининг систематикасида муҳим белгилар ҳисобланади. Аскомицетлар мева таначаларининг шакли ва тузилиши ҳар хил ва уларнинг бир неча типларини ажратишади (**3.5 ва 7.4-расмлар**).

Клейстотеций (эски номи *клеистокарпий*) – думалок, бутунлай ёпиқ мева таначаси бўлиб, унинг ичидаги аскларнинг қобиғи тезда емирилади ва аскоспоралар мева таначаси емирилганидан кейин эркин ҳолатга чиқади (**7.4-расм**). Клейстотецийлар Плектотецийлар тартиблар гуруҳи вакилларида учрайди (7-бобга қаранг).

Ёпиқ перитециоид аскокарп думалок, бутунлай ёпиқ мева таначаси бўлиб, ичида асклар ва аскоспоралар мавжуд (**3.5, а-расм**). Уларнинг асклар чиқиши учун махсус тешиги йўқ. Аскоспоралар аскокарп емирилганидан ёки унинг умумий қобиғи йиртилгандан кейин чиқади. Бундай мева таначалари ҳақиқий ун-шудринг замбуруғларига хос.

Кўп адабиётларда бундай аскокарпларни ҳалигача *клеистотецийлар* деб аташади, аммо, кейинги вақтларда маълум бўлишича, ичида асклари нотартиб равишда жойлашадиган клейстотецийлардан фарқли ўлароқ, ун-шудринг замбуруғларининг асклари, перитецийлар ва псевдотецийлардаги каби, аскокарпнинг базал қисмида жойлашади, шу сабабдан уларни ҳозир умумий «аскокарп» термини билан аташади (ушбу мева таначаларининг тузилиши 11-бобда муҳокама қилинади).

Перитеций – ярим ёпиқ, шар, нок ёки бошқа шаклли мева танчаси бўлиб, унинг устки қисмида, ичидан асклар ва аскоспоралар чиқиши учун хизмат қиладиган тор тешиги бор (**3.5, б-расм**). Етилган аскоспоралар перитецийдан бирин-кетин фаол отиб чиқарилади. Оталангандан кейин ривожланадиган аскоген гифалардан нафакат асклар, балки мева таначаларининг деворлари ҳамда *парафиза*, деб аталадиган, аскларни вертикал ҳолда ушлаб туришга мўлжалланган, мицелийнинг махсус ўсмалари ҳам ҳосил бўлади. Бу гуруҳ замбуруғлари аскларининг қобиғи бир қатламдан иборат. Перитецийлар асосан Пиреномицетлар тартиблар гуруҳи вакилларида хос.

Апотеций – очик, ликопча, диск ёки бошқа шаклли мева таначаси бўлиб, ички қисмида, кенг қатлам сифатида, цилиндрсимон асклар жойлашади (**3.5, в-расм**). Апотецийлар Дискомицетлар тартиблар гуруҳининг кўп турларида, жумладан, оқ чириш (*Sclerotinia sclerotiorum*), олма ва нокнинг мева чириши, ёки монилиоиз (*Monilia fructigena*) кўзгатувчиларида учрайди.

Клейстотеций, ёпиқ перитециоид аскокарп, перитеций ва апотеций – ҳақиқий мева таначаларидир. Уларнинг қобиклари (перидийлари) плазмогамиядан сўнг ҳосил бўлади.

Гаплоид вегетатив гифалар аскоген гифалар ва халтачаларни ўраб олиб, зич жойлашган кобиқ тўқимасини ҳосил қилади.

Аскострома. Асклар аскострома деб аталадиган, мицелиал стромаларнинг махсус бўшлиқларида – **локулларда** ҳам ҳосил бўлиши мумкин. Аскострома қуйидаги усулда ҳосил бўлади. Олдин бир-бирига чирмашиб кетган гифалар ўрамидан строма ривожланади. Кейин унинг ичида аскогонлар ва антеридийлар ҳосил бўлади ва жинсий жараён юз беради. Аскоген гифалар ва улардан ривожланадиган асклар босими строма ичини кенгайтиради ёки йиртади. Натижада бўшлиқлар – локуллар ҳосил бўлади. Ҳар бир локул ичида битта ёки бир нечта аск мавжуд бўлади. Ичида битта локул бўлган аскострома **псевдотеций** деб аталади. Строманинг бўшлиқлар устидаги қисмлари бутунлай емирилади ва ҳосил бўлган тешик орқали аскоспоралар ташқарига чиқади. Асклари аскостромаларда ривожланадиган аскомицетлар махсус – Локулоаскомицетлар – тартиблар гуруҳига ажратилган.

Баъзи аскомицетларнинг перитецийлари, псевдотецийлари ва апотецийлари, ҳар хил консистенцияли мицелий гифаларининг кўпроқ ёки камроқ ҳажмли ўрамларидан ташкил топган стромалар ичига ботиб, жойлашади (**3.6-расм**). Строманинг шакли ва субстрат ичига қанчалик ботганлиги аскомицетлар систематикасида муҳим аҳамиятга эга.

Базидиомицетларнинг жинсий жараёни базидиялар ҳосил бўлиши билан якунланади. **Базидия** – тўқмоқ ёки цилиндр шаклли танача бўлиб, унинг устки қисмида, одатда ҳар бир базидияда тўрттадан, **базидиоспоралар** ривожланади. Базидиялар дикариотик мицелийда пайдо бўлади. Уларнинг ривожланиши ушбу мицелий гифаси учидаги хужайранинг ядролари қўшилишидан бошланади. Копуляция натижасида ҳосил бўлган ядро редукцион бўлиниб, тўртта гаплоид ядро пайдо бўлади, улар эса базидия устидаги стеригмаларда ривожланган базидиоспоралар ичига ўтади (**13.1-расм**). Базидиал замбуруғлар ривожланиш циклининг узокроқ вақти давомида дикариофит мицелий мавжуд бўлади.

Ривожланиш жараёнида замбуруғлар бир неча ножинсий кўпайиш авлодларини беради; жинсий споралаш эса мавсумда бир марта жой олади.

Замбуруғларнинг жинсий кўпайишга ўтиши кўпинча вегетатив ўсиш тугаши, нокулай шароитлар бошланиши ва қиш келиши арафасида кузатилади. Жинсий усул билан ҳосил бўладиган споралар қишлайди ва баҳорда ёки ёз бошларида ўсимликлар бирламчи зарарланишини таъминлайди.

Кўпчилик замбуруғларнинг споралаш қобиляти жуда кучли. Масалан, мукор замбуруғининг фақат битта спорангийсида бир неча ўн минглаб спорангиоспора, занг замбуруғининг битта урединиясида эса – бир неча минг спора мавжуд бўлади. Баъзи аскомицетларнинг мева таначаларида миллионлаб аскоспоралар ривожланади. Замбуруғлар ҳосил қиладиган споралар микдори, уларнинг ножинсий споралаш авлодлари сонларини ҳам ҳисобга оладиган бўлсак, янада кўп мартага ошади.

Замбуруғларнинг янги авлод споралари ҳисобига инфекцион юкни жуда тез кўпайтириш қобиляти, қўзғатувчи ривожланиши учун қулай шароитлар кузатилганида, қисқа вақт давомида касаллик кенг тарқалишига ва ўсимликларни кўплаб зарарлашига имкон яратади. Фитопатоген замбуруғларнинг табиий инокулумни ниҳоятда тез тўплаш қобиляти уларни энг хавфли ва қишлоқ хўжалигига жиддий зарар етказувчи касаллик қўзғатувчилари қаторига қўяди.

3.4. ГЕТЕРОКАРИОЗ ВА ПАРАСЕКСУАЛ ЖАРАЁН

Фитопатоген замбуруғларнинг янги физиологик ирклари ва биотиплари пайдо бўлишининг сабаби гетерокариоз ва парасексуал жараён бўлиши мумкин.

Гетерокариоз. Гетерокариоз ҳар хил синфларга мансуб бўлган кўп замбуруғларда учрайди. Гетерокариоз – бир турга мансуб замбуруғнинг гифаларида генетик жиҳатдан ҳар хил ядролар мавжудлигидир. Гетерокариоз пайдо бўлиши бир неча йўл орқали амалга

ошади: ҳар хил генетик информацияга эга бўлган вегетатив гифалар орасида анастомоз бўлиши ва ядролар бир мицелийдан иккинчисига оқиб ўтиши; баъзи ядроларда мутация бўлиши; гетерокариотик спора ўсиши; ядролар қўшилиши ҳамда диплоид ҳосил бўлиши пайтларида генетик материал алмашинуви натижасида гетерокариоз ҳосил бўлиши мумкин.

Гетерокариотик мицелийда у ёки бу типга мансуб ядролар мавжудлиги ўзгарувчан атроф-муҳит факторларига замбуруғларда юқори адаптацион қобилят пайдо бўлишини таъминлайди.

Парасексуал жараён. Бир қатор замбуруғларда ҳақиқий жинсий жараён мавжуд эмас. Уларда генетик информация алмашинуви парасексуал жараён воситасида амалга ошади. Бу жараён кўп дейтеромицет ва базидиомицетларда, асосан лаборатория шароитида қайд этилган. Бу жараёнда плазмोगамия, кариогамия ва хромосомалар гаплоид ҳолатга келиши махсус жинсий структураларда ёки яшаш циклининг маълум бир босқичида эмас, балки мицелийнинг вегетатив гифасида амалга ошади. Парасексуал цикл – ҳар қандай вегетатив гифадаги генетик томондан фарқ қиладиган ядролар қўшилиши ва митоз бўлинишида хромосомалар қисмларининг рекомбинация қилинишидир.

Жинсий жараёни мавжуд бўлмаган дейтеромицетлар учун парасексуал циклининг аҳамияти катта. Бу цикл ушбу замбуруғлар учун ирсий ўзгарувчанлик манбаидир. Парасексуал цикл баъзи, жинсий жараёни мавжуд бўлган, замбуруғларда ҳам бор.

Муҳокама учун саволлар

1. *Пропагула* нима? Замбуруғлар кўпайишида қандай *пропагулалар* ҳосил бўлади?
2. Замбуруғларнинг неча хил кўпайиш усуллари мавжуд?
3. Замбуруғларнинг вегетатив кўпайиши қандай *пропагулалар* воситасида амалга ошади? Бу *пропагулалар* қайси усуллар билан ҳосил бўлади ва уларнинг бир-бирларидан фарқлари нимада?
4. *Оидиялар* ва *хламидоспораларнинг* бир-бирларидан фарқлари нимада? Улар қайси замбуруғларда учрайди?
5. Замбуруғларнинг *репродуктив ножинсий кўпайиши* қандай тузилмалар воситасида амалга ошади? *Зооспорангий* нима? *Спорангий* нима? *Зооспорангий* ва *зооспоралар* ҳамда *спорангий* ва *спорангиоспоралар* орасидаги фарқлар нималардан иборат?
6. *Зооспоралар* замбуруғларнинг қайси таксономик гуруҳлари намондаларида мавжуд бўлади?
7. Замбуруғлар *зооспораларининг* неча хил хивчинчалари мавжуд? Битта *зооспорада* нечта хивчинча бўлиши мумкин? Ушбу хивчинчалар нима учун хизмат қилади?
7. *Спорангиоспоралар* табиатда қандай усулда тарқалади?
9. Замбуруғларнинг *конидиялари* қайси усулда (*эндоген*, *экзоген*) ҳосил бўлади?
10. Замбуруғларнинг *конидиялари конидиофора* учидан нечтадан жойлашади?
11. Замбуруғларнинг *конидиялари* нечта хужайрадан иборат бўлади ва улар қандай тус(лар)га эга?
12. Фитопатоген замбуруғларнинг *конидиялари ўсимлик субстратларида* қандай тузилмалар ҳосил қилади? *Коремия*, *ёстиқча*, *спородохий* ва *пикнидалар* бир-бирларидан қайси белгилари билан фарқланади? Уларни тавсифлаб беринг.
13. Замбуруғларнинг *репродуктив ножинсий* ва *репродуктив жинсий кўпайиши* бир мавсумда неча марта учрайди?
14. Замбуруғларнинг *репродуктив ножинсий* ва *репродуктив жинсий кўпайиши* усуллари аҳамияти нимада?
15. Замбуруғларнинг жинсий жараёни неча босқичдан иборат бўлади? Жинсий жараён босқичларини тавсифлаб беринг.
16. Замбуруғларнинг жинсий жараёнида кузатиладиган *плазмोगамия*, *кариогамия* жараёнларини ҳамда *мейоз* ва *митоз* бўлинишларини тавсифлаб беринг.
17. Замбуруғларнинг жинсий жараёнида кузатиладиган *копуляция*, *дикарион*, *монокариотик мицелий*, *дикариотик мицелий* атамаларини тавсифлаб беринг.
18. Замбуруғларнинг жинсий жараёнида ҳосил бўладиган *споралар* неча ядроли бўлади? Улар ўсганида ҳосил бўладиган гифалар хужайралари неча ядроли бўлади?
19. Замбуруғлар ривожланишининг қайси давларида *гаплоид фаза*, қайси давларида *диплоид (дикариотик) фаза* ўрин олади?
20. Тубан замбуруғларнинг жинсий жараёни натижасида қандай тиним даври споралари ($2n$) ҳосил бўлади?
21. Замбуруғлар жинсий кўпайишида хужайралардаги ядро(лар) ҳолатини кўрсатиш учун қўлланиладиган куйидаги белгилар нималарни билдиради: (n), ($n + n$), ($2n$), ($n + n \rightarrow 2n$), ($2n \rightarrow n + n$)?

22. Замбуруғларнинг жинсий жараёнларини ифодалашда қўлланиладиган *гаметангий*, *гамета*, *изогамия*, *гетерогамия*, *оогамия*, *плагмогамета*, *зигота*, *плагмозигота* ва *циста* атамаларини изоҳлаб беринг.
23. Замбуруғлар жинсий кўпайишининг *оогамия* усулини таърифлаб беринг. Замбуруғларнинг *оогамия* жараёнида қатнашадиган оталик ва оналик аъзолари ва жинсий жараён маҳсули нима? *Оогамия* усули фитопатоген замбуруғларнинг қайси таксономик гуруҳида учрайди?
24. Замбуруғлар жинсий кўпайишининг *зигоогамия* усулини таърифлаб беринг. Замбуруғларнинг *зигоогамия* жараёнида қатнашадиган оталик ва оналик аъзолари ва жинсий жараён маҳсули нима? *Зигоогамия* усули фитопатоген замбуруғларнинг қайси турларида учрайди?
25. Замбуруғларда учрайдиган *гомоталлизм* ва *гетероталлизм* ҳодисаларини таърифлаб беринг. *Гомоталлизм мицелий* ва *гетероталлизм мицелий* деганда нималарни тушунамиз?
26. *Аскомицет* замбуруғларнинг жинсий жараёни ўзига хослиги нима билан ифодаланади? *Асклар* тузилиши, *прототуникат*, *эутуникат* ҳамда *унитуникат* ва *битуникат* аскларни таърифлаб беринг.
27. *Аскомицет* замбуруғларнинг жинсий жараёнида қатнашадиган оталик ва оналик аъзолари ва жинсий жараён маҳсули нима? *Асклар «илмоқ»* усулида ривожланишини ва бунда ядролар ҳолатида юз берадиган ўзгаришларни таърифлаб беринг.
28. Оталик аъзоси сифатида *антеридийси* мавжуд бўлмаган *аскомицет* замбуруғларда унинг вазифасини қайси аъзолар бажаради?
29. *Аскомицет* замбуруғларнинг жинсий жараёнида ҳосил бўлган *асклар* ва *аскоспоралар* қандай жойлашади? *Аскомицет* замбуруғларнинг қандай мева таначалари мавжуд?
30. *Клейстотеций*, *перитеций*, *апотеций* ва *аскострома* атамаларини изоҳлаб беринг.
31. *Базидиомицет* замбуруғларнинг жинсий жараёни ўзига хослиги нима билан ифодаланади? *Базидиялар* тузилишини ва *базидиоспоралар* ривожланиши жараёнини таърифлаб беринг.
32. Замбуруғларнинг *гетерокариоз* ҳолатини ва мицелийда кечадиган *парасексуал жараёнини* ҳамда бу жараённинг фитопатоген замбуруғларнинг янги физиологик ирқлари пайдо бўлишдаги ролини таърифлаб беринг.

4-БОБ

ЗАМБУРУҒЛАР ВА ЗАМБУРУҒСИМОН ОРГАНИЗМЛАРНИНГ РИВОЖЛАНИШИ, ТАРҚАЛИШ УСУЛЛАРИ ВА ПАРАЗИТИК ИХТИСОСЛАШУВИ

Замбуруғ ва замбуруғсимон организмларнинг ривожланиш цикллари. Тубан замбуруғларнинг нисбатан оддий ривожланиш цикллари. Аскомицет ва базидиомицетларнинг мураккаб ривожланиш цикллари. Қорақуя замбуруғларининг ривожланиш цикллари. Занг замбуруғларининг ривожланиш цикллари. Плеоморфизм ҳодисаси. Якка хўжайинли ва ҳар хил хўжайинли, нотўлиқ ва тўлиқ цикли занг замбуруғлари. Уларнинг асосий ва оралиқ хўжайинлари.

Фитопатоген замбуруғларнинг тарқалиш усуллари. Споралар фаол ва пассив тарқалиши. Анемохория, зоохория ва гидрохория. Пропегатив споралар: зооспора, спорангиоспора, конидия, оидия, аскоспора, базидиоспора, эциоспора, урединоспора; қорақуя ва занг замбуруғларининг телиоспоралари. Тиним даври споралари: циста, ооспора, зигоспора, хламидоспора, телиоспоралар. Склероцийлар. Ўтроқ (хламидоспора, зигоспоралар) ва тарқалиш хусусиятига эга бўлган споралар (кўп хил конидиялар, аскоспоралар, базидиоспоралар, эциоспоралар, урединоспоралар ва б.). Фитопатоген замбуруғлар мицелий воситасида тарқалиши.

Замбуруғларнинг паразитик ихтисослашуви. Некротроф ва биотроф замбуруғлар. Паразитик ихтисослашиш гуруҳлари: факультатив паразитлар, факультатив сапротрофлар, облигат паразитлар. Уларнинг ўсимлик тўқималарига кириш усуллари. Инфекцион жараён ва унинг беш босқичи. Фитопатоген замбуруғлар тарқалиши тезлигининг муҳит ҳолати ва атроф-муҳит факторларига боғлиқлиги. Инкубацион давр.

Мавзу бўйича адабиётлар: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11.

4.1. ЗАМБУРУҒЛАРНИНГ РИВОЖЛАНИШ ЦИКЛЛАРИ

Замбуруғларнинг ривожланиш цикли – уларнинг ҳаёти даврида ҳар хил ривожланиш ва ҳар хил споралаш босқичларини бирин-кетин ўтишидир. Замбуруғларнинг индивидуал ривожланиши (онтогенези) давомида ҳар хил споралаш шакллари ўрин олади. Масалан, қовоқдош ўсимликларда антракноз касаллигини кўзғатувчи замбуруғ (*Colletotrichum lagenarium*) нинг одатдаги споралаш – ёстикча, аммо баъзи ҳолларда у ҳатто икки хил пикнидалар ёки гифомицетларга хос конидиялар ёхуд, кам ҳолларда, склероциал споралаш шаклини ҳосил қилади. Ҳар хил споралаш шакллари зиғир пояси мўртлигини кўзғатувчи *Aureobasidium pullulans*, данак мевали дарахтлар цитоспорозини кўзғатувчи *Cytospora leucostoma* ва бошқа замбуруғларда учрайди.

Ножинсий ва жинсий споралаш босқичлари бирин-кетин келишидан ташкил топган энг оддий ривожланиш цикли оомицетлар ва зигомицетларга хос. Масалан, пероноспораларнинг ривожланиш цикли ўсимлик устида ривожланадиган спорангиал босқич ва касаллик билан зарарланган ўсимлик тўқималари ичида жинсий споралар ҳосил бўлиши босқичидан иборат. Энг мураккаб ривожланиш цикли занг замбуруғларида учрайди ва у споралашнинг 5 та босқичидан ташкил топган. Бир тур замбуруғнинг ҳар хил споралаш шакллари ҳосил қилиш ҳодисаси **плеоморфизм**, деб аталади.

Замбуруғлар яшаш шароитлари ўзгаришларига қараб, жуда ўзгарувчан. Уларнинг атроф-муҳит таъсирида ўзгарувчанлиги **полиморфизм**, деб аталади. Масалан, озуқа субстрати ва ҳарорат билан боғлиқ ҳолда замбуруғнинг морфологияси ўзгаради.

Ривожланиш цикли хўжайин ўсимликларнинг нечта турида ўтишига қараб замбуруғлар якка хўжайинли ва ҳар хил хўжайинли бўлиши мумкин. **Якка хўжайинли замбуруғларнинг** бутун ривожланиш цикли фақат бир хўжайин ўсимлик турида ўтади. Буларнинг мисоллари – кунгабоқарнинг занг (*Puccinia helianthi*), айрим ўсимликларнинг ун-шудринг, сохта ун-шудринг касалликларининг кўзғатувчилари ва кўп бошқа турлардир. **Ҳар хил хўжайинли замбуруғларнинг** тўла цикллари ҳар хил, систематикада

бир-биридан узоқ жойлашган ўсимлик турларида ўтади; бунда патоген ривожланишининг ҳар бир алоҳида босқичи алоҳида ўсимлик тури ёки муайян турларида ўтади.

Ҳар хил хўжайинлилик ходисаси занг замбуруғларида кўп тарқалган. Масалан, бошоқли ўсимликларнинг поя (*Puccinia graminis*) ва сарик (*Puccinia striiformis*) занглари кўзгатувчи замбуруғларнинг баҳорги босқичи – эцийлари ва спермагонийлари – зирк буталарида, ёзги (урединия) ва кишки (телия) босқичлари эса бошоқли ўсимликларда ўтади. Ўриснўхат зангининг кўзгатувчиси (*Uromyces pisi*) нинг эцийлари ихрож (сутлама) да, урединия ва телиялари эса ўриснўхатда ривожланади. Замбуруғ ривожланиш циклининг кўпроқ қисми (одатда урединия ва телия босқичлари) қайси ўсимликда ўтса, ўша ўсимлик **асосий хўжайин ўсимлик**, камроқ қисми (одатда баҳорги босқичлари) ўтадигани эса **оралиқ хўжайин ўсимлик**, деб аталади. Барча 5 та споралаш босқичлари мавжуд бўлган занг замбуруғлари **тўлиқ цикли турлар**, бир ёки бир неча споралаш босқичлари мавжуд бўлмаганлари эса **нотўлиқ цикли турлар**, деб аталади.

Фитопатоген замбуруғларнинг ривожланиш цикллари ҳақидаги маълумотлар улар кўзгатадиган касалликларга қарши кураш чораларини тўғри танлаш учун талаб қилинади. Бу тадбирлар биринчи навбатда ўсимликларни зарарловчи инфекцион материал захирасини – инфекция манбаини – йўқотиш ёки тубдан камайтиришга қаратилиши лозим. Замбуруғлар қишловини таъминловчи барча структуралар бирламчи инфекция манбааларидир; булар қаторига жинсий жараёнда ҳосил бўладиган тиним даври споралари (ооспоралар, цисталар, зигоспоралар), аскоспоралар, базидиоспоралар, қишловчи мицелий ва унинг ўзгарган шакллари (хламидоспоралар, геммлар, склероцийлар), ножинсий кўпайишда ҳосил бўлувчи баъзи споралар, мисол учун, пикноспоралар (конидиялар) ва бошқалар киради.

Демак, инфекциянинг бирламчи манбаи – замбуруғнинг қишлаган структураларидир. Улар билан зарарланган ўсимликлар, ўз навбатида, вегетация даврида янги ўсимликлар учун инфекция манбааларига айланади.

Ҳимоя чора-тадбирлари инфекциянинг бирламчи манбаини ва касаллик ўсув даврида тарқалишини йўқотишга ёки тубдан камайтиришга қаратилиши керак. Ўсимлик касалликлари билан кураш чоралари қаторига, бирламчи инфекция манбаалари бўлган оралиқ хўжайин ўсимликларни йўқотиш ҳам киради.

Шундай қилиб, қишлоқ хўжалик экинларининг замбуруғ касалликларига қарши кураш чоралари системаси фитопатоген замбуруғларнинг ривожланиш цикллари ҳақидаги билимларга асосланади. Айрим замбуруғларнинг ривожланиш цикллари ҳақидаги батафсил маълумотлар кейинги бобларда келтирилади.

4.2. ФИТОПАТОГЕН ЗАМБУРУҒЛАРНИНГ ТАРҚАЛИШ УСУЛЛАРИ

Фитопатоген замбуруғларнинг **инфекция манбаалари** уч хил морфологик тузилмалар – **споралар, вегетатив мицелий** ва **унинг ўзгарган шакллари** (склероцийлар, хламидоспоралар ва б.) типларида бўлиши мумкин. Спораларни икки гуруҳга – пропатив ва тиним даври спораларига ажратишади.

Пропатив спораларга зооспоралар, спорангиоспоралар, конидиялар, оидиялар, аскоспоралар, базидиоспоралар, эциоспоралар ва урединиоспоралар мансуб. Уларнинг аксарияти рангсиз қобикли, ташқи муҳитнинг ноқулай шароитларига кам бардошли ва шу сабабдан ҳаёт муддати қисқа. Улар ўсимлик ўсув даврида замбуруғ кўпайиши учун хизмат қилади. Пропатив споралардан энг узоқ сақланадиганлари қаторига урединиоспоралар ва кўп конидиялар киради.

Тиним даври споралари қаторига цисталар, ооспоралар, хламидоспоралар, телиоспоралар ва б. киради. Одатда уларнинг қобиғи зич, тўқ тусли ва кўп қатли. Баъзи тиним даври споралари (мисол учун, қоракуя замбуруғларининг телиоспоралари) айна вақтда пропатив споралар ҳамдир. Тиним даври споралари ташқи муҳитнинг ноқулай шароитларига ўта бардошли ва ҳаётчанлигини кўпинча узоқ муддат давомида сақлайди.

Уларнинг ўсиш қобилияти муайян, баъзан жуда узоқ вақтдан кейин тикланади. Шу сабабдан, тиним даври споралари инфекция манбаи сифатида узоқ вақт давомида хавф кўзғатиб туради. Масалан, картошка рақ касаллигини кўзғатувчи замбуруғ (*Synchytrium endobioticum*) нинг цисталари инфекцион қобилиятини 10 йилдан узоқроқ сақлайди.

Тарқалиш хусусиятларига кўра споралар ўтроқ ва тарқалувчиларга бўлинади. **Ўтроқ спораларга** хламидоспоралар, зигоспоралар ва ооспоралар мансуб, улар ҳосил бўлган жойида ўсади ва инфекция кенг ва узоқ масофаларга тарқалишини таъминламайди. **Тарқалувчи спораларга** кўп конидиялар, аскоспоралар, базидиоспоралар, занг замбуруғларининг урединоспоралари ва б. мансуб, улар замбуруғ янги субстратларни тез эгаллаши, янги территорияларга тарқалиши ва ўсимликларни ялпи зарарлаши учун имкон яратади. Споралар билан тарқалиш – фитопатоген замбуруғлар тарқалишини таъминловчи энг одатдаги усулдир.

Замбуруғлар кўзғатадиган касалликлар ривожланиши характери табиий инокулюм тўпланиши тезлиги ва унинг тарқалиши хусусиятларига боғлиқ. Споралари катта миқдорда ҳосил бўладиган, ҳаво орқали тарқаладиган ва ҳаётчанлигини узоқ муддат давомида сақлайдиган касаллик кўзғатувчилар айниқса жуда катта хавф туғдиради. Булар қаторига, бир мавсумда бир неча ножинсий кўпайиш авлодлари спораларини берувчи занг замбуруғлари киради. Бу споралар ўсимлик устида ҳосил бўлади, ҳаво оқимлари билан атмосферага кўтарилади ва ҳаётчанлигини сақлаган ҳолда, ҳавода узоқ вақт сақланади. Шу сабабдан занг касалликлари тез ва катта территорияларга тарқалади.

Фитопатоген замбуруғлар **мицелий шаклида** тарқалиши ҳам кўп учрайди. Бу усулда далада ёки дарахтзорларда тарқалувчи замбуруғлар қаторига бевосита тупроқда ёки ўсимлик қолдиқларида тиним даврида ёки фаол ҳолатда сақланувчи турлар киради. Уларнинг мицелийси тупроқ орқали, ўсимлик қолдиқлари ёки бутун зарарланган ўсимлик билан бирга тарқалади. Мицелий уруғ, туганак, илдизмева, пиёз мева ва кўчатларда сақланади, экиш ёки кўчириб экишга мўлжалланган материаллар ва ўсимлик қолдиқлари билан тарқалади. Мицелий бўлаклари ҳаво орқали ҳам тарқалиши мумкин, масалан, бу усулда оқ чиришни кўзғатувчи замбуруғ (*Sclerotinia sclerotiorum*) тарқала олади.

Инфекция склероций шаклида ҳам тарқалади (мисол учун, *Claviceps purpurea*, *Sclerotinia sclerotiorum*, *Botrytis cinerea*, *Rhizoctonia solani* ва б.).

Инфекцион агент ривожланган жойидан фаол ёки нофаол (пассив) ажралиши мумкин.

Споралар **фаол ажратилиши** ҳар хил бўлиб, бу замбуруғларнинг кўп гуруҳларида учрайди. Споралар фаол ажратилиши айниқса аскомицетларга хос: халтачалар етилганида уларнинг таркиби махсус механизм воситасида ташқарига босим билан отилади, бу эса аскоспоралар тарқалишини таъминлайди.

Споралар **пассив усулда ажралиши** замбуруғларда кенгроқ тарқалган. Мукор замбуруғлари аксариятининг етилган спорангийларининг қобиғи табиий равишда емирилади ва спорангиоспоралар атроф-муҳитга тушади. Замбуруғларнинг пикнидаларида ҳосил бўладиган ва шилимшиқ билан ўралган ҳолатда (ёстикчаларда) ривожланадиган конидиялар ҳам пассив усулда ажралади.

Хўжайин ўсимлик **тўқималари устида** ҳосил бўладиган споралар субстратдан ажралиши осонроқ амалга ошади. Бу усул споралар ҳаво орқали тарқалиши учун ўта қулай.

Споралари **зарарланган тўқималар ёки ўсимлик аъзолари ичида** жойлашадиган фитопатоген замбуруғларнинг тарқалиши анча чегараланган, улар фақат атрофида яқин жойлашган ўсимликларга тарқалиши мумкин (масалан, қарам қиласи, картошка рақи ва б.).

Касаллик кўзғатувчиларининг тарқалиши усулларига ҳаво орқали (**анемохория**), сув билан (**гидрохория**), ҳайвонлар – ҳашарот, қана, нематода, қушлар, ёввойи ва уй ҳайвонлари (**зоохория**), одамлар (**антропохория** – уруғлик ва экиш учун мўлжалланган материаллар, жумладан пайванд материаллари ва бошқаларда сақланадиган

замбуруғларда, сабзавот ва боғларда тупроққа ишлов бериш куруллари ва ҳ. воситасида тарқалиши киради.

4.3. ЗАМБУРУҒЛАРНИНГ ПАРАЗИТИК ИХТИСОСЛАШУВИ. ЗАМБУРУҒЛАР ИНФЕКЦИОН ЖАРАЁНИНИНГ ХУСУСИЯТЛАРИ

Тирик организмлар озиқланиш усулига қараб автотрофлар ва гетеротрофларга бўлинади. **Автотрофлар** – фотосинтез жараёнида органик модда ярата оладиган организмлардир. **Гетеротрофлар** мустақил равишда органик моддалар ярата олмайди, улар фақат бошқа организмлар синтез қиладиган органик моддалар ҳисобига яшайди.

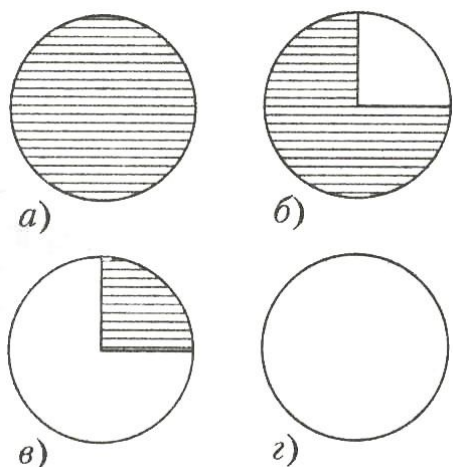
Гетеротрофлар тўрт гуруҳга – облигат (ҳақиқий) сапротрофлар, факультатив (шартли) паразитлар, факультатив (шартли) сапротрофлар ва облигат (ҳақиқий) паразитларга бўлинади.

Облигат сапротрофлар фақат ўсимлик ва ҳайвонлар қолдиқлари ҳамда тупроқдаги органик моддалар билан озиқланади.

Облигат паразитлар табиатда фақат тирик ўсимлик тўқималари билан озиқланади ва сапротроф сифатида озиқлана олмайди. Шу сабабдан уларни **биотрофлар** ҳам деб аташади. Буларга ун-шудринг, сохта ун-шудринг, қорақуя ва занг касалликларининг қўзғатувчилари ва баъзи бошқа замбуруғлар киради.

Факультатив сапротрофлар одатда тирик организмларда, жумладан ўсимликларда паразит сифатида яшайди, аммо уларнинг қолдиқларида сапротроф шаклида ҳам яшай олади.

Факультатив паразитлар ҳам сапротроф, ҳам паразит шаклида ҳаёт кечирилади. Улар ҳўжайин организмларни (жумладан, ўсимликларни) зарарлаб, паразит сифатида яшайди, субстрат нобуд бўлгач, унинг органик бирикмалари билан озиқланиб, ҳаётини сапротроф шаклида давом эттиради. Тирик организм (масалан, ўсимлик) тўқимасини олдин нобуд қилиб, кейин ўлик тўқима билан озиқланиши туфайли факультатив паразитларни **некротроф паразитлар** ҳам деб аташади. Факультатив паразитлар узок вақт давомида сапротроф сифатида озиқланиши ва фақат муайян шароитда ўсимликнинг тирик тўқималарига ўтиши мумкин. Одатда факультатив паразит тирик организмни ноқулай шароит юзага келганда – организм заиф бўлиб қолганида, унинг тўқималари шикастланганида ёки қариганида зарарлайди.



4.1-расм. Сапротроф ва паразит типларининг шартли схемаси (сапротроф фаза штрихланган):

а – облигат сапротрофлар; **б** – факультатив паразитлар; **в** – факультатив сапротрофлар; **з** – облигат паразитлар (Попкова и др., 2005).

Паразитизм даражалари **4.1-расм** диаграмма шаклида кўрсатилган. Бу ерда тўла штрихланган доира (**4.1, а-расм**) паразитизм умуман йўқлигини кўрсатса, факультатив паразитизм худди шундай доира орқали, фақат штрихланмаган сектор (**4.1, б-расм**) ёрдамида кўрсатилган. Факультатив сапротрофлар учун паразитик ва сапротрофик яшаш тарзлари бутунлай тескари (**4.1, в-расм**); ҳаёт даврининг асосий қисмини улар паразит сифатида яшаб, фақат кам қисмида сапротроф шаклида ҳаёт кечирилади. Ниҳоят, облигат паразитизм схемада штрихланмаган доира воситасида кўрсатилган (**4.1, г-расм**), бу эса уларнинг вакиллари сапротроф усули билан озиқлана олмаслигини ифодалайди.

Ушбу схема гетеротрофларнинг барча хил озикланиш усулларини намоён этади ва **паразитизм эволюциясини** тасаввур қилишга имкон беради. Олимларнинг фикрига кўра замбуруғлар дунёларида эволюция облигат сапротрофизмдан облигат паразитизмга қараб йўналган. Демак, замбуруғлар сапротроф ҳаёт тарзидан паразитизмга, сапротроф тарзнинг ўрнини бутунлай эгаллашга қадар, аста-секин ўтиши жараёнида паразитик тарзнинг аҳамияти ошиб боришини диаграммадаги маълумотлардан кузатиш мумкин. Облигат сапротрофлар ва факультатив паразитларнинг облигат паразитизмга қараб йўналган эволюцияси ҳозирги кунда ҳам давом этмоқда. Демак, ўсимликларда янги касаллик пайдо бўлиши ҳар доим яна битта сапротроф (кўпинча унинг муайян жойдаги популяцияси) тирик ўсимлик ҳисобига ҳаёт кечирадиган паразитга айланиши билан боғлиқдир.

Замбуруғлар фитопатоген организмларнинг некротрофлардан биотрофларгача бўлган барча шакллари мавжуд бўлган ягона гуруҳидир. Демак, **паразитик ихтисослашиш гуруҳлари** бўйича фитопатоген замбуруғлар факультатив паразитлар, факультатив сапротрофлар ва облигат паразитларга бўлинади. Табиатда замбуруғларнинг яшаш тарзлари ҳар хил бўлиб, баъзи факультатив сапротрофлар ҳаёт даврининг бир қисмида биотроф сифатида яшаса, субстрат нобуд бўлгач, ҳаётини сапротроф сифатида давом эттириши мумкин; бундай турларни гемибиотроф (яъни, «ярим биотроф»), деб ҳам аташади.

Факультатив паразитлар гуруҳига мансуб замбуруғларнинг аксарияти тупроқда ҳаёт кечиради. Бу патогенларнинг кенг ихтисослашганлиги, улар деярли барча қишлоқ хўжалик экинларини зарарлаш имконини беради.

Облигат паразит замбуруғларга занг, қорақуя, ун-шудринг ва ҳар хил шишлар – картошка раки, қарам қиласи каби қишлоқ хўжалик экинларининг ўта зарарли касалликларининг қўзғатувчилари қиради. Улар тор ихтисослашган ва кўпчилигида экинларнинг муайян навларини зарарлашга ихтисослашган физиологик ирқлари мавжуд. Споралаш органлари ўсимликнинг ер усти юзаларида ҳосил бўладиган барча облигат паразитлар бир мавсумда бир неча авлод спора беради. Уларнинг споралари шамол билан узоқ масофаларга тарқалади. Шу сабабдан облигат паразитлар ва тарқалиш усули бўйича уларга яқин бўлган **факультатив сапротрофлар** ўсимликлар ялпи зарарланишига олиб келиши ва хўжаликларга катта зарар етказиши мумкин. Бу айниқса ғалла экинларида занг қўзғатувчи замбуруғларга тегишли.

Замбуруғларнинг паразитик ихтисослашиши патологик жараён даврида намоён бўлади. Замбуруғлар қўзғатадиган касалликлар ривожланиши – инфекция жараён – қуйидаги 5 та босқичдан ташкил топади:

- қўзғатувчи ўсимлик юзасида ўсиши;
- қўзғатувчи ўсимлик ичига кириши;
- қўзғатувчи ўсимлик ичида тарқалиши;
- касаллик белгилари намоён бўлиши;
- қўзғатувчининг споралаш органлари ҳосил бўлиши.

Замбуруғ ўсимликка спора ёки мицелий шаклида тушади. Барча ҳолларда, зарарланиш юз бериши учун инокулум ўсиши лозим, чунки замбуруғ ўсимликка фаол – мицелий гифалари ҳосил бўлиши – воситасида қиради. Инокулум ўсиши учун эса томчи шаклли намлик бўлиши шарт. Шу сабабдан ўсимлик юзаларида фақат ёмғир ёки шудринг томчилари мавжудлигида замбуруғлар ўсимликларда касаллик қўзғата олади.

Замбуруғлар ўсимликларга механик жароҳатлар, табиий тешиklar – оғизча (устъица), гидатода, қавакча (чечевичка) лар орқали ёки бевосита кутикулани тешиб қиради. Охирги усул – ўсимликнинг шикастланмаган қобиғини бевосита тешиб кириш – фақат облигат паразит замбуруғларга хос; бошқа гуруҳларга мансуб касаллик қўзғатувчилари (бактериялар, вируслар, облигат бўлмаган паразит замбуруғлар ва б.) бу усулда ўсимликка қира олмайди. Ўсимликларга механик жароҳатлар орқали кўпинча факультатив паразитлар – илдиз чириш, сўлиш, мева чириши қўзғатувчилари ва баъзи бошқалар қиради. Шу сабабдан уларни **«яра паразитлари»**, деб аташади.

Замбуруғнинг табиий инокулюми ўсиши ва ўсимликларга кириши босқичларида патологик жараён атроф-муҳит факторлари – томчи намлик ва лозим бўлган ҳарорат – мавжуд бўлишига боғлиқ. Кейинчалик касаллик ривожланишига атроф-муҳит факторларининг таъсири камроқ бўлади. Облигат паразитлар аксарият ҳолларда хужайралар ораларида тарқалади ва хужайралардан озуқа моддаларни гаусторийлари ёрдамида олади. Патоген тўқималарда бу усулда ўсиши, бевосита хужайра ичида ўсганга нисбатан, ўсимлик хужайралари структураларини камроқ шикастлайди. Облигат паразитлардан фақат вегетатив танаси плазмодий шаклли, мицелийга эга бўлмаган тубан замбуруғлар хужайра ичи паразитларидир. Бу патогенларнинг ўсимликка таъсири кўпинча хужайра бўлиниши тезлашиши (*гиперплазия*) ёки хужайраларнинг ҳажми ўсиб кетиши (*гипертрофия*) билан ифодаланади. Хужайра ичи паразитлари янгидан ҳосил бўлаётган хужайраларга тарқалиши бевосита цитоплазма бўлиниши жараёнида амалга ошади.

Облигат паразитларнинг улар эгаллаган тўқималарга юмшоқ таъсири мицелий тарқалиши босқичида хужайраларнинг ҳаётчанлиги сақланишига имкон беради. Облигат паразитлардан фарқли ўлароқ, факультатив сапротрофлар эгалланган хужайрани аста-секин нобуд қилади ва кейин дарҳол қўшни, соғлом хужайрага ўтади. Бу патологик жараёнда факультатив сапротроф ортида нобуд бўлган хужайралар тўплamlари қолади.

Хужайрага киришдан олдин, хужайра ичида тарқалувчи факультатив паразитлар хужайрани ўзининг токсинлари билан ўлдиради. Шу сабабдан факультатив паразит ўсимлик тўқималарида тарқалиши жараёни патоген хужайраларга киришидан олдин нобуд бўлган хужайралар тўплamlари пайдо бўлиши билан ифодаланади.

Инфекцион жараён ривожланиши. Фитопатоген замбуруғлар ўсимликда тарқалиши даврида, хужайрадан олинадиган озуқа моддалар ва янги хужайраларни эгаллаб бориши ҳисобига замбуруғнинг вегетатив танаси ўсади. Патологик жараённинг бу босқичида замбуруғ тарқалиши тезлиги и к к и т а фактор билан белгиланади:

1) **муҳит ҳолати**, яъни мицелий ўсиши учун қулай ёки ноқулай шароит билан таъминловчи ўсимлик тўқималари хусусиятлари;

2) **атроф-муҳит ҳарорати**: ҳарорат муайян патоген учун бўлган оптимумга қанча яқин бўлса, замбуруғ ўсимлик тўқималарида тарқалиши ҳам шунча тез бўлади.

Инфекцион жараённинг кейинги босқичи – зарарланишнинг ташқи белгилари намоён бўлиши ёки инкубацион давр тугалланиши – мицелий ўсимлик тўқималарида тарқалиши тезлига боғлиқ.

Замбуруғ ўсимлик хужайраларининг ҳаёт фаолиятини бузиши натижасида қуролланмаган кўз билан кўринадиган касаллик симптомлари пайдо бўлади. Масалан, қарам қиласи ёки картошка раки билан зарарланган ўсимликлар аъзоларида шишлар пайдо бўлади. Ўтказувчи системасида факультатив паразитлар ривожланган ўсимликлар сўлий бошлайди. Тўқималарида факультатив сапротрофлар ёки факультатив паразитлар ривожланаётган ўсимлик аъзоларида нобуд бўлган жойлар – некрозлар ҳосил бўлади. Хужайралар ораларида ривожланадиган облигат паразитлар эгаллаган ўсимликларнинг хужайралари емирилмайди. Бу замбуруғлар кўзгатадиган патологик жараёнда инкубацион давр тугалланиши патогенларнинг споралаш органлари пайдо бўлиши билан белгиланади.

Инкубацион давр. Ўсимликларнинг замбуруғ касалликлари ривожланишида инкубация даври тугалланиши алоҳида роль ўйнайди. Яъни, инкубация даври тугалланиши замбуруғ ножинсий споралари билан тарқалишга тайёр эканлигидан далолат беради. Бу давр тугалланиши ўзига хос «довон» бўлиб, ундан кейин патоген ривожланишининг янги цикли (авлоди) бошланади. Инкубация даври – кўзгатувчи ўсимлик тўқималарига киришидан касалликнинг ташқи белгилари ҳосил бўлгунигача ўтган вақт – қанча қисқа бўлса, касаллик шунча тез ривожланади, ва аксинча – қанча узун бўлса, шунча секин ривожланади.

Ҳар бир муайян фитопатоген замбуруғнинг инкубацион даврининг давомийлиги унинг биологияси билан белгиланади. Масалан, буғдойда қаттиқ (*Tilletia tritici*, *Tilletia laevis*) ва чанг қоракуя (*Ustilago tritici*) кўзгатувчи замбуруғлар ўсимлик тўқималарида

жуда узоқ муддат давомида тарқалади, яъни улар узун инкубация даврига эга. Бунда *Tilletia* турлари ўсимликка уруғ ўсиши пайтида киради. Кейин улар майса тўқималарида ўсади ва ўсимлик бошоқ ҳосил қилгунигача ривожланишини давом эттиради. Мицелий янгидан ривожланаётган доннинг барча тўқималарига сингиб киради ва фақат бундан сўнг қорақуя споралари пайдо бўла бошлайди. Бу замбуруғ ривожланиш циклида ҳосил бўладиган ножинсий спораларнинг ягона авлодидир. Ўсимликка киришидан қорақуя споралари ҳосил бўлгунигача уч ойгача вақт ўтади.

Ривожланиш циклида ножинсий спораларининг бир неча авлодини берувчи замбуруғ турларининг инкубацион (замбуруғ тўқимага киришидан споралар ҳосил бўлгунигача бўлган) даври 5-10 кун. Бундай қисқа инкубацион давр инфекцион юк жуда тез кўпайишига олиб келади. Шу сабабдан, ўсимлик ўсиши даврида бир неча споралар авлодларини ҳосил қилувчи барча замбуруғлар қисқа вақт ичида ўсимликлар ялпи зарарланишига олиб келиши мумкин.

Споралашга – инфекцион жараённинг охириги босқичига – ўтиш учун юқори намлик қайтадан талаб қилинади. Бунинг учун лозим бўлган шароитлар кечалари шудринг хисобига пайдо бўлади, шу сабабдан баъзи замбуруғларнинг споралаш органлари фақат кечалари ривожланади. Ҳар хил патогенларнинг споралаш муддати ҳар хил. Баъзи (масалан, *Peronospora* spp.) турларнинг репродуктив органлари, кўпроқ ёки камроқ даражада, рагон этилади ва авлодлар бирин-кетин келиб, бири-бирининг ўрнини эгаллайди; бошқа (масалан, *Phytophthora* ва *Cercospora* spp.) турларнинг спорангиофораларида ва конидиофораларида айна пайтда ҳар хил авлод споралари мавжуд бўлиши мумкин. Баъзи занг замбуруғларининг урединияларида, узоқ вақт давомида, бирин-кетин бир неча урединиоспоралар авлодлари ривожланади.

Споралаш бошланиши билан зарарланган ўсимлик инфекция манбаига айланади. Пропегатив споралар дарҳол ўсиш қобилиятига эга ва бошқа ўсимликка тушгач, у янги инфекцион жараён (янги ривожланиш циклини) бошлайди.

Бирламчи инфекция манбаалари. Қиш даврида патоген замбуруғлар қишлаган ўсимликларда, ўсимлик қолдиқларида, зарарланган уруғликда ва тупроқда сақланиши мумкин. Қишлаган касаллик кўзғатувчи замбуруғлар жорий мавсумда ўсимликлар бирламчи зарарланишини ва касалликнинг бирламчи ўчоқлари (бирламчи манбаалари) ҳосил бўлишини таъминлайди. Касаллик кўзғатувчисининг кейинги тарқалиши бирламчи ўчоқлардан амалга ошади.

Муҳокама учун саволлар

1. Замбуруғларнинг ривожланиш цикли, деганда нимани тушунамиз? Уларнинг ривожланиш циклини ўрганиш нима учун талаб этилади?
2. Айрим замбуруғларнинг ривожланиш циклида кузатиладиган *плеоморфизм* ва *полиморфизм* ходисаларини таърифлаб беринг.
3. Қайси замбуруғлар *якка хўжайинли* ва қайсилари *ҳар хил хўжайинли турлар*, деб аталади?
4. Занг замбуруғлари билан зарарланадиган ўсимликларнинг қайсилари *асосий* ва қайсилари *оралиқ хўжайин ўсимлик*, деб аталади?
5. Занг замбуруғларининг қайсилари *тўлиқ циклли турлар* ва қайсилари *нотўлиқ циклли турлар* деб аталади?
6. Фитопатоген замбуруғларнинг қандай *инфекция манбаалари* бор?
7. Фитопатоген замбуруғларнинг тарқалиши қандай тузилмалар воситасида амалга ошади? *Пропегатив спораларга* қандай *спора* турлари киради?
8. *Тиним даври споралари* каторига қандай споралар киради? Уларнинг қандай хусусиятлари мавжуд?
9. Тарқалиш хусусиятларига кўра споралар қандай 2 та гуруҳга бўлинади ва уларнинг фарқлари нимада? Фақат *мицелий* ёки фақат *мицелий* ва *склероцийлари* ёрдамида тарқалувчи замбуруғ турларининг мисолларини келтиринг.
10. Озиқланиш типига қараб гетеротроф замбуруғлар қандай 4 та гуруҳга бўлинади?
11. Факультатив сапротрофларнинг факультатив паразитлардан қандай фарқлари бор?
12. Замбуруғлар эволюцияси уларнинг озиқланиш типларининг қайсинисидан қайсинисига йўналган?
13. Биотроф фитопатоген замбуруғлар некротроф паразит замбуруғлардан қандай хусусиятлари билан фарқланади?
14. Микроорганизмлар кўзғатадиган *инфекцион жараённинг* қандай 5 та босқичи мавжуд?

15. Замбуруғлар кўзгатган *инфекцион жараён* пайдо бўлиши ва ривожланишида *облигат паразитлар* ҳамда *факультатив сапротрофлар* ва *факультатив паразитлар* ораларида қандай фарқлари бор?
16. Ўсимликлар ҳужайра ичи паразитлари билан зарарланганда уларда одатда касалликнинг қандай белгилари кўп учрайди? *Гиперплазия* ва *гипертрофия* атамаларини изоҳлаб беринг.
17. Касаллик ривожланиши ва тарқалишида *инкубация даврининг* аҳамияти нималар билан изоҳланади?

5-БОБ

ЗАМБУРУҒСИМОН ОРГАНИЗМЛАР ВА ҲАҚИҚИЙ ТУБАН ЗАМБУРУҒЛАРНИНГ НОМЕНКЛАТУРАСИ ВА СИСТЕМАТИКАСИ

Содда ҳайвонлар, ёки Протистлар (Протозоа) – *Protozoa (Protists)* дунёси филумлари:

1. *Plasmodiophoromycota*; 2. *Dictyosteliomycota*; 3. *Acrasiomycota*; 4. *Mухomycota*. Уларнинг тавсифлари ва вакиллари.

Хромиста, ёки Страменопила - *Chromista (=Stramenopila)* дунёси филумлари:

1. *Oomycota*; 2. *Hyphochytriomycota*; 3. *Labirinthulomycota*. Уларнинг характеристикалари ва вакиллари.

Ҳақиқий замбуруғлар - *Fungi (=Mycota)* дунёси филумлари:

1. *Chytridiomycota*; 2. *Zygomycota*; 3. *Ascomycota*; 4. *Basidiomycota*; 5. *Anamorphic Fungi*.

Chytridiomycota филумига кирувчи замбуруғларнинг тавсифлари ва вакиллари.

Zygomycota филумига кирувчи замбуруғларнинг тавсифлари ва вакиллари.

Мавзу бўйича адабиётлар: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11.

5.1. СОДДА ҲАЙВОНЛАР, ЁКИ ПРОТОЗОА (=ПРОТИСТЛАР) – PROTOZOA (=PROTISTS) ДУНЁСИ

Протозоа (*Protozoa*) дунёсига ҳар хил, келиб чиқиши (филогенези) яхши ўрганилмаган филумлар киради. Уларнинг орасида илгари Шилимшиқ моғорлар гуруҳига (эски Миксомицетлар типига) киритилган организмлар ҳозирги даврда тўртта филум – *Plasmodiophoromycota*, *Dictyosteliomycota*, *Acrasiomycota* ва *Mухomycota* филумлари сифатида, анъанага биноан, микологлар томонидан ўрганилади (5.1-жадвал).

5.1-жадвал. Содда ҳайвонларнинг филумлари ва вакиллари
(Попкова и др., 2005; Alexopoulos et al., 2007; Agrios, 2008)

Филумлар	Турларнинг яшаш тарзи, номи ва улар қўзғатадиган касалликлар
Плазмодиофоро-микота - <i>Plasmodiophoromycota</i>	Паразитлар: <i>Plasmodiophora brassicae</i> – қарам қиласи; <i>Spongospora subterranea</i> – картошканинг оддий қалмазар касаллиги, картошқада тор-тор касаллигини қўзғатувчи вируснинг вектори; <i>Polymyxa graminis</i> – буғдой ва б. ғалла экинларида илдиз ичи паразити, ғалла экинларида касаллик қўзғатувчи бир неча вирусларнинг вектори; <i>Polymyxa betae</i> – лавлага илдиз ичи паразити, лавлага томирлари некротик сарғайишини қўзғатувчи вируснинг вектори
Диктиостелиомикота - <i>Dictyosteliomycota</i>	Копротроф: <i>Dictyostelium</i> – Диктиостелиум
Акразиомикота - <i>Acrasiomycota</i>	Сапротроф: <i>Acrasia rosea</i> – нимранг Акразия
Миксомикота - <i>Mухomycota</i>	Паразит: <i>Physarum</i> sp. – бошоқли газон ўтларида барг моғори Сапротроф: <i>Lycogala epidendrum</i> – ёғоч Ликогаласи
Эугленозоа - <i>Euglenozoa</i>	Паразитлар: <i>Phytomonas</i> spp. – бир неча оилага мансуб икки паллали ўсимликларнинг флөма тўқималарида яшовчи паразитлар

Буларнинг барчаси гетеротроф организмлар бўлиб, кўпчилиги сапротроф, баъзилари ўсимлик паразитларидир. Уларнинг танаси кўп ядроли, қаттиқ хужайра қобиғи мавжуд бўлмаган, кўпроқ ёки камроқ даражада фаол ҳаракатланиш қобиғиятига эга бўлган амёбасимон протоплазма тўплами шаклида бўлиб, у **плазмодий** деб аталади. Ривожланиш циклининг муайян босқичида плазмодий танасининг таркиби тиним даври спораларига айланади. Кейинчалик ҳар бир спора ичидан изоморф ва гетероконт (тузилиши бир хил,

аммо узунлиги ҳар хил) бўлган иккита хивчинчали зооспора чиқади. Зооспора ўсганида ундан плазмодий ҳосил бўлади.

Кейинги йилларда Протозоа дунёсининг яна бир филуми – *Euglenozoa* филуми – таркибида ҳам фитопатоген турлар топилган (бу филумда инсонлар қонида паразитлик қилувчи *Trypanosoma* туркуми турлари ҳам илгаридан маълум эди).

5.1.1. ПЛАЗМОДИОФОРОМИКОТА – *PLASMODIOPHOROMYCOTA* ФИЛУМИ

Плазмодиофоромикота, ёки Эндopаразит шилимшиқ моғорлар (*Plasmodiophoromycota*) филумига Плазмодиофоромицетес (*Plasmodiophoromycetes*) синфи, Плазмодиофоралес (*Plasmodiophorales*) тартиби, Плазмодиофорацеа (*Plasmodiophoraceae*) оиласи, 10 та туркум ва 29 та тур киради. Бу синф вакиллари – облигат хужайра ичи паразитлари бўлиб, улар сув ўтлари, баъзи сув моғорлари (масалан, *Saprolegnia* ва *Pythium* туркумлари турлари), юксак гулли сув ўсимликлари ҳамда қарам, қанд лавлаги, бошоқли ўтлар, картошка ва бошқа ер устида ўсадиган ўсимликларни зарарлайди. Улардан фақат иккита тур иқтисодий зарар етказади, булар қарам ва бошқа бутгулдошлар оиласига мансуб маданий ва ёввойи ҳолда ўсувчи ўсимликларда қила касаллигини қўзғатувчи *Plasmodiophora brassicae* ва картошкада чанг калмараз қўзғатувчи *Spongospora subterranea* турларидир.

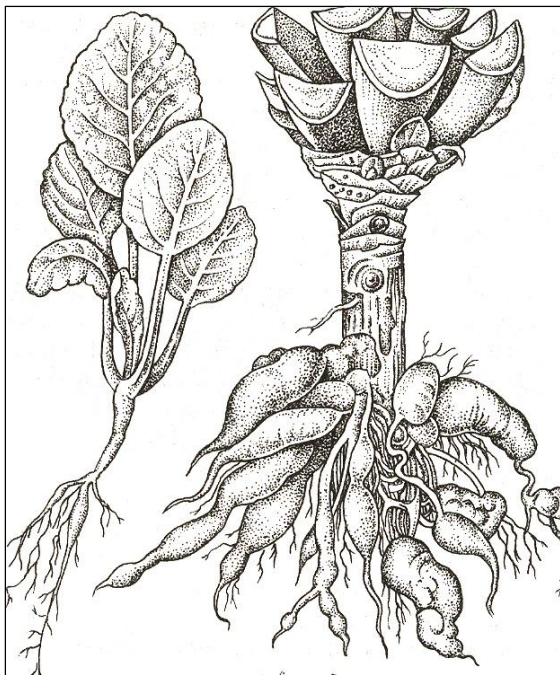
Plasmodiophora brassicae билан зарарланган ўсимликлар илдизларида шишлар ҳосил бўлади (5.1-расм). Касал ўсимликларнинг илдизларининг кесмаларида, қобик паренхимаси хужайралари ичида, баъзан бутун хужайра ичини тўлдирувчи плазмодийларни кўриш мумкин.

Тупрокда замбуруғнинг тиним давридаги споралари ўсади ва ҳар бир спорадан битта зооспора чиқади. У узунлиги ҳар хил бўлган иккита хивчинчаси ёрдамида ҳаракатланиб, қарам илдиз тукчаларига киради ва унинг хужайраси ичида бирламчи бир ядроли плазмодий ҳосил қилади. Бир неча кун ичида плазмодий ядроси митоз усулида бўлинади ва унинг кўп ядроли таркиби бир неча қисмга бўлиниб, ҳар бир бўлаги битта зооспорангийга айланади. Зооспорангийдан 4-8 та иккиламчи зооспоралар чиқади ва уларнинг баъзилари иккитадан қўшилади, ҳосил бўлган зигота ўша ўсимлик илдизининг камбий тўқималарига тарқалиб, унинг хужайраларида 2-ядроли иккиламчи плазмодийларни ҳосил қилади. Илдизларда гиперплазия ҳамда гипертрофия натижасида шишлар ривожланади. Кейинроқ шишлар чириydi, улардаги споралар тупрокка тушади ва паразитнинг ривожланиш цикли якунланади.

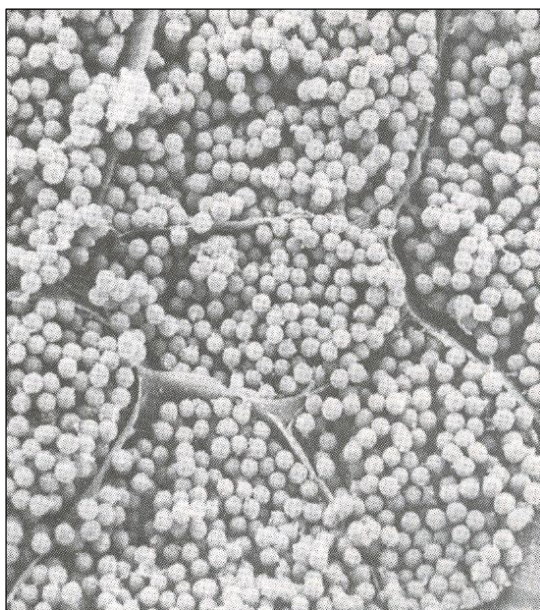
Ҳосил бўлган икки ядроли хужайра ўсимлик илдизига киради ва паренхима тўқималарида ўрнашиб, кўп ядроли иккиламчи плазмодийга айланади. Митоз бўлинишлари орқали унда кўп сонли ядролар ривожланади, улар эса иккитадан бир-бири билан қўшилади, кейин мейоз усулида бўлинади ва охири плазмодий танасидан тиним даври споралари ҳосил бўлади (5.2-расм). Шундай қилиб, паразитнинг ривожланиш цикли илдиз тукчаларида, тупрокда ва илдиз хужайраларида амалга ошади (5.3-расм).

Spongospora subterranea. Картошкада чанг калмараз қўзғатувчи шилимшиқнинг кўп ядроли плазмодийлари туганакларнинг периферик қопловчи хужайраларида жойлашади ва у ерда спораларининг бир-бирига зич ёпишган булутсимон бўлакчаларини ҳосил қилади. Зарарланган хужайралар пастрокдаги тўқималардан пўкаксимон қатлам билан ажралади. Зарарланган қисм олдин туганакда бўртма шаклини олади. Кейин ўша жойдаги туганак қобиғи юлдуз шаклида чатнайди ва ичида қўнғир тусли, чангсимон споралар мавжуд бўлган яралар пайдо бўлади (5.4-расм). Агар қўзғатувчи билан картошка илдизи зарарланса, унда кичик, оқ тусли тугунчалар ҳосил бўлади; улар кейин қораяди ва спораларга бўлиниб кетади. Яралар ва тугунчалардан споралар тупрокка тушади. Споралар ўсганида зооспоралар ҳосил бўлади ва улар илдиз тукчаларига ёки бевосита эпидермис хужайраларига киради, у ерда яна кўп ядроли плазмодий ривожланади. Тугунчалар олдин оқ тусли, вақт ўтиши билан қораяди ва чириб кетади. Чириган

тугунчалар қолдиклари билан фитопатогеннинг споралари тупроққа тушади ва у ерда 5 йилдан кўп сақланиши мумкин.



5.1-расм. Карам кўчати (чапда) ва етилган ўсимлиги (ўнгда) илдизларида кила касаллигининг белгилари (Попкова и др., 2005)



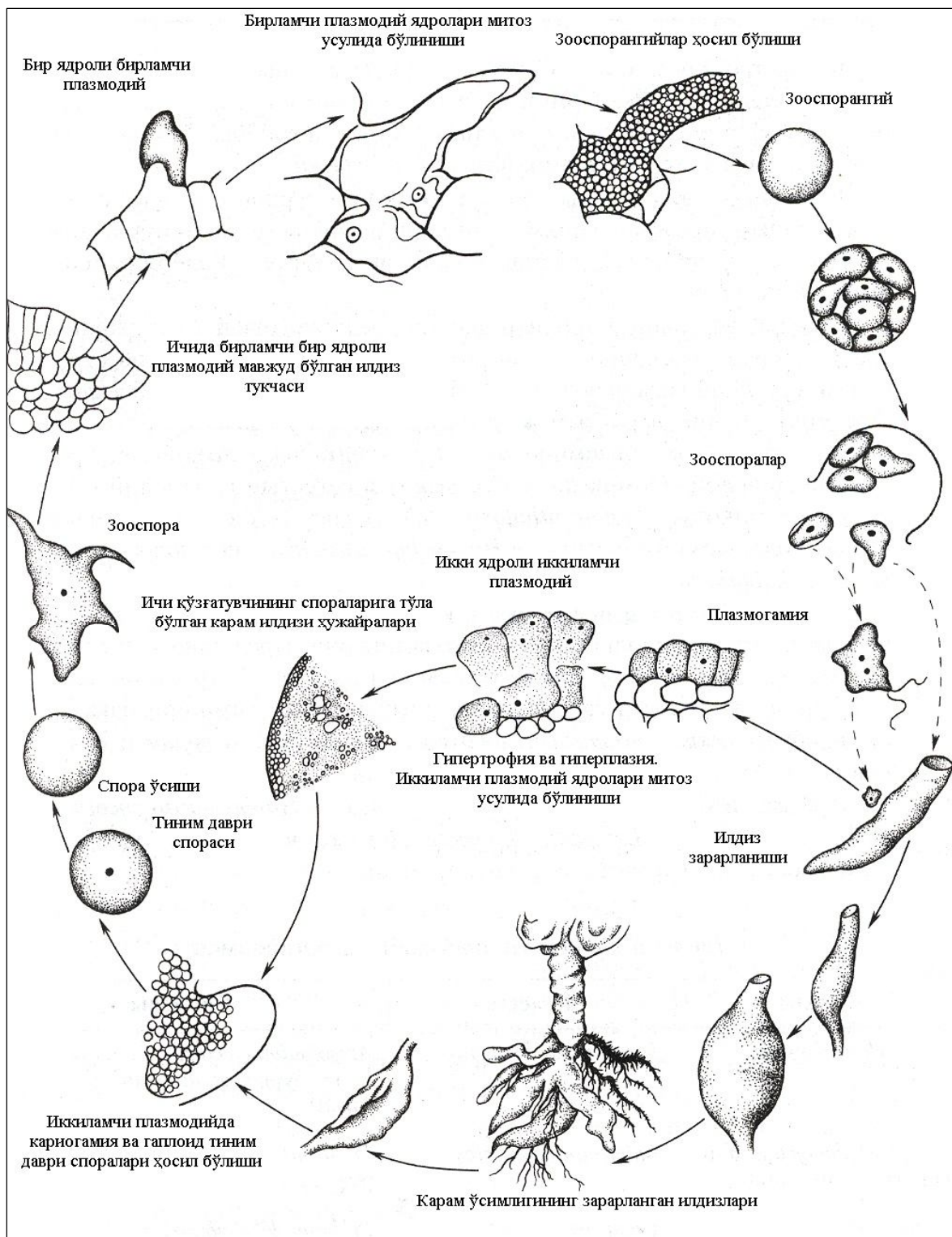
5.2-расм. Карамнинг кила билан зарараланган илдизлари хужайралари ичида *Plasmodiophora brassica* шилимшиқ замбуруғининг тиним даври споралари (сканер электрон микрофотографияси, 1000^x) (Agrios, 2008)

5.1.2. МИКСОМИКОТА – МУХОМУСОТА ФИЛУМИ

Бу филум шилимшиқлар замбуруғсимон организмларнинг кичик гуруҳи бўлиб, улар энг оддий тузилишга эга. Миксомицетларнинг аксарияти чириган дарахтлар ва тўкилган хазонда яшайдиган сапротрофлар бўлиб, фақат баъзи турлари ўсимликларда хужайра ичи паразитларидир. Миксомицетлар бўлими вакиллари учун икки изоморф хивчинчали зооспоралар, плазмодий шакли вегетатив тана, целлюлозадан ташкил топган хужайра деворчалари, гликоген захира моддаси ҳамда бир қатор биокимёвий ва ультратузилмалари хусусиятлари мавжудлиги характерлидир. Миксомицетларнинг ножинсий кўпайиши

зооспоралар билан амалга оширилади. Жинсий жараёни – **изогамия** – ҳар хил жинсли гаплоид зооспоралар қўшилиши ва диплоид амёбоид ҳосил бўлишидан иборат.

Диктиостелиомикота (*Dictyosteliomycota*) ва Акразиомикота (*Acrasiomycota*) филумларининг турлари орасида муҳим фитопатоген бўлганлари йўқ. Ушбу филумлар ҳамда *Euglenozoa* филуми турлари ҳақида батафсил маълумотлар адабиётларда мавжуд (Мюллер, Лёффлер, 1995; Alexopoulos et al., 2007; Agrios, 2008).



5.3-расм. Карамнинг кила касаллигини қўзғатувчи шилимшиқ замбуруғнинг ривожланиш цикли (Agrios, 2008)



5.4-расм. Картошканинг илдизи, стolonлари (чапда) ва туганакларида чанг калмаз касаллигининг белгилари (.....)

5.2. ХРОМИСТА (=СТРАМЕНОПИЛА) – *CHROMISTA* (=STRAMENOPILA) ДУНЁСИ

Замонавий систематикада Хромиста - *Chromista* дунёсига қўнғир, зарсимон, сариқ-яшил ва диатом сув ўтлари билан бирга замбуруғсимон организмлар, ёки **сохта замбуруғларнинг** учта филуми киради. Ҳозирги давр тасаввурларига кўра бу бўлимларга кирувчи «замбуруғ» турлари хлорофиллини йўқотган иккиламчи рангсиз организмлардир.

Бу дунё вакиллари ривожланиш циклининг ҳаракатчан босқичи иккита **гетероморф** (тузилиши фарқли) хивчинчаларга эга (битта тукли хивчинчаси бўлган Гифохитриомикота - *Hyphochytriomycota* турлари истисно). Ҳар хил бўлим вакиллариининг талломлари ёки ризомицелий (*Hyphochytriomycota*), ё септаланмаган мицелий (Оомикота - *Oomycota*) ёхуд тўрсимон плазмодий (Лабиринтуломикота - *Labyrinthulomycota*) тузилишига эга. Хужайра деворчалари таркибига Гифохитриомикота (*Hyphochytriomycota*) филуми турларида целлюлоза ва глюкан, Лабиринтуломикота (*Labyrinthulomycota*) филуми турларида целлюлоза ва хитин, Оомикота (*Oomycota*) филуми турларида глюкан ва кам миқдорларда гидроксипролин аминокислотаси ва целлюлоза киради. Оомицетларнинг заҳира моддаси – сувда эрувчи глюканларга мансуб бўлган миколаминарин полисахариди бўлиб, ҳақиқий замбуруғларга хос бўлган гликоген мавжуд эмас.

Бу дунё вакиллари хужайраларининг ультратузилиши, лизин синтези типи, ядро фазалари алмашинуви ва бошқа белгилари билан ҳам характерланади.

5.2-жадвал. *Chromista* дунёсининг филумлари, синфлари ва вакиллари
(Попкова и др., 2005; Alexopoulos et al., 2007; Agrios, 2008)

Филумлар	Синфлар	Вакиллари
<i>Oomycota</i>	<i>Oomycetes</i>	<i>Pythium debaryanum</i> , <i>Phytophthora infestans</i> , сохта ун-шудринг кўзғатувчи <i>Peronospora</i> , <i>Plasmopara</i> , <i>Bremia</i> туркумлари турлари
<i>Hyphochytriomycota</i>	<i>Hyphochytriomycetes</i>	<i>Anisopidium ectocarpi</i> – <i>Ectocarpus</i> туркумига кирувчи қўнғир сув ўтларида паразит
<i>Labyrinthulomycota</i>	<i>Labyrinthulomycetes</i>	<i>Labirinthula macrocystis</i> – <i>Macrocystis</i> туркумига кирувчи сув ўтларида паразит

Хромиста (*Chromista*) дунёсига кирувчи замбуруғлар қуйидаги филумлар ва синфларга бўлинади (**5.2-жадвал**).

5.2.1. ООМИКОТА – ООМУСОТА ФИЛУМИ

Оомикота (*Oomycota*) филумига тахминан 500-800 та тур киради. Ножинсий кўпайиши иккита ҳар хил хивчинчали (олдингиси – тукли, ортдагиси – силлик), ҳаракатчан зооспоралар, кам турларда конидиялар ёрдамида амалга ошади. Хивчинчалар латерал ҳолатда ҳам бўлиши мумкин, бунда ҳам туклиси олдинга, силлиги орқага қараб жойлашади. Улар зооспорангийлар ичида ҳосил бўлади. Зооспорангиофора ва зооспорангийларининг шакли ва тузилиши диагностик аҳамиятга эга. Баъзи оомицет (мисол учун *Peronospora* туркумига мансуб) турларининг спорангийлари умуман зооспора ҳосил қилмасдан, бевосита муртак орқали ўсади ва гифа ҳамда мицелий пайдо қилади (ўсиш шаклига асосланиб бундай спорангийни «конидия» деб аташ мумкин). Вегетатив босқичи (талломи) диплоид, редукцион бўлиниши (мейоз) ривожланаётган гаметангийларида, жинсий элементлари ҳосил бўлишидан олдин юз беради. Жинсий жараёни – оогамия, дифференцияланган жинсий органлари (гаметангийлари) – оналик (**оогоний**) ва оталик (**антеридий**) аъзолари воситасида амалга ошади. Оогонийда битта ёки кўп тухум хужайралари мавжуд; антеридийнинг таркиби кўп ядроли, сперматозоидларга дифференциялашмаган. Жинсий жараёнда оогоний ва антеридийнинг таркиби қўшилади ва *ооспора* деб аталадиган тиним даври зиготаси ҳосил бўлади.

Бу филум турларининг хужайра деворчаларида кўпинча полисахарид комплекси (β -1,3- ва β -1,6-глюканлар ва целлюлоза) ҳамда гидроксипролин аминокислотаси ва кам миқдорларда целлюлоза, баъзан (*Leptomitales* тартиби турларида) бироз хитин мавжуд. Деярли барча турларнинг вегетатив танаси яхши ривожланган, хужайраларга бўлинмаган (септаланмаган), микроскопик ва макроскопик мицелийдан иборат.

Бу филумга битта синф (*Oomycetes*) ва кўпчилик микологлар тан оладиган бешта тартиб (*Saprolegniales*, *Rhipidiales*, *Leptomitales*, *Lagenidiales* ва *Peronosporales*) киради.

ООМИЦЕТЛАР – *OOMYCETES* СИНФИ

Оомицетлар (*Oomycetes*) синфи вакиллариининг вегетатив танаси яхши ривожланган септаланмаган мицелийдан иборат (гифаларнинг жинсий ва ножинсий споралаш аъзолари ҳосил бўлган жойлари септа билан ажралиши мумкин). Хужайра қобиғи таркибида целлюлоза ва глюканлар мавжуд; хитин мавжуд эмас. Жинсий жараёни оогамия типиди – морфологик жиҳатдан фарқланувчи жинсий хужайралар (оогоний ва антеридий) қўшилишидан иборат. Жинсий жараён натижасида генетик рекомбинация бўлади ва замбуруғ қишлаши учун хизмат қилувчи ооспоралар ҳосил бўлади. Ооспоралар ўсганида ножинсий кўпайиш органлари, одатда ичида икки хивчинчали зооспоралари мавжуд бўлган зооспорангийлар ҳосил бўлади. Ножинсий кўпайиши зооспоралар ва конидиялар ёрдамида амалга ошади. Кейинги ҳолда зооспорангий конидия типиди – мицелий ҳосил қилиб – ўсади. Мицелий, зооспорангийлар ва ооспоралар тузилишининг хусусиятлари асосида Оомицетлар синфи 9 та тартибга бўлинади. Касаллик қўзғатувчи турлар Сапролегнийлар (*Saprolegniales*) ва Пероноспоралар (*Peronosporales*) тартибларига мансуб (5.5-расм).

Тартиб: Сапролегниалес (*Saprolegniales*). Тартибга битта оила киради – Сапролегнийлар – *Saprolegniaceae*. Бу оила вакиллари одатда сувда ёки нам тупроқда сапротроф шаклида, кам ҳолларда ўсимлик ва ҳайвонлар паразитлари сифатида ҳаёт кечиради. Уларнинг мицелийси яхши ривожланган, кам шохланган, септаланмаган, ташқи кўринишидан оқ, майин, яхши кўринадиган момиқ моғорга ўхшайди ва субстратга калта ризоидлари ёрдамида ёпишади. Зооспоралари муайян туркум турларида ёки нок, ёки буйрак шаклли, ёхуд ҳар икки шаклли бўлиб, улар мицелий гифалари учларида ўсиб чиқадиган узун, цилиндр шаклли зооспорангийларда ҳосил бўлади.

Оогонийси ичида одатда бир неча ооспора мавжуд бўлади. Жинсий органлари – оогоний ва антеридий – мицелийнинг ён томонларидаги гифларида ҳосил бўлади. Жинсий жараён натижасида қалин қобикли ооспоралар ҳосил бўлади. Улар тиним давридан сўнг ёки зооспорангий, ё калта гифа ва унинг учида зооспорангий ҳосил қилиб, ўсади.

Туркум: Сапролегния (*Saprolegnia*). Бу туркум турлари одатда сувдаги ўлик хашаротлар ёки бошқа ҳайвонлар таналарида, баъзан балиқлар тухумларида, кичик чавоқларда, заифлашган ёки касалланган балиқларда ҳаёт кечиради. Агар кўлмак сувга ўлик пашша ёки тухумнинг оқи ташланса, улар тезда сапролегния замбуруғларининг оқ ғубори билан қопланади. Зооспоралари нок шакли, узунлиги ҳар хил бўлган иккита хивчинчали. Зооспора сувда бироз сузиб юргач, буйрак шаклига киради ва субстрат устида ўтроқ ҳолатга ўтиб, гифа ҳосил қилиб ўсади.

ООМИЦЕТЛАР – *OOMYCETES* синфи

САПРОЛЕГНИЙЛАР – <i>SAPROLEGNIALES</i> тартиби	ПЕРОНОСПОРАЛАР – <i>PERONOSPORALES</i> тартиби		
Сапролегнийлар – <i>Saprolegniaceae</i> оиласи	Питиумлар – <i>Pythiaceae</i> оиласи	Пероноспоралар – <i>Peronosporaceae</i> оиласи	Альбугинацеа – <i>Albuginaceae</i> оиласи
Муҳим туркумлар: Сапролегния (<i>Saprolegnia</i>), Афаномицес (<i>Aphanomyces</i>)	Муҳим туркумлар: Питиум (<i>Pythium</i>), Фитофтора (<i>Phytophthora</i>)	Муҳим туркумлар: Плазмопара (<i>Plasmopara</i>), Пероноспора (<i>Peronospora</i>), Пероноплазмопара (<i>Peronoplasmopara</i>), Бремия (<i>Bremia</i>)	Муҳим туркумлар: Альбуго (<i>Albugo</i>)

5.5-расм. Оомицетлар синфининг классификацияси (Попкова и др., 2005; Alexopoulos et al., 2007; Agrios, 2008)

Туркум: Афаномицес (*Aphanomyces*). Бу туркумнинг баъзи турлари юксак ўсимликлар илдизларида, сув ўтларида ва қискичбақасимон ҳайвонларда паразитлик қилади. *Aphanomyces euteiches* тури ўриснўхатда илдиз чириш кўзгатади. *Aphanomyces cochlioides* – тупроқда яшовчи факультатив паразит, қанд лавлагисида илдиз емирилиши касаллигини кўзгатувчилардан биридир ва у заифлашган ниҳолларни кўпроқ зарарлайди. Зооспорангийлари ипсимон шакли (вегетатив гифалардан фарқ қилмайди), уларнинг таркиби яланғоч цитоплазма шакли, бир ядроли сегментларга бўлиниб кетади. *Aphanomyces euteiches* турида улар зооспорангий ёриғидан ташқарига чиқади, думалок шакл олади ва қобик билан ўралиб, цистага айланади. Ушбу цисталардан буйрак шакли, хивчинчалари ён томонида жойлашган зооспоралар чиқади. Зарарланган тўқима олдин серсув бўлиб, кулранг-яшил тус олади, кейин илдиз ингичкалашади ва унда тўқ-қўнғир ёки қора тусли халқа пайдо бўлади. Ўсимликлар тургорини йўқотади ва нобуд бўлади. Касаллик ўсимлик кўчатлари униши учун ноқулай шароитларда – оғир тупроқларда, совуқ об-ҳавода кўпроқ тарқалади. Замбуруғнинг зооспорангийлари ипсимон, зооспоралар зооспорангийдан амёбасимон яланғоч цитоплазматик масса шаклида чиқади ва дарҳол қобик ҳосил қилиб, буйрак шаклига киради.

Тартиб: Пероноспоралес (*Peronosporales*). Ушбу тартибига учта (*Pythiaceae*, *Peronosporaceae* ва *Albuginaceae*) оила ва бир неча муҳим туркумлар киради. Булар *Pythiaceae* оиласига мансуб бўлган *Pythium* (ҳар хил ўсимликларда уруғ, майса ва илдиз чиришини кўзгатувчи, тупроқда яшовчи факультатив паразитлар), *Phytophthora* (картошка, помидор ва б. итузумдошларда фитофтороз, бир ва кўп йиллик экинларда илдиз ва мева чириши, дарахтларда илдиз ва поя чириши ва нобуд бўлишини кўзгатувчи факультатив паразитлар), *Peronosporaceae* (сохта ун-шудринг кўзгатувчи облигат паразитлар) оиласига кирувчи *Plasmopara* (тоқда милдью кўзгатувчи ва б. турлар), *Peronospora* (карам, лавлаг ва б. экинларда сохта ун-шудринг кўзгатувчилар),

Pseudoperonospora (қовоқдошлар ва б. ўсимликларда сохта ун-шудринг қўзғатувчилар), *Albuginaceae* (оқ занг қўзғатувчи облигат паразитлар) оиласига мансуб, турлари карамдошдош ўсимликларни зараловчи *Albugo* туркумларидир.

Пероноспоралар тартибининг вакиллари яхши ривожланган, септаланмаган мицелийга ва аксарияти шаклланган зооспорангиофораларга эга. Тиним даври споралари (ооспоралар) тупроқда ёки ўсимлик қолдиқларида сақланади, сўнггра, қулай шароит кузатилганида ўсади ва ёки калта гифада ё бевосита типик зооспорангиофорада жойлашган зооспорангий ёхуд тўғридан-тўғри зооспоралар ҳосил қилади. Зооспораларининг узунлиги ҳар хил ва икки хивчинчали. Ножинсий кўпайиши конидиялар (бевосита муртак гифа ҳосил қилиб ўсадиган спорангийлари) билан ҳам амалга оширилиши мумкин.

Пероноспора замбуруғларининг кам турлари сувда, сапротроф тарзида ҳаёт кечиради; уларнинг аксарияти – юксак ўсимликларнинг паразитларидир. Бу тартиб вакиллари эволюцион ривожланишида иккита яққол тенденция кузатилади: биринчидан – баъзи турларнинг зооспоралари ўрнини аста-секин конидиялар эгаллаши, иккинчидан – бу турларнинг паразитлик даражаси мукаммаллашиши ва улар охири облигат паразитизмга ўтиши.

Пероноспоралар тартибига, морфологик хусусиятлари, паразитик фаоллик даражалари ва улар қўзғатадиган касалликлар характери билан фарқланувчи учта оила киради: Питиумлар, Пероноспоралар ва Альбуголар. Тартиб оилаларга бўлиниши спорангиофоралар тузилиши ва споралар ўсиши белгиларига асосланган (5.5-расм).

Оила: Питиacea (*Pythiaceae*). Оила турларининг аксарияти сапротрофлардир. Сунъий озуқа муҳитларида *Pythium* туркуми турлари тез ўсади ва оқ мицелий ҳосил қилади. Зооспорангиофоралари ҳам гифаларига ўхшайди. Зооспорангийлар ўсганида зооспоралар ҳосил бўлади ёки спорангийларнинг ўзлари ҳаво орқали тарқалади ва тушган жойида, конидия каби, мицелий ҳосил қилиб ўсади. Оогонийлари шар шаклли, қобиғи силлиқ ёки тукли ёхуд устида ўсмалари мавжуд, антеридийлари калта тўқмоқ шаклли. Ооспораларининг шакли ҳам шарсимон. Питиумлар оиласига кировчи турлар орасида ҳар хил қишлоқ хўжалик ўсимликларининг кўчатлари ва майсаларини зарарлайдиган турлар мавжуд. Бу оила турларининг паразитик хусусиятлари кучли эмас. Улар асосан сапротроф ҳаёт кечирадиган факультатив паразитлар бўлиб, заифлашган ўсимликларга ҳужум қилиш қобилятига эга, аммо баъзи турлари маданий экинларни анча кучли зарарлаши мумкин.

Туркум: Питиум (*Pythium*). Ушбу туркум турлари ҳар хил юксак ўсимликлар, жумладан маданий экинлар (бодринг, лавлаги, салат, карам, редис, тамаки, маккажўхори, ғўза ва б.) кўчатлари ва майсаларининг илдизини зарарлайди, илдиз бўғзи ингичкалашиши ва қорайишига (илдиз емирилиши ва қора сон ривожланишига) ҳамда ўсимлик нобуд бўлишига олиб келади. Замбуруғ дарахт ва буталарнинг кўчатлари ётиб қолиши ва ниҳоллари чиришига сабаб бўлади. Замбуруғ мицелийси ўсимлик ҳужайраларига сингиб киради ва уларни тез нобуд қилади.

Pythium туркуми турлари ғалла экинларида майса ва илдиз чиришини қўзғатади, уруғларда ҳам учрайди. Улар асосан ўсув даврида об-ҳаво салқин ва серёгин, тупроқлари сернам бўлган мамлакатларда кенг тарқалган ва ҳар хил экинлар ҳосилига жиддий зарар етказди. Масалан АҚШ да тупроқни фумигация қилиш ва фунгицид солиш орқали *Pythium ultimum* инфекциясидан тозалаганда буғдой ҳосили 40% га ошган. Баъзи *Pythium* турлари кузги буғдой майсаларини қишда қор остида ҳам зарарлайди. Буғдойни бу туркумнинг 17 тадан кўпроқ тури зарарлаши аниқланган, яхши ўрганилган, асосий илдиз чириш қўзғатувчилари қаторига бешта (*P. arrhenomanes*, *P. graminicola*, *P. ultimum*, *P. aristosporum*, *P. irregulare*) ва камроқ учрайдиганлари қаторига яна учта (*P. torulosum*, *P. sylvaticum*, *P. heterothallicum*) тур киради.

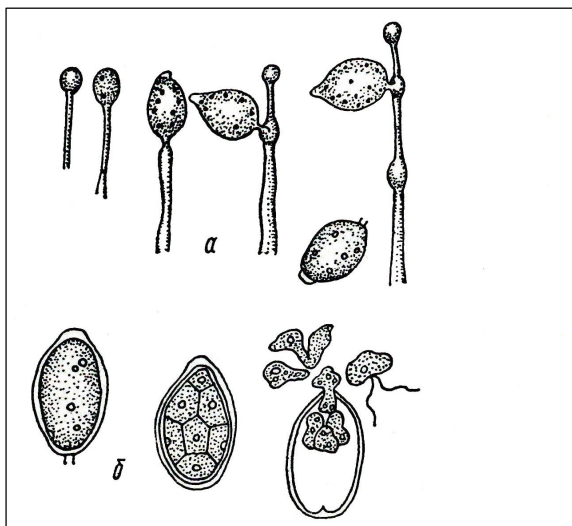
Pythium debaryanum тури Ўзбекистонда илдиз чириши билан зарарланган лалми буғдой ризосфераси тупроғидан ажратилган. Аммо, таксономик ўрни ноаниқлиги туфайли, *Pythium* туркуми турларининг замонавий классификациясида *P. debaryanum* тури

мавжуд эмас, чунки у комплекс тур эканлиги ва эски адабиётларда ушбу ном билан аталган замбуруғлар ҳозир *P. ultimum*, *P. irregulare* ва *P. sylvaticum* турларига мансуб эканлиги исботланган.

Туркум: Фитофтора (*Phytophthora*). Ушбу туркум турларининг мицелийлари кўп ядроли, яхши ривожланган. Зооспорангиофоралари симподиал шохланган, кўринишидан мицелийнинг вегетатив гифаларидан яхши фарқланади. Зооспорангийлари лимон, тухум ёки шар шаклли. Улар спорангиофоралардан ажралиб, шамол ва ёмғир билан тарқалади. Спорангий ичида зооспоралар ҳосил бўлади ёки улар, конидия каби, бевосита гифа ҳосил қилиб ўсади.

Phytophthora туркумига тахминан 50 та тур киради. Ушбу туркум турларида паразитизмнинг муайян эволюцияси кузатилади. Туркумнинг айрим турлари тупроқдаги ўсимлик қолдиқларида узоқ вақт давомида сапротроф сифатида яшаши мумкин. Қулай шароитларда улар ўсимликларда вақтинчалик паразит сифатида озикланиш усулига ўтади. Бунда замбуруғлар ўсимлик тўқимасига одатда унинг шикастланган қисмлари орқали киради. Уларнинг мицелийси ҳам хужайралар ичида, ҳам хужайралараро бўшлиқларда ўсади. Патогеннинг метаболитлари (токсинлари) таъсирида зарарланган тўқималар тезда нобуд бўлади, бутун ўсимлик ҳам нобуд бўлиши мумкин, кейин замбуруғ яна сапротроф озикланиш шаклига қайтади. Бундай турлар факультатив паразитлар гуруҳига киради.

Туркумнинг бошқа турларида паразитизмнинг юксак даражаси кузатилади. Улар ўсимликка устйицалар орқали киради, мицелийлари хужайралараро бўшлиқларда тарқалади ва озуқа моддаларини хужайралардан гаусторийлари ёрдамида сўриб, озикланади. Патоген ўсимлик хужайраларига аста-секин таъсир қилади, шу сабабдан улар патоген ўсимликка киришидан кейин анча вақтгача тирик қолади. *Phytophthora* туркумининг бундай турлари факультатив сапротрофлар гуруҳига киритилади. Бу турлар тор ихтисослашган ва хўжайин ўсимликларига катта зарар етказади.



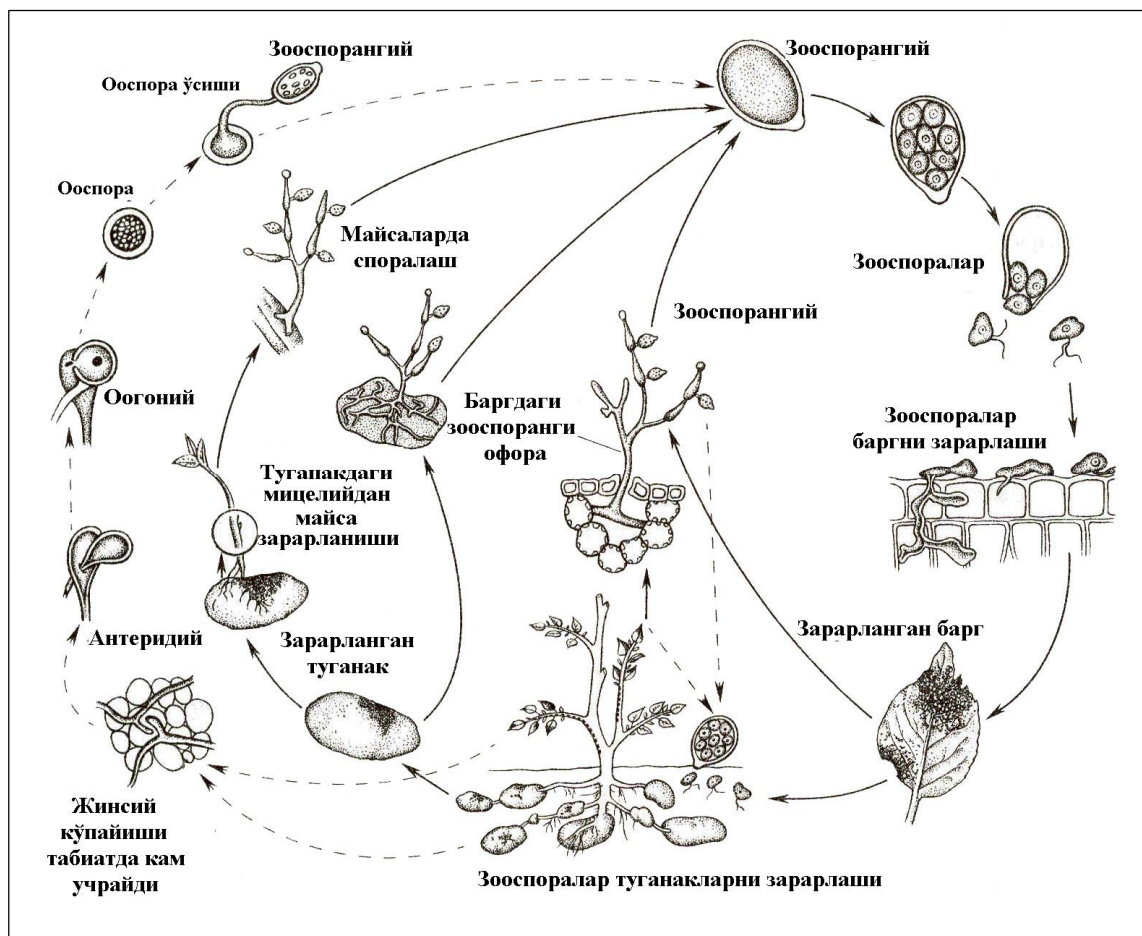
5.6-расм. *Phytophthora infestans*:

а – зооспорангийлар ривожланиши; **б** – зооспорангийлар ичида зооспоралар шаклланиши (Ward расми, Пидопличко, 1977 дан олинган)

Тур: *Phytophthora infestans*. Ўта зарарли эканлиги туфайли ушбу тур айникса диққатга сазовордир. Бу тур картошка, помидор ва бошқа итузумдош ўсимликларда фитофтороз касаллигини кўзғатади. Ўсимликларнинг ҳам ерусти қисмлари, ҳам туганаклари зарарланади. Касаллик ўсимликлар гуллаш пайтида бошланади. Нам об-ҳавода касаллик тез тарқалади ва ривожланади, бир неча кун ичида ўсимликни нобуд

килиши мумкин. Зарарланган туганаклар ҳосилни йиғиб олиш ва омборларга ташиш пайтида 1-2 ҳафтада бутунлай чириб кетиши мумкин.

Замбуруғ мицелийси ҳужайраларга бўлинмаган, у картошка тўқималарининг ҳужайралараро бўшлиқларида тарқалади ва ҳужайраларга гаусторийлари билан киради. Зарарланган тўқималар нобуд бўла бошлаганида, паразит атрофидаги соғлом тўқималарга тарқалади. Баргларда нобуд бўлган ва соғлом тўқималар чегарасида замбуруғнинг оқиш ғубори пайдо бўлади. У патогеннинг зооспорангиофора (конидиофора) лари тўпламидан ташкил топади. Спорангиофоралар 2-5 тадан гуруҳларда барг тешикчаларидан ёки тўғридан-тўғри эпидермисни ёриб чиқади. Улар симподиал шохланган, спорангийлари лимон шаклли ва учида ғуддачаси бор (5.6-расм). Улар конидиофорадан ажралиб, шамол билан бошқа баргларга ёки ёмғир томчилари билан тупроқ орқали туганакларга тушади.



5.7-расм. *Phytophthora infestans* замбуруғининг картошка ўсимликларида ривожланиш цикли (Agrios, 2008)

Атроф-муҳит ҳарорати билан боғлиқ ҳолда спорангий ўсиши икки хил бўлади: юқори ҳароратларда (оптимум 24°C) спорангий бевосита муртак гифа ҳосил қилиб ўсади, пастроқ ҳароратларда (оптимум 12°C) сув томчисида ўсганида эса спорангий ичида рангсиз, буйрак шаклли, икки хивчинчали зооспоралар ҳосил бўлади; улар сув пардасида бироз сузиб юради, сўнгра картошканинг барги ёки пояси устида ўтроқ ҳолатга келиб, қобиқ билан ўралади ва думалоқ шакл олади, ўсиб, апрессорий ҳосил қилади. Апрессорийдан ингичка муртак гифаси чиқади ва остидаги эпидермис ҳужайрасини бевосита тешиб киради ёки баъзан устица томонга ўсиб, у орқали киради. Қўзғатувчининг картошкада ривожланиш цикли 5.7-расмда кўрсатилган.

Замбуруғнинг ватани Жанубий Америка. Унинг кўп изолятлари гетероталлик. Ватанидан ташқари картошка ўстириладган кўп мамлакатларнинг табиий шароитларида

замбуруғнинг жинсий жараёни кузатилмайди ва ооспоралари ҳосил бўлмайди. Патоген мавсумдан мавсумгача туганаклар ичидаги мицелийси билан сақланади.

Фитофтороз картошкада ва помидорда Ўзбекистонда ҳам кенг тарқалганлиги ҳақида хабарлар бор, аммо микологик таҳлиллар ўтказилганлиги ҳақида маълумотлар мавжуд эмас; касалликнинг ҳосилга таъсири ҳам ўрганилмаган.

***Phytophthora* туркумининг бошқа муҳим турлари.** Булар қаторига мевали ва манзарали дарахтлар, ўрмон дарахтларида ҳамда сабзавот экинлари ва ўтсимон ўсимликларда ўта жиддий илдиз ва поянинг пастки қисми чириши, новда ва меваларда яралар ҳосил бўлиши ва улар чириши касалликларини қўзғатувчи *Phytophthora cactorum*, *P. cambivora*, *P. cinnamomi*, *P. citrophthora*, *P. fragariae*, *P. palmivora* ва *P. syringae* турлари киради. Кўп сабзавот экинлари, манзарали ўсимликлар ва дала экинларида ҳамда баъзи дарахтларда илдиз, поя ва мева чиришини *P. capsici*, *P. cryptogea*, *P. megasperma* ва *P. parasitica* турлари келтириб чиқаради. Яна бир тур – *P. erythrosepatica*, картошка туганакларида нимранг чириш қўзғатади, *P. parasitica* эса икклими иссиқ мамлакатларда тамакини зарарлайди.

Оила: Пероноспорацеа (*Peronosporaceae*). Бу оила вакиллариининг деярли барчаси ўсимликларнинг юқори даражада ихтисослашган облигат паразитлардир. Мицелийлари хужайраларга бўлинмаган ва улар ўсимлик ичида хужайралараро бўшлиқларда тарқалади, хужайралар ичида шар шаклли ёки шохланган гаусторийлар ҳосил қилади.

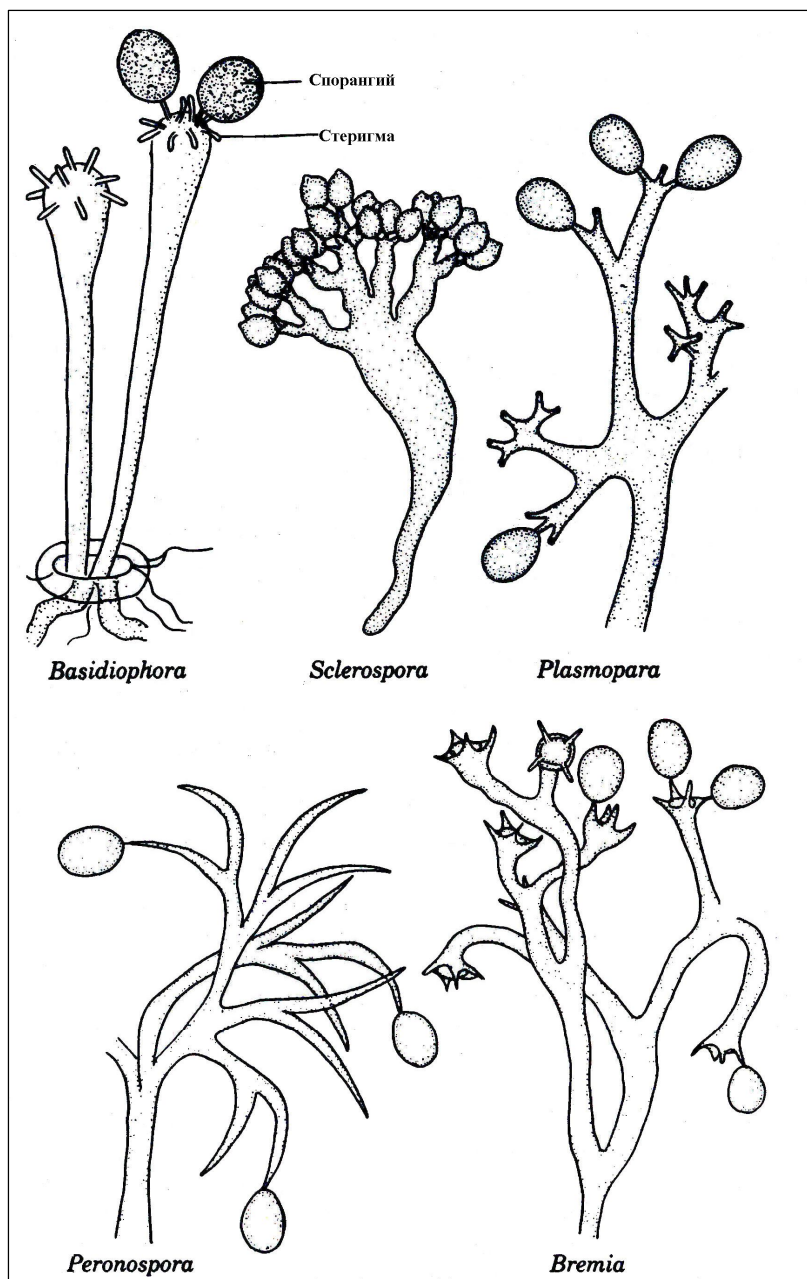
Ножинсий кўпайиши зооспорангийлар (конидиялар) воситасида ўтади. Зооспорангиофоралари (конидиофоралари) яхши шаклланган ва, *Pythium* турларининг зооспорангиофораларидан фарқли ўлароқ, ташқи кўринишидан вегетатив гифалардан кескин фарқ қилади. Улар ўзига хос дихотомик ёки моноподиал шаклда шохланган, ўсимлик барглариининг остки тарафида устийцаларидан дасталарда чиқади. Бунда спорангиофоралар ва спорангийлар барглариининг остки тарафида майин, юпка, оқ, баъзан кўрғошиндай кулранг, унсимон ғубор ҳосил қилади. Шу сабабдан ушбу замбуруғлар қўзғатадиган касалликлар **сохта ун-шудринг**, деб аталган. Зооспорангий ўсганида кўпинча ичида кам сонли (одатда 8 та) икки хивчинчали, буйрак шаклли зооспоралар ҳосил бўлади. *Peronospora* ва *Bremia* туркумлари турларининг спорангийлари (конидиялари) бевосита муртак гифа ҳосил қилиб ўсади.

Зарарланган ўсимлик тўқимаси ичида ўтадиган оогамия типигаги жинсий жараёнида гаметангийлари – оогоний ва антеридийнинг – таркиби қўшилади. Ҳосил бўлган ооспоралари ўсимлик қолдиқлари билан тупроққа тушади ва тиним даврига кириб, тупроқда 2-3 йил сақланиши мумкин. Ооспора ўсганида муртак гифа ёки зооспорангий ҳосил қилади. Кўп йиллик ўсимликлар зарарланганида мицелий уларда диффуз шаклда тарқалиши ва янги новдалари ҳамда шаклланаётган пиёзлари, илдизмевалари ва ҳоказоларга кириб, қишлоғи аъзоларида кейинги мавсумгача сақланиши мумкин.

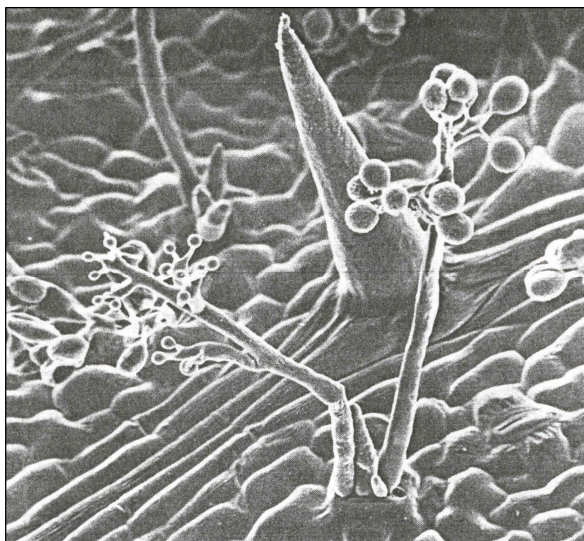
Peronosporaceae оиласининг систематикаси турларининг зооспорангиофоралари ва зооспорангийларининг белгиларига асосланган, чунки уларнинг жинсий аъзоларининг тузилиши бир хил. Сохта ун-шудринг қўзғатувчи замбуруғлар катта иқтисодий аҳамиятга эга. Улар ҳар хил оилаларга мансуб кўп ўсимликлар, жумладан кенг миқёсда экиладиган икки паллали қишлоқ хўжалик экинларида (қовоқдошлар оиласи турлари, ток, тамаки, латук салати ва б.) касаллик қўзғатиб, ҳосилига катта зарар етказади. Ушбу оилага 10 та туркум киради (**5.8-расм**), улардан айниқса *Peronospora*, *Plasmopara*, *Bremia* ва *Pseudoperonospora* туркумлари муҳим ҳисобланади.

Туркум: Плазмопара (*Plasmopara*). Конидиофоралари моноподиал шохланган.
Тур: *Plasmopara viticola* – ушбу туркумнинг энг муҳим тури, токнинг энг хавфли касалликларидан бири – сохта ун-шудринг, ёки **милдью** касаллигини қўзғатади. Токнинг барглари, новдалари, гажаклари ва узумлар зарарланади. Замбуруғ ўсимлик тўқималарига фақат устийцалар орқали кириб, зарарлайди. Тўқима ичида мицелий хужайралараро бўшлиқларда ўсади ва хужайралар ичида шар шаклли гаусторийларини ҳосил қилади. Зарарланган баргларида томирлар орасида, олдин сарғиш, мойсимон, сўнгра қизғиш-

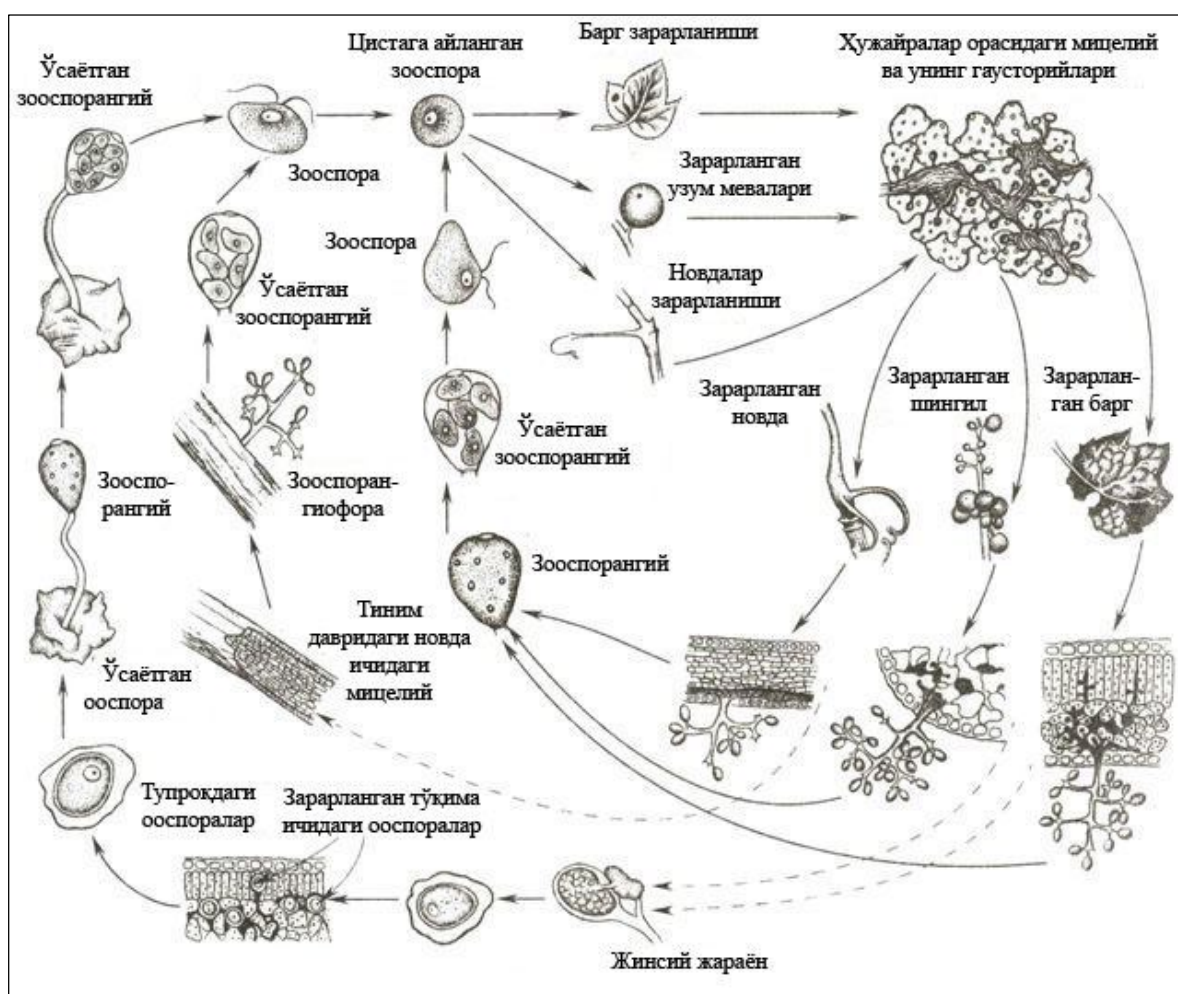
қўнғир, қиррали, кенглиги 2-3 см келадиган, баъзан атрофида хлорозли доғлар пайдо бўлади. Юқори намликда баргнинг остки томонида, устидаги доғларнинг қаршисида, қўзғатувчи замбуруғнинг спорангиофора ва зооспорангийларидан иборат бўлган майин, қалин, зич, бароқ, оқ тусли моғор қатлами ривожланади. Зарарланган баргнинг 1 см² майдонида 3 миллионгача зооспорангий бўлиши мумкин. Зарарланган мевалар буришиб, тўкилиб кетади.



5.8-расм. Пероноспорацеа (*Peronosporaceae*) оиласининг 5 та туркуми спорангиофораларининг тузилиши (Alexopoulos et al., 2007)



5.9-расм. Токда сохта ун-шудринг (милдью) касаллигини қўзғатувчи *Plasmopara viticola* замбуруғининг конидиофоралари ва конидиялари (сканер электрон микроскопда олинган микрофотография) (R. Guggenheim расми, Lafon, Clerjeau, 1994 дан олинган).



5.10-расм. Токда сохта ун-шудринг касаллигини қўзғатувчи замбуруғ (*Plasmopara viticola*) нинг ривожланиш цикли (Agris, 2008)

Замбуруғнинг спорангиофоралари устьицалардан дасталарда чиқади (5.9-расм), остки қисми бироз кенгрок, , устки қисми бир неча марта шохланган, шохчаларининг учларидаги тишчаларда (бир спорангиофорада 200 тагача) спорангийлар пайдо бўлади. Спорангийлари тухум ёки эллипсоид шаклли, рангсиз. Ҳар бир спорангий ичида 1-10 та буйрак шаклли, ичига букилган жойидан чиқадиган иккита хивчинчали зооспоралари мавжуд. Ҳар хил жинсий белгили зооспоралар қўшилади ва гетерокариотик мицелий ҳосил қилади.

Мавсум охирида замбуруғнинг жинсий кўпайиши ўсимлик тўқималари ичида ўтади. Оогонийлари думалоқ, деярли рангсиз ёки сарғиш қобиқли. Антеридийнинг суюқлиги оогонийга оқиб ўтади ва кўп миқдорда (1 мм^2 да 250 тагача) ооспоралар ҳосил бўлади.

Ооспоралар диаметри 20-120 мкм, иккита қобиғи, уларнинг сиртида оогонийдан қолган усти бурушиқ учинчи ташқи қобиғи ҳам бор. Ооспоралар сув томчисида кейинги баҳорда ўсади ва бир ёки иккита ингичка муртак найча учидан нок шаклли спорангийлар ва уларнинг ичида эса 30-56 та буйрак шаклли зооспоралар пайдо бўлади. Зооспоралар иккитадан қўшилади, ўсиб, гетерокариотик мицелий ҳосил қилади ва у ток тўқимасини зарарлайди. Замбуруғнинг ривожланиш цикли **5.10-расм**да келтирилган.

Ўзбекистонда милдью токда Тошкент, Сирдарё, Самарқанд ва Навоий вилоятларида кенг тарқалган. Мавсум келишига қараб касаллик туфайли 5-10% дан 40-50% гача ёки ундан ҳам кўпроқ ҳосил йўқотилади.

Туркум: Пероноспора (*Peronospora*). Мицелийси яхши ривожланган, кўп ядроли, хужайралараро бўшлиқларда жойлашади ва хужайралар ичида гаусторийлар ҳосил қилади. Спорангиофоралари дихотомик шохланган. Спорангийларининг учи ғуддачали, улар зооспора ҳосил қилмасдан, доим муртак гифа ҳосил қилиб ўсади (гифа спорангийнинг ён томонидан ўсиб чиқади), яъни тарқалиш усули ва ўсиш характериға кўра улар ҳақиқий конидиялардир. Шу сабабдан бу туркум турлари учун зооспорангиофора ва зооспорангий эмас, балки конидиофора ва конидия атамаларини қўллаш зарур. Конидиялари воситасида бу замбуруғлар тез ва катта майдонларга тарқалади. Зарарланган ўсимлик аъзоларида оқ ғубор ҳосил бўлади. Юқори намлик мавжудлигида касаллик ўсимликларнинг кўп қисмини нобуд қилиши мумкин. Ўсимлик тўқимаси ичида ҳосил бўладиган ооспоралари ўсимлик қолдиқларида бир неча йил давомида сақланиши мумкин.

Ушбу туркум таркибига тахминан 250 та тур киради. Вакиллари – пиёз ва саримсоқни *Peronospora shleideniana* (син. *P. destructor*), қарам, редис, шолғом, жағ-жағ ва бошқа бутгулдош ўсимликларни *P. brassicae*, қанд, хўраки ва хашаки лавлагини *P. farinosa* (син. *P. schachtii*), тамаки ва махоркани *P. tabacina*, йўнғичқа ва себарга турларини *P. trifolii* ва *P. pratensis*, мураккабгулдошлар оиласига мансуб ўсимликларни *P. parasitica* ва бошқа турлари зарарлайди. Улардан бир нечаси Ўзбекистонда ҳам қайд этилган.

Туркум: Псевдопероноспора (*Pseudoperonospora*) (синонимлари *Pseudoplasmodium*, *Peronoplasmodium*, *Plasmodium*). Мицелийси яхши ривожланган, кўп ядроли, хужайралараро бўшлиқларда ўсади. Гаусторийлари тухум ёки нок шаклли. Спорангиофоралари дихотомик шохланган, барглarning остки тарафида устьицалардан якка-якка ёки дасталарда чиқади. Спорангийларининг учи ғуддачали, улар ўсганида зооспоралар ҳосил бўлади. Вакиллари – бодринг, қовун ва, камроқ даражада, қовоқни *Pseudoperonospora cubensis* (син. *Peronoplasmodium cubensis*), қулмоқни *P. humuli* зарарлайди. Пероноспороз Ўзбекистонда Фарғона водийси иссиқхоналарида бодрингга кенг тарқалган (Ш.Т. Ходжаев).

Туркум: Бремия (*Bremia*). Мицелийси яхши ривожланган, кўп ядроли, хужайралараро бўшлиқларда ўсади. Гаусторийлари оддий ёки шохланган. Конидиофоралари дихотомик шохланган, учки қисмлари панжа шаклли. Конидиялари шар шаклли, ўсганида муртак гифа ҳосил қилади (Пероноспора туркуми турларидан фарқли ўлароқ, гифа спорангийнинг устки учидан ўсиб чиқади). Жинсий жараёнида жуда кўп ооспоралар ҳосил бўлади. Вакилси сифатида мураккабгулдошлар оиласига мансуб бўлган кўп ўсимлик турларини зарарловчи *B. lactucae* турини кўрсатиш мумкин.

Оила: Альбугинацеа (*Albuginaceae*). Бу оила вакиллари юксак ўсимликларда «ок занг» касаллигини кўзғатувчи облигат паразитлардир. Мицелийси яхши ривожланган, хужайралараро бўшлиқларда ўсади ва гаусторийлари воситасида озикланади. Ножинсий кўпайишида хўжайин ўсимлик эпидермиси остида шохланган, тўқмоқ шаклли зооспорангиофораларида спорангийлар занжирчалари ҳосил бўлади. Зооспорангий сув

томчисида ўсади ва унда буйрак шаклли, ён томонида икки хивчинчали зооспоралар ривожланади. Зооспоралари якка-якка, шар шаклли, калин қўнғир қобиқли, зарарланган ўсимлик тўқималарида ҳужайралараро бўшлиқларда ҳосил бўлади. Зооспоралар ўсганида улар зооспоралар ҳосил қилади. Оилага битта таркум киради.

Туркум: Альбуго (*Albugo*). Ўсимликларнинг зарарланган жойларида кўп сонли, шакли ва ўлчами ҳар хил бўлган оқ тусли ёстиқча (пустула) лар ҳосил бўлади. Ушбу туркумнинг бироз аҳамияти бўлган тури *Albugo candida* бўлиб, у баъзан қарамдошларга мансуб экинлар (қарам, ерқалампир, жағ-жағ) ҳосилини қамайтиради. Ўсимликлар диффуз шаклда зарарланади. Паразитнинг гаусторийлари кичик, шар шаклли. Зарарланган барглар, барг бандлари, гул бандлари, гуллари ва қўзоқларида оқ ёстиқчалар ҳосил бўлади. Улар олдин эпидермис остида бўлиб, кейин уни ёриб, ташқарига очилади ва ичида зооспорангийлар тўдалари оқ кукун шаклида намоён бўлади. Зарарланган аъзолар йўғонлашади, буралиб, хунук шакл олади. Кучли зарарланган барглар қалинлашиб, серэт бўлиб, баъзан четлари буралиб кетади. Туркумнинг бошқа турларидан *A. portulacae* семизўтни, *A. occidentalis* исмалоқни ва *A. bliti* *Amaranthaceae* оиласига мансуб ўсимликларни зарарлайди.

5.2.2. ГИФОХИТРИОМИКОТА - *HYPHOCHYTRIOMYCOTA* ФИЛУМИ

Гифохитрийларнинг вакиллари ташқи кўринишидан Ҳақиқий замбуруғларнинг Хитридиомикота филуми турларига, биокимёвий белгилари бўйича эса оомицетларга ўхшайди, аммо уларнинг икковидан ҳам зооспораларининг тузилиши ва уларда апикал жойлашган битта тукли хивчинчаси мавжудлиги билан фарқланади. Илгари узоқ вақт давомида олимлар гифохитрийларни Хитридиомикота филуми турлари билан бирга битта таксономик гуруҳга киритишган. Кейинчалик уларнинг ораларида катта фарқлари мавжуд эканлиги, жумладан, гифохитрийларнинг ҳозиргача ўрганилган турларининг ҳужайра қобиғида хитин ва целлюлоза мавжудлиги, хитридиомицетларнинг ҳужайра қобиғи эса хитин ва глюканлардан ташкил топиши аниқланган. Ундан ташқари, бу иккита филум турлари бир-биридан ривожланиш цикли ва ДНК-ларининг белгилари билан ҳам кескин фарқ қилади.

Гифохитрийлар сув замбуруғлари бўлиб, улар асосан яшил, қўнғир ва бошқа сув ўтларида ҳамда умуртқасиз ҳайвонларда ҳужайра ичи паразитларидир. Фақат баъзилари сув ёки нам тупроқдаги ўсимлик ва ҳашаротлар қолдиқларида сапротроф шаклида ҳаёт кечиради. Бу кичик филум бўлиб, унинг таркибида битта тартиб (Гифохитриалес – *Hyphochytriales*), учта оила (Анизольпидиacea – *Anisolpidaceae*, Ризидиомицетаacea – *Rhizidiomycetaceae*, Гифохитриаacea – *Hyphochytriaceae*), 4-5 та туркум (*Anisolpidium*, *Rhizidiomyces*, *Hyphochytrium*) ва 23 та тур мавжуд.

Гифохитрийларнинг микроскопик вегетатив танаси яланғоч протопластдан иборат; баъзи турлар примитив (ривожланмаган), ўз ядролари бўлмаган мицелий – **ризидиомицелий** – ҳосил қилади. Ҳаракатчан боскичлари (зооспоралари, гаметалари) нинг олд томонда жойлашган битта тукли хивчинчаси бор (3.2, b-расм).

5.2.3. ЛАБИРИНТУЛОМИКОТА - *LABYRINTHULOMYCOTA* ФИЛУМИ

Лабиринтуломикота, ёки Тўрсимон шилимшиқ замбуруғлар (*Labyrinthulomycota*) филумига сапротрофлар ва сув ўтлари (кўпинча денгиз сув ўтлари) нинг паразитлари киради. Шу билан бирга, ушбу филум турларининг бошқа шилимшиқ моғорлар филумларининг (Миксомикота – *Myxomycota*, Акразиомикота – *Acrasiomycota*, Диктиостелиомикота – *Dictyosteliomycota*, Плазмодиофоромикота – *Plasmodiophoromycota*) турлари билан таксономик жиҳатдан умуман яқинлиги йўқ. Лабиринтулларнинг вегетатив танаси (трофик боскичи) эктоплазматик тўр ёки йўллар системаси шаклига эга бўлиб, уларнинг ичида ёки устида ўз қобиғига эга бўлмаган яланғоч ҳужайралар сирпаниб, ҳаракатланади. Бундай структура **тўрсимон плазмодий**,

ёки *филлоплазмодий*, деб аталади. Ривожланиш циклида икки хивчинчали зооспоралари мавжуд. Хивчинчалари – *гетероморф* ва *гетероконт* (олдингиси – тукли, ортдагиси – силлик). Зооспораларнинг ушбу белгилари Лабиринтулларни Оомикота (*Oomycota*) филумига киритиш учун асос бўлган.

5.3. ҲАҚИҚИЙ ЗАМБУРУҒЛАР – *FUNGI* (=MYCOTA, MYCETES) ДУНЁСИ

Ҳозирги замонда Ҳақиқий замбуруғлар – *Fungi* (*Mycota*) дунёсининг мавқеи Ўсимликлар (*Plantae*) ва Ҳайвонлар (*Animalia*) дунёларининг мавқеига тенг. Ҳақиқий замбуруғлар дунёсига вегетатив танасининг тузилиши, кўпайиш усуллари, табиатда тарқалиши ва яшаш тарзи ҳар хил бўлган турлар киради. Ушбу замбуруғларнинг танаси нозик, шохланган гифалар (микроскопик ип) лардан ташкил топган бўлиб, гифалар тўплами *мицелий* деб аталади. Мицелий субстрат устида ёки ичида бўлиши мумкин. Одатда мицелий катта умумий юзага эга ва замбуруғ у орқали озуқа моддаларини осмотик равишда сўриб озиқланади. Хужайра деворчалари таркибида одатда хитин, маннан ва глюканлар мавжуд. Кўпчилик замбуруғларнинг хужайра ядролари ва улардаги хромосомалари жуда кичик. Хитридиомикота филумидан бошқа филумлар турларида спораларининг хивчинчалари йўқ.

5.3-жадвал. Ҳақиқий замбуруғлар - *Fungi* (=Mycota) дунёсининг филумлари ва белгилари (Попкова и др., 2005; Alexopoulos et al., 2007; Agrios, 2008)

Филумлар	Белгилар			
	Анаморфа (ножинсий кўпайиш) босқичи маҳсуллари	Телеоморфа (жинсий кўпайиш) босқичи маҳсуллари	Септа мавжудлиги ва тузилиши	Турлар сони
<i>Chytridiomycota</i>	Зооспорангий ва зооспоралар	Зиготалар	Мавжуд эмас	~ 500
<i>Zygomycota</i>	Спорангий ва спорангио- споралар	Зигоспоралар	Мавжуд эмас (кам сонли истиснолар мавжуд)	~ 600
<i>Ascomycota</i>	Конидиялар	Аскоспоралар	Септалари оддий, перфорация қилинган	~ 30 000
<i>Anamorphic Fungi</i>	Конидиялар	Мавжуд эмас	Септалари оддий, перфорация қилинган	~ 30 000
<i>Basidiomycota</i>	Кам учрайди, гифа фрагментлари, конидиялар	Базидио- споралар	Септалари оддий ёки ихтисослашган, перфорация қилинган	~ 25 000

Замбуруғлар систематикаси уларнинг бир қатор белгиларига асосланган бўлиб, улардан энг муҳимлари – жинсий кўпайиш споралари ҳосил бўлиши характери, жинсий ва ножинсий кўпайиш усуллариининг типлари, ривожланиш циклида зооспоралар бўлган замбуруғларда хивчинчаларининг сони ва тузилиши, хужайра қобиғидаги полисахаридларнинг таркиби, хужайра тўсиқлари – септаларининг характеридир. Иккита филум – Хитридиомикота (*Chytridiomycota*) ва Зигомикота (*Zygomycota*) филумлари турларининг вегетатив таналари септаланмаган мицелийлардан ташкил топган. Қолган иккита филум – Аскомикота (*Ascomycota*) ва Базидиомикота (*Basidiomycota*) филумлари ҳамда Анаморф замбуруғлар гуруҳи (*Anamorphic Fungi*) турларининг мицелийлари

септаланган. Юқорида санаб ўтилган белгилар асосида ушбу дунё бешта филумга бўлинади (5.3-жадвал).

5.3.1. ХИТРИДИОМИКОТА - *CHYTRIDIOMYCOTA* ФИЛУМИ

Хитридиомикота (Chytridiomycota) филумига таркибида 500-600 та тур бўлган битта – Хитридиомицетес (*Chytridiomycetes*) синфи киради. Хитридиомицетларининг ножинсий кўпайиши ҳаракатчан зооспоралар ёрдамида амалга ошади. Зооспораларининг орқа томонида жойлашган битта силлиқ, қамчи шаклли хивчинчаси бор (3.2, а-расм). Хужайра деворчаси таркибида хитин ва β -глюканлар мавжуд. Бу филум турлари орасида таллом эволюцияси амёбоид (яланғоч протоплазма) шаклидан бир хужайрали, ризомицелийси бўлган шакллар орқали яхши ривожланган септаланмаган мицелийси бўлган шаклларгача эканлигини кўриш мумкин. Жинсий кўпайиши *гаметогамия (хологамия, изогамия, гетерогамия)* ва *оогамия* типига, бунда бир хивчинчали *зооспоралар (планогаметалар)* кўшилади ва тиним даврига кирувчи *зигота (циста)* ҳосил бўлади.

Хитридиомицетларнинг яшаш тарзи асосан сув муҳити билан боғлиқ. Уларнинг аксарияти сув ўтлари, сув замбуруғлари ва умуртқасиз ҳайвонларнинг паразитларидир. Тупроқда яшайдиган турлари ҳам мавжуд, юқори намлик шароитида улар юксак ўсимликларда паразитлик қилади. Бу замбуруғлар орасида сувли муҳитда ўсимликлар ва ҳайвонларнинг қолдиқларида яшайдиган кам сонли сапротрофлар ҳам бор.

Асосан талломларининг тузилиши, зооспораларининг ультратузилиши (митохондрийларининг шакллари, рибосомалар ва микроқувурчалари жойлашиши, липид глобулалари мавжудлиги ва жойлашиши, хивчинчаларининг хусусиятлари) ҳамда жинсий жараёнларининг типига қараб, ушбу синф 6 та тартибга бўлинади. Улардан асосийлари *Chytridiales*, *Blastocladales* *Monoblepharidales* тартибларидир. Фитопатоген турлари асосан Хитридиалес (*Chytridiales*) тартибига мансуб.

Тартиб: Хитридиалес (*Chytridiales*). Буларнинг энг муҳим вакиллари – *Olpidium brassicae* ва *Synchytrium endobioticum* турларидир. Улар облигат эндопаразитлар (хужайра ичи паразитлари) бўлиб, ёш ўсимликларни ва/ёки ўсимликларнинг ер ости қисмларини зарарлайди. Касалликлар тупроқда юқори намлик мавжуд бўлганида ривожланади.

Туркум: Ольпидиум (*Olpidium*). Ольпидиум туркуми турлари вирусларниг векторидир. Улар камида 6 та фитопатоген вирусларни (жумладан, тамаки некрози вируси – tobacco necrosis virus ва латук-салати ўсимлигининг катта томирлилиги вируси – lettuce big vein virus) ни тарқатиши исботланган.

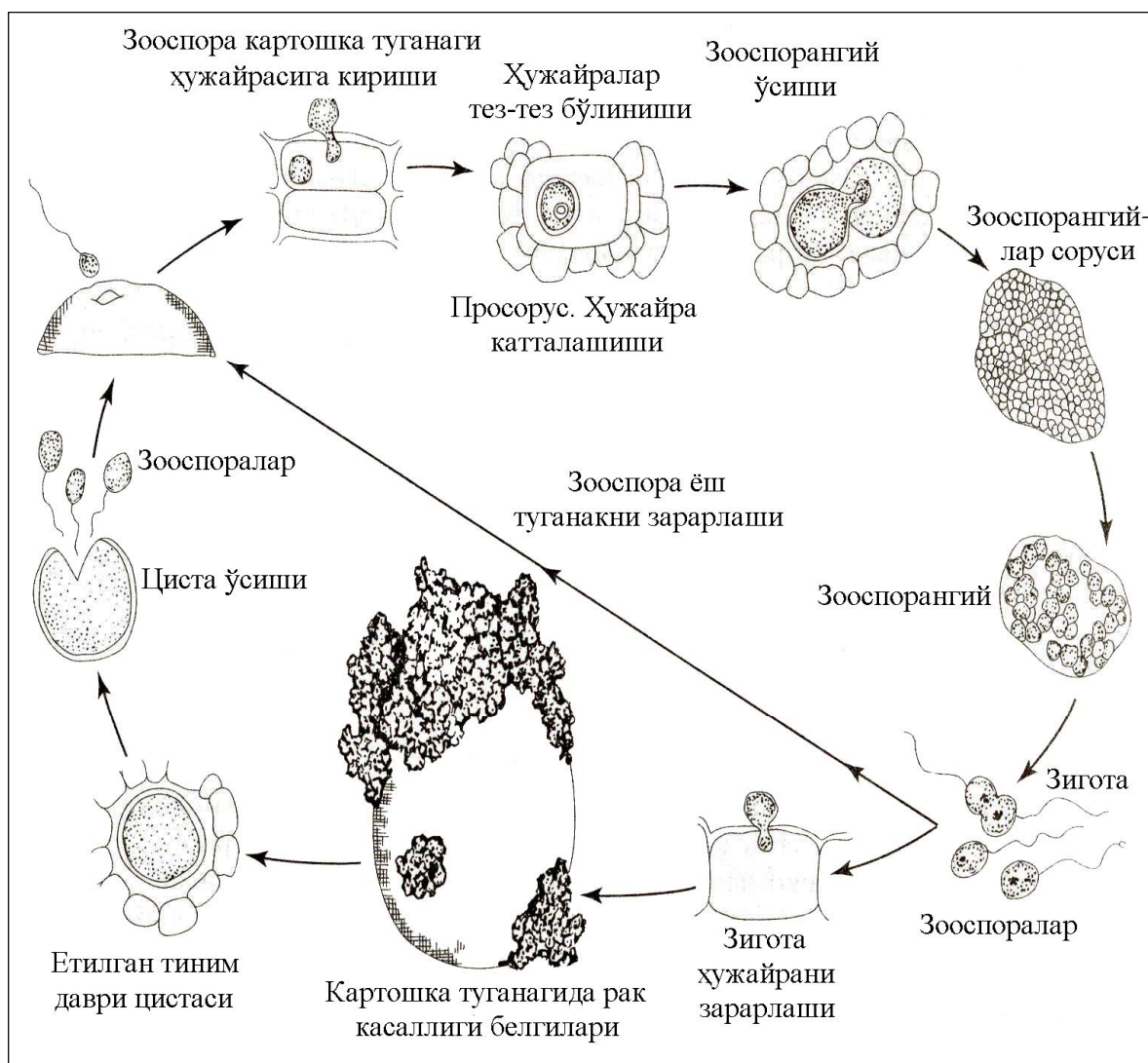
Тур: Ольпидиум брассика (*Olpidium brassicae*). Бу замбуруғ қарам уруғлари униб чиқишидан майсалари бир неча барг чиқаришигача бўлган даврда илдиз чириш (*қора сон*) кўзгатади. Зарарланган ўсимликларнинг илдиз бўғзи юмшайди, қораяди ва тўқималари чириydi. Ўсимликлар сарғаяди, сўлиydi ва нобуд бўлади. Касаллик одатда ўчоқлар шаклида учрайди.

Замбуруғ ривожланиши қуйидагича кечади: зооспоралар ўсимликнинг эпидермис хужайраларига киради ва *амёбоид (плазмодий)* га айланади. Плазмодийнинг ўлчами ўсади, кўп ядро ҳосил қилади, қобиқ билан ўралади ва битта зооспорангийга айланади. Зооспоралар зооспорангийдан чиқиб, янги ўсимликларни зарарлайди. Жинсий жараёнда иккита зооспора орасида копуляция юз беради ва тиним даврига кирувчи циста ҳосил бўлади. Циста кейинги мавсумда ўсганида битта зооспорангий ҳосил қилади.

Туркум: Синхитриум (*Synchytrium*). **Тур: Синхитриум эндоботикум (*Synchytrium endobioticum*).** Бу туркум ва тур учун амёбоиддан битта зооспорангий эмас, балки бир неча зооспорангийлардан ташкил топган гуруҳ (*споры*) ҳосил бўлиши характерли. *S. endobioticum* картошкада рак касаллигининг кўзгатувчиси бўлиб, у Ўзбекистонда карантин объект ҳисобланади. Касалликка хос бўлган белги – тўқималар ўсиб кетиши бўлиб, бунда туганакларда, стolonларда ва баъзан тупроқ устида ётувчи пастки баргларда шишлар ҳосил бўлишидир (5.11-расм).



5.11-расм. Рак касаллиги билан ҳар хил даражада зарарланган картошка туганаклари (қўзғатувчи замбуруғ *Synchytrium endobioticum*) (интернетдан олинган)



5.12-расм. Картоткада рак қўзғатувчи замбуруғ (*Synchytrium endobioticum*) нинг ривожланиш цикли (Agrios, 2008)

Замбуруғнинг ривожланиш цикли 5.12-расмда кўрсатилган. Касалликнинг илк белгилари туганакларнинг қўзчалари ёнида ва столонларда пайдо бўлади. Картотка устида битта ёки бир неча шиш ҳосил бўлиши мумкин. Кучли зарарланган туганаклардаги

шишлар картошка мевасидан бир неча марта каттароқ бўлиши ёки туганак бутунлай шишга айланиши мумкин. Шишларнинг туси олдин оқ, вақт ўтиши билан қўнғир тус олади. Тупроқда шишлар чириб кетади ва емирилади. Замбуруғнинг цисталари тупроққа тушади ва у ерда 10 йилгача ёки ундан ҳам узоқ сақланиши мумкин. Циста ўсганида зооспоралар ҳосил бўлади. Зооспора ўсимлик хужайрасига кириб, амёбод (плазмодий) га айланади. Плазмодий аста-секин ўсади ва унинг танаси хужайра ичини тўлдиради, юпқа қобиқ билан ўралади. Унинг таркиби бир неча бўлакчаларга – зооспорангийлар сорусига айланади. Ҳар бир зооспорангий ўзининг мустақил қобиғига эга бўлиб, биргаликда улар сорус деб аталади. Зооспора эркин ҳолатга чиққач, ўсимликларда янги зарарланишлар ҳосил қилади. Иккита зооспора қўшилганида тиним даврига кирувчи сарғиш-қўнғир қобиқли циста ҳосил бўлади. Зарарланган картошка аъзолари билан цисталар тупроққа тушади ва замбуруғнинг ривожланиш цикли яқунланади.

Туркум: Физодерма (*Physoderma*). Бу туркум турлари ҳам юксак ўсимликларнинг облигат паразитларидир.

Тур: Физодерма мэйдис (*Physoderma maydis*), синоними *Physoderma zae maydis*. Бу тур маккажўхорида чечак, ёки қўнғир доғланиш касаллигини қўзғатади. У Ҳиндистонда ва бошқа иқлими иссиқ, сернам тропикларда маккажўхори экинига катта зарар етказади. У АҚШ нинг жанубига тарқалган, 1935 йилда Кавказда Поти шаҳри чеккаларида топилган. Замбуруғ маккажўхори барглари ва барг кинларини зарарлайди ва нобуд қилади. Зарарланган жойларда равшан-яшил доғлар ва уларда қора тусли яралар пайдо бўлади, уларнинг атрофида (антоциан пигменти туфайли пайдо бўлган) кизил, катта кенг хошиялар ривожланади. Қора тусли тўқима ичида, жуда катта миқдорда, қорақуя замбуруғларнинг спораларига ўхшаб кетадиган тиним даври споралари – қўнғир тусли цисталар мавжуд бўлади. Цисталар тупроқ устида зарарланган ўсимлик қолдиқларида сақланади ва улар емирилганидан кейин эркин ҳолатга чиқади. Циста ўсганида унинг қалпоқчаси тушиб кетади ва ичидан ҳаракатчан хужайралар, ёки **мейоспоралар** чиқади. Улар маккажўхори баргларини зарарлайди ва тезда хўжайин хужайраларига нозик ризоидлари билан ёпишган **эпибиотик** спорангийларни ҳосил қилади. Бу эфемер ва юпқа қобиқли спорангийлардан зооспоралар чиқади. Тахминга кўра, улар иккитадан копуляция қилади ва ҳосил бўлган зигота ўсиб, маккажўхори баргларини қайтадан зарарлайди.

Табиатда цисталар одатда, маккажўхори барглари ва барг қўлтиқларида йиғилиб қоладиган сувда ўсади. Зарарланган тўқима кесмасида хужайраларда ризомицелий ва спорангийларини кўриш мумкин.

Тур: Физодерма альфальфа (*Physoderma alfalfae*), синоними *Urophlyctis alfalfae*. Ушбу замбуруғ беда ўсимликларининг илдиз бўғзида рак касаллигини қўзғатади, бунда илдиз бўғзида, худди картошка ракиники каби, кўп сонли шишлар ҳосил бўлади. Замбуруғнинг ривожланиш цикли бошқа хитридиомецетларникига ўхшайди.

5.3.2. ЗИГОМИКОТА - *ZYGOMYCOTA* ФИЛУМИ

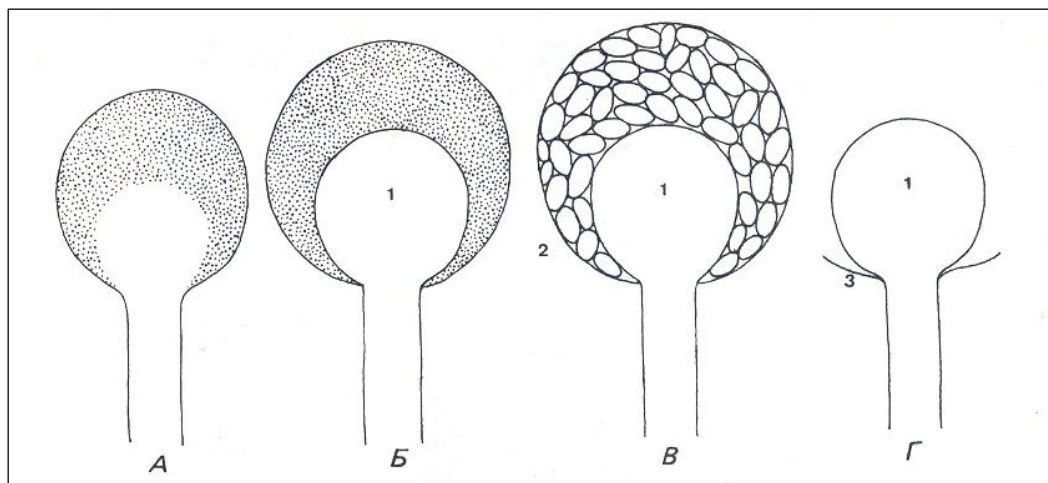
ЗИГОМИЦЕТЛАР – *ZYGOMYCETES* – СИНФИ

Зигомикота (*Zygomycota*) филумига Зигомицетлар (*Zygomycetes*) ва Трихомицетлар (*Trichomycetes*) синфлари ва тахминан 600 та тур киради. Бу филум турларининг аксарияти ерда, фақат баъзилари сувда яшайди. Уларнинг кўпчилиги тупроқ сапротрофлари, айримлари ўсимлик, инсон, ҳайвон, ҳашаротларнинг паразитлари, бир қисми эса ўтсимон ўсимликлар билан микориза ҳосил қилувчилардир. Уларнинг мицелийлари яхши ривожланган, кўп ядроли ва септаланмаган (эски культураларнинг мицелийсида, айниқса спорангийлар ҳосил бўлган жойларида баъзан септалар ҳосил бўлиши мумкин). Хужайра деворчалари таркибида хитин, хитозан ва полиглюкурон кислотаси мавжуд. Ножинсий кўпайиши мицелийда спорангиофораларда ҳосил бўладиган спорангийлар ичида (эндоген) ёки ташқарисида (экзоген) ривожланадиган ҳаракатсиз

(ёмғир ва/ёки шамол воситасида тарқалувчи) **спорангиоспоралар** воситасида амалга ошади. Буларнинг экзоген спораларини ҳам конидиялар дейиш мумкин. Зигомицетларнинг ножинсий кўпайиш цикли кўп марта такрорланади. Уларнинг мицелийси хужайраларга бўлинмаган. Жинсий жараён *Zygomycota* филуми турларининг барчасида топилмаган, шу сабабдан ушбу филум таксонларини идентификация қилишда уларнинг морфологик, биологик ва экологик хусусиятлари (жумладан, ножинсий босқичининг белгилари) қўлланилади.

Кўп зигомицет турларининг мицелийси яхши ривожланган ва септаланмаган гифалардан ташкил топган. Шу билан бирга, уларнинг айрим турларининг мицелийси яхши ривожланмаган ва кўпроқ ёки камроқ мунтазамлик билан септалар ҳосил қилади. Баъзи турлар **диморфик** (ўсганида ёки мицелий, ёхуд дрожжасимон хужайралар ҳосил қилади). Ножинсий кўпайишида Зигомицетларнинг аксарияти споралар, Энтомофторалес тартиби турлари эса конидиялар ҳосил қилади. Баъзи турлар, споралардан ташқари, хламидоспоралар, оидиялар ва артроспоралар ҳам ҳосил қилиши мумкин.

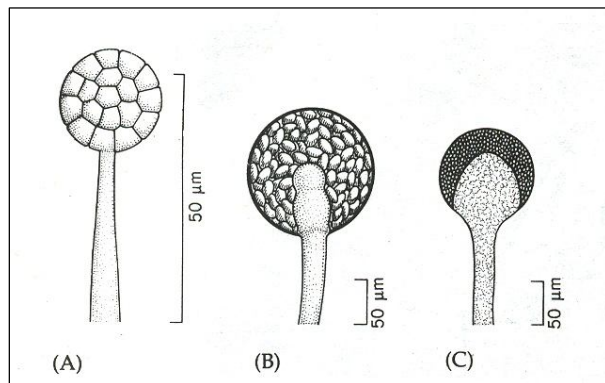
Зигомицетларнинг спорангийлари куйидаги усулда ҳосил бўлади (5.13-расм). Мицелийнинг спорангиофора (спорангий банди) деб аталадиган махсус терминал гифаси устида ривожланадиган думалоқ бошча спорангий, деб аталади. Спорангиофоранинг учки кенгаймаган ёки ҳар хил даражада кенгайган қисми бошчанинг ичида жойлашади ва уни **спорангий устунчаси (columella)** деб аташади. Спорангиофоранинг спорангий остидаги кенгайган қисми **анофиза** деб аталади. Спорангий бошчаси ичининг таркиби кўп сонли, ҳар бири битта ядрога эга бўлган бўлакчаларга бўлиниб кетади, уларнинг ҳар бири қобик билан ўралади ва спораларга айланади. Ҳар хил турларнинг битта спорангийси ичида 50-100 тадан 100 мингтагача спора бўлиши мумкин. Кўп спорали спорангий хиллари 5.14-расмда кўрсатилган. Ичида споралар сони кам (1 тадан 30 тагача) бўлган спорангий **спорангиола** деб аталади. Спорангиолаларнинг бошчалари ичида устунчалари бўлиши ёки бўлмаслиги мумкин. Баъзи турларнинг спорангиолалари цилиндр ёки узунчоқ шаклга эга бўлиб, одатда бир қаторда жойлашган занжирчалар гуруҳини ҳосил қилади; бундай спорангиолалар **мероспорангийлар**, уларнинг споралари эса **мероспоралар**, деб аталади.



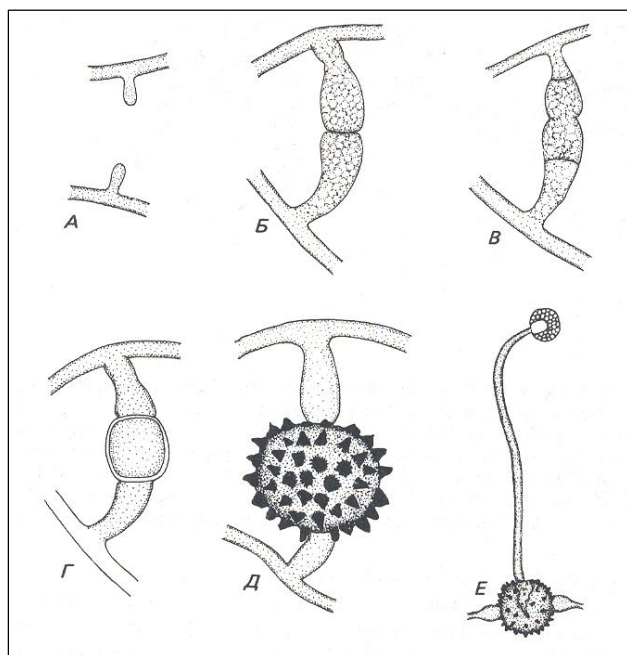
5.13-расм. *Mucor* sp. замбуруғи спорангийси ривожланишининг схемаси. А – учи шар шаклли шишган гифа (бўлғуси спорангиофора); спорангий шаклланишининг илк босқичи, периферик протоплазма кўп ядролли ва оптик зичроқ, бўлғуси устунча қисмидаги ядросиз протоплазманинг эса оптик зичлиги кам. Б – устунчаси (1) эндигина дифференцировка бўлган спорангий. В – ичида споралари шаклланган спорангий (2). Г – споралар спорангий ичидан чиққандан кейин қолган устунча, спорангий деворчасининг қолдиғи (3) ва устунча тагида спорангий оёқчаси кўрсатилган (тахминан 500^х) (Мюллер, Лёффлер, 1995).

Zygomycota филумининг турлари ўзига хос, **зигогамия** деб аталувчи жинсий кўпайиш усулига эга (5.15-расм). Зигомицет замбуруғларнинг баъзилари гомоталлик, аксарияти эса гетероталлик турлардир. Бунда гомоталлик турларда битта мицелий, гетероталлик турларда ҳар хил жинсий белгили («+» ва «-») иккита мицелий

гифаларининг учларида махсус, гифадан септалар билан ажралган хужайралар (**зигофоралар**) ҳосил бўлади. Улар гаметангий функциясини бажариб, қўшилади (уларнинг орасидаги хужайра деворчалари эриб кетади). Аслини олганда зигогамия – бу гаметангиогамия жараёнидир. Гетароталлик турларнинг ҳар хил жинсий белгига эга бўлган мицелийлари морфологияси бўйича бир-биридан фарқ қилмайди, улар бир-биридан фақат физиологик жиҳатдан фарқланади. Замбуруғларда гетероталлизм ҳодисаси мавжудлигини биринчи марта 1904 йилда америкалик олим А.Ф. Блэсли (A. F. Blakeslee) *Rhizopus* туркуми турларида аниқлаган.



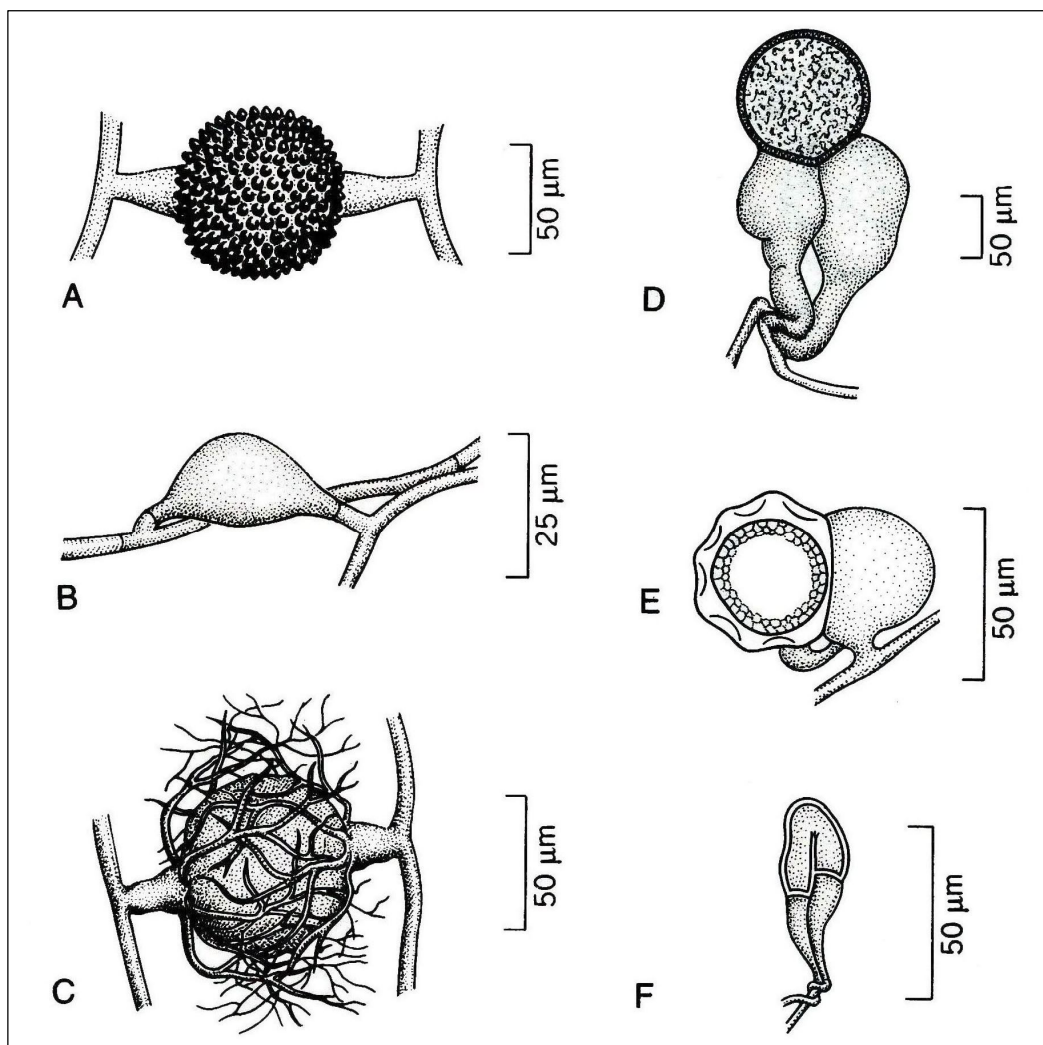
5.14-расм. Зигомицет замбуруғларнинг кўп спорали спорангийлари типларининг мисоллари. А – устунчасиз (*Dissophora decumbens*). В – апофизасиз, бўртикли устунчали (*Choanephora trispora*). С – апофизали (*Rhizopus stolonifer*) (Alexopoulos et al., 2007).



5.15-расм. *Mucor mucedo* турининг зигоспорангийси (зигоспораси) ҳосил бўлиши (**изозигогамия**). А – зигофоралар ҳосил бўлиши. Б – зигофоралар контакти ва уларнинг устки қисмлари ясиланниши. В – суспензорлардан энди септа билан ажралган гаметангийлар қўшилиши. Г – қўшилиш натижасида ҳосил бўлган, қобиқлари қалинлашган ёш зигоспорангий. Д – етилган зигоспорангий. Е – бирламчи (муртак) спорангий ҳосил қилиб ўсган зигоспора (зигоспорангийнинг ёрилган қобиғи ичида кўринади). А-Д: ~ 200^х, Е: ~ 70^х. (О. Brefeld расми (1872 й.); Мюллер, Лёффлер, 1995 дан олинган).

Зигофоралар кўп ядроли гаметангийлардир. Қўшилишдан олдин зигофораларнинг ўлчами ўсади (улар шишади), бунда баъзи турларда бир жинсий белгига (оналик белгисига) эга бўлган зигофора кучли даражада, бошқа жинсий белгига (оталик белгисига) эга бўлгани камроқ ёки жуда кам даражада шишади; натижада оналик ва оталик зигофораларни уларнинг ҳар хил бўлган ўлчамларидан (оналик зигофоранинг ўлчами катта, оталик зигофоранинг ўлчами кичик) ҳам тахмин қилиш мумкин. Зигофораларнинг ўлчами бир хил бўлган ҳолда жинсий жараёни **изозигогамия**, ҳар хил бўлганида эса **гетерозигогамия** деб аташади. Жинсий жараён натижасида қалин қобиқли **зигоспорангий** ва унинг ичида битта гиалин тусли **зигоспора** пайдо бўлади (кўп муаллифлар **зигоспора** атамасини кенг маънода талқин қилиб, уни ҳам зигоспорангий, ҳам [тор маънода]

зигоспорани белгилаш учун ишлатишган). Зигофоралар, ва улар кўшилганида, зигоспора (=зигоспорангий) ривожланишида уларнинг остидаги гиға қисмлари ҳам бироз ўсиши ва ўлчами билан вегетатив гифалардан кўпроқ ёки камроқ даражада фарқ қилиши мумкин. Гифаларнинг зигофоралар остидаги бундай қисмлари **суспензорлар**, деб аталади (5.15-расм). Суспензорларнинг морфологияси зигомицетлар таксономиясида муҳим диагностик аҳамиятга эга. Ҳар хил мукор замбуруғларида уларнинг суспензорлари ҳар хил кўринишга эга бўлиши ва гифаларда ҳар хил позицияда (вазиятда) жойлашиши мумкин (5.16-расм).



5.16-расм. Зигомицет замбуруғлар зигоспорангийларининг суспензорлари қарама-қарши томонларда (A-C) ёки ёнма-ён (D-F) жойлашиши: A - *Syncephalastrum racemosum*; B - *Coemansia mojavensis*; C - *Radiomyces spectabilis*; D - *Pilobolus kleinii*; E - *Mortierella epigma*; F - *Piptocephalis cylindrospora* (O'Donnell, 1979 расми; Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)

Гетероталлик турларнинг зигофоралари кучли мусбат **зиготропизм** хусусиятига эга; бунда муайян жинсий белги («+» ёки «-») га эга бўлган муайян турнинг зигофораси қарама-қарши жинсий белгига эга бўлган мицелийдаги зигофорага қараб ўсади (бунда зигофора бир неча мм масофага ўсиши тажрибаларда исботланган). Зиготропизм ходисасининг сабаби – мукор замбуруғларининг ҳар хил жинсга эга бўлган муайян изолятлари ҳар хил феромонлар (ва триспорик кислотаси) ҳосил қилиши билан боғлиқ, деб ҳисобланади.

Яна шуни айтиш керакки, замбуруғнинг ривожланиш циклида кариогамия мавжуд бўлса, бу жараён зигоспорада юз беради; аммо зигоспора мавжуд бўлиши унда жинсий жараён бўлиши муқаррар эканлигидан ҳар доим дарак бермайди. *Mucorales* тартибида айрим турларнинг ташқи кўринишидан зигоспораларга ўхшаган аъзолари мавжуд ва улар,

плазмोगамия ва кариогамия жараёнисиз, партеногенетик усулда ҳосил бўлади; уларни **азигоспоралар** деб аташади.

Зигоспоралар одатда қийинчилик билан ўсади ва бунинг учун улар 4-11 кундан 6-7 ойгача бўлган тиним даврини ўтишлари лозим. Тиним давридан сўнг зигоспорада кўп сонли кариогамия юз беради (гаметангийларнинг ядролари иккитадан қўшилади) ва мейоз бўлади, сўнгра ундан, спорангиофора учидан бош шаклида жойлашган муртак спорангий ўсиб чиқади; спорангий бошининг ичидан ёки устида кўп сонли споралар ривожланади. Гомоталлик турларнинг спорангийлари ичидан фақат битта жинсий белгига эга бўлган споралар ривожланади, гетероталлик турларнинг алоҳида спорангийларининг ичидан ёки у, ёки бу («+» ёки «-») жинсий белгига эга бўлган споралар мавжуд бўлади. Ушбу тартибга мансуб турларнинг тахминан 75% гетероталлик турлардир. Споралар тарқалиб, субстратга тушгач, улардан, гомоталлик турларда фақат битта жинсга, гетероталлик турларда у ёки бу жинсга мансуб мицелийлар ўсиб чиқади. Субстрат устида ўсган мицелий оқ, кулранг ёки қорамтир тусли, бароқ моғор ҳосил қилади.

Баъзи *Basidiobolus* туркуми турларида зигоспорада фақат битта ядро бўлади, бунда зигоспораларни гаметалар дейиш мумкин.

Юқорида *Zygomycota* филуми учун баён қилинган жинсий ва ножинсий кўпайиши органларининг тавсифлари фақат Зигомицетлар синфига тўла мос келади. Зигомицетес (*Zygomycetes*) синфига 7 та тартиб киради, булар Мукоралес (*Mucorales*), Димаргариталес (*Dimargaritales*), Кикзеллалес (*Kickxellales*), Эндогоналес (*Endogonales*), Гломалес (*Glomales*), Энтомофторалес (*Entomophthorales*) ва Зоопагалес (*Zoopagales*) тартибларидир.

Тартиб: Мукоралес (*Mucorales*). Зигомицетлар синфининг 7 та тартиби орасида турлар сони ва уларнинг морфологик хилма-хиллиги бўйича Мукоралес энг катта тартибдир. Унинг турлари яхши ривожланган, асосан септаланмаган мицелийга эга. Септалари мавжуд бўлганида, уларнинг махсус, тикин билан ёпиладиган тешиклари йўқ. Бу белгилари билан мукор замбуруғлари Димаргариталес ва Кикзеллалес тартиблари турларидан ажралиб туради.

Ушбу тартиб турларининг аксарияти гўнг, чиринди ва бошқа органик қолдиқларда ҳаёт кечирадиган сапротрофлардир. Улар ўсимликлардан олинган маҳсулотлар (нон, мураббо, мева ва сабзавотлар) устида оқ ёки кулранг тусли моғорлар ҳосил қилади ҳамда сақланаётган ҳар хил экинларнинг уруғлари моғорлашига сабаб бўлади. Фитопатоген турлар – факультатив паразитлардан қовоқдош ва бошқа қ.-х. экинларининг гуллари ва меваларида юмшоқ чириш қўзғатиб, иқтисодий зарар келтирувчи *Choanephora cucurbitarum*, қулупнайда ҳосилни тўплаш ва ташиш пайтида ҳамда бататда сақлаш даврида юмшоқ чириш қўзғатувчи *Rhizopus stolonifer*, кўп сабзавот ва меваларни сақлаш пайтида чиритувчи *Mucor racemosus* турларини кўрсатиш мумкин. Кўп бошқа турлар, масалан, *Spinellus* ва *Syzygites* туркумлари турлари истеъмол қилинадиган қўзқоринларда паразитлик қилади. Мукор замбуруғларидан инсонларни *Absidia corymbifera*, *Mucor* ва *Rhizopus* туркумларининг айрим турлари зарарлайди, жумладан *Mucor racemosus* дерматозлар, *M. paranychia* ўпка касалликларини қўзғатади.

Муайян кимёвий моддалар ва озик-овқат маҳсулотларини ишлаб чиқаришда *Mucorales* тартибининг кўп турлари катта ва бевосита аҳамиятга эга. Ушбу турлар воситасида саноатда муҳим маҳсулотлар, масалан, амилаза ва реннин (химозин) ферментлари, органик кислоталар ва ҳар хил иккиламчи метаболитлар биосинтез ёрдамида ишлаб чиқарилади; *Rhizopus stolonifer* ёрдамида фумар кислотаси, кортизон гормони, бошқа *Rhizopus* туркуми турлари – сут кислотаси, бошқа баъзи турлар лимон, қаҳрабо ва шовул кислоталарини, *Mucor* ва *Rhizopus* туркумларининг айрим турлари гуручдан спиртли ичимликлар тайёрлашда, пишлоқ пиширишда ва ҳоказоларда жуда кенг қўлланилади. *Mucorales* тартибига 14 та оила киради.

Оила: Мукорацеа (*Mucoraceae*). Ушбу оила *Mucorales* тартибининг энг катта оиласидир ва унинг таркибига куйидаги туркумлар киради: *Actinomucor*, *Mucor*, *Rhizomucor*, *Parasitella*, *Zygorrhynchus* ва *Circinomucor*. Барча турларининг спорангийлари апофизасиз, спорангиофоранинг бевосита спорангий остидаги қисми сал тортилган. Спорангийларининг қобиғи каллёзадан иборат ва нам шароитда тезда эриб кетади, бунда улар ичидаги споралар эркин ҳолатга чиқади. Баъзи таксонлари столонлар ва ризоидлар ҳосил қилади. Зигоспораларининг суспензорлари қарама-қарши томонларда жойлашади.

Юқорида қайд этилганидек, кўп турлари саноатда қўлланилади. Мукор замбуруғлари тупроқ, гўнг, ўсимлик маҳсулотлари, қалпоқчали замбуруғларда ва ҳавода кўп тарқалган турлардир. *Mucor ramosissimus* ва *Rhizomucor* туркуми турлари инсонларда касалликлар кўзғатади. Кейинги туркум вакиллари термофил турлардир.

Кейинги йилларда *Mucoraceae* оиласи таркибидан кўп спорали, асосан шамол билан тарқалувчи спорангийларга эга бўлган бир қатор мустақил оилалар ажратилди. Булар *Phycomycetaceae*, *Gilbertellaceae*, *Dicranophoraceae*, *Absidiaceae*, *Saksenaeaceae* ва *Mortierellaceae* оилаларидир.

Оила: Жилбертеллацеа (*Gilbertellaceae*). Оила таркибига битта тур – *Gilbertella persicaria* – тури киради. Бу замбуруғ шафтоли, нектарин, нок ва помидор меваларида сақлаш даврида чириш кўзғатади, тупроқ ва гўнгда ҳам учрайди. Спорангийлари субстратдан тикка чиқувчи, тўқ тусли устунчали, спорангий қобиғининг чоки (чандиғи) бор. Зигоспораларининг қобиғи нақшли ва суспензорлари қарама-қарши томонларда жойлашган.

Оила: Дикранофорацеа (*Dicranophoraceae*). Бу оилага факультатив паразитларнинг 4 та туркуми киради. Жумладан, *Sporadiniella* туркуми турлари тропикларда хашаротларни зарарлайди. Қолган уч туркум (*Dicranophora*, *Spinellus*, *Syzygites*) турлари муътадил иқлимли минтақаларда қалпоқчали замбуруғларнинг жуда кенг тарқалган паразитларидир. Спорангийлари одатда йирик, апофизали, суспензорлари қарама-қарши томонларда жойлашган. *Sporadiniella* ва *Syzygites* туркумларида спорангийларининг усти характерли равишда тиканлар билан қопланган. *Dicranophora* ва *Spinellus* туркумларининг турлари фақат 19°C дан паст ҳароратда, *Syzygites* ва *Sporadiniella* туркуми турлари юқорида ҳароратларда яхши ўсади.

Оила: Саксенацеа (*Saksenaeaceae*). Бу оилага битта туркум (*Saksenaea*) ва битта тур (*S. vasiformis*) киради. Спорангиофоралари дихотомик шохланган. Спорангийлари кўзача шаклли, узун бўйинчали ва устунчали. Столонлари ва ризоидлари бор. Зигоспоралари топилмаган. Бу тур тропиклар ва субтропикларда тупроқда, шולי донларида учрайди ва инсонларда зигомикоз касаллигини кўзғатади.

Оила: Фикомицетацеа (*Phycomycetaceae*). Бу оилага битта туркум (*Phycomyces*) ва 3 та тур киради. Жинсий жараёни – изозигогамия. Зигоспоралари йирик, қобиғи қалин ва тўқ тусли. Спорангиофораларининг спорангий остидаги қисми тортилган. Спорангийлари нисбатан йирик, устунчали. Суспензорларининг устки қисмларида дихотомик шохланган ва қаттиқ (ноэластик) ўсимталар мавжуд. Ушбу туркум турлари ичида диққатга сазовор бўлгани гўнг ва чириётган моддаларда яшовчи *Phycomyces blakesleanus* тури бўлиб, унинг 2 хил спорангиофоралари бор. Ўлчамлари кескин фарқ қилиши туфайли уларнинг бирини **микрофоралар**, бошқаларини **макрофоралар** деб аташган. Микрофораларнинг узунлиги тахминан 1 мм, спорангийлари кичик ва ичида тахминан 100 та спора ҳосил қилади. Макрофоралари, металлсимон тусли, узунлиги кўп ҳолларда 100-500 мм га етувчи, жуда кучли мусбат фототропизмга (фототаксисга) эга, спорангийлари йирик ва ичида 100 000 та спора бўлиши мумкин.

Оила: Абзидиацеа (*Absidiaceae*). Бу катта оилалардан бири бўлиб, таркибига тахминан 10 та туркум киради. Турлари тупроқ, гўнг ва б. органик қолдиқларда тарқалган. Спорангийлари апофизали (**5.14-С-расм**). Кўп ҳолларда турлари столонлар ва ризоидлар

ҳосил қилади. Зигоспораларининг суспензорлари қарама-қарши томонларда жойлашган. Оилага кўпчиликка маълум бўлган *Rhizopus stolonifer* ҳамда термофил туркум *Thermomucor* ва бошқа (*Circinella*, *Absidia*) туркумлар мансуб. *Rhizopus oryzae* ва *R. javanicus* турлари гуручдан арақ тайёрлашда қўлланилади. Инсонларда паразитлик қилувчи турлардан *Absidia corymbifera* нафас олиш системасини (бронхомикоз), *A. septata* ўпка ва эшитиш аъзоларини, *A. cornea* эса тирноқларни зарарлайди.

Оила: Мортиреллацеа (*Mortierellaceae*). Бу оила турларининг мицелийси нозик, ўргимчак инига ўхшаш, гифалари шохланган, олдин септаланмаган; колониялари оқ ёки оқиш, зоналарга бўлинган, баъзилари пиёз ёки саримсоқ ҳидли. Спорангиофораларининг таги кенгайган, спорангийлари гумбаз шаклли, устунчали, бир ёки кўп спорали. Кўпинча хламидоспоралари мавжуд. Зигоспоралари мавжуд бўлган турларининг суспензорлари ёнма-ён жойлашган (5.16-Е-расм). Зигоспора атрофида уни ўраб турувчи гифалар мавжуд бўлиши мумкин. Бу оила турлари тупроқда, гўнгда, баргларда, ёғочда, қалпоқчали замбуруғларда ва бошқа органик субстратларда учрайди. Турларининг кўпчилиги психрофил.

Оила: Пилоболацеа (*Pilobolaceae*). Бу оиланинг кўпчиликка маълум турлари *Pilobolus* туркумига мансуб. Улар фақат ўтхўр ҳайвон (масалан, от) ларнинг гўнгида яшайди. Спорангиофоралари узун, гифадан чиққан остки қисми ва спорангийнинг тагида катта шишлари мавжуд. Спорангийлари куч билан 2 м ёки кўпроқ масофага отилади, улар ўсиши учун ҳайвонларнинг ичагидан ўтиши лозим. Қорамолларда касаллик қўзғатувчи *Dictyocaulus vivipores* нематодаси ушбу замбуруғларнинг спорангийларига ёпишиб, хўжайинларининг ичига тушади ва уларни зарарлайди. Оиланинг бошқа туркуми (*Utharomyces*) турлари кемирувчиларнинг гўнгида яшайди.

Қолган оилаларнинг турлари одатда спорангиолалар, баъзан спорангийлар ҳам ҳосил қилади.

Оила: Хоанефорацеа (*Choanephoraceae*). Бу оилага *Blakeslea*, *Choanephora* ва *Poitrasia* туркумлари киради. Кўп спорали спорангийларининг узунасига жойлашган битта ёки бир неча чоклари (чандиқлари) бор. *Blakeslea* ва *Choanephora* туркумлари турларининг спорангийлари нокулай шароитларда, 1-3 спорали спорангиолалари эса кулай шароит мавжудлигида ҳосил бўлади. Бунда спорангийлар ва спорангиолалар алоҳида спорангиофораларда ҳосил бўлади. Спорангиофоралари кенг урчуқ шаклли, ўсимталари мавжуд, тўқ тусли, қобиқларида кўпинча чизикчалари бор. Зигоспораларининг суспензорлари ёнма-ён жойлашган, бир-бирларига чирмашиб кетган. Бу оилага кирувчи турлар одатда маданий ўсимликларнинг гуллари ва меваларини зарарлайди, баъзилари тупроқда сапротроф ҳолда яшайди. *Choanephora cucurbitarum* қовоқдош экинларни зарарлаб, катта зарар келтиради.

Оила: Тамнидиацеа (*Thamnidaceae*). Бу оила учун характерли белги – кўп спорали спорангийлари билан бир қаторда ичида 1-10 та спорали, устунчали спорангиолалар ҳам ҳосил қилишидир. Спорангиолалар спорангиофораларда ёки фертил пуфаксимон бошчалар устида ривожланади. Спорангийлари ва спорангиолаларини мустақил спорангиофораларда ҳосил қилувчи *Choanephoraceae* оиласидан фарқли ўлароқ, *Thamnidaceae* оиласи турларининг спорангийлари ва спорангиолалари айна спорангиофораларда ҳосил бўлади. *Thamnidium* туркуми турларининг узун спорангиофоралари учидан битта катта кўп спорали спорангийси ва ён томонларидаги шохларида спорангиолалари ҳосил бўлади. Баъзи туркумлари вакиллари (масалан, *Thamnostylum lucknowense* турининг) столонлари ва ризоидлари бор. зигоспорангийларининг қобиғи қалин, суспензорлари қарама-қарши жойлашган. *Fennellomyces* туркуми турларининг зигоспоралари устида ўсмалари мавжуд. Бу оила турлари молларнинг гўнгида кўп учрайди, тупроқдан ва совутилган гўштлардан ҳам ажратилган. *Chaetocladium* туркуми турларининг спорангиолалари бир спорали, яъни улар

функцияси бўйича конидиялардан фарқ қилмайди. Ушбу туркум турлари бошқа замбуруғларнинг паразитлари – **микопаразитлардир**.

Оила: Каннингамеллацеа (*Cunninghamellaceae*). Бу оила таркибига битта – Каннингамелла (*Cunninghamella*) туркуми киради. Кўп спорали спорангийлари йўқ. Спорангиолалари бир спорали, оёқчали, спорангиофора учидаги шар шаклли шиш устида ҳосил бўлади. Спорангиолалар сиртида кальций оксалатдан ташкил топган тиканчалари мавжуд. Зигоспорангийларининг қобиғи нақшли, қизғиш-қўнғир тусли. Зигоспораларининг суспензорлари қарама-қарши жойлашган. Туркумнинг бир қатор турлари гўнгда ва тупрокда кўп учрайди, баъзилари инсонларда системали касалликларни кўзғатади.

Оила: Микотифацеа (*Mycotyphaceae*). Бу оила таркибига битта – Микотифа (*Mycotypha*) туркуми мансуб. Спорангийлари йўқ, спорангиолалари бир спорали, цилиндр шаклли спорангиофораларига махсус қисмлари – тишчалари – воситасида бириккан. Оилага хос бўлган белги – спорангиола оёқчаси ва тишчаси орасида махсус зона мавжудлиги ҳамда озуқа моддаларига бой бўлган озуқа муҳитларида ачитқи замбуруғ (дрожжа) ларнинг хужайралари шаклидаги мицелий ҳосил қилишидир. Зигоспораларининг суспензорлари қарама-қарши жойлашган. Туркумнинг барча турлари сапротрофлар бўлиб, гўнг ва тупрокда ҳаёт кечиради.

Оила: Синцефаластрацеа (*Syncephalastraceae*). Бу оила таркибига битта – Синцефаластрум (*Syncephalastrum*) туркуми мансуб. Спорангиофоралари шохланган, шохларининг учларида бошчалари (шишган жойлари) ва уларнинг устида мероспорангийлари ривожланади. *Syncephalastrum racemosum* турининг мероспорангийлари кўп спорали, *S. monosporum* ники эса бир спорали. Зигоспоралари мавжуд бўлган турларда зигоспорангийларининг қобиғи нақшли ва суспензорлари қарама-қарши жойлашган. Турлари гўнг ва тупрокда яшайди.

Оила: Сигмоидеомицетацеа (*Sigmoideomycetaceae*). Бу оилага микопаразит замбуруғларнинг *Stigmoideomyces*, *Thamnocephalis* ва *Reticulocephalis* туркумлари киради. Булар контакт паразитлар бўлиб, гаусторийлари йўқ, гифаларининг махсус, шишган қисмлари билан хўжайин замбуруғнинг мицелийсига ёпишиб, озуқани сўриб, озикланади. Септаланган фертил гифаларида жуфт бўлиб чиққан бошчалари устида оёқчали, бир спорали спорангиолалари ҳосил бўлади. Жинсий жараёни ва зигоспоралари топилмаган. Бу замбуруғлар гўнг, чириётган барглар ва бошқа ўсимлик қисмлари ҳамда ҳар хил органик материалларда яшайдиган замбуруғларда паразитлик қилади.

Тартиб: Димаргариталес (*Dimargaritales*). Ушбу тартибга битта оила – Димаргаритацеа (*Dimargaritaceae*) ва тўртта туркум (*Spinalia*, *Dimargaris*, *Dispira*, *Tieghemomyces*) киради. Буларнинг барча турлари одатда *Mucorales* тартибига мансуб бўлган бошқа замбуруғларнинг гаусторий ҳосил қилувчи микопаразитларидир. Барча турларнинг гифалари септаланган, икки спорали мероспорангийлари бор. Ушбу тартиб турларини бошқа барча *Mucorales* тартиби турларидан фарқловчи белгиси – септаларида ҳар икки томони кавариқ ва устида кичик бўртмачалари бўлган септа тикини мавжудлигидир ва бу тикин суюлтирилган ишқор эритмасида эрувчан. Спорангиофоралари оддий ёки мураккаб тузилишга эга ва унинг белгилари турларни аниқлашга асос бўлиб хизмат қилади. Жинсий жараёни изозигогамия типига мансуб ва зигофоралари ҳамда суспензорлари оддий гифалардан фарқ қилмайди. Зигоспоралари калин қобиқли, зигоспорангийлари юпқа қобиқли ва гиалин тусли.

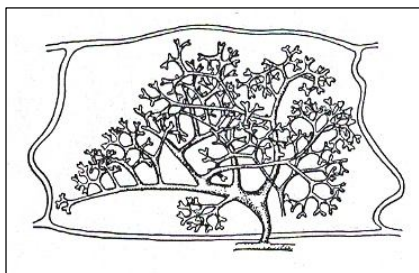
Тартиб: Кикзеллалес (*Kickxellales*). Ушбу тартибга битта – Кикзеллацеа (*Kickxellaceae*) оиласи ва 8 та туркум (Комансия - *Coemansia*, Кикзелла - *Kickxella* ва б.) киради. Барча турлари одатда **псевдофиалида** деб аталувчи спорофораларида **спорокладий** (яъни, даста) ларда, бир спорали мероспорангийлар ҳосил қилади. Зигоспоралари ҳамда септа тикинлари Димаргариталес тартиби турлариники билан бир

хил. Мицелий гифалари яхши септаланган. Бу тартиб турларининг аксарияти тупрокда ва гўнгда сапротрофлар бўлиб, бир туркум (Мартензелла - *Martensella*) турлари бошқа замбуруғ турларида паразитлик қилади.

Тартиб: Эндогоналес (*Endogonales*). Ушбу тартибга битта – Эндогонацеа (*Endogonaceae*) оиласи ва иккита туркум (*Endogone* ва *Sclerogone*) киради. **Спорокарплари** ичида фақат зигоспоралари бўлади; бу замбуруғларнинг спорангийлари топилмаган. Эндогоне (*Endogone*) туркуми турларининг спорокарпларидан пиёз ёки ёқилган шакар ёхуд балиқ хиди келади. Ҳар икки туркум турлари тупрокда чириётган ёғоч, мох ва бошқа ўсимлик материалларида сапротрофлар ёки **эктомикориза** комплекслари аъзолари сифатида ҳаёт кечиради.

Тартиб: Гломалес (*Glomales*). Ушбу тартиб турлари кўпинча «ВАМ замбуруғлари», деб аталади, чунки улар **везикуляр-арбускуляр микориза** (баъзан **эндомикориза**, ҳам дейилади) ҳосил қилувчилардир. Ҳисоб-китобларга кўра везикуляр-арбускуляр микориза барча ўсимликлар оилаларининг тахминан 70% да мавжуддир. *Glomales* тартибнинг турлари энг муҳим кишлоқ хўжалик экинларининг барчаси (жумладан, гўза, буғдой ва б. ғалла экинлари, помидор ва б. сабзавот экинлари, олма ва б. мевали дарахтлар ва ҳ.) билан микориза ҳосил қилади ва ўсимликларнинг облигат симбионтларидир, яъни, улар фақат ўсимликлар билан симбиоз ҳолатида яшайди, озуқа муҳитларида ўсмайди ва/ёки споралаш органларини ҳосил қилмайди.

Микориза замбуруғлари ўсимлик қобиғи хужайраларига кириб, уларнинг ичида чувалашиб кетган гифаларни ва махсус, шохланган гаусторийга ўхшаш, **арбускул** (5.17-расм) деб аталадиган тузилмаларни ҳамда баъзан гифаларнинг учки қисмларида **везикул** деб аталадиган терминал пуфакларни ҳосил қилади. Арбускуллар орқали хўжайин ўсимлик ва замбуруғ орасида уларнинг метаболитлари алмашинуви таъминланади. Арбускуллар фақат бир неча кун фаолият кўрсатади, кейин эса емирилиб, ўсимлик хужайралари томонидан ўзлаштирилади. Натижада, соғлом микориза муносабатлари мавжуд бўлганида, арбускуллар мунтазам равишда янгидан ҳосил бўлиб ва ўсимлик томонидан ўзлаштирилиб турилади. Везикуллар эса замбуруғнинг энергия захираси сифатида фаолият кўрсатиши тахмин қилинади.



5.17-расм. Ўсимлик илдизининг хужайраси ичида жойлашган эндомикориза ҳосил қилувчи замбуруғнинг арбускули (Чикин, 2001).

Бу замбуруғлар ўсимлик илдизларига кириб, илдиз атрофида ўсиб, гифалари билан тупроқнинг ризосфера қатламини қоплаб олади. Улар худди ўсимлик илдизи тукларининг давоми сингари фаолият кўрсатади, ўсимлик сув ва озуқа моддаларини оладиган майдон анча кенгаяди, натижада микоризага эга бўлмаганларига нисбатан микоризага эга бўлган ўсимликлар тупроқдан сув ва озуқа моддаларни ўзлаштириши кескин кучаяди. Ундан ташқари, микориза замбуруғлари ўсимликлар минерал озиқланишини яхшилайти, чунки бу замбуруғлар фосфор ва бошқа элементларни кам эрувчан ва ўсимликлар ўзлаштира олмайдиган шаклидан эрувчан ва ўсимликлар ўзлаштира оладиган шаклга ўтказайди. Буларнинг натижасида эндомикориза ўсимликлар ўсиши ва ривожланишини кучайтиради ва ҳосилини оширади. Ўз навбатида, микориза замбуруғларини ўсимлик карбонсувлар ва бошқа органик моддалар билан таъминлайди. Микориза замбуруғлари бир қатор

антибиотикларни синтез қилади ва бу орқали ўсимликларда айрим илдиз қисмини зарарловчи фитопатоген замбуруғлар ва нематодалар кўзғатадиган касалликларга чидамлилик пайдо бўлади.

Glomales тартибининг микориза замбуруғлари куйидаги олтита туркумга мансуб: Акаулоспора, Энтрофоспора, Гигаспора, Гломус, Склероцистис ва Скутеллоспора (*Acaulospora*, *Entrophospora*, *Gigaspora*, *Glomus*, *Sclerocystis* ва *Scutellospora*). Эски систематикада бу туркумларнинг барчаси *Endogonales* тартибига мансуб деб ҳисобланар эди. Уларнинг турларининг морфологик белгилари ва ДНК сиквенслари воситасида ўтказилган кладистик анализ асосида *Glomales* тартиби учта оилага ажратилган. Гигаспорацеа (*Gigasporaceae*) оиласига *Gigaspora* ва *Scutellospora* туркумлари киради. Улар хўжайин ўсимликларнинг илдизларида фақат арбускуллар ҳамда **ёрдамчи хужайралар** (*auxillary cells*) деб аталган тузилмаларни ҳосил қилади, жинсий жараёни мавжудлиги аниқланмаган. Акаулоспорацеа (*Acaulosporaceae*) ва Гломацеа (*Glomaceae*) оилалари турларининг ҳам арбускуллари, ҳам везикуллари мавжуд, аммо ёрдамчи хужайралари йўқ. Уларнинг ўзига хос «хламидоспоралари» мавжуд. *Acaulospora* ва *Entrophospora* туркумлари турлари хламидоспораларини тупроқда якка-якка ёки спорокарпларда ҳосил қилади. *Glomaceae* оиласи, *Glomus* ва *Sclerocystis* туркуми турларининг хламидоспоралари гифаларнинг апикал қисмларида ҳосил бўлади. Бу тартиб турларида зигоспоралар ҳосил бўлиши исботланмаган. Улар кишлоқ хўжалиги учун ўта муҳим замбуруғлар бўлишига қарамасдан, облигат микориза ҳосил қилиши, озуқа муҳитларида ўсмаслиги ва уларни тадқиқ қилиш қийинлиги туфайли, кам ўрганилган.

Тартиб: Энтомофторалес (*Entomophthorales*). Тартиб номидан кўриниб турганидек, унинг турлари ҳашаротларнинг паразитларидир. Шу билан бирга улар орасида сапротроф турлар ҳам мавжуд бўлиб, улар тупроқда, гўнгда яшайди; айрим турлари сув ўтларида, баъзилари папоротникларда, бошқа турлари эса каналарда, нематодаларда ва бошқа умуртқасиз хайвонларда паразитлардир. Кейинги даврда йилдан-йилга кўпаяётган маълумотлар кўрсатишича, бу туркум турларининг баъзилари, айниқса дунёнинг иссиқ иқлимли митақаларида, инсонлар, итлар, отлар ва бошқа сут эмизувчиларнинг кенг ихтисослашган ва муҳим факультатив паразитлари эканлиги кўп тадқиқотларда исботланган. Ачитқи (дрожжа) хужайралари каби таллом ҳосил қилувчи битта тур илонларда микоз кўзғатиши аниқланган. Бу патогенлар хўжайин организмлар ичида ўсиб, бутун танага тарқалади ва уларни ўлимга олиб келади. Хўжайин организм нобуд бўлгач, замбуруғ вегетатив ўсишдан тўхтади ва деярли фақат репродуктив кўпайиш аъзоларини ҳосил қилади.

Бу замбуруғлар орасида облигат паразитлар ҳам мавжуд. Факультатив паразит турлардан фарқли ўлароқ, облигат паразитлар тор ихтисослашган, баъзан фақат бир турни зарарлайди ва уни нисбатан тез нобуд қилади, шу сабабдан улар ҳашаротларга қарши биологик кураш агентлари сифатида кўп тадқиқ қилинади. Бу замбуруғлардан айримларининг инокулюмларини далаларда қўллаш учун уларни кўпайтириш усуллари ишлаб чиқилган.

Entomophthorales тартиби турларининг айримларида мицелий мавжуд бўлса ҳам, у олдинги бўлимларда тавсифланган зигомицет замбуруғларидаги каби яхши ривожланмаган. Ножинсий кўпайишида ҳосил бўладиган хужайраларни баъзилар «споралар» деб атаса, бошқалар «конидиялар» деб номлашади. Аксарият турларнинг бирламчи (бевосита вегетатив гифаларда ҳосил бўлган) конидиялари конидиофоралардан кучли осмотик босим билан отилади.

Бирламчи конидия отилгач, у муртак ўсимта ҳосил қилиб, ўсади. Агар конидия тушган жойда лозим бўлган субстрат мавжуд бўлмаса, ўсимта учидан, кўриниши бирламчи конидияникидай, аммо ўлчами кичикроқ иккиламчи спора ҳосил бўлади. Атроф-муҳит шароитлари ва протоплазмадаги захира моддалари миқдори билан боғлиқ ҳолда бу жараён яна бир неча марта такрорланиши мумкин. Ушбу тартибнинг бошқа бир неча туркумлари турлари иккиламчи конидияларнинг **капилликонидиялар** деб аталувчи бошқа хилини

ҳосил қилади. Капилликонидияларнинг учки томонида субстратга тушган пайтда ёпишиб олиши учун хизмат қиладиган органи мавжуд.

Entomophthorales тартиби турларининг жинсий жараёни яхши ўрганилмаган. Зигоспораларида иккита, азигоспораларида битта суспензори бўлади. Ушбу тартибга олтига оила ва 21 та туркум киради. Тартибни оилалар ва туркумларга ажратишда замбуруғларнинг морфологияси билан бир қаторда уларнинг ядроларининг белгилари ҳам қўлланилган.

Оила: Энтомофторацеа (*Entomophthoraceae*). Бу тартибнинг энг катта оиласидир. Оила турларининг характерли белгилари қаторига вегетатив мицелийсининг гифалари таначалари ҳосил бўлиши, катта ядролари мавжудлиги, интерфазада хроматин конденсация қилиниши ва бўртиб чиққан ядрочаси мавжуд эмаслиги киради. Ядро қобиғи бутунлигини сақлайди ва у митоз пайтида ёпиқ ҳолатида қолади. Тиним даври споралари зигоспоралар ёки азигоспораларидир (кейингилари хламидоспоралар ҳам дейилади). Улар хужайранинг *латерал* ёки *терминал* куртаклари шаклида ҳосил бўлади. Бирламчи конидиялари *унитуникат* қобикли, конидиялари бир ядроли турларда улар *битуникат* қобикли бўлиши мумкин. Бирламчи конидиялари фаол (отилади), иккиламчи капилликонидиялари пассив усулда тарқалади.

Ушбу оила турларининг барчаси ҳашаротлар ва бошқа бўғимоёқлиларнинг облигат паразитларидир.

Туркум: Энтомофтора (*Entomophthora*). Бу туркум турларининг гифалари гифа таначаларига бўлиниб кетиши мумкин ва ҳар бир танача конидиофоралари ва куч билан отиладиган конидияларини ҳосил қилади.

Entomophthora musca тури уй пашшасини зарарлайди. Хона деразасига ёпишиб қолган ўлик пашшага диққат билан қарасангиз, унинг атрофида кенг, оқиш ғубор кўринади. Ушбу оқ ғубор замбуруғнинг пашша танасида ҳосил қилган конидиофораларидан шиддат билан отилган сонсиз конидияларидан иборат бўлади. Замбуруғнинг шохланмаган конидиофораларининг ҳар бирида биттадан ҳосил бўладиган конидиялари шилимшиқ билан қопланган ва қайси субстратга тушса, ўшанга ёпишиб қолади. Агар конидия бошқа пашшага тушса, тез ўсиб, муртак гифаси билан пашша кутикуласини тешиб киради. Зарарланган пашша тахминан бир ҳафта ичида нобуд бўлади ва замбуруғ унинг аъзоларида яна споралаш органларини ҳосил қилади. Пашшадан бошқа жойга тушган конидия ўсганида куч билан отиладиган иккиламчи конидияларини ҳосил қилади. Конидиялар ҳосил бўлиши улар ёки пашша устига тушишигача, ёки конидиянинг учинчи-тўртинчи авлодларида протоплазмасидаги заҳира моддалари тугагунигача давом этади.

Энтомофтора замбуруғлари зараркунандаларга қарши биологик кураш воситаси сифатида ишлатилиши келажакли усул ҳисобланади. Шимолий Америка ўрмонларида тенгсиз ипакчи тунлами ўта зарарли бўлиб, баъзан дарахтлар барглари тўла йўқотилишига сабаб бўлади. АҚШ олимлари Япониядан 1910-1911 йилларда *Entomophthora maimaiga* турини келтириб, мамлакатнинг шимолий-шарқий қисмида (Бостон ва Массачусетс шаҳарлари атрофида) интродукция қилишган. 1985-1989 йилларда ушбу зараркунандада эпизоотия (ҳашарот ялпи касалланиши ва ўлиши) пайтида текширилган тенгсиз ипакчи тунламларининг барчасини *Entomophthora maimaiga* ўлдирганлиги аниқланган. Бу муваффақиятли интродукция мисолидир.

Entomophthora fresenii шираларнинг (*Aphididae*) паразитидир.

Туркум: Стронгвелсия (*Strongwellsea*). Бу туркумнинг иккита тури айрим ҳақиқий пашшалар вакиллариининг имаголарида паразитлик қилади. Зарарланган, аммо ҳали тирик бўлган пашшаларнинг қорин қисмида катта тешиклар ҳосил бўлади. *Strongwellsea castrans* тури анча яхши ўрганилган.

Туркум: Массоспора (*Massospora*). Бу туркум турлари баъзи цикада турларини зарарлайди ва тиним давридаги ҳашарот танасида 17 йилгача сақланганлиги маълум.

Entomophthoraceae оиласининг бошқа туркумлари қаторига *Batkoa*, *Erynia*, *Eryniopsis*, *Furia*, *Pandora*, *Tarichium* ва *Zoophthora* туркумлари киради.

Оила: Комплеториацеа (*Completoriaceae*). Бу оилага мансуб *Completoria* туркуми турлари папоротникда хужайра ичи паразитларидир.

Оила: Базидиоболацеа (*Basidiobolaceae*). Бу оила турлари септаланган, хужайралари бир ядролли мицелийга эга. Битта, ҳали ном берилмаган, турининг мицелийси ачитқи замбуруғларининг хужайраларига ўхшаш. Ядролари йирик, *Entomophthoraceae* оиласи турларидан фарқли ўлароқ, бўртиб чиққан ядрочалари мавжуд ва конденсация қилинган хроматинлари йўқ. Митоз пайтида ядро қобиғи йиртилади. Шар шаклли ва ғуддачали бирламчи конидиялари фаол отилади; иккиламчи конидиялари бирламчиларга ўхшаш ва отилувчи ёки узунчоқ шаклли, отилмайдиган капилликонициялар бўлиши мумкин. Жинсий жараёни – зигогамия. Етилган зигоспорангийлари қобиғида гаметангийларнинг қолдиқларидан ташкил топган бўртиқчалари мавжуд. Оилага битта туркум киради.

Туркум: Базидиоболус (*Basidiobolus*). Турлари тупрокда, ўсимлик қолдиқларида ва ҳар хил ҳайвонларнинг, айниқса ҳашаротхўр судралиб юрувчилар (калтакесаклар), амфибиялар (бақа, қурбақа, чўлбақалар) ва ҳатто қушлар ҳамда кўршапалакларнинг экскрементларида кўп учрайди. Бошқа турлари умуртқали ҳайвонларнинг факультатив паразитларидир, жумладан улар Австралияда кенгуру турларининг халталарида учрайди, АҚШ да итлар ва отларда ўлим билан тугайдиган, анча кўп учрайдиган микоз қўзғатади. Ушбу туркум турлари инсон аъзоларидан ҳам кўп марта ажратилган. Туркум вакилларида қурбақалар ва калтакесаклар экскрементларида яшайдиган *Basidiobolus ranarum* турини кўрсатиш мумкин.

Оила: Анцилистацеа (*Ancylistaceae*). Бу ва кейинги икки оила турлари интерфазада кичик (диаметри 3-5 мкм) ядролари ва бўртиб чиққан ядрочалари мавжудлиги билан характерланади. *Entomophthoraceae* ва *Completoriaceae* оилалардан фарқли ўлароқ, бу оила турларининг интерфаза ядроларида конденсация қилинган хроматин мавжуд эмас. Мицелийси септаланмаган ёки септалари мунтазам эмас. Кўп ҳолларда мицелий алоҳида қисмларга бўлиниб кетади. Бирламчи конидиялари фаол отилади. Жинсий жараёни – зигогамия. Буларнинг бир туркуми (*Ancylistes*) турлари сув ўтларида паразитларидир.

Туркум: Конидиоболус (*Conidiobolus*). **Тур: Конидиоболус коронатус (*Conidiobolus coronatus*).** Бу замбуруғ тупрокда сапротроф сифатида кўп учрайди ва соф културага осон ажратилади. У паразит сифатида ҳам ҳаёт кечириди ва бу замбуруғ билан зарарланадиган организмлар қаторига термитлар, ширалар, жуда кам ҳолларда – сутэмизувчилар, жумладан, итлар, отлар ва инсонлар киради. Замбуруғнинг бирламчи конидияларининг тузилиши таксономик аҳамиятга эга, чунки уларнинг устида сочга ўхшаш ўсмалар мавжуд бўлади. Туркумнинг ушбу ва бошқа турларининг бирламчи конидиялари ўсганида баъзан битта катта иккиламчи конидия эмас, балки кўп сонли микроконидиялар ҳосил қилади.

Оила: Меристакрацеа (*Meristacraceae*). Бу оилага учта туркум (*Meristacrum*, *Ballocephala* ва *Zygnemomyces*) киради ва уларнинг турлари оддий ҳашаротларга нисбатан кўпроқ тупрокда яшайдиган нематодалар ва секин юрарлар (*Tardigrada*) каби умуртқасиз ҳайвонларда облигат паразит сифатида яшайди. Булар *Ancylistaceae* оиласи турларидан зарарланадиган организмлар доираси ва конидиал аппаратининг тузилиши билан фарқланади. *Ancylistaceae* ва *Neozygitaceae* оилаларидаги каби, интерфазада бу оила турларининг ядролари ҳам кичик ва хроматини конденсация қилинмаган ҳамда яққол кўринувчи ядрочаси бор. Мицелийси септаланмаган ва кўпинча алоҳида қисмларга бўлиниб кетади. Бирламчи конидиялари фаол отилади (*Ballocephala*) ёки пассив усулда (*Meristacrum*) ажралади. Иккиламчи конидиялари бирламчиларга ўхшаш ёки капилликонициялар шаклиди. Жинсий жараёни – зигогамия.

Оила: Неозигитацеа (*Neozygitaceae*). Бу оилага кирадиган иккита туркум (*Neozygites*, *Thaxterosporium*) нинг турлари хашаротлар (айниқса ширалар, баъзи тенг канотлилар) ва каналарнинг облигат паразитларидир. Бу оила турларининг ядролари митозда ўз қобиғини сақлайди. Бирламчи конидиялари фаол отилади. Иккиламчи конидиялари бирламчиларга ўхшаш ёки бодом шаклли капилликонидиялардир. Жинсий жараёни – зигогамия.

Тартиб: Зоопагалес (*Zoopagales*). Ушбу тартибга ҳар хил кичик ҳайвонлар билан ассоциацияда ёки бошқа замбуруғларда паразит шаклида яшовчи ва тўртта оилага мансуб турлар киради.

Оила: Зоопагацеа (*Zoopagaceae*). Бу оилага йиртқич замбуруғларнинг бешта туркуми (Зоофагус, Акаулопаге, Цистопаге, Стилопаге ва Зоопаге – *Zoopagus*, *Acaulopage*, *Cystopage*, *Stylopage* ва *Zoopage*) мансуб. Барча турлари яхши ривожланган, ингичка гифалардан ташкил топган экзобиотий ҳосил қилади ва ундан ўсиб чиққан гаусторийлари воситасида хўжайин (амёбалар, нематодалар ва коловраткалар – юмалок чувалчанглар типига мансуб умуртқасиз ҳайвонлар) танасига киради. Споралари биттадан ёки занжирчаларда ҳосил бўлади. Жинсий жараёни – зигогамия. Зигоспоралари маълум бўлган турларда улар гиалин тусли, зигоспорангийлари қалин қобиқли. Суспензорлари ёнма-ён жойлашган ва вегетатив гифаларга ўхшаш.

Бу замбуруғлар уларнинг хўжайинлари қаерда (тупроқ, гўнг, чиринди ва мохлар) яшаса, ўша жойларда топилади. Илгари оомицетларга мансуб деб ҳисобланган *Zoopagus insidians* тури тоза сувли ва оқава сувлари тозаланадиган ҳовузларда кўп учрайди. Бу замбуруғ гифаларида оддий ва калта ён шохчаларини ҳосил қилади, уларнинг учки қисмида пуфакчалар мавжуд бўлиб, шохчага умуртқасиз ҳайвон танаси текканида, пуфакчаларда елимсимон суюлик пайдо бўлади ва ҳайвон замбуруғ гифасининг шохчасига елимланиб қолади. Кейин замбуруғнинг шохчаси ҳайвон ичига, унинг оғиз қисмидан, кириб ўсади ва танасига сингиб, тарқалади. Натижада қурбон ҳайвоннинг бутун танаси емирилади ва ичи замбуруғ аъзолари билан тўлади. Худди шундай механизм нематодаларда йиртқичлик қилувчи *Acaulopage pectospora* турида ҳам баён қилинган. *Acaulopage* туркумининг бошқа турларида умуртқасиз ҳайвонларни «овлаш» учун уларнинг дифференцияланмаган гифалари хизмат қилади.

Зоопагацеа оиласининг бошқа тури – *Stylopage anomala* – гўнгда жуда кўп учрайди ва у ерда амёбаларни овлайди. Унинг фақат битта кўпайиш аъзоси – юқори намлик шароитида учки қисмида ёпишқоқ бўртиқи ҳосил бўладиган капилликонидиялари мавжуд. Бу турнинг капилликонидиялари гўнг ичида фаол ҳаракатланувчи каналарнинг танасига ёпишиб, тарқалиши ҳам аниқланган. Бундай тарқалиш усули **форезия**, деб номланади.

Оила: Кохлонематацеа (*Cochlonemataceae*). Бу оилага тупроқда, гўнгда ва чириндиларда яшовчи амёбалар, нематодалар ва коловраткаларда паразитлик қиладиган замбуруғлар киради. Аплектосома, Кохлонема, Эндокохлюс ва Эурианкале (*Aplectosoma*, *Cochlonema*, *Endocochlus*, *Euryancale*) туркумларининг субцилиндр шаклли талломлари хўжайин ҳайвонлар танасининг ичида, Амёбофидус ва Бделлоспора (*Amoebophilus*, *Bdellospora*) туркумлари турларининг талломлари (баъзида шишган споралари) эса ташқарисида жойлашиб, ҳайвон ичига гаусторийлари билан киради. Зигоспоралари гиалин тусли, зигоспорангийларининг қобиғи нақшли. Бу оила турларининг вакили сифатида амёба танаси ичида мицелийсининг чувалашган гифалари мажмуасини ҳосил қилувчи, споралари учлари ўткирлашган тор урчуқ шаклли бўлган *Endocochlus gigas* турини кўрсатиш мумкин.

Оила: Хеликоцефалидацеа (*Helicocephalidaceae*). Бу оилага нематодалар ва уларнинг тухумларида паразитлик қилувчи, гаусторийлари мавжуд бўлган, учта туркумга мансуб замбуруғлар киради. Хеликоцефалум (*Helicocephalum*) туркуми турларининг спорангиофоралари тўғри ёки буралган, уларнинг учки қисми 2-21 та артросторога бўлиниб кетади. Қолган икки оила турларида спорангиофора учиди терминал пуфакчада,

бластик усулда ҳосил бўладиган, оёқчали спорангиолалари мавжуд. Брахимицес (*Brachymyces*) туркуми турларининг спорангиофоралари калта, Ропаломицес (*Rhopalomyces*) туркуми турлариники нисбатан узун ва ингичкароқ. Оиланинг барча турларининг ингичка вегетатив ва калинроқ фертил гифалардан ташкил топган мицелийлари, ризоидлари ҳамда шохланмаган спорангиофоралари бор. Бу оила турларининг вакиллари сифатида *Rhopalomyces elegans* ва *R. magnus* турларини кўрсатиш мумкин.

Оила: Пиптоцефалидацеа (*Piptocephalidaceae*). Бу оилага асосан мукор замбуруғларида облигат паразитлик қилувчи, гаусторийлари мавжуд бўлган, учта туркумга мансуб микопаразит замбуруғлар киради. Барча турларининг нисбатан яхши ривожланган мицелийлари, кўп спори (кам ҳолларда бир спори) мероспорангийлари бор. Субстрат ичида ривожланадиган, қобиғи нақшли зигоспорангийлари ичида зигоспоралари ҳосил бўлади. Уларнинг суспензорлари ёнма-ён жойлашган ва бир-бирига чирмашиб, буралишиб кетган, баъзан устларида бўртиқлари ҳам мавжуд бўлиши мумкин. Пиптоцефалис (*Piptocephalis*) туркуми турларининг спорангиофоралари тўғри дихотомик шохланган. Мероспорангийлари оддий, цилиндр шаклли. Кузуха (*Kuzuhaea*) туркуми турларининг мероспорангийлари шохланган тасбеҳ шаклли занжирчаларда ҳосил бўлади. Синцефалис (*Syncephalis*) туркумининг спорангиофоралари кўпинча оддий ва унинг терминал пуфакчаси устида спорангиолалари ривожланади. *Piptocephalis* туркуми турларининг аксариятини *Cokeromyces recurvatus* замбуруғида ўстириш мумкин. *Kuzuhaea* туркуми турларини *Micromucor ramanniana* турида ўстиришади. *Syncephalis* туркуми турларини ўстириш учун, табиатда улар қайси мукор замбуруғларидан ажратилган бўлса, ўша турлар қўлланилади. Бу оила турларининг мисоллари сифатида *Piptocephalis lepidula*, *P. unispora*, *P. virginiana* ва *Syncephalis sphaeica* турларини кўрсатиш мумкин.

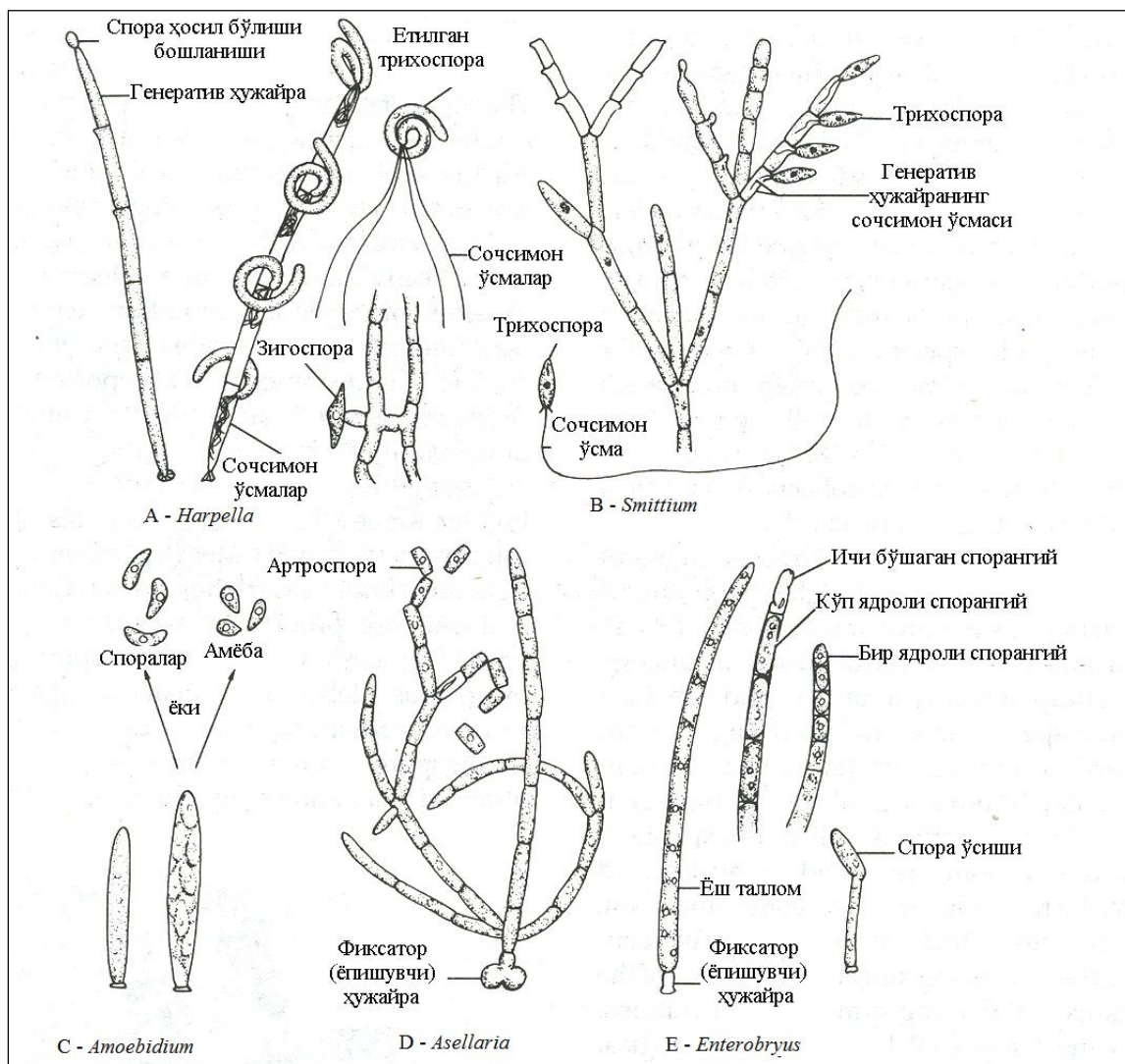
ТРИХОМИЦЕТЛАР – *TRICHOMYCETES* – СИНФИ

Трихомицетлар (*Trichomycetes*) синфининг вакиллари экологик ва морфологик белгилари бўйича барча замбуруғлардан фарқ қилади. Бу синфга кирувчи барча турлар облигат равишда бўғимоёқлилар, жумладан ҳашаротлар, кўпоёқлар (*Diplopoda*) ва қисқичбақасимон организмлар билан ассоциация (жамоа) шаклида яшайди. Бу ерда ассоциация терминини қўллашнинг сабаби шундаки, ушбу замбуруғлар ва уларнинг ораларидаги муносабатларнинг табиати ҳозирги вақтларгача ҳам ҳали тўла тушунилмаган. Кейинги пайтларда ушбу муносабатларни ифодалаш учун Антон де Бари ишлатган кенг маънодаги «симбиоз» атамаси қўлланилмоқда. Бу маънода симбиоз атамасининг моҳияти – организмлар яшаш даври (ривожланиш цикли) нинг аксарият муддати давомида бирга бўлиши ва улар орасидаги муносабатлар экологик факторлар таъсирида ўзгарувчан бўлишидир.

Трихомицетларнинг кўпчилиги хўжайинларининг орқа ичаклари ичида яшайди, фақат бир тури бўғимоёқлилар танасининг ташқарисида учрайди. Кўп турларининг хўжайинлари сув ўтлари ва хайвон қолдиқлари билан озиқланадиган организмларнинг сувда яшайдиган личинкалари ва курукликда яшайдиган имаголаридир. Орқа ичакка улар махсус фиксатор (ёпишувчи) хужайра ёрдамида ёпишади (5.18-расм). Ушбу замбуруғларнинг талломлари кучли ривожланиб ва шохланиб, ичак ичида худди кўп соч ўсиб чиққанига ўхшаб кўринади, шу сабабдан уларни *Trichomycetes*, яъни «сочли замбуруғлар» деб аташган. Турларининг биттасидан ташқари барчаси ичак тўқималари ичига кирмайди. Улар қандай озиқланиши ҳақида аниқ маълумотлар йўқ, гифалари билан ичак ичидаги моддаларни сўриб озиқланиши тахмин қилинади. Бу замбуруғлар хўжайинга бирор таъсири бор ёки йўқлиги ҳам кам ўрганилган. Баъзи маълумотларга кўра ичагида замбуруғ мавжудлиги унинг хўжайини учун фойдали. Масалан, ичида *Smitium culisetae* бўлмаган чивин личинкаларига нисбатан ичида бу замбуруғ бўлганларининг яшаш муддати узунроқ бўлиши аниқланган. Ушбу туркумнинг бошқа тури – *S. morbosum* –

чивин личинкалари ичакларининг хужайраларига кириши ва ҳашарот пўст ташлашига тўсқинлик қилиб, личинкани ҳалок қилиши мумкинлиги исботланган.

Трихомицетлар синфига 40 тадан кўп туркум киради. Баъзи турлари тор, аммо аксарияти кенг ихтисослашган, яъни бўғимоёқлиларнинг кўп туркум ва турлари билан бирга яшайди. Бу замбуруғларнинг мавсумдан мавсумгача қандай сақланиши ўрганилмаган. Трихомицетларни тадқиқ қилиш учун уларнинг хўжайинларидан кесмалар тайёрланади. Талломлари шоҳланган ёки оддий бўлиши мумкин (5.18-расм).



5.18-расм. Трихомицетлар синфи туркумларининг белгилари (қавс ичида тартибларининг номлари келтирилган):

A – *Harpella* (Harpellales); **B** – *Smittium* (Harpellales); **C** – *Amoebidium* (Amoebidiales); **D** – *Asellaria* (Asellariales); **E** – *Enterobryus* (Eccrinales)
(Lichtward, 1973; Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)

Баъзиларининг мицелийлари септаланган, бошқаларида септалар гифаларнинг кўпайиш органлари ҳосил бўладиган жойларида мавжуд бўлиши мумкин. Аселлариалес (*Asellariales*) ва Харпеллалес (*Harpellales*) тартибларига мансуб ўрганилган турларининг барчасида септалари тешикчали ва тикинчали эканлиги аниқланган.

Трихомицетлар ножинсий кўпайишида амёбасимон хужайралар ёки артростпоралар ёхуд спорангиостпоралар ҳосил қилади. *Harpellales* тартиби турларида махсус **трихоспоралар** ҳосил бўлади (5.18, A, B-расмлар). Трихоспора – бу экзоген усулда ҳосил бўладиган, одатда узунчоқ шаклли, ичида бир ядроли битта спорангиостпора бўлган

спорангий бўлиб, споранинг ипсимон ўсимталари спорангийнинг деворчаси ичига туташган бўлади.

Трихомицетларда жинсий кўпайиш мавжудлигининг аниқ исботи ҳозиргача мавжуд эмас. Бир олим (R.W. Lichtward, 1994) *Harpellales* тартибининг 25 та туркумидан 20 тасининг турларида ҳар икки томонига конус шаклида ингичкалашган зигоспораларни кайд этганлигини хабар қилган.

Асосан таллом морфологияси ва ножинсий кўпайиш аъзоларининг тузилишига қараб трихомицетлар синфи тўртта – Харпеллалес (*Harpellales*), Амёбидиалес (*Amoebidiales*), Аселлариалес (*Asellariales*) ва Эккриналес (*Eccrinales*) тартибларига бўлинган ва уларнинг белгилари 5.4-жадвалда умумлаштирилган.

Harpellales тартиби турларининг мицелийлари септаланган, шохланган ёки шохланмаган, ножинсий кўпайишида трихоспоралар ҳосил бўлади. Зигоспоралари мавжуд (5.18, А, В-расмлар).

Amoebidiales тартиби турлар сони бўйича энг кичик тартиб бўлиб, мицелийлари шохланмаган ва септаланмаган. Ножинсий кўпайишида ё амёбасимон хужайралар, ёки спорангиоспоралар ҳосил бўлади (5.18, С-расм). Ушбу тартибга иккита – Амёбидиум (*Amoebidium*) ва Парамёбидиум (*Paramoebidium*) туркумлари киради. Уларнинг турлари сувда яшовчи ҳашаротларда учрайди. *Amoebidium parasiticum* хўжайинларининг устки қисмида яшайдиган ягона турдир. *Paramoebidium* туркуми турлари эса ҳашаротларнинг ичакларида яшайди. Филогенези бўйича *Amoebidiales* тартиби трихомицетларнинг қолган тартибларидан фарқ қилиши ҳақида айрим далиллар олинган, аммо янги маълумотлар олингунигача бу тартиб трихомицетлар синфи таркибида қолдирилган.

5.4-жадвал. Трихомицетлар синфи тартибларининг белгилари (Alexopoulos et al., 2007)

Тартиблар	Септаланган таллом ва тешикли септа мавжудлиги	Ножинсий споралари	Зигоспоралари	Хўжайин организмлари
<i>Harpellales</i>	Мавжуд	Трихоспоралар	Мавжуд	Ҳашаротларнинг сувда яшовчи личинкалари
<i>Amoebidiales</i>	Септалари мавжуд эмас	Амёбасимон хужайралар ва спорангиоспоралар	Мавжуд эмас	Ҳашаротларнинг сувда яшовчи личинкалари, кўп қисқичбакасимонлар (жумладан <i>Daphnia</i>) нинг устки қисмларида
<i>Asellariales</i>	Мавжуд	Артроспоралар	Мавжуд эмас	Юксак қисқичбакасимонларнинг тенгоёклилар отряди (<i>Isopoda</i>) турлари, ногохвосткалар (<i>Collembola</i>)
<i>Eccrinales</i>	Септалари мавжуд эмас	Спорангиоспоралар (бир ядроли, қалин қобикли ва кўп ядроли)	Мавжуд эмас	Икки жуфт оёклилар синфи (<i>Diplopoda</i>) ва <i>Isopoda</i> отряди турлари, бошқа қисқичбакасимонлар, қўнғизлар

Asellariales ҳам кичик тартиб бўлиб, таркибига иккита туркум киради. Турларининг мицелийлари шохланган ва септаланган, ножинсий кўпайиши артроспоралар воситасида амалга ошади (5.18, D-расм).

Тўртинчи ва охириги тартиб *Eccrinales* бўлиб, бу трихомицетларнинг энг катта ва турлари кенг тарқалган тартибидир. Мицелийлари шохланмаган ва септаланмаган (5.18, E-расм). Ножинсий кўпайиши икки хил спорангиоспоралар воситасида ўтади. Биринчи тип споралари қалин қобикли ва бир ядроли бўлиб, тахминга кўра улар ҳашаротда пўст ташлаш гормони синтез қилинишига жавобан ҳосил бўлади ва шаклланган спора ҳашаротдан ташқарига чиқиб кетади. Бу спора ташқи муҳит факторларига чидамли

эканлиги тахмин қилинади. Иккинчи типдаги споралар юпқа қобикли, кўп ядроли бўлиб, улар ҳашарот ичаги ичида ўсади ва кўп мицелий ҳосил қилади.

Трихомицетларнинг филогенези охиригача аниқланмаган ва баъзи олимлар фикрларига кўра септаларининг тузилиши бўйича ушбу замбуруғлар *Zygomycetes* синфининг *Kickxellales* тартибига яқинлиги эътироф этилган. Трихомицетлар синфининг филогенезини ўрганиш бўйича қўшимча тадқиқотлар ўтказиш лозим эканлиги таъкидланади.

Муҳокама учун саволлар

1. *Protozoa* дунёсига нечта ва қайси филумлар киради?
2. *Plasmodiophoromycetes* синфининг нечта ва қайси фитопатоген турлари иктисодий тарафдан зарарли касалликларни қўзғатувчи замбуруғлардир?
3. *Plasmodiophora brassica* замбуруғининг қарамда ривожланиш циклини гапириб беринг.
4. *Chromista* дунёсига нечта ва қайси филумлар киради?
5. Фитопатология нуқтаи-назаридан *Chromista* дунёсининг филумларидан қайси бири энг муҳим филум ҳисобланади ва нима учун?
6. *Oomycota* филуми турларининг жинсий аъзоларини таърифлаб беринг.
7. *Oomycota* филуми турларининг ножинсий кўпайиши жараёнини таърифлаб беринг.
8. *Peronosporales* тартибига нечта ва қайси оилалар киради? Улардан қайси туркумлари факультатив паразитлар ва қайсилари облигат паразитларга мансуб?
9. *Pythium* туркуми турлари ўсимликларнинг қайси турларида ва қандай касалликларни қўзғатади?
10. «Картошка ўлати» касаллигини *Peronosporales* тартибининг қайси тури қўзғатади? Касаллик белгилари ва уни қўзғатувчи турнинг ривожланиш циклини гапириб беринг.
11. Токнинг милдью касаллигини *Peronosporales* тартибининг қайси тури қўзғатади? Касаллик белгилари ва уни қўзғатувчи турнинг ривожланиш циклини гапириб беринг.
12. Ҳақиқий замбуруғлар (*Mycota*) дунёсига нечта ва қайси филумлар киради? Улар бир-биридан қандай белгилари билан фарқланади?
13. *Chytridiomycota* филумининг характерли белгиларини таърифлаб беринг.
14. *Chytridiomycota* филумига Ўзбекистонда карантин объект бўлган қандай замбуруғ тури киради? Уни қўзғатувчи турнинг ривожланиш циклини гапириб беринг.
15. *Zygomycota* филуми вакиллари бошқа замбуруғлардан қандай характерли белгилари билан фарқланади?
16. Зигогомия, изозигогамия, гетерозигогамия, зигофора, суспензор, зигоспорангий ва зигоспора атамаларини тавсифлаб беринг.
17. Зигомицетлар мисолида замбуруғлардаги гетероталлизм ва гомоталлизм ҳодисалари ҳақида маълумот беринг.
18. Спорангий, спорангиоспора, спорангий устунчаси, апофиза, спорангиола, мероспорангий терминларини тавсифлаб беринг.
19. *Zygomycetes* синфига нечта ва қайси тартиблар мансуб?
20. *Mucorales* тартибига мансуб бўлган фитопатоген замбуруғ турларидан қайсиларини биласиз?
21. *Zygomycetes* синфига мансуб бўлган, инсонларда касаллик қўзғатувчи замбуруғ турларидан қайсиларини биласиз?
22. *Zygomycota* филуми вакилларида қайси туркумларининг турлари микопаразит замбуруғлардир?
23. *Zygomycota* филумининг қайси тартиби ва туркумларига мансуб бўлган замбуруғлар юксак ўсимликлар билан микориза ҳосил қилади?
24. Эктомикориза ва эндомикориза тушунчаларини изоҳлаб беринг.
25. Ҳашаротлар ва бошқа умуртқасиз ҳайвонларни зарарловчи энтомопатоген зигомицетлар *Zygomycota* филумининг қайси тартибларида учрайди? Уларнинг муҳим вакиллари келтиринг.
26. *Zygomycota* филуми, *Trichomycetes* синфининг турлари бошқа зигомицетлардан қандай характерли белгилари билан фарқланади?

6-БОБ

ЮКСАК ЗАМБУРУҒЛАРНИНГ НОМЕНКЛАТУРАСИ ВА СИСТЕМАТИКАСИ. АСКОМИКОТА (*ASCOMYCOTA*) ФИЛУМИ

Аскомикота (*Ascomycota*) филумининг классификацияси. Аскомицетларнинг тузилиши, уларнинг жинсий ва ножинсий кўпайиши. Телеоморфа, анаморфа ва голоморфа тушунчалари. Аскомицетларнинг ривожланиш цикллари. Аскомицетларнинг жинсий ва ножинсий мева таначалари, асклари ва аскоспораларининг тузилиши ва типлари. Аскомицетларнинг таксономияси.

Архиаскомицетлар (*Archiascomycetes*) синфи ва унинг таркибига кирувчи тартиблар. Тафриналес (*Taphrinales*) тартиби, Тафрина (*Taphrina*) туркумининг характеристикалари ва намояндалари.

Мавзу бўйича адабиётлар: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11.

6.1. УМУМИЙ МАЪЛУМОТЛАР

Ascomycota филуми таркибига (лишайник ҳосил қилувчи аскомицетлар билан бирга ҳисоблаганда) фанга маълум бўлган барча замбуруғларнинг сал кам 50%, асосан аскомицетлардан келиб чиққан *Deuteromycetes* гуруҳи билан бирга ҳисоблаганда эса, бу филумга барча замбуруғларнинг $\frac{2}{3}$ қисмидан кўпи киради.

Юксак замбуруғларнинг *Ascomycota* ва *Basidiomycota* филумлари намояндаларининг кўп белгилари, жумладан мицелийлари ҳар хил бўлиши, ривожланиш циклида дикариотик фазалари мавжудлиги, споралари ҳосил бўлишида плектенхима тўқималаридан ташкил топган тузилмалари, конидиялари ва баъзан мураккаб тарқалиш системалари улар учун умумийдир. Бу икки филумнинг аждодлари умумий эканлиги ҳақидаги мавжуд бўлган далиллар сони кун сайин ошмоқда.

Аскомицетларни бошқа барча замбуруғлардан ажратиб турувчи асосий белгиси – жинсий кўпайиши мавжуд бўлган турларда жинсий жараён натижасида **аск** (ёки **халтача**) деб аталадиган хужайра, ва унинг ички қисми бўлиниб кетиши натижасида, кариогамия ва мейоз жараёнларидан кейин **аскоспоралар** ҳосил бўлишидир. Одатда битта аск ичида 8 та аскоспора бўлади, аммо баъзан уларнинг сони биттадан мингтагача ёки ундан ҳам кўпроқ бўлиши мумкин. Мицелиал аскомицетларнинг мицелийсида яхши шаклланган хужайра деворчалари, оддий тешикли септалари ва хужайраларида тўқ тусли, думалоқ, тўғри [тўрт] бурчакли ёки гексагонал [олти бурчакли] шаклли **Воронин таначалари** мавжуд бўлади. Лишайник ҳосил қилувчи аскомицетларнинг **концентрлик таначалари** бор.

Аскомицетларнинг тарқалиши ва аҳамияти. Дунёда тарқалиши бўйича аскомицетлар эукариот организмларнинг бошқа гуруҳлари билан рақобат қила олади. Уларнинг кўп турлари маълум, аммо ҳали фан томонидан кашф этилмаган турлари ҳам кам эмас. Бунинг сабаблари – микроскопик ўлчамлари туфайли кўп турлари яққол кўзга ташланмаслиги, споралаш органларининг ривожланиши мавсумга боғлиқ бўлиши, замбуруғ эфемер шаклида ҳаёт кечириши, фитопатоген аскомицетлар жинсий кўпайиш аъзоларини фақат хўжайин ўсимлик нобуд бўлганидан кейин ҳосил қилиши ва уларнинг аскоспоралари кейинги баҳорда етилиши ва б. бўлиши мумкин. Кўп аскомицетлар гўнгда, ва ҳар хил ҳайвонларнинг экскрементларида, ўсимликларнинг ёғочлари ва лигнин қисмларида, илдизлари, поялари ва баргларида, тупроқда ўсимлик ва ҳайвонлар қолдиқларида яшайди. Ундан ташқари, ўсимлик илдизлари билан микориза ҳосил қилувчи, ўсимликларда эндофит ҳолда яшовчи, яшил сув ўтлари ва цианобактериялар билан симбиоз ҳолатида яшовчи (лишайниклар) кўп аскомицетлар турлари мавжуд. (**Лишайниклар** замбуруғлар билан сув ўтлари орасида симбиоз муносабатлари воситасида ҳосил бўладиган мустақил организмлар бўлиб, уларнинг тахминан 13 500 та тури баён қилинган; барча лишайник ҳосил қилувчи замбуруғларнинг тахминан 96% аскомицетлар эканлиги ва бу турлар барча аскомицетларнинг тахминан 46% ни ташкил қилиши аниқланган). Аскомицетлар чучук ва денгиз (океан) сувларида ҳам кенг тарқалган, улар

ҳар хил органик бирикмаларда сапротроф ёки ҳар хил ўсимлик ва ҳайвонларда паразит сифатида ҳаёт кечиради. Мевали ва манзарали дарахтлар, ўрмон дарахтлари, дала экинлари ва бошқа кўп ўсимликларда касаллик қўзғатувчи кўп аскомицет турлари инсонларнинг ашаддий душманларидир. Олмада калмараз, мевали дарахтларда монилоз, ғўзада вилт, ғалла экинларида илдиз чиришлар, септориоз, сариқ доғланиш, сабзавот экинларида доғланишлар ва мева чириши, ҳар хил экинларда ҳақиқий ун-шудринг ва ўсимликларда бошқа юзлаб касалликларни қўзғатувчи замбуруғлар буларнинг мисоли бўлиши мумкин.

Бир қатор аскомицетлар иссиққонли сутэмизувчи ҳайвонлар ва инсонларда муҳим ва хавфли касалликларнинг қўзғатувчиларидир. Бу замбуруғлар ҳайвонлар ва инсонларнинг тери, тирноқ, соч, нафас олиш йўллари, ўпка ва бошқа кўп ички аъзоларида ҳар хил касалликларни қўзғатади.

Аскомицетларнинг кўп турлари ҳашаротларнинг паразитларидир ва уларнинг баъзилари (масалан, *Beauveria*, *Metarrhizium* ва *Fusarium* туркумлари турлари) зарарли ҳашаротларга қарши биологик кураш воситалари сифатида қўллаш учун тадқиқ қилинади.

Аскомицет замбуруғларга мансуб бўлган ачитки замбуруғ (дрожжа) ларининг ферментатив фаолиятидан нон ва бошқа ҳамирдан тайёрланадиган маҳсулотлар, спиртли ичимликлар ишлаб чиқаришда фойдаланилади. Умуман, аскомицетлардан саноатда уларнинг кўп ўнлаб муҳим иккиламчи метаболитларини, масалан, органик кислоталари, алкалоидлари ва антибиотикларини биосинтез ёрдамида олишда қўлланилади.

Аскомицетлар токсик алкалоидлар ва микотоксинларни синтез қилади (бу ҳақда баъзи маълумотлар ушбу қўлланманинг «Кириш» қисмида келтирилган). Масалан, *Claviceps purpurea* аскомицет замбуруғи жавдар ва бошқа ғалла экинларининг бошоқлари ичига мицелийлари билан сингиб кириб, дон ўрнига таркибида кучли алкалоидлар бўлган шохсимон склероций (коракосов, ёки ўрокқуя) ларни ҳосил қилади. Таркибида бу склероцийларнинг алкалоидлари мавжуд бўлган хашак ёки нон билан озиқланиш ҳайвонлар ёки инсонларнинг ўлимига сабаб бўлиши мумкин. Аммо ушбу алкалоидларни тўғри усул билан ва тўғри дозаларда ишлатиб, улардан медицинада дори сифатида фойдаланишади.

Аскомицетлар кўп ва ҳар хил ўсимликлар ўсишини бошқарувчи бирикмаларни синтез қилади. Масалан, гиббереллин – ўсимлик ўсишини бошқарувчи бирикма – биринчи марта Гибберелла фукурои (*Gibberella fujikuroi*) аскомицет замбуруғи билан зарарланган шолида кашф этилган.

Аскомицетларнинг умумий белгилари. Зигомицетлар каби аскомицетларнинг ҳам иккита аниқ репродуктив фазалари (босқичлари) бўлиб, булардан бири олдинроқ тавсифланган асқлар ва аскоспоралар ҳосил бўлиши билан яқунланадиган жинсий кўпайиш фазаси ва иккинчиси – айна мицелийда ва ҳар хил вақтларда споралар ҳосил бўлиши билан яқунланадиган ножинсий кўпайиш фазасидир. Аммо, зигомицетлардан фарqli ўлароқ, аскомицетларнинг систематикаси фақат уларнинг жинсий кўпайиш органларининг тузилишига асосланган. Баъзи аскомицетларнинг фақат жинсий кўпайиш фазаси мавжуд. Шу билан бирга жуда кўп бошқа аскомицетларнинг фақат ножинсий кўпайиш босқичи мавжуд, шу сабабдан уларнинг аскомицетлар систематикасидаги ҳақиқий ўрнини аниқлаш қийин. Бундай турлар илгаридан *Deuteromycota* ёки *Fungi Imperfecti* деб аталган сунъий яратилган гуруҳда жамлаштирилган (бу гуруҳ Анаморф забуруғлар [*Anamorphic Fungi*] филуми деб ҳам аталади).

Аскомицетларнинг вегетатив органлари. Аскомицетларнинг вегетатив босқичлари бир хужайрали, мицелий шаклли ёки диморфик бўлиши мумкин. Гифали аскомицетларнинг хужайра қобиғи таркибининг кўп қисми хитиндан ташкил топган. Баъзи кам сонли турларнинг хужайра қобиғида целлюлоза ҳам топилган. Ачитки замбуруғлари (*Saccheromycetales* тартиби турлари) нинг хужайра қобиғида асосан маннанлар ва β -1,3- ва β -1,6-глюканлар ҳамда (куртаклари чандиқларида) жуда кам

микдорларда хитин мавжуд. Бу белги бўйича архиаскомицетлар бошқа аскомицетлардан фарқ қилади, чунки уларнинг фақат бир неча туркумлари (*Taphrina*, *Protomyces*, *Schizosaccharomyces*) турларининг хужайра қобикларида хитиннинг жуда кам микдорлари мавжудлиги аниқланган.

Аскомицет ва базидиомицетларнинг дрожжа ёки мицелиал вегетатив шакллари ёруғлик ва трансмиссив электрон микроскопия ёрдамида аниқланадиган белгилари (хужайра деворчаларининг тузилиши, гифа хужайраларида септалар ривожланиши, септаларнинг микротешикчалари, септа тешикчаларининг тикинлари ва Воронин таначалари мавжудлиги) асосида ажратиш мумкин (буларга оид маълумотлар 2.2-бўлимда ҳам келтирилган).

Аскомицетларнинг мицелийси кўп хужайрали ва хужайралар асосан монокариотик (бир ядроли), аммо кўп ядроли мицелийлари ҳам учрайди. Ядролар септа тешикчалари орқали гифанинг бир хужайрасидан бошқасига ўтиши мумкин ва бу гетерокариоз ҳосил бўлиши ҳамда парасексуал жараён бўлиши (3.4-бўлимга қаранг) учун муҳим.

Аскомицетлар мицелийсининг махсус тузилмаларини ҳам ҳосил қилиши мумкин. Буларга аппрессорийлар, гаусторийлар ва гифоподийлар киради. Гаусторийларнинг белгилари юқорида 2.2-бўлимда баён қилинган. **Аппрессорий** – бу фитопатоген замбуруғ гифасининг ўсимлик устки қисмига ёпишадиган, шишган ва ясси шакл олган (япалоқ) қисми бўлиб, ундан ўсиб чиқадиган муртак гифа ёрдамида кўзғатувчи ўсимлик тўқимасига (масалан, баргларга) устице орқали ёки эпидермисни бевосита тешиб киради. **Гифоподий** гифанинг махсус, кичик ўсмаси бўлиб, у бошсимон (*capitate hyphopodia*) ёки бошқа хил (*mucronate hyphopodia*) бўлиши мумкин. Бошсимон гифоподийлар оёқчали, қалин қобикли, танаси паллалардан ташкил топган ва субстрат устига зич ёпишадиган тузилмалар бўлиб, баъзи аскомицет замбуруғларда улардан гаусторийлар ўсиб чиқади, шу сабабдан уларни аппрессорийларнинг бир тури деб ҳисоблашади. Бу гифоподийларнинг иккинчи фаолияти – аскомицет замбуруғларда уларнинг иккитаси қўшилиб, мева таначаси ҳосил бўлишини индукция қилишидир. *Meliolales* тартибига мансуб аскомицет замбуруғларда яхши ўрганилган иккинчи хил (*mucronate hyphopodia*) гифоподийлар эса конидиоген хужайралар ва ёки спермацийлар сифатида фаолият кўрсатади.

Аскомицетларнинг айрим турлари нематодаларни «овлаш» учун мицелийларида бир-бирига чувалашиб кетган гифа халқалари, сиртмоқлар ва ёпишқоқ бирикмаси бўлган ўсмаларни ҳосил қилади. Бундай тузилмалар базидиомицет ва зигомицетларда ҳам мавжуд бўлиб, улар эволюция жараёнида замбуруғларнинг ҳар хил филумлари турларида мустақил равишда ҳосил бўлган.

Аскомицетларнинг мицелийларидан (сохта) тўқима – **плектенхима** ҳосил бўлиши мумкин. Ўсимликларнинг паренхимасидан фарқли ўлароқ, плектенхима гифалар учки қисми билан ўсиши натижасида ҳосил бўлади ва уларнинг зичлашуви иккиламчи жараёндир. Агар тўқима ғовак бўлиб, унда мицелий иплари мавжуд бўлса, у **прозенхима** деб аталади. Аммо тўқима ҳосил қилган гифалар мустақиллигини йўқотиб, хужайралари ўсимлик паренхималари хужайраларига ўхшаб, кўпроқ ёки камроқ даражада изодиаметрик бўлса, уни **псевдопаренхима**, деб аташади. Прозенхима ва псевдопаренхима тўқималари асосан аскомицет ва базидиомицетларнинг кўпайиш органлари ва тиним даври тузилмаларида учрайди.

Аскомицетларнинг ножинсий кўпайиши жараёнида, замбуруғ тури ва атроф-муҳитнинг экологик шароитлари билан боғлиқ ҳолда, хужайралар бўлиниши, гифалар фрагментларга бўлиниши, хламидоспоралар ва ёки конидиялар ҳосил бўлиши мумкин. Аскомицетларнинг ривожланиш циклида конидиялар воситасида амалга ошадиган ножинсий кўпайиш катта аҳамиятга эга. Конидиялар гаплоид мицелийдаги тузилиши ҳар хил бўлган конидиофораларда экзоген усулда ҳосил бўлади. Конидиофоралар мицелийда якка-якка ёки даста (**коремия**) лар, **ёстиқча** (**спородохий**) лар, бир-бирига чирмашиб, туташиб ўсган гифалар устида **зич қатлам** (**ложе**) лар устида ёхуд шар ёки нок шакли, устида тешикчали тузилма (**пикнида**) ларнинг ичида жойлашиши мумкин (3.3-расм).

Аскомицетлар (ва базидиомицетлар) нинг жинсий кўпайиши босқичини **телеоморфа**, жинсиз кўпайиши босқичини **анаморфа**, тўла организмни эса **голоморфа** деб аташади.

Одатда конидиялар тирик ўсимликларда, аскоспоралар эса кўпинча нобуд бўлган ўсимликларда ёки уларнинг айрим қисмларида ўсув даври охирида ёки замбуруғ қишлашдан кейин ҳосил бўлади. Баъзи аскомицетларда конидиал босқич топилмаган бўлиши ёки бутунлай ривожланмаслиги, бошқаларида эса асосий ўрин эгаллаши, аскомицет босқичи кам ҳолларда ривожланиши мумкин. Бу филумнинг айрим гуруҳларида жинсий жараён жуда кам учрайди, бундай турлар табиатда кўпинча конидиал босқичда учрайди. Айни шу сабабдан БНХК аскомицетларнинг аскомицет босқич (телеоморфа) ларининг номлари билан бир қаторда уларнинг конидиал босқичлари (анаморфалари) учун ҳам мустақил номлар беришга рухсат қилган. Аскомицет босқичи ҳали топилмаган ва фақат конидиялари билан кўпаядиган замбуруғлар Анаморф замбуруғлар (дейтеромицетлар) гуруҳига киритилади. Бир қатор анаморф номлар телеоморф номлардан кўпроқ ишлатилади. Баъзи аскомицет замбуруғларнинг 2 хил конидиал босқичи ва иккита конидиал (анаморф) номи мавжуд. Анаморф номлар Базидиомикота филумига мансуб турларнинг конидиал босқичлари учун ҳам қўлланилади. Замбуруғларнинг, жумладан аскомицетларнинг ножинсий кўпайиши ҳақида айрим маълумотлар юқорида **3.2-бўлимда** келтирилган. Конидиялар айрим базидиомицетларда ҳам бор, аммо айни аскомицетларда конидиялар кўп ҳосил бўлиши, шакли, туси ва хужайралар сони бўйича хилма-хиллиги энг юқори даражага етган (**12.2-расм**). Конидиялар ва конидиогенез жараёнининг ҳар хил типлари ҳақидаги батафсил маълумотлар кейинги бобда келтирилади.

Аскомицетларнинг жинсий кўпайиши. Юқорида таъкидланганидек, аскомицетларни бошқа барча замбуруғлардан ажарувчи белги – уларнинг жинсий жараёнининг маҳсуллари, яъни асклар ва аскоспораларидир. Аскомицетларнинг жинсий жараёнида битта хужайрадаги бир-бирига мос келадиган иккита ядро (яъни, оталик ва оналик ядролари) қуйидаги тўрт усулнинг бири воситасида қўшилади:

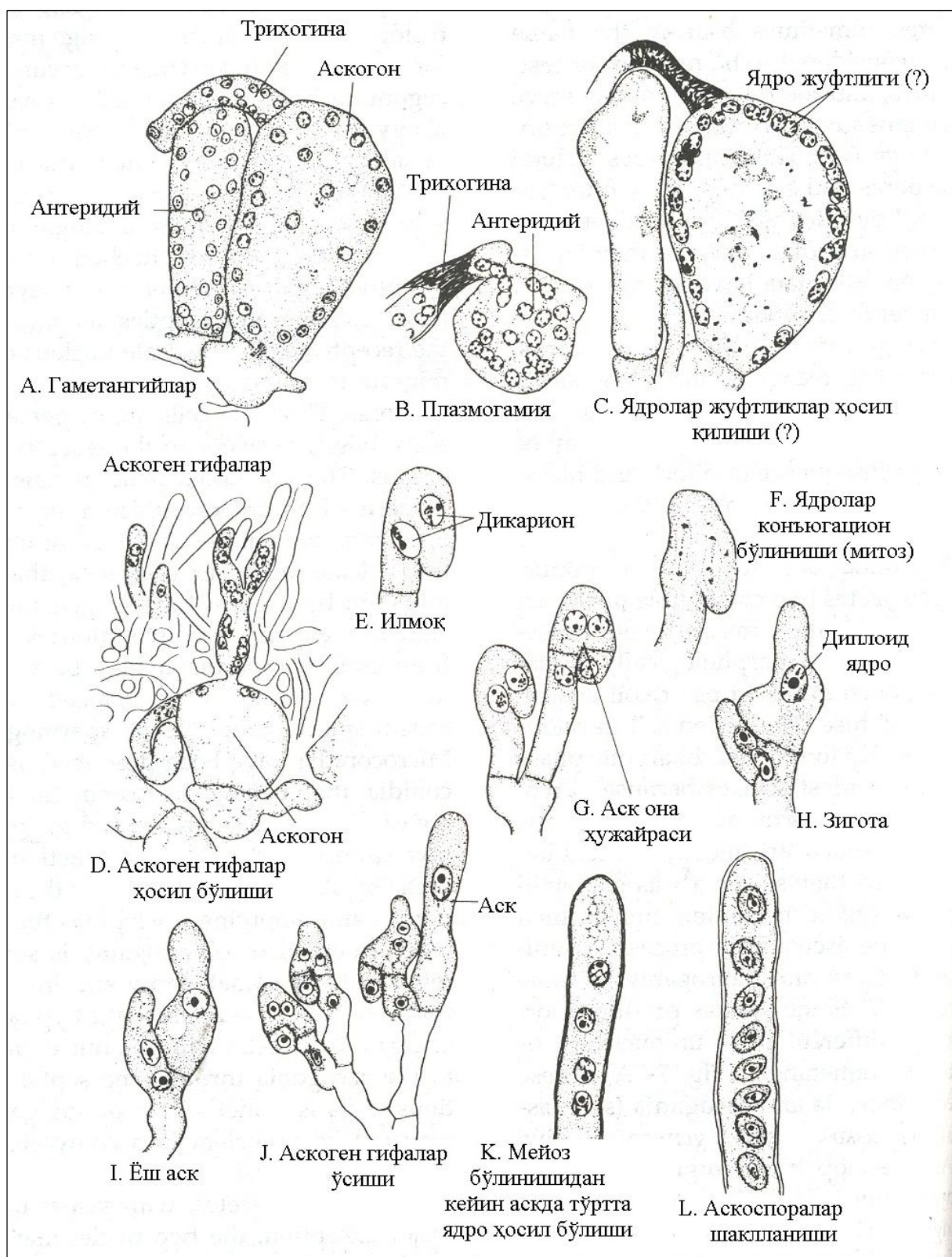
1) Морфологияси бир хил бўлган иккита гаметангий учлари қўшилади ва ҳосил бўлган хужайрадан аск ривожланади. Кўп турларда дикариотик фаза жуда қисқа, чунки плазмोगамиядан кейин тезда кариогамия бўлади. Кўпчилиги бир хужайрали бўлган ачитқи замбуруғларининг вегетатив хужайралари гаметангий сифатида фаолият кўрсатади ва ҳосил бўлган зигота бевосита аскка айланади.

2) Баъзи турлар морфологияси ҳар хил бўлган бир ёки кўп хужайрали гаметангийлар ҳосил қилади (**6.1-расм**). Оналик гаметангий **аскогон**, оталик гаметангий **антеридий** (**6.1, А-расм**), деб аталади. Аскогондан **трихогина** (**6.1, А,В,С-расм**лар) деб аталадиган ўсма (гифа) ўсиб чиқади ва уни антеридийга улайди. Антеридийнинг ядролари трихогина орқали аскогонга оқиб ўтади. Аскогонда оталик ва оналик ядролари иккитадан жуфт (дикарион) бўлиб жойлашади (**6.1, С-расм**); кейин аскогондан аскоген гифалари ўсиб чиқади ва алоҳида гифалар учида илмоқ усулида асклар ҳосил бўлади (**6.1, D-L-расм**лар).

3) Баъзи турларда **сперматизация** жараёни юз беради, бунда битта оталик хужайра оналик қабул қилувчи аъзоси (трихогина ёки вегетатив гифа) га бирикади ва унинг таркиби қабул қилувчи гифага ўтади. Оталик ядроси ёки ядролари аскогонга хужайра септаларининг тешикчалари орқали ўтади. Оталик хужайралар қабул қилувчи оналик аъзосига ҳашаротлар, шамоил ёки сув (ёмғир томчилари) воситасида тушади. Оталик хужайра фаолиятини **спермацийлар**, **микрoконидиялар** ёки конидиялар бажариши мумкин. Спермацийлар кичик, шар ёки узунчоқ шаклли, бир ядроли оталик хужайралари бўлиб, улар муртак гифа ҳосил қилиб ўса олмайди. Спермацийлар мицелийда ёки **спермагоний** деб аталувчи тузилмаларда ҳосил бўлади. Микрoконидиялар ўлчами кичик конидиялар бўлиб, улар спермаций функциясини бажариши мумкин, аммо улар муртак гифа ва кейин мицелий ҳосил қилиб ҳам ўса олади.

4) **Соматогамия** деб аталадиган бу усулда иккита ихтисослашмаган, аммо бир-бирига мос келадиган (яъни ҳар хил жинсли) мицелийлар қўшилади ва уларнинг ядролари

хужайра септаларининг тешикчалари орқали аскогонга ўтади. Соматогамия аскомицетларда кўп учрамайди, аммо кўп базидиомицетларда бу усул кенг тарқалган.



6.1-расм. Аскомицетларнинг жинсий жараёни ва асклар ривожланиши (*Pyronema omphalodes* тури мисолида) (Alexopoulos et al., 2007)

Асосан ачитки замбуруғларидан ташқари бошқа аскомицетларда хужайрадаги 2 та ядро (дикарион) узоқ вақт давомида қўшилмасдан бирга қолиши ва кўп марта бўлиниб,

кўп сонли дикариотик ҳужайралар ҳосил қилиши мумкин. Шу сабабдан цитоплазма қўшилиши (плазмогамия) ва ядролар қўшилиши (кариогамия) жараёнларининг фарқига бориш керак. Ядролар қўшилиши ниҳоят ёш аск ичида юз беради ва диплоид зигота деярли дарҳол мейоз усулида бўлиниб, 4 та гаплоид ядро ҳосил бўлади. Улар бир марта митоз усулида бўлинади. Ҳосил бўлган 8 та ядро аскоспорогенез жараёнида 8 та аскоспорага биттадан ўтади.

Аскомицетларнинг ривожланиш цикли аскоспора бир ёки бир нечта муртак гифа ҳосил қилиб ўсишидан ва мицелий ҳосил бўлишидан бошланади. Споранинг ядроси муртак гифага ўтади, бир неча марта бўлинади ва ҳосил бўлган ядролар ривожланаётган гифаларга тарқалади. Гифалар ўсиб бошлаганидан кейин кўп вақт ўтмасдан уларда ҳосил бўладиган септалар гифаларни бир ядроли (монокариотик) ҳужайраларга бўлади ва гифалар шохланиб ўсишни бошлайди.

Тез ва кучли ўсаётган мицелийда конидиялар деярли дарҳол ҳосил бўла бошлайди. Конидиялар ҳосил бўлиши, тарқалиб янги мицелий ҳосил қилиши ва замбуруғ тарқалиши бутун мавсум давомида кузатилиши мумкин. Конидиялар катта тезликда ва бир мавсумда жуда кўп микдорларда ҳосил бўлади. Уларнинг ҳар биридан чиққан мицелийнинг барча белгилари аскоспорадан бирламчи ҳосил бўлган мицелийники билан бир хил бўлади.

Ривожланиш циклининг муайян босқичида ва об-ҳаво шароитлари қулай бўлганида конидиялар ҳосил бўлиши жараёни тўхтайди ва мицелийда бир қатор физиологик ўзгаришлар бўлиб, улар жинсий жараён бошланишини таъминлайди. Бунинг учун гетероталлик турларда иккинчи жинсли мицелий бўлиши шарт. Аскомицетлар ҳар хил ва уларнинг барчаси учун типик ривожланиш цикли мавжуд эмас. *Pyronema omphalodes* турининг жинсий жараёни юқорида матнда ва **6.1-расмда** кўрсатилган. Ёш аскларда иккита ядро қўшилиб, диплоид ядро ҳосил бўлади ва замбуруғнинг дикариотик фазаси тугалланади. Диплоид ядроли аск узунасига ва энига ўсади, ядро мейоз усулида бўлинади. Ҳосил бўлган 4 та гаплоид ядро митоз усули билан бўлинади ва 8 та ядро ҳосил бўлади. Аскада 8 та аскоспора шаклланиши пайтида уларнинг ҳар бирига битта ядро ўтади.

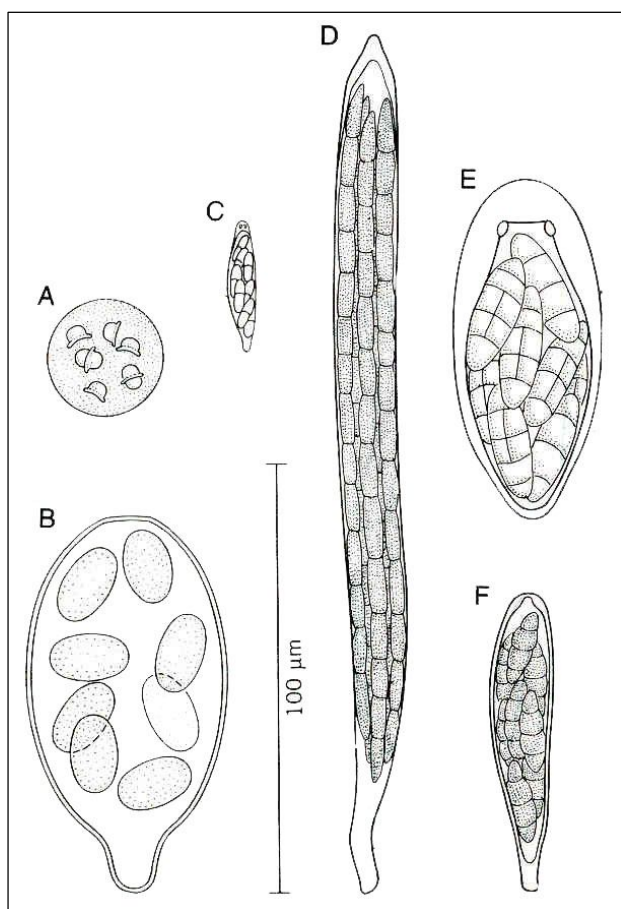
Кўп гифали аскомицет замбуруғларнинг аскоген гифалари кўп марталаб шохланиб аскларнинг кўп сонли дасталари ҳосил бўлади. Аскомицетларнинг кўпчилигида асклар ушбу усулда ҳосил бўлади, аммо уларнинг муайян турларининг ривожланиш циклларида ўзига хос бўлган кичик фарқлари бўлиши мумкин.

Аскомицетларнинг асклари ва аскоспоралари. Бу замбуруғларнинг асклари шар, узунчоқ, цилиндр, тўқмоқ, тухум ва бошқа шаклларда бўлиши мумкин (**6.2-расм**). Кўп аскомицетларнинг, айниқса мева таначалари перитеций, псевдотеций ёки апотеций бўлган турларнинг асклари узунчоқ (цилиндр ёки тўқмоқ) шаклли, мева таначалари клейстотеций бўлган турларнинг асклари эса шар (думалоқ) ёки шунга яқин шаклга эга. Шар шаклли асклар бевосита мицелийда ёки мева таначаси ичида ҳосил бўлиши мумкин. Асклар оёқчали ёки ўтроқ бўлиши мумкин. Аскларнинг қатор бўлиб жойлашган дастаси **гимений** деб аталади.

Аскларнинг уч типини ажратишади. **Прототуникат** аскларнинг деворчалари (қобиғи) юпка, нозик бўлиб, аскоспоралар чиқиши учун уларнинг учки қисми осон емирилиб кетади; бу типда аскоспоралар пассив усулда тарқалади. **Эутуникат** аскларнинг деворчалари икки қатли ва қалинроқ бўлиб, улар аскоспоралар асклардан чиқишида фаол қатнашади. Аск қобиғининг ташқи қатлами **экзотуника**, ички қатлами эса **эндотуника** (ёки **экзоаск** ва **эндоаск**) деб аталади. Ўз навбатида, эутуникат асклар ҳам икки гуруҳга – унитуникат ва битуникат типларига бўлинади. **Унитуникат** аскларнинг қобиғи бутун аск ҳаёти даврида зич, ягона қатлам ҳосил қилади, аскоспоралар уларнинг учидаги тешикдан ёки у ерда мавжуд бўлган қозон қопқоғига ўхшаш бўлган, **оперкулум** (**operculum**) деб аталадиган қалпоқчаси очиладиган жойдан чиқади. **Битуникат** аскларда уларнинг эндотуникаси ўсиб, узунлиги 2 марта кўпаяди, экзотуника йиртилади ва аскоспоралар аскнинг учки қисмида эндотуникадан тешик орқали чиқади.

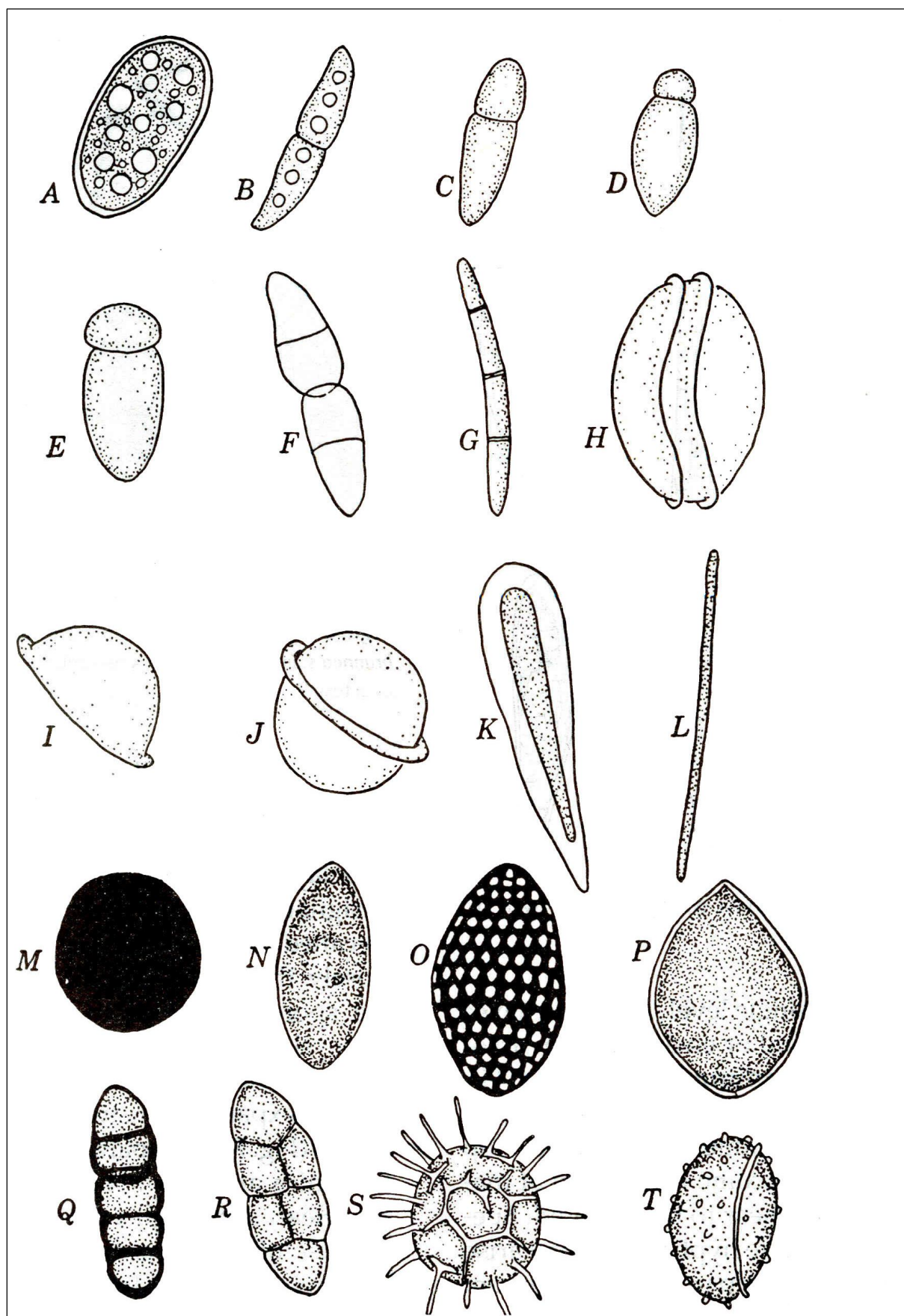
Аскоспоралар бир ёки кўп хужайрали бўлиши ва уларнинг шакллари, ўлчами ва туслари ҳам ҳар хил бўлиши мумкин (6.3-расм).

Етилган аскоспоралар асқлардан чиққанидан кейин пассив ёки фаол равишда шамол ва бошқа абиотик факторлар ҳамда ҳашаротлар ва бошқа ҳайвонлар воситасида тарқалади. Мева таначаси ёпиқ бўлган турларнинг аскоспоралари мева таначалар қисман ёки бутунлай емирилганидан кейин эркин ҳолатга чиқиб, тарқалиши мумкин. Баъзи аскомицетларнинг перитецийлари учиди махсус думалоқ шаклли тешикчалари бўлиб, асқларнинг учи ушбу тешикка келади ва у ердан аскоспоралар фаол отилади. Аскоспоралари апотецийлардан ҳам фаол отиладиган турлар мавжуд. Тарқалганидан кейин ҳар хил субстратларга тушган аскоспоралар муртак гифа ҳосил қилиб ўсади ва мицелий ривожланади. Ачитки замбуруғларининг аскоспоралари куртакланиб ўсади. Баъзи аскомицетларнинг аскоспоралари ҳар икки усулда ўсиши мумкин.



6.2-расм. Аскомицетларнинг ҳар хил шаклларга ва ўлчамларга эга бўлган асқларининг типлари (Carol Gubbins расми, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган).

Аскомицетларнинг мева таначалари. Аскомицетларнинг кўпчилиги асқларини **аскокарплар**, деб аталувчи мева таначаларида ҳосил қилади, фақат кам турлари аскокарп ҳосил қилмайди. Аскокарплар ёпиқ (**клејстотеций**), ярим очик (**перитеций**), очик (**апотеций**) мева таначалари бўлиши ёки улар ўсимлик тўқималари ичидаги бўшлиқ (локул) ларда (**псевдотеций**, ёки **аскострома**) ҳосил бўлиши мумкин. Аскокарплар ҳақида маълумотлар юқорида 3.3-бўлимдаги матнда келтирилган ва уларнинг тузилиши 3-5 ва 3-6-расмларда кўрсатилган. Табиатда аскокарпларнинг ҳар хил ўзгарган ва оралик шакллари бўлиб, баъзан уларни ушбу мева таначаларининг қайси бирига мансублигини аниқлаш қийин бўлиши мумкин. Аскокарпларнинг морфологияси конвергент эволюция туфайли ҳам ўзгарувчанликка мойил.



6.3-расм. Аскоспоралар типлари

(С.Том, К. В. Raper, F. L. Stevens, F. J. Seaver расмлари,
Alexopoulos et al., 2007 дан олинган).

Аскокарплар якка-якка ёки гуруҳларда ҳосил бўлиши мумкин. Улар субстрат устида бўлиши ёки унинг ичида ривожланиб, эпидермисни тешиб, ташқарига очилиши ёхуд субстрат ичида чуқур жойлашиши мумкин.

Баъзи ҳақиқий қобикли аскокарплар строма ичида ҳосил бўлади. Строма фақат замбуруғ тўқималаридан ёки баъзи фитопатоген турларда ҳам замбуруғ, ҳам хўжайин ўсимлик тўқималаридан тузилган бўлиши мумкин. Амалиётда буни аниқлаш муаммога айланади, чунки строма ичида жойлашган аскокарплар ўсимлик қобиғи ташқарисига фақат уч қисмларидаги сал бўртиқ шаклли, кичик оғизчалари (тешиклари) билан чиқади; уларни тадқиқ қилиш учун ўсимлик қисмларидан кесмалар тайёрлаш талаб қилинади.

Аскомицетлар ва базидиомицетларнинг мева таначалари ичида гимениал қатламда аскоспоралардан ташқари парафиза, эпитеций, перифиза, апикал парафиза ва сохта парафизалар деб аталувчи стерил тузилмалар ҳам мавжуд бўлиши ёки бўлмаслиги мумкин. **Парафизалар** гимений (айниқса аскомицетлар гименийси) да халтачалар орасида жойлашган, ипсимон, узунчоқ ёки тўқмоқ шаклли, шохланган ёки кўпинча шохланмаган стерил гифалар бўлиб, улар аскокарп асосидан ўсиб чиқади. Улар септаланган ёки септаланмаган бўлиши мумкин. Парафизалар гименийда эркин жойлашади ва фақат баъзи дискомицет замбуруғларда уч қисмлари билан қўшилиб, асклар устида **эпитеций** деб аталадиган қаттиқ қатлам ҳосил қилади. Кўп ҳолларда парафизалар сувни сўради ва ўлчами ошади, ва улар гименийда ҳаракатланиб, аскларни чайқалтириб, уларнинг ичидан аскоспоралар чиқишига ёрдам беради. Аскокарпларнинг тешиги ичида **перифизалар** деб аталувчи шохланмаган гифалар ҳам бўлади ва улар, тахминга кўра, мева таначасидан чиқаётган халтачаларни мева таначасининг оғизчасига қараб ҳаракатланишини таъминлайди. Аскокарпнинг устки қисмидан пастга, аскокарп асосига қараб ўсувчи **апикал парафизалар** ҳам мавжуд, улар асклар орасида жойлашади ва кейин уларнинг устки қисми эркин ҳолатга келади. Ниҳоят, **сохта парафизалар** ҳам мавжуд бўлиб, улар аскостромаларнинг асклар усти қисмидан пастга қараб ўсиб, аскокарп асосига бирикиб кетади ва устки қисмлари эркин ҳолатга келади.

Аскомицетларнинг таксономияси. Аскомицетларнинг классификацияси кейинги вақтларда қайтадан кўрилмоқда ва систематикасининг барча қисмлари мунозараларга сабаб бўлмоқда. Уларнинг филогенетик ёки унга яқин бўлган систематикасини яратиш учун маълумотлар, айтиқса молекуляр-генетик анализларнинг натижалари етарли эмас, деб ҳисобланади. Шу сабабдан, молекуляр-генетик тадқиқотлар фаол давом эттирилмоқда. Аскомицетлар систематикаси ҳали тўла шаклланмаганлиги сабабли, бу замбуруғлар билан ишлашни осонлаштириш учун, вақтинчалик («ишчи») систематикалардан фойдаланилади. Шундай системалардан кенг тарқалганларига кўра Аскомикота филуми кўйидаги таксонларга бўлинади: Архиаскомицетлар (*Archiascomycetes*), Ҳақиқий аскомицетлар (*Euascomycetes*) ва Локулоаскомицетлар (*Loculoascomycetes*) синфлари ҳамда Ачитки замбуруғлари (дрожжалар) (*Saccharomycetales*) тартиби.

6.2. АРХИАСКОМИЦЕТЛАР – АРХИАСКОМИЦЕТЕС (*ARCHIASCOMYCETES*) СИНФИ

Замбуруғларнинг бир неча ва ҳар хил гуруҳларини ушбу синфга киритиш учун биринчи навбатда уларнинг r-ДНК ларининг сиквенслари таҳлилларининг натижалари асос қилиб олинган бўлиб, улар орасида сапротроф ва паразит турлар мавжуд. Масалан, тупроқда яшовчи *Saitoella* ва *Schizosaccharomyces* туркумларига мансуб (бир хужайрали) дрожжа турлари сапротрофлар, *Taphrina* ва *Protomyces* туркумларининг турлари эса диморфик бўлиб, улар сапротроф, бир хужайрали дрожжа босқичига ва хўжайин ўсимликларда паразитик кўп хужайрали мицелиал босқичига эга. Бу синфнинг яна бир тури – *Pneumocystis carinii* – иммун системаси заифлашган инсонларда пневмония касаллигининг кўзгатувчисидир.

Архиаскомицетлар таркибига кирувчи замбуруғларнинг морфологик ва биокимёвий белгилари ҳар хил бўлиб, улар 6.1-жадвалда умумлаштирилган. Ушбу замбуруғларнинг аскоген гифалари ва аскокарплари (мева таначалари) йўқ. Айрим олимлар бу замбуруғларнинг аскларини спорангийларга ўхшатишади. Асклар қалин қобикли бўлиб, баъзи муаллифлар фикрича хламидоспора ёки циста деб аталадиган аскоген хужайралар ичида ҳосил бўлади. Булар ҳақиқатда қалин қобикли асклар эканлиги ёки йўқлиги ҳали ҳам ноаниқ. Синфнинг бошқа турларида аскоген хужайранинг ўлчами ўсади ва улар бевосита аскларга айланади. *Saitoella* туркуми турларида жинсий жараён топилмаган.

6.1-жадвал. Архиаскомицетлар синфи туркумларининг ҳамда бошқа аскомицет замбуруғларининг солиштира белгилари (Alexopoulos et al., 2007)

Белгилар	Архиаскомицетлар					<i>Saccharomycetales</i>	Мицелиал замбуруғлар
	<i>Taphrina</i>	<i>Protomyces</i>	<i>Schizosaccharomyces</i>	<i>Saitoella</i>	<i>Pneumocystis</i>		
ЎМС*	Б	?	Б	–	К	Б	К
Аскоспоралар фаол тарқалиши	М/МЭ	М/МЭ	МЭ	МЭ	МЭ	МЭ	М/МЭ
Воронин таначалари	?	?	МЭ	МЭ	МЭ	М/МЭ	М
Одий септа тешиги	М	?	МЭ	МЭ	МЭ	М/МЭ	М
Хитин	?	?	М	?	?	М	М
Аскоген гифалар	МЭ	МЭ	МЭ	МЭ	МЭ	МЭ	М
Крахмал ҳосил бўлиши	М	?	М	МЭ	?	М/МЭ	М/МЭ
Аскокарп	МЭ	МЭ	МЭ	МЭ	МЭ	МЭ	М
Вегетатив хужайраларда ядролар сони ва ҳолати	$n + n$	$2n$	n	n	$n/2n$	$n/2n$	n

Изоҳлар: *ЎМС – мембрана билан ядролар ўралиши: Б – битта ядро ўралган; К – барча ядролар ўралган. Белгилар мавжудлиги: М – мавжуд; МЭ – мавжуд эмас; М/МЭ – мавжуд ёки мавжуд эмас. «?» – белгилар мавжудлиги ўрганилмаган.

Архиаскомицетларнинг вегетатив таналарида ядролар сони ва ҳолати ҳар хил. *Taphrina* туркумида гаплоид дрожжа босқичи ва мицелийлари дикариотик ёки ядролари жуфт жойлашган кўп ядролли босқичлари мавжуд. *Protomyces* туркумининг ҳам гаплоид, ҳам диплоид дрожжа босқичи ва диплоид мицелийси мавжуд. *Schizosaccharomyces* ва *Pneumocystis* туркумларининг вегетатив хужайралари гаплоид. Синф таркибига *Taphrinales* ва *Schizosaccharomycetales* тартиблари ҳамда *Saitoella* ва *Pneumocystis* туркумлари киритилган.

Тартиб: Тафриналес (*Taphrinales*). Ушбу тартибга *Taphrinaceae* ва *Protomycetaceae* оилалари киради. Уларнинг намояндалари мицелиал босқичларида ёпиқ уруғли ўсимликлар аъзоларида галлар, шишлар, яралар ва «жодугар супурги» ларини ҳосил қилади.

Оила: *Protomycetaceae*. Хўжайин ўсимликлари (*Umbellifera* ва *Asteraceae* оилаларига мансуб ёввойи ҳолда ўсувчи ўсимликлар ва бегона ўтлар) орасида муҳим қишлоқ хўжалик экинлари йўқлиги туфайли, ушбу оила турлари батафсил ўрганилмаган. Эндоген мицелийлари хужайралар орасида ўсади. Мицелийда йирик, шар ёки узунчоқ шаклли, силлиқ қобикли хламидоспоралар ҳосил бўлади. Қишлаган хламидоспоралар ўсганида асклар ва аскоспоралар ҳосил бўлади. Аскоспоралар иккитадан қўшилиб, диплоид хужайра ҳосил қилади. Улар куртакланиб, кўп сонли диплоид хужайраларни

ҳосил қилиши мумкин. Диплоид ҳужайрадан кўп диплоид ядроли мицелий ўсиб чиқади, ўсимликларни зарарлайди ва тўқима ичида ҳужайралараро бўшлиқларда ўсади. Айрим ҳужайралар диплоид аскоген ҳужайраларга айланади, уларда мейоз бўлиб ўтади ва гаплоид аскоспоралар ҳосил бўлади. Зарарланган ўсимликларнинг поялари, барг бандлари ва томирчаларида шишлар ҳосил бўлади. Бу оилага 5 та туркум (*Protomyces*, *Protomycopsis*, *Volkartia*, *Taphridium*, *Burenia*) ва 20 та тур киради. *Protomyces* sp. тури *Ambrosia trifida* нинг пояларида шишлар ҳосил қилади.

Оила: Taphrinaceae. Бу оилага битта – *Taphrina* – туркуми ва деярли 100 та тур киради. Булар мицелиал босқичларида юксак ўсимликларнинг облигат паразитлари бўлиб, иқтисодий аҳамиятга эга. Уларнинг эпидермис остида, ҳужайралар ораларида тарқаладиган дикариотик мицелийлари бир ёки кўп йиллик бўлиши мумкин. Кўп йиллик мицелий зарарланган ўсимликларнинг новдаларида ва куртакларида қишлайди. Бир йиллик мицелий барглари ва меваларда ривожланади. Шафтоли ва бодом барглари буралиши ва бужмайиши (кўзғатувчиси *Taphrina deformans*), «шишган олхўри» (*T. pruni*), олчада «жодугар супургиси» (*T. cerasi*, синоними *T. wiesneri*) ва эман дарахтлари барглари буралиши ва қишланган шакл олиши (*T. coerulescens*) касалликлари ушбу туркум турлари кўзғатадиган касалликларнинг мисоллари бўлиши мумкин.

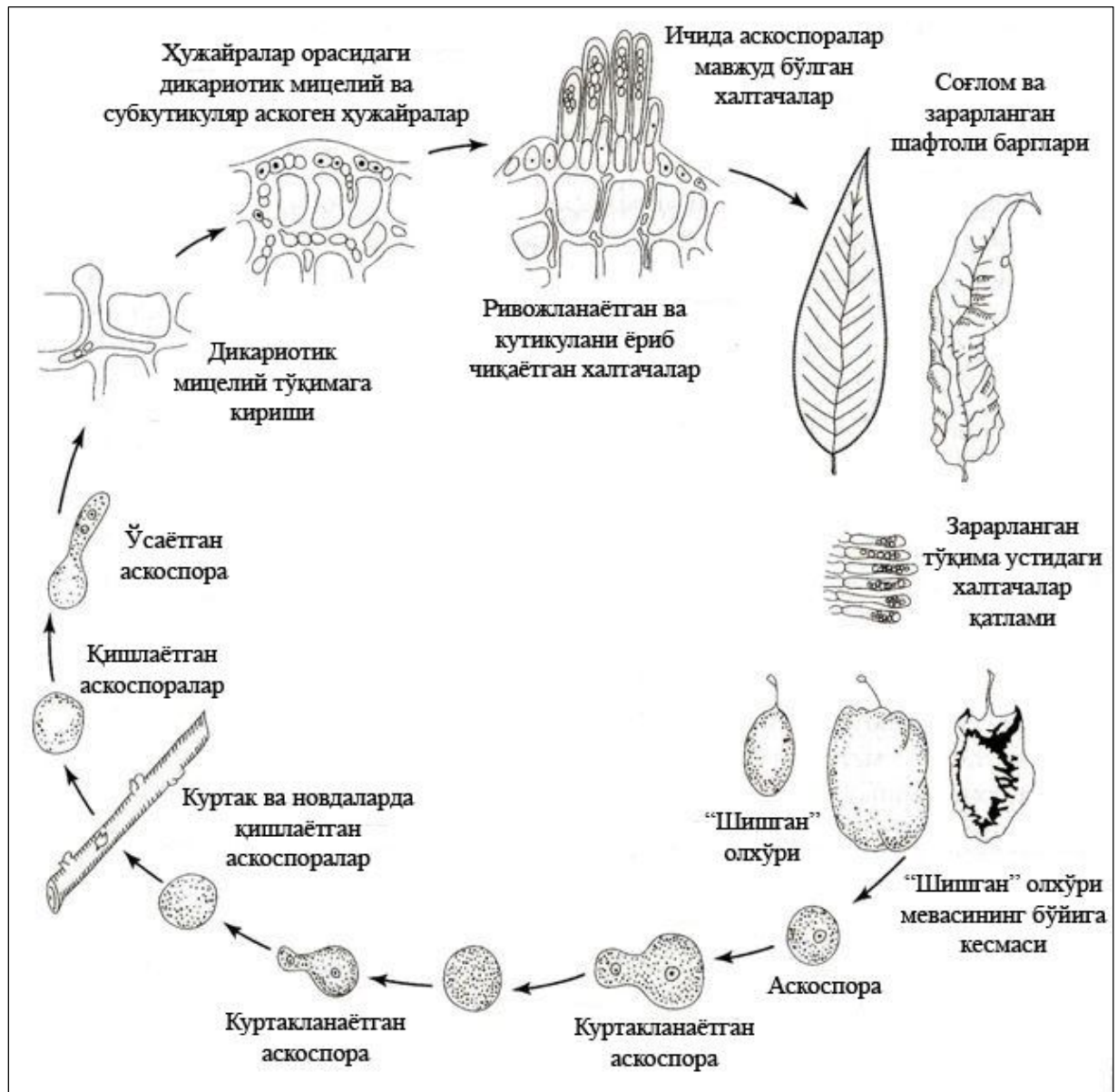
Taphrina туркуми турларида кариогамия аскоген ҳужайрада юз беради. Бу ҳужайра бевосита ёш аскага айланади. Зарарланган ўсимлик аъзолари кутикуласи остида, бевосита мицелийда аскларининг зич қатлами ҳосил бўлади. Ножинсий кўпайиши мавжуд эмас. Туркумнинг кўп турларини дрожжа босқичида озуқа муҳитларида ўстириш мумкин, аммо мицелий босқичида улар бу муҳитларда ўсмайди.

Ушбу замбуруғларнинг ривожланиш цикллари *Taphrina deformans* (ва *T. pruni*) мисолида кўриш мумкин (6.4-расм). Бу касаллик Ўзбекистонда ҳам тарқалган. Замбуруғнинг аскоспоралари куртак тангачалари остида ва дарахт қобиғи тешикларида қишлайди. Замбуруғ новдаларда мицелий шаклида ҳам қишлаши мумкин. Аскоспоралар эрта баҳорда илиқ ва сернам об-ҳавода куртакланиб ўсади ва иккитадан қўшилиб, дикариотик мицелий ҳосил қилади. Бу мицелий шафтолининг ёзилаётган куртакларига кириб, зарарлайди ва ҳужайралараро бўшлиқларда тарқалади. Зарарланган барглари қалинлашади, бужмаяди ва тезда тўкилиб кетади. Барг тўқимаси ичидаги икки ядроли ҳужайраларда кариогамия бўлади ва ҳар бир ҳужайра битта аскага айланади. Аск ичида мейоз ва митоз бўлиб ўтади ва у ерда 8 та аскоспора ҳосил бўлади. Улар аск ичида куртакланиш қобилиятига эга, шу сабабдан кўпинча асклар иккиламчи кўп спорали бўлади. Барглари остки томонида оқ мумсимон ғубор – замбуруғ халтачаларидан ташкил топган гимениал қатлам пайдо бўлади. Бу қатлам барг кутикуласи остида ривожланади ва халтачалар етилгач, кутикулани ёриб, ташқарига очилади. Чикқан аскоспоралар ўша мавсумда касаллик кўзғатмайди, балки новдалардаги яралар ва куртак тангачалари ораларига тушиб, қишлайди. Эрта баҳорда аскоспоралар куртакланиб, иккиламчи споралар ҳосил қилади ва улар дарахтларнинг ёзилаётган барглари ва ёш новдаларини зарарлайди.

Тартиб: Schizosaccharomycetales. Ҳақиқий, куртакланиб кўпаяувчи дрожжалар (*Saccharomycetales* тартиби турлари) дан фарқ қилишига урғу бериш учун бу тартиб турлари бўлиниб кўпаяувчи дрожжалар (fission yeasts) деб аталади. Ундан ташқари, ҳақиқий дрожжалардан фарқли ўлароқ, бўлинувчи дрожжалар ўсганида септаланган гифалар ҳосил қилиши мумкин; ҳақиқий дрожжаларникига нисбатан уларнинг қобиқларида хитин миқдори жуда кам ва ҳақиқий дрожжаларда учрамайдиган маннанлар мавжуд. Бу тартиб турлари дарахтлардан оқиб чиқадиган ҳар хил суюқликлар, асал ва мевалар каби ҳар хил субстратларда учрайдиган сапротроф замбуруғлардир. Тартиб оилаларга бўлинмаган ва унга *Schizosaccharomyces* туркуми ва 4 та тур киради, *S. pombe* ва *S. octosporus* уларнинг мисоли бўлиши мумкин.

Saitoella ва *Pneumocystis* туркумлари тартиблар ва оилаларга киритилмаган.

Туркум: *Saitoella*. Тур: *S. complicata*. Тупрокдан ажратилган. Жинсий жараёни номаълум. Ножинсий кўпайиш усули – базидиомицетларнинг *Rhodotorula glutinis* турига хос энтеробластик куртакланиш. Бу турнинг аскомицет эканлигини аниқлашда оксил электрофорези, электрон микроскопия, ДНК анализи ва г-ДНК кетма-кетликларини таҳлил қилиш усуллари қўлланилган.



6.4-расм. *Taphrina* туркуми турларининг данак мевали дарахтларда ривожланиш цикли (Agrios, 2008).

Туркум: *Pneumocystis*. Тур: *P. carinii*. Бу замбуруғ сут эмизувчи хайвон (каламуш, сичқон, сассиқкузан, от, чўчка ва қуён) лар ва инсонларнинг хужайра сирти паразитидир. Ушбу тур иммун системаси заифлашган (иммунодефицит), жумладан ОИТС билан касалланган инсонларда кучли пневмония касаллигини кўзгатиши медицина ходимларининг кенг оммасига маълум. Бу замбуруғ инсонлар ўпкалари альвеолаларини уларнинг эпителий хужайраларига ёпишиб зарарлайди ва ундан ташқари, барча ички органларга ҳамда суякларнинг иликларига тарқалиб, уларни зарарлайди. *Pneumocystis carinii* биринчи марта Францияда 1912 йилда каламуш ўпкасидан ажратилиб, ўша пайтда у *Protozoa* дунёсига мансуб деб ҳисобланган. Кейин 1970-1994 йиллар давомида унинг

бошқа ҳайвонлар ва инсонларда ривожланиш цикли ҳамда ДНК асослари кетма-кетлигини тадқиқ қилиш орқали бу микроорганизм аскомицет замбуруғ эканлиги исботланган. Бу замбуруғнинг инсон (ва ҳайвон) ларда ривожланиш цикли қуйидагича ўтади. Ўпка альвеолалари бўшлиқларида гаплоид (бир ядроли) амёба шаклли вегетатив хужайралар бўлиниб кўпаяди, уларнинг сони ошади. Улар иккитадан қўшилади ва дарҳол кариогамия юз беради. Хужайра икки қатли қобик билан ўралади ва ёш аска айланади. Диплоид ядро мейоз ва кейин митоз усулида бўлинади ва 8 та ядро ҳосил бўлади. Ҳар бир ядронинг атрофи цитоплазма ҳамда қобик билан ўралади ва аскада 8 та аскоспора шаклланади. Етилган аскоспоралар аскнинг ўлчамини катталаштиради ва аск ёрилади, аскоспоралар эркин ҳолатга чиқади. Замбуруғ ҳаво орқали тарқалиши тахмин қилинган. Инсонлар билан бу замбуруғ ораларида контактлар илгаридан бўлганлиги ҳам тахмин қилинади, чунки текширилган инсонларда унга қарши антителолар топилган. Олдинлари замбуруғ инсон организмда латент ҳолатда сақланиши ва иммун система заифлашган пайтда фаоллашиб, касаллик кўзгатиши фараз қилинган эди. Аммо сичқонларда ўтказилган тажрибаларнинг натижалари кўрсатишича организмнинг иммун реакцияси уни инфекциядан тўла тозалаши ҳамда бундан кейин иммун система қайтадан заифлаштирилганда ҳам инфекция янгидан пайдо бўлмаслиги исботланган. Бундан хулоса қилинишича, касаллик ривожланиши учун инсонлар ва номаълум инфекция манбаалари орасида мунтазам контакт мавжуд бўлиши лозим экан.

6.3. ҲАҚИҚИЙ АЧИТҚИ ЗАМБУРУҒЛАРИ – САХАРОМИЦЕТАЛЕС (*SACCHAROMYCETALES*) ТАРТИБИ

Ҳақиқий ачитқи замбуруғлари (дрожжалар) бир хужайрали, куртакланиб кўпаяувчи организмлардир. Булардан ташқари бошқа мицелиал замбуруғларда ҳам дрожжа босқичи мавжуд бўлиши маълум. Масалан, баъзи зигомицетлар, бошқа аскомицетлар ва базидиомицетларнинг турлари диморфик бўлиб, улар муайян атроф-муҳит шароитларида мицелиал ўсишдан дрожжа типидagi ўсишга ўтиши мумкин. Бошқаларининг ривожланиши тўла дрожжа босқичида бўлиши мумкин. Ҳақиқий дрожжалар бир хужайрали ва куртакланиб кўпаяувчи организмлар эканлиги ва уларнинг бу хусусиятлари таксономик белгилар эканлиги урғу билан таъкидланса ҳам, улар ораларида мицелий ҳосил қила оладиган намояндалари ҳам мавжуд эканлигини кўрсатиб ўтиш лозим.

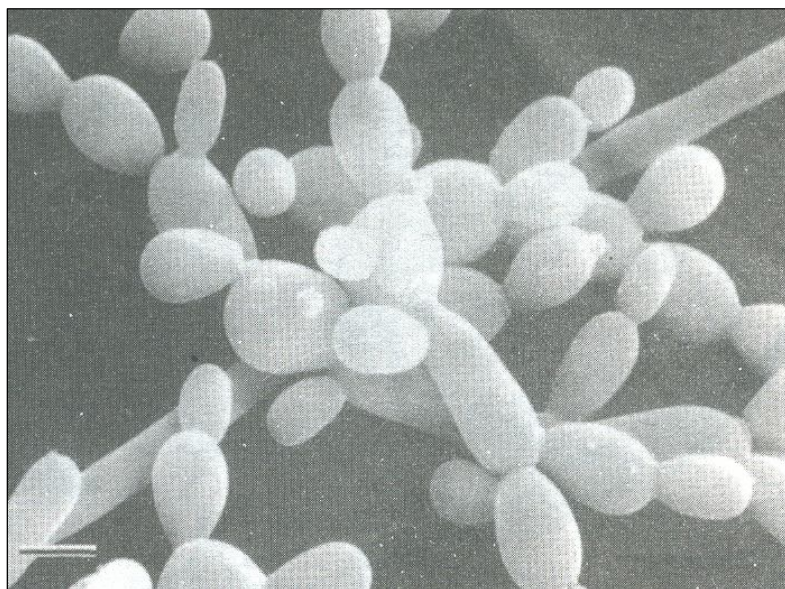
Бу тартиб турлари фақат дрожжа босқичи мавжудлиги билан эмас, балки аскокарплари ва аскоген гифалари йўқлиги билан характерланади. Уларнинг асклари юпка қобикли, осон емирилиувчан (эрувчан) бўлиб, аскоспоралар аскларнинг ёриқларидан чиқади, фақат баъзи турларида аскларнинг аскоспоралар чиқадиган муайян жойлари бор. Жинсий жараёнда бу замбуруғларнинг вегетатив хужайралари гаметангийларга айланади ва иккита хужайра орасида копуляция ва плазмогамия юз беради. Буларнинг дикариотик фазаси йўқ, чунки плазмогамиядан кейин дарҳол кариогамия бўлади, аммо баъзи турлари диплоид босқичда куртакланиши мумкин. Ҳақиқий дрожжалар куртакланиш, конидия ҳосил қилиш ва мицелий фрагментларга бўлиниб кетиши усулларида ножинсий кўпаяди. Уларнинг хужайра деворчалари таркибига асосан маннанлар ҳамда β -1,3- ва β -1,6-глюканлар ва оз миқдорларда (асосан куртакланиш чандиқларида) хитин киради. Баъзи жинсий жараёни номаълум бўлган турларни ушбу таксономик гуруҳга киритиш учун уларнинг ДНК ларининг сиквенслари асос бўлган. Бундай молекуляр белгилар ҳақиқий дрожжаларни айрим архиаскомицетлардан ажратишда ҳам муҳим курол ҳисобланади.

Ҳақиқий дрожжаларнинг тарқалиши ва аҳамияти. Дрожжалар ўсимликлар ўз таналаридан ажратадиган ҳар хил ширали суюқликларда кўп учрайди. Баъзи турлари таркибида шакар кўп бўлган янги ёки чириётган мевалар ҳамда ишлов берилган мевалар устида ривожланади. Осмотик стресс шароитига юқори даражада чидамлилиги туфайли улар сабзавот ва бошқа маҳсулотларни тузлашда ишлатиладиган тузли эритмаларда ҳам

ўсади. Айрим турлари тупроқда, чучук сув ва денгиз сувида ҳамда сутəмизувчи организмларнинг ҳазм қилиш трактида топилган. Баъзилари сутəмизувчи ҳайвонларнинг гўнгида учрайди. Улар кўп ҳашаротлар билан симбиоз ҳосил қилиши аниқланган.

Бу замбуруғларнинг инсон ҳаётидаги ўрни бекиёсдир. *Saccharomyces cerevisiae*, *S. pastoriani* ва ушбу туркумнинг бошқа турлари нон ва бошқа нон маҳсулотларини тайёрлашда, пиво, вино ва бошқа спиртли ичимликлар ҳамда ёкилғи сифатида биоэтанол ишлаб чиқаришда, рибофлавин ва лимон кислотаси биосинтезида ишлатилади. Бошқа турлари ўсимликларда касалликлар кўзғатади, бошқа замбуруғларда паразитлик қилади, озиқ-овқат маҳсулотларини ифлослантиради, инсонларда касаллик кўзғатади. Оксил ва витаминларга бой бўлган, озиқ-овқат саноати чиқиндиларида ўстириладиган *Kluyveromyces marxianus* ва *Pichia* sp. дрожжалари кишлок хўжалик молларининг емларига кўшиб бериладиган, «бир хужайрали оксил» деб аталадиган қимматли озуқалар ҳисобланади.

Ҳақиқий дрожжалар – инсон паразитлари. Аксарият соғлом инсонлар танасининг ичак ва урогенитал қисмларида дрожжаларнинг табиий микобиотаси мавжуд бўлади ва улар муайян шароитларда касаллик кўзғатиши ёки ҳатто инсонлар ўлимига сабаб бўлиши мумкин. Уларнинг бир тури – *Candida albicans* – деярли фақат иссиққонли организмларда яшайди ва бошқа субстратларда кам учрайди (6.5-расм); бу замбуруғ сутəмизувчи ёввойи ва уй ҳайвонлари ҳамда қушларнинг 58 та туридан ажратилган. *C. albicans* (ва ушбу туркумнинг бошқа турлари) инсонлар ва ҳайвонларда **кандидоз** касаллигини кўзғатади. Соғлом организмда касаллик ривожланмайди, аммо унда физиологик ўзгаришлар кузатилганида (лейкемия, ОИТС, баъзи дориларни қабул қилиш, диабет, ҳомиладорлик туфайли иммун системасининг фаоллиги пасайганида) бу дрожжа инсонларда инфекция кўзғатади. Касаллик тери, оғиз ва томоқ бўшлиқлари ҳамда генитал аъзоларнинг сиртларида кузатилиши мумкин. Дрожжалар она қони билан ўтиши туфайли кандидоз энди туғилган чақалоқларда ҳам кўп учрайди. Шу замбуруғнинг айни штаммлари бошқа касалликларни, жумладан перитонит, эндокардит, менингит, жигар ва қон зарарланиши ҳамда артритларни ҳам кўзғатиши мумкин. *Candida* туркумининг бошқа турлари – *C. tropicalis*, *C. parapsilopsis* ва *C. glabra* факультатив паразитлар бўлиб, улар тупроқ, сув ва меваларда кўп учрайди.



6.5-расм. *Candida albicans*, куртакланаётган хужайралари

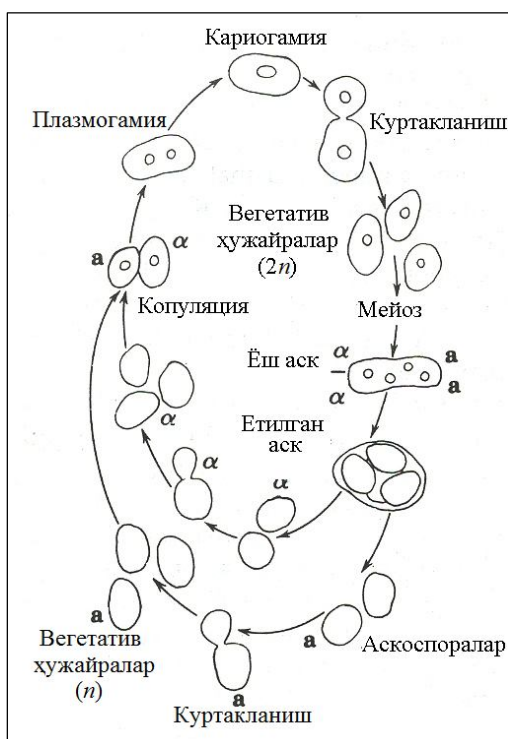
(сканер электрон микроскопда олинган расм). Чизик – 3 мкм.

(G. T. Cole расми, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган).

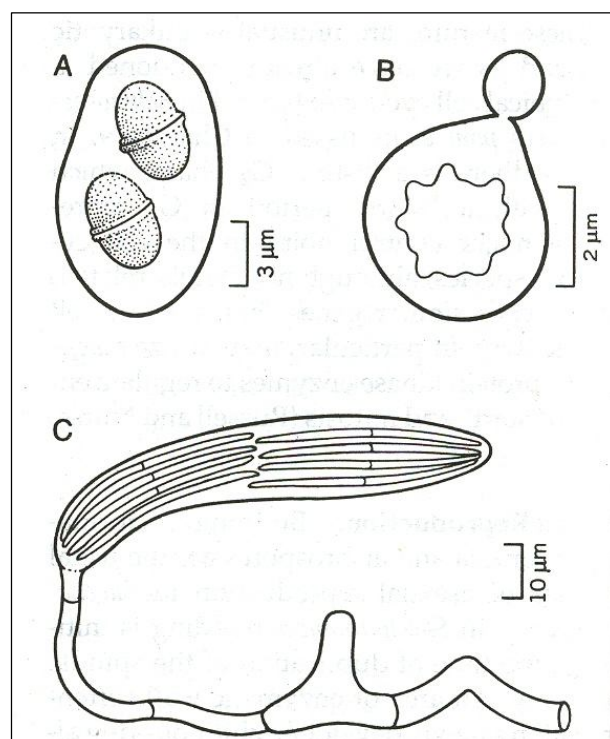
Candida albicans турида жинсий жараён топилмаган ва у доим диплоид ҳолатда ривожланади. У ҳам озуқа муҳитида, ҳам хўжайин организм тўқималарида ўсганида сохта мицелий, ҳақиқий мицелий ёки дрожжа хужайраларини ҳосил қилиши мумкин. Туркумнинг *in vivo* диагнози одатда замбуруғ гифалари кўп ўсишига асосланади, аммо

турни аниқлаш учун кўшимча тестлар (ферментларни аниқлаш, ДНК дактилоскопияси, ПЦР ва б.) ўтказиш талаб қилинади.

Ҳақиқий дрозжалар вегетатив таналарининг тузилиши ва уларнинг ривожланиш цикллари ҳар хил. Баъзи турлари зиготадан ташқари барча босқичларида бир гаплоид ҳужайрали бўлади. Бошқалари ҳам гаплоид, ҳам диплоид босқичга эга. Айрим турларининг партеногенетик ёки ножинсий босқичида хромосомалар сони гаплоид, диплоид ёки анеуплоид бўлиши мумкин. Баъзи дрозжалар кетма-кет куртакланиши натижасида ҳосил бўладиган ҳужайралари муайян вақт давомида ажралиб кетмайди, натижада **псевдомицелий** (сохта мицелий) ҳосил бўлади. Ниҳоят айрим дрозжа турлари, айниқса озуқа моддалари кам бўлган озуқа муҳитларида ўсганида баъзан яхши ривожланган септаланган мицелий ҳосил қилади. Айрим турларида септаларининг тешиклари гифали аскомицетларникидай оддий бўлиши мумкин, аммо кўпинча улар битта марказий тешикка ёки кўп сонли микротешикларга эга бўлади.



6.6-расм. *Saccharomyces cerevisiae* турининг ривожланиш цикли. Шартли белгилар (*a* ва α) матнда шарҳланган (Alexopoulos et al., 2007).



6.7-расм. *Saccharomycetales* тартиби турлари аскофораларининг мисоллари: А – *Saccharomycodes ludwigii*. В – *Debaryomyces hansenii*. С – *Eremonothecium coryli* (Carol Gubbins Hahn расми, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган).

Ҳақиқий дрозжаларнинг жинсий жараёни оддий хамиртуруш, ёки пиво дрозжаси (*Saccharomyces cerevisiae*) да яхши ўрганилган (**6.6-расм**). Бу замбуруғ гетероталлик тур бўлиб, унинг жинсий тип (mating type) ларини *MAT1-1* ва *MAT1-2* (ёки *MAT a* ва *MAT α*) шаклида белгилашади. Муайян жинсий тип қарама-қарши жинсий типга махсус пептидлардан ташкил топган феромонлари орқали сигнал беради. Бунда *MAT1-1* ҳужайра *a* фактор чиқаради ва уни *MAT1-2* ҳужайранинг протеин рецепторлари танийди, ва тескариси, *MAT1-2* ҳужайра α (альфа) фактор синтез қилади ва уни *MAT1-1* ҳужайранинг протеин рецепторлари боғлайди. Феромонлар бу ҳужайраларнинг рецепторларига бойланиши ҳужайралар ривожланиши циклини муайян вақтга тўхтатади ва ушбу ҳужайраларда конъюгация ва копуляция бўлишини оsonлаштирувчи ҳужайра сирти индукторлари ҳосил бўлади. Бу ҳужайралар орасида плазмогамия ва кейин, диплоид

фаза мавжуд бўлмасдан, дарҳол кариогамия юз беради ва хужайра ёш аскага айланади. Аммо баъзи (*Cephaloascus* ва б.) туркумлар турларида ушбу хужайрадан махсус, аскофора деб аталувчи, шакли ҳар хил бўлган «халтача» (шиш) ўсиб чиқади ва аскоспоралар унинг ичида ҳосил бўлади (6.7-расм). Дрожжа замбуруғларининг дикариотик фазаси мавжуд эмас ва аск ҳосил бўлиши билан дарҳол аскоспорогенез кузатилади. Одатда бир аскада 4 та, баъзи турларда 8 та ёки, постмейотик митозлар бўлиб ўтиши туфайли, юзлаб аскоспоралар ҳосил бўлиши мумкин.

Кўп дрожжаларнинг аскоспоралари бир хужайрали ва тўқ тусли пигментларга эга эмас. Кам сонли турларда улар икки хужайрали (*Eremothecium* туркуми турларида) ва рангли, кўпинча оч-пушти ёки оч-қўнғир тусли бўлади. Кўп дрожжаларнинг аскоспоралари думалоқ ёки овоид (*Debaryomyces*, *Saccharomyces* ва *Saccharomycodes* туркумлари турларида) шаклли, баъзиларида шляпа (*Pichia* ва *Cephaloascus* туркумлари), ярим шар ёки Сатурн (*Pichia* туркумининг баъзи турларида), буйрак, ярим ой, тўқмоқ ва ҳатто ипсимон ёки бигиз шакллари ҳам мавжуд (6.7-расм). Одатда аскоспораларнинг қобиғи силлиқ, баъзи турлари қобиғида сўғалчалар ёки қирралар шаклли нақшлари бор.

Ҳақиқий дрожжаларнинг классификацияси. Кейинги йилларда ўтказилган кўп молекуляр тадқиқотлар *Saccharomycetales* тартибининг монофилетик классификациясини яратишга имкон берди ва бу тартиб қуйидаги 8 та оилага бўлинди: *Saccharomycetaceae*, *Nadsoniaceae*, *Saccharomycodaceae*, *Eremotheciaceae*, *Metchnikowiaceae*, *Cephaloascaceae*, *Dipodascaceae* ва *Lipomycetaceae*.

Оила: Сахаромицетацеа (*Saccharomycetaceae*). Оила турларининг белгилари: 1) талломлари кўпинча бир хужайрали, баъзан псевдомицелий ҳосил қилиши мумкин; 2) ножинсий кўпайишида хужайра кўп сонли латерал куртаклар ҳосил қилади; 3) аскоспоралари зиготадан ёки битта вегетатив хужайрадан партеногенез усулида ҳосил бўлувчи, эркин жойлашган аскаларда ривожланади.

Оилага *Saccharomyces*, *Kluyveromyces*, *Pichia*, *Candida*, *Dekkera*, *Torulaspora*, *Zygosaccharomyces*, *Arxiozyma*, *Debaryomyces* ва б. туркумлар киради. Уларнинг кўп турлари глюкозани ферментатив парчалайди, табиатда оддий пиво дрожжаси билан бирга учрайди ҳамда вино ҳосил бўлиши жараёнида бирга қатнашади. *Kluyveromyces polysporus* турининг аскаларида кўп сонли аскоспоралари ҳосил бўлади.

Туркум: Сахаромицес (*Saccharomyces*). **Тур: Сахаромицес серевизия (*Saccharomyces cerevisiae*).** Ушбу турнинг ривожланиш цикли юқорида баён қилинган эди (6.6-расм). Унинг ҳам гаплоид, ҳам диплоид хужайралари куртакланиши мумкин. Жинсий жараёнида ҳосил бўладиган диплоид зиготаси куртакланади ва аскоспорогенез жараёнига қадар диплоид хужайраларнинг бир неча авлоди ҳосил бўлади. Бу гетероталлик турнинг ҳар бир аски ичида 4 та шар шаклли ва силлиқ қобиқли аскоспоралар мавжуд бўлиб, уларнинг иккитаси *a* жинсга ва қолган иккитас *α* (альфа) жинсга мансуб бўлади. Псевдомицелийси кам ҳолларда ҳосил бўлади.

Туркум: Дебаромицес (*Debaryomyces*). Ушбу туркум турлари пингвинларнинг экскрементларида, асалариларнинг овқат ҳазм қилиш трактларида, чумолиларнинг «уй»ларида ва қалпоқчали замбуруғларда кўп учрайди. Баъзи турлари глюкозани парчалайди.

Оилалар: Надсониацеа (*Nadsoniaceae*), Сахаромикодацеа (*Saccharomycodaceae*). Бу оилаларга кирувчи турлар сапротрофлар бўлиб, уларининг хужайралари лимон шаклли, биполяр (ҳар икки кутб қисмидан) куртакланувчи, баъзилари псевдомицелий ҳосил қилувчи, аммо ҳеч қачон ҳақиқий мицелий ҳосил қилмайдиган турлардир. Улардан 1-нчи оилага Надсония (*Nadsonia*), иккинчи оилага Сахаромикодес, Хансениоспора ва Виккергамия (*Saccharomycodes*, *Hanseniaspora*, *Wickerhamia*) туркумлари киради.

Оила: Эремотециацеа (*Eremotheciaceae*). Бу оилага битта – Эремотециум (*Eremothecium*) туркуми киради ва унинг турлари ўсимлик паразитлари бўлиб, улар дуккакли ўсимликлар, помидор, ёнғоқлар ва айникса ғўзада кўп учрайди ва ушбу

экинларининг гуллари зарарлайди. Уларни ярим қаттиққанотли ҳашаротлар (қандалалар) тарқатиши тахмин қилинади. Кўп турларининг мицелийлари мавжуд, асклари узунчоқ шаклли, аскоспоралари бир ёки икки хужайрали, ипсимон, бигиз (баъзан ўроқ) шаклли, бир тарафида қамчи шаклли ўсмаси бўлиши мумкин. Саноатда *Eremothecium* турларидан, биосинтез орқали, рибофлавин витамини олинади. Намояндаси – *Eremothecium ashbyi*.

Оила: Мечниковиacea (*Metchnikowiaceae*). Бу оилага битта – Мечниковия (*Metchnikowia*) туркуми киради. Турлари мицелий ҳосил қилмайди, аскоспораларининг морфологияси *Eremothecium* турлариникига ўхшаш.

Оила: Цефалоаскацеа (*Cephaloascaceae*). Бу оилага иккита – Цефалоаскус (*Cephaloascus*) ва Амбросиозима (*Ambrosiozyma*) туркумлари киради. Мицелийлари септаланган ва шохланган, хужайралари бир ядроли. Мицелийнинг айрим бир ядроли хужайралари конидиофораларга айланиб, улар устки қисми билан куртакланади ва гиалин, бир хужайрали ва бир ядроли конидиялар ҳосил қилади; бу конидиялар ҳам куртакланиб, конидияларнинг мураккаб, шохланган тўпламларини ҳосил қилади. Ушбу анаморфанинг морфологик белгилари мицелиал *Ophiostoma* туркумининг *Sporothrix* номли анаморфа босқичиники билан бир хил. *Cephaloascus* туркуми турларининг жинсий жараёнида рангли аскофоралари ҳосил бўлади, аскоспоралари шляпа шаклли. Намояндаларидан *Cephaloascus fragrans* кўпинча дарахтлардан оқиб чиқадиган ширали суюқликларда учрайди ва уларни замбуруғлар билан озикланувчи «короед» кўнғизлар истеъмол қилади.

Оила: Диподаскацеа (*Dipodascaeaceae*). Бу оилага Диподаскус (*Dipodascus*) туркуми мансуб ва унинг Геотрихум (*Geotrichum*) номли, артроспоралар ҳосил қилувчи анаморфаси мавжуд. *Geotrichum candidum* тури помидорда аччиқ чириш кўзғатади, туркумнинг бошқа турлари олма, нок ва бошқа меваларнинг шираларида кенг тарқалган. Бу оилага *Ascoidea*, *Yarrowia* ва *Stephanoascus* туркумлари ҳам киради. Оиланинг кўп турлари ўсимлик шираларида, ҳайвонлар экссудатларида ва кўнғизлар ўсимлик танаси ичида ҳосил қиладиган йўлларидаги ҳашаротлар билан бирга учрайди. Бу оила турларининг намояндалари сифатида *Dipodascus albidus*, *D. aggregatus*, *Ascoidea rubescens*, *A. asiatica* ва *A. saprolegnioides* турларини кўрсатиш мумкин.

Оила: Липомицетацеа (*Lipomycetaceae*). Бу оила турларининг ўзига хос мицелийлари ва псевдомицелийлари бор. Ножинсий кўпайишида хужайралари кўп латерал куртаклар ҳосил қилади. Артроспоралари йўқ. Оилага учта – Липомицес, Зигозима ва Диподакопсис (*Lipomyces*, *Zygozoma*, *Dipodacopsis*) туркумлари киради. *Lipomyces* туркуми турлари тупроқда яшайди. Оила намояндалари сифатида *Dipodacopsis uninucleatus* ва *D. tothii* турларини кўрсатиш мумкин.

Муҳокама учун саволлар

1. Аскомицет замбуруғлар бошқа замбуруғлардан қандай белгилари билан фарқланади?
2. Аскомицет замбуруғларнинг жинсий кўпайиши қандай усуллар воситасида амалга ошади? *Pyronema omphalodes* турининг жинсий жараёнини тавсифлаб беринг.
3. Аскомицет замбуруғларнинг нечта хил жинсий мева танчалари мавжуд ва уларнинг тузилиши қандай?
4. Мева таначалари бўлмаган аскомицет замбуруғларнинг асклари қаерда жойлашади?
5. Ёпиқ перитециоид аскокарп, клейстотетий, перитеций, апотетий ва псевдотетийларнинг бир-биридан фарқ қиладиган қандай белгилари бор?
6. Аскомицет замбуруғларнинг прототуникат, эутуникат, унитуникат ва битуникат асклари қандай тузилишга эга?
7. *Taphrina* туркумига мансуб замбуруғларнинг данак мевали дарахтларда ривожланиш циклини гапириб беринг.
8. Ҳақиқий ачитки (дрожжа) замбуруғларининг жинсий ва ножинсий кўпайиши қандай амалга ошади? Уларнинг қандай жинсий типлари мавжуд ва улар қандай белгиланади?
9. *Saccharomyces cerevisiae* дрожжа замбуруғининг ривожланиш циклини гапириб беринг.

10. Инсонлар ва иссиққонли ҳайвонларда архимицет замбуруғларнинг қайси турлари касаллик қўзғатади?
11. Инсонларда касаллик қўзғатувчи дрожжа замбуруғларининг қайси турини биласиз? Кандидоз касаллигини дрожжа замбуруғларининг қайси тури қўзғатади?
12. Аскомицетлар (*Ascomycota*) филумига нечта ва қайси синфлар киради?

ЮКСАК ЗАМБУРУҒЛАР. ПЛЕКТОМИЦЕТЛАР – ПЛЕКТОМИЦЕТЕС (*PLECTOMYCETES*) ТАРТИБЛАР ГУРУҒИ

Гифали аскомицетлар гуруҳи ва уларнинг классификацияси. Гифали аскомицетларнинг ривожланиш цикли. Плектомицетлар – Плектомицетес (*Plectomycetes*) тартиблар гуруҳи. Плектомицетларнинг характерли белгилари. Плектомицетларнинг аҳамияти.

Аскосфериалес (*Ascosphaeriales*), Онигеналес (*Onygenales*) ва Эуроциалес (*Eurotiales*) тартиблари. Иссиққонли ҳайвонлар ва инсонларда касаллик кўзгатувчи плектомицет замбуруғлар.

Трихокомацеа (*Trichocomaceae*) оиласининг таксономияси; ушбу оила турларининг инсонлар ҳаётидаги аҳамияти ва муҳим туркумлари. *Aspergillus* ва *Penicillium* туркумлари турларининг телеоморфалари, конидиал аппаратларининг тузилиши ва аҳамияти.

Мавзу бўйича адабиётлар: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11.

Кириш. Архиаскомицетлар ва Ҳақиқий ачитки замбуруғларидан бошқа аскомицетларни микологлар ҳозирги даврда **гифали аскомицетлар** деб аташади. Бу гуруҳ Аскомикота филумининг энг катта ва морфологик тузилиши мураккаб ва хилма-хил бўлган таксономик гуруҳидир. Бу гуруҳга барча аскомицетларнинг тахминан 90 фоизи (~27 000 тур) мансуб. Уларнинг ривожланишида жинсий мева танача (аскокарп) лари ва ножинсий конидиал споралари мавжуд. Одатда гифали аскомицетлар функционал жинсий аъзоларга эга, аммо кўп турларда улар, айниқса оталик гаметангийлари, аста-секин йўқолиши кузатилади ва гифали аскомицетларнинг айрим гуруҳларида жинсий аъзолар йўқолиши анъанага айланган. Кўп гифали аскомицетлар аскогон, аскоген гифалари ва илмоқларни ҳосил қилади ва айрим таксономик гуруҳларда улар аскокарплар (мева таначалари – клейстотеций, перитеций, апотеций ёки псевдотеций) ичида жойлашади. Баъзи турларнинг аскокарплари йўқ ва улар жинсий аъзоларини бевосита гифаларда ҳосил қилади. Ушбу гуруҳга мансуб бўлган замбуруғларнинг ножинсий кўпайиши жинсий кўпайишидан кўпроқ учрайди ва улар хилма-хил ножинсий диаспоралар ҳосил қилади (**12-бобга қаранг**), уларнинг барча тадқиқ қилинган турларининг септалари билан ассоциация қилувчи Воронин таначалари мавжуд. Гифали аскомицетлар монофилетик гуруҳ бўлиб, уларнинг архиаскомицетлар ва сахаромицетлардан фарқ қилиши рибосома ДНК лари сиквенсларини таҳлил қилиш орқали исботланган.

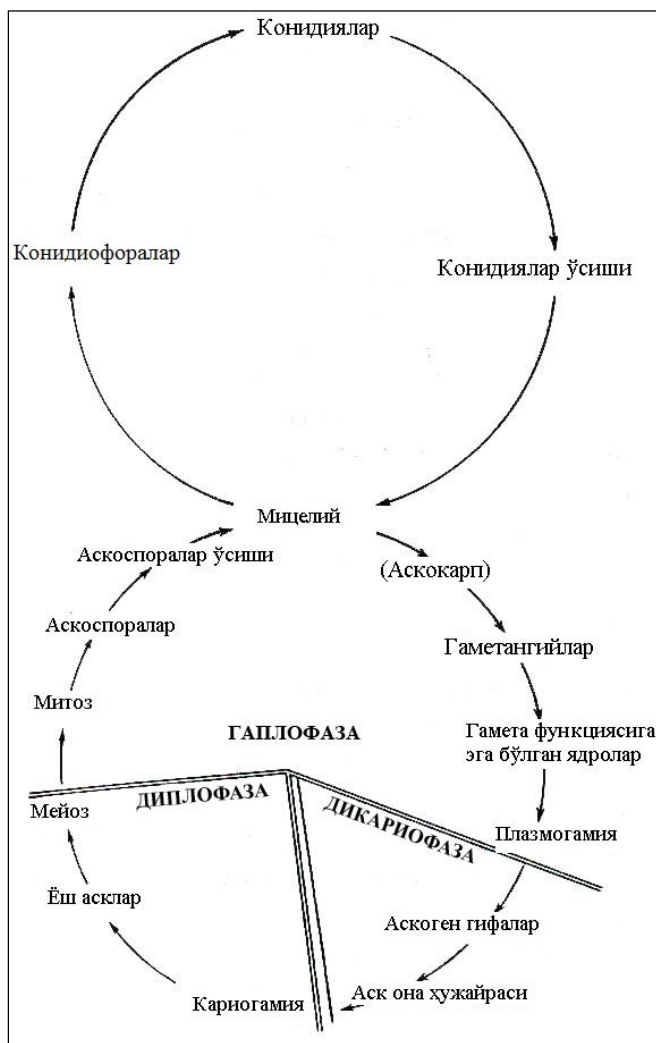
Гифали аскомицетларнинг ривожланиш цикли. Гифали аскомицетларнинг умумий ривожланиш цикли **7.1-расм**да кўрсатилган, аммо муайян турларнинг ривожланишида у ёки бу фарқлари бўлиши мумкин. Етилган аскоспоралар аск ва аскокарпларда эркин ҳолатга чиқади ва табиатда тарқалади. Қулай атроф-муҳит шароитлари мавжудлигида улар муртақ гифа чиқариб ўсади ва мицелий ҳосил қилади. Мицелийнинг конидиоген хужайраларидан конидиофоралар ва жуда кўп миқдорларда конидиялар ўсиб чиқади. Улар яна ўсиб, янгидан янги мицелийларни ҳосил қилаверади, яъни ўсув даврида конидиялар цикли кўп марта такрорланади. Атроф-муҳит факторлари жинсий жараён учун қулай бўлган пайтда мицелийда аскокарплар ичида асклар ва аскоспоралар **6.1-бўлимда** баён этилган усуллар воситасида ҳосил бўлади. Замбуруғ тури, субстрат ва атроф-муҳит шароитлари билан боғлиқ ҳолда гифали аскомицетлар мицелий, мева таначалари, аскоспоралар ёки конидиялари билан, аммо кўпинча мицелий ёки аскоспора босқичларида қишлайди.

Гифали аскомицетларнинг классификацияси. Бу замбуруғлар классификациясида аскокарплар тузилиши, субстратда жойлашиши, асклар типи, улар аскокарпда жойлашиши, аскоспоралар асклар ва аскокарплардан чиқиши, асклар ораларида

парафизалар ва бошқа стерил гифалар мавжудлиги ва субстрат хили ҳисобга олинади, аммо асосий таксономик белгилар молекуляр белгилар ҳисобланади.

Ҳар хил олимлар замбуруғларнинг морфологик белгиларини ўрганишда олган натижалари ва қилган хулосалари ҳар хил ва кўп ҳолларда бир-бирига мос эмаслиги туфайли, кейинги тахминан 25 йил давомида дунёнинг етакчи микологлари замбуруғларнинг юксак расмий таксономик категорияларини (масалан, синф категориясини) ишлатмасдан, монофилетик таксонларни тартиб даражасида тавсифлашмоқда. Кейинги даврларда молекуляр методлар ва филогенетик анализлар ёрдамида замбуруғларнинг кўп тартиблари монофилетик эканлиги исботланган. Гифали аскомицетлар гуруҳлари ораларидаги таксономик алоқалар ҳали тўла аниқланмаган бўлса ҳам, молекуляр тажрибалар натижалари билан тўлдирилган замонавий классификацион схемага биноан улар қуйидаги таксонларга бўлинади:

- Пиреномицетлар (*Pyrenomycetes*) тартиблар гуруҳи.
- Плектимицетлар (*Plectomycetes*) тартиблар гуруҳи.
- Хетотириалес (*Chaetothyriales*) тартиби.
- Локулоаскомицетлар (*Loculoascomycetes*) тартиблар гуруҳи.
- Дискомицетлар (*Discomycetes*) тартиблар гуруҳи.
- Эризифалес (*Erysiphales*) тартиби.
- Лабулбениалес (*Laboulbeniales*) тартиби.



7.1-расм). Гифали аскомицетларнинг аксарият турларининг умумий ривожланиш цикли (Alexopoulos et al., 2007).

ПЛЕКТОМИЦЕТЛАР – ПЛЕКТОМИЦЕТЕС (*PLECTOMYCETES*) ТАРТИБЛАР ГУРУХИ

Плектومیцетларни бошқа гифали аскомицетлардан ажратиб турувчи белгилари қуйидагилардир: 1) асклари одатда юпка қобиқли; 2) асклари аскокарп ичида тартибсиз равишда жойлашади ва гимениал қатлам ҳосил қилмайди; улар ҳар хил даражада шохланган аскоген гифаларда ҳосил бўлади; 3) аскоспоралари бир хужайрали; 4) аскокарп мавжуд бўлган турларида у одатда ёпиқ мева таначаси (клеистотеций); 5) клеистотецийларнинг перидийси тузилиши ҳар хил – асклар устида ўргимчак инига ўхшаш тарқоқ гифалар қатлами; гифалардан ташкил топган, тўрсимон катаклар; сохта перенхима ёки строма тузилишига эга бўлиши мумкин; 6) муайян оилаларига хос бўлган анаморфалари ва конидия шакллари мавжуд. Плектومیцетлар гуруҳига учта – *Ascosphaerales*, *Onygenales* ва *Eurotiales* тартиблари киради.

Тартиб: Аскоферналес (*Ascosphaerales*). Оилаларга бўлинмаган. Таркибига 2 та – *Ascosphaera*, *Eremascus* ва *Bettsia* туркумлари киради.

Туркум: Аскосфера (*Ascosphaera*). Турлари асаларилар тўплаган гул чанги ва нектарда сапротроф сифатида озикланади, аммо бир тури – *Ascosphaera apis* – асалари личинкаларининг кенг оммага маълум паразитидир. Туркум турларининг кўпчилиги (*Ascosphaera apis* тури мисолида) гетероталлик бўлиб, уларнинг «оналик» индивидлари аскогон ва трихогина ҳосил қилади; «оталик» индивид жинсий орган ҳосил қилмайди ва антеридий вазифасини унинг гифаси бажаради. Улар орасида плазмогамия жараёни бўлиб, кейин трихогина ўсиб, циста ичига киради ва у ерда шохланиб ўсади ҳамда илмок усулида аскоспоралар ҳосил бўлади. Алоҳида аскоспораларнинг қобиқлари емирилиб кетади ва асклар циста ичида копток шаклли тўплам ҳосил қилади. Циста қобиғи бу ерда клеистотеций фаолиятини бажаради. Туркумнинг бошқа тури (*A. atra*) гомоталлик бўлиб, унинг цисталари битта мицелийда ҳосил бўлади. Ушбу туркумга яқин бўлган Беция (*Bettsia*) туркуми турлари ҳам асалари уяларида уларнинг захиралари билан озикланади, аммо унинг асалариларга патогенлик хусусиятлари йўқ.

Туркум: Эремаскус (*Eremascus*). Аскокарплари мавжуд эмаслиги туфайли илгари бу туркум турлари дрожжаларга мансуб, деб ҳисобланган. Аммо кейин *Eremascus* туркуми турларининг септалари оддий эканлиги ва улар билан ассоциацияда Воронин таначалари мавжуд эканлиги аниқланиши туфайли ушбу туркум *Saccharomycetales* тартибидан чиқарилди. *Eremascus fertilis* турининг жинсий жараёнда иккита гифа учи гаметангийга айланиб, қўшилади, плазмогамия ва кариогамиядан кейин, зиготадан шар шаклли аск ва унинг ичида 8 та аскоспора ҳосил бўлади.

Тартиб: Онигеналес (*Onygenales*). Бу тартибга медицина нуктаи-назаридан кўп муҳим турлар киради. Тартибнинг характерли белгилари қуйидагилардир: 1) асклари мицелийда эркин жойлашади ёки оёқчали, гифалар ҳосил қилган халта шаклли тузилма ёки перидий билан ўралган аскокарпларда ҳосил бўлади; 2) гаметангий сифатида фаолият кўрсатувчи гифалари трихогинага эга эмас, аммо баъзан буралиб ўсувчи аскогонлари мавжуд, илмоклари мавжуд бўлиши ёки бўлмаслиги мумкин; 3) асклари шар ёки тухум шаклли ва уларнинг қобиқлари емирилиб (эриб) кетувчи; 4) аскоспоралари бир хужайрали, думалоқ, яссилашган, урчуқ ёки бошқа шаклли, қобиқлари силлиқ ёки нуқта шаклли, тўрсимон ёхуд қалинлашган доиралар шаклли нақшли; 5) куруқ конидиялари конидиофорадан рексолитик усулда (яъни конидия септасининг остки қисмидан) ажралади; бу белги ушбу тартибдан бошқа тартибларда учрамайди; 6) кўп турлари тери, соч ва тирноқларнинг оқсил қисми бўлган кератин бирикмасини парчалай олади (бу хусусият замбуруғларнинг фақат ушбу тартибда учрайди) ва шу сабабдан улар ҳайвонлар ва ҳайвон маҳсулотлари ва аъзолари (гўнг, пар, суяк) билан ассоциацияда учрайди. Бу тартиб 4 та оилага бўлинган ва уларнинг белгилари 7.1-жадвалда умумлаштирилган.

Оила: Онигенацеа (*Onygenaceae*). Аскоспоралари қобикларининг сиртида ўйиқлари бор. Баъзи турлари кератинни парчалай олади. Конидиялари икки хил (баъзан битта индивидда): ораларида стерил хужайралар бўлган артроконидиялар (*Malbranchia* ва *Sporendonema* туркумларига мансуб анаморфалар) ва йирик, терминал, цилиндр ёки шар шаклли, 1 хужайрали, қалин қобикли конидиялар (*Chrysosporium* туркумига мансуб анаморфа) (**7.1-жадвал**). Асклари мицелийда эркин ёки клейстотецийларда жойлашади.

7.1-жадвал. *Onygenales* тартиби оилаларининг белгилари
(R.S. Currah, 1985 маълумотлари, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)

Оила	Белгилар		
	Аскоспоралар	Анаморф босқичлари	Субстратлар ва яшаш тарзлари
Onygenaceae	Сфера, ясси ёки аллантаид шаклли, қобикларида ўйиқ ёки катакчалар шаклли нақшлари бор	<i>Chrysosporium</i> , <i>Malbranchea</i>	Йиртқич ҳайвон гўнги Таркибида кератин ёки гўнг бўлган тупроқ КЕРАТИН
Arthrodermataceae	Ясси ёки ясси-диск ёхуд ясси-бўртган шаклли, қобиғи силлиқ	<i>Chrysosporium</i> , <i>Microsporium</i> , <i>Trichophyton</i>	Емирилаётган туёқ, шох, пар, соч ва тери Баъзилари ҳайвонлар паразитлари
Myxotrichaceae	Урчуқ ёки эллипс шаклли, қобиғи силлиқ ёки узунасига чизикчали	<i>Geomyces</i> , <i>Malbranchea</i> , <i>Oidiodendron</i>	Ишлов берилган ёки чириётган ўсимлик маҳсулотлари ЦЕЛЛЮЛОЗА Қоғоз, ўсимлик қолдиқлари, ризосфера тупроғи
Gymnoascaceae	Сфера шаклли, қобиклари силлиқ ёки бўртиқчалари бор; кўпинча экваториал қисми қалинлашган	Мавжуд эмас ёки ном берилмаган, артроконидиялари мавжуд тур(лар)	Чириётган ўсимлик Органик моддага бой тупроқ ҲАР ХИЛ Ҳар хил гўнглари

Ушбу оилага *Ajellomyces*, *Amauroascus*, *Aphanoascus*, *Coccidioides*, *Nannizziopsis*, *Onygena* ва *Uncinocarpus* туркумлари киради. Ушбу туркумларнинг кўп турлари сапротрофлар, масалан, *Onygena equina* тури емирилаётган мол туёқлари ва шохларида, *O. corvina* кўпроқ қушларнинг парларида учрайди. Аммо айрим қуйида келтирилган туркумларнинг турлари ҳайвонларда паразитлик қилади.

Туркум: Аджелломицес (*Ajellomyces*). *Ajellomyces dermatitidis* ва *A. capsulatus* турлари ҳайвонларнинг муҳим паразитларидир ва улар диморфик бўлиб, тана ҳароратида дрожжа шаклида, 37°C дан паст ҳароратда мицелий ҳосил қилиб ўсади.

Тур: Аджелломицес дерматитидис (*Ajellomyces dermatitidis*). Бу замбуруғ Шимолий Америка ва Африка қитъаси мамлакатларининг аксариятида инсонларнинг бластомикоз касаллигини кўзғатади (касаллик номи замбуруғнинг дрожжа шаклида ўсадиган анаморф босқичи – Бластомицес дерматитидис - *Blastomyces dermatitidis* – номидан олинган). Зарарланган беморлар терисида яралар пайдо бўлиши мумкин, аммо замбуруғ споралари ҳаво билан нафас йўлларида тушганида ўпкада туберкулёз касаллигининг белгиларига ўхшаган симптомлар ҳосил бўлади. Патоген тананинг барча қисмларига тарқалиши ва инсон ўлишига сабаб бўлиши мумкин. Баъзан айни вақтда бирданига кўп инсонлар зарарланиши ҳоллари учрайди. Масалан, АҚШ да қундузларнинг тўғонини кўришга экскурсияга борган мактаб ўқувчилари ва ўқитувчилари ушбу замбуруғ билан ялпи зарарланганлиги маълум. Кўп ҳолларда инсонлардан ташқари замбуруғ билан итлар (айниқса овчиларнинг итлари итхоналарда ялпи зарарланиши ҳолатлари ҳақида кўп

хабарлар мавжуд), ёввойи ҳайвонлардан бўрилар, мушуклар, денгиз арслони (*Zalophus*) зарарланади. Табиатда замбуруғ нам тупроқларда сақланиши тахмин қилинган.

Ajellomyces dermatitidis гетероталлик тур бўлиб, унинг аскокарплари устидаги кулранг-кўнғир ёки қизғиш-кўнғир, зич жойлашган ва буралган гифалари аскокарп атрофига радиал нурсимон шаклда ўсиб чиқади. Асклари думалоқ ёки нотўғри думалоқ шаклли, ичида 8 та субгиалин, силлиқ қобиқли, думалоқ шаклли аскоспоралари мавжуд. Замбуруғнинг ҳам дрожжа, ҳам мицелий шакллари мавжуд. Мицелийсида анаморф босқичи (*Chrysosporium*) нинг силлиқ ва қалин қобиқли, шар шаклли макроконициялари ва микроконициялари ҳосил бўлади.

Тур: Аджелломицес капсулатус (*Ajellomyces capsulatus*). Бу турнинг дрожжа босқичидаги номи Ҳистоплазма капсулатум (*Histoplasma capsulatum*). У инсонларда гистоплазмоз касаллигини кўзғатади. Касаллик баъзи индивидларда кучсиз, бошқаларида кучли ривожланиши ва ўлимга олиб келиши мумкин. Одатда беморларнинг ўпкаси зарарланади, аммо иммунитети пасайган индивидларда касаллик бошқа аъзоларга ва суякка ўтиши мумкин. Замбуруғнинг дрожжа босқичи қушлар (жумладан товуклар) ва кўршапалакларнинг гўнги кўп бўлган тупроқларда кўп учрайди. Инсон организмига замбуруғ ҳаво билан нафас йўллари орқали тушади. Гистоплазмоз товукхона ишчиларида ва ёки ғорларда ҳар хил фаолият ўтказувчи инсонларда кўп учрайди.

Замбуруғ ривожланишининг мицелиал фазасида анаморф босқичини (*Chrysosporium*) – қобиғида характерли бўртиқлари бўлган макроконицияларини ҳосил қилади. Аскокарплари *Ajellomyces dermatitidis* туриникига ўхшаш.

Тур: Кокцидионидес иммитис (*Coccidioides immitis*). Бу турнинг жинсий жараёни ва макроконициялари йўқ, аммо у артроконициялар ҳосил қилади. *Ajellomyces* туркуми турлари каби бу замбуруғ ҳам инсонларда чуқур микоз (кокцидиомикоз ёки «водий безгаки» касаллигини) кўзғатади. Бу тур Шимолий ва Жанубий Америка учун эндемик ҳисобланади. АҚШ да у Соноран саҳроси (Аризона штати), Сан Хоакин ва Рио Гранде водийлари (Калифорния штати) да учрайди. Касаллик симптомлари гриппникига ўхшайди ва беморларнинг аксарияти соғайиб кетади; аммо улардан баъзи, касалликка мойилроқ бўлганларида касаллик кучли ривожланиши ва инфекция бирламчи бошланган жойи (ўпка) дан бошқа органларга, жумладан миёга ва суякларга тарқалиши мумкин. Касалликнинг бундай шакли иммунитетни сусайган индивидларда кўпроқ учрайди.

Артроспораларни инсон ҳаво билан ютганида улар организмда шишади ва кўп ядроли сферула ҳосил бўлади. У етилганида ичида кўп сонли 1 ядроли эндоспоралар ҳосил бўлади. Эндоспоралар сферуладан чиқиб, тарқалади ва замбуруғ ривожланишининг янги цикли бошланади.

Coccidioides immitis табиатда тупроқда учрайди ва касаллик учун эндемик бўлган минтақаларда замбуруғ билан кўп сутэмизувчи организмлар зарарланади ва уларнинг барчаси доимий инфекция манбаига айланади. Инсон организмига артроспоралар ҳаво билан тушади. Шу сабабдан кокцидиоз чанг бўронлари пайтида, тупроқ билан ишловчи индивидлар (фермерлар, қурувчилар, археологлар ва ҳ.) да ва лабораторияларда замбуруғ билан ишлаётган илмий ходимларда учраб туради.

Оила: Артродерматация (*Arthrodermataceae*). Бу оила турлари ҳам кератин емирувчилар бўлиб, *Onygenaceae* оиласи турларидан аскоспораларининг қобиқлари силлиқлиги билан фарқланади. Ундан ташқари бу оила турлари клейстотецийларининг деворчалари суяксимон гифалардан ёки суяксимон ҳужайралардан ўсиб чиққан гифалардан ташкил топиши билан ҳам характерланади. Суяксимон ҳужайраларнинг шакли кичик суякларникига ўхшаш – ҳар икки учлари кенгайган. Оилага 2 та – *Arthroderma* ва *Stenomyces* туркумлари киради. Уларнинг ораларида кўпчиликка маълум бўлган дерматоз касалликларини кўзғатувчи замбуруғлар ҳам мавжуд. *Stenomyces* туркуми клейстотецийларининг ташқи перидийсида оч-апельсин тусли, қалин қобиқли гифаларида тароқ шаклли ўсмалари мавжудлиги билан характерланади. Бу туркумга

факат битта – тупрокда, гўнгда ва айниқса қушларнинг парларида сапротроф ҳолда яшайдиган *Ctenomyces serratus* тури киради.

Туркум: Артродерма (*Arthroderma*). Анаморфа босқичлари септаланган мицелийга эга бўлган Трихофитон ва Микроспорум (*Trichophyton, Microsporum*) туркумларига мансуб ва уларнинг бўртиқлари бўлган *Chrysosporium* типдаги макроконидиялари ҳам мавжуд. Турларининг аксарияти гетероталлик. Улар клейстотецийларининг ташқи перидийсининг гифаларида суяк шаклли хужайралари ҳамда перидийдан ўсиб чиқувчи спираль шаклида буралган гифа ўсмалари мавжудлиги билан характерланади.

Бу туркумга ҳам сапротроф, ҳам патоген турлар киради. Туркум турларини уч гуруҳга бўлишади: 1) геофил турлар асосан тупрокда сапротроф сифатида яшайди, аммо баъзи турлари инсонларда касаллик кўзғатади; 2) зоофил турлар инсонларга кўра ҳайвонларни кўпроқ зарарлайди; 3) антропофил турлар фақат инсонларни зарарлайди. Туркумнинг айрим турлари дерматоз (*tinea* ва *ringworm* – темиртки ва шунга ўхшаш) касалликларни кўзғатади. *Ringworm* касаллиги тананинг ҳар хил жойларида учраши мумкин: бош терисида (*tinea capitis*), баданда (*tinea corporis*), соқолда (*tinea barbae*), бармоқлардаги (*tinea unguinum*) ва оёқлардаги тирноқларда (*tinea pedis*). Замбуруғ тананинг муайян аъзосини зарарлашга ихтисослашмаган, аммо унинг кўп турлари одатда фақат муайян аъзоларни зарарлайди. Масалан, антропофил замбуруғ *Trichophyton rubrum* инсонларнинг оёқ қисмини кўп зарарлайди, аммо баданда ёки тананинг бошқа қисмларида ҳам касаллик кўзғатиши мумкин. Бошқа тур – зоофил *Microsporum canis* – одатда инсонларнинг бош қисми ва баданларини зарарлайди (касаллик инсонларга одатда уй ҳайвонлари – мушуклар ва итлардан юқади).

Оила: Миксотрихацеа (*Myxotrichaceae*). Бу оилага учта – Биссоаскус, Миксотрихум ва Псевдогимноаскус (*Byssosascus, Myxotrichum, Pseudogymnoascus*) туркумлари мансуб. Оила эллипс ёки урчук шаклли, қобиғи силлиқ ёки устида узунасига жойлашган чизикчалари бўлган аскоспоралари мавжудлиги ҳамда клейстотеций перидийсининг гифа ўсмаларининг тузилиши билан характерланади. Анаморфалари артроспоралар ҳосил қилувчи Малбранхия ва Оидиодендрон (*Malbranchia, Oidiiodendron*) туркумларига мансуб. Оила турларининг бошқа ўзига хос белгилари – целлюлоза парчалаши, совуқсеварлиги бўлиб, улар таркибида целлюлоза бўлган субстратларда сапротрофлардир. Бир тури – *Pseudogymnoascus rosea* – ўсимликларнинг ризосферасида топишган.

Оила: Гимноаскацеа (*Gymnoascaceae*). Бу оилага турларининг филогенези бир хил бўлмаган учта – Гимноаскус, Гимнацелла ва Арахниотис (*Gymnoascus, Gymnascella, Arachniotis*) туркумлари киради. Кўп турларининг анаморфа босқичи топилмаган, баъзи анаморфалари артроконидиялар ҳосил қилади. Барча турларининг гифал клейстотецийлари мавжуд. Айрим турларининг аскоспоралари ясси, ички қисми ўйик шар шаклли. Турларининг аксарияти тупрокда, йиртқич ҳайвонлар гўнгида ва рептилияларнинг экскрементларида сапротрофлардир.

Тартиб: Эуроциалес (*Eurotiales*). Бу тартиб турларининг клейстотеций деворчаси тузилиши бўйича *Onygenales* тартиби турлари билан кўп ўхшаш белгилари мавжуд. Тартибнинг характерли белгилари қуйидагилардир: 1) асклари гифаларда эркин ҳолда ёки аскокарп ичида ўтроқ ёки оёқчали; гифалари катакчалар ёки қаттиқ деворча ҳосил қилувчи; 2) жинсий қўшилишда одатда трихогина ва дифференциялашмаган гифа иштирок этади; 3) асклари сфера-тухум шаклли, емирилиувчан (эрувчан); 4) аскоспоралари бир хужайрали, ясси, ички қисми ўйик сфера, шар шаклли, қобиклари силлиқ ёки тўрсимон, тиканчали ёки улар устида қалинлашган доиралари мавжуд; баъзан ўсмалари бор; 5) куруқ, одатда фиалидик конидиялари конидиофоралардан шизолитик усулда ажралади; 6) ҳар хил, кўпинча таркибида крахмал, мой ёки целлюлоза бўлган субстратларда кўп учрайди.

Тартибнинг баъзи турлари яланғоч аскларини мицелийда ҳосил қилади, бошқаларининг аскогон системаси ва уларни ўровчи гифа тўқималари мавжуд. Кўп турларнинг перидийлари сохта паренхимадан ташкил топган бўлиб, у баъзан (масалан, *Monascus* туркумида) микроскопик (1 ёки 2 ҳужайра қатлами), бошқалари (масалан, *Cephalotheca* туркуми) да кўп қатламли сфералар шаклида бўлиши мумкин. Бу тартиб *Onygenales* ва *Ascosphaeriales* тартибларидан, конидиялари мавжуд бўлганида, улар конидиофоралардан рексолитик усулда эмас, балки шизолитик усулда ажралиши билан фарқланади. Ушбу тартибга иккита – *Trichocomaceae* ва *Pseudeurotiaceae* – оилалари мансуб.

Оила: Трихокомацеа (*Trichocomaceae*). Оиланинг эски номлари – *Eurotiaceae* ва *Aspergillaceae*. Бу оила турлари табиатда энг кенг тарқалган замбуруғлар қаторига киради. Уларнинг асклари устида хилма-хил қопловчи тузилмалари мавжуд: сохта паренхиматик клейстотецийлар, ичида клейстотецийлар мавжуд бўлган ёки бўлмаган стромалар ёхуд баъзи турларда, *Onygenales* тартибиникига ўхшаш гифалардан ташкил топган тўқималар мавжуд бўлиши мумкин. Телеоморфларидан ташқари, бу тартиб турларининг конидиялари фиалидаларда ҳосил бўладиган, *Aspergillus*, *Penicillium* ва *Paecilomyces* номли анаморфа босқичлари мавжуд. Уларнинг яна битта, конидиялари фиалидаларда ҳосил бўлмайдиган туркуми (*Monascus*) бор.

Бу оила турлари ҳақиқатан ажойиб турлардир. Уларнинг баъзилари совутгичдаги маҳсулотлар моғорлаши ва чиришига олиб келса, бошқалари асрлар давомида тансиқ озиқ-овқат маҳсулотлари ва таомларга хушбўй ҳид бериш учун қўлланилган ва қўлланилмоқда. Айрим патоген турлари инсон танасини зарарлайди, дон ва маҳсулотларни ковриш учун ишлатиладиган мойларни ўзларининг микотоксинлари билан захарлайди, уларга филогенетик яқин бўлган бошқа турлар эса антибиотиклари билан инсонларнинг ҳаётини сақлашга имкон яратади. Бу гуруҳ инсон ҳаётида жуда катта аҳамиятга эга бўлиши туфайли, унинг турлари конидия босқичида анча чуқур ўрганилган.

Дунёда, айниқса Осиё қитъасида ҳар хил озиқ-овқат маҳсулотлари ишлаб чиқаришда *Penicillium* ва *Aspergillus* туркумлари турларининг аҳамияти катта. Баъзи дрожжалар, бактериялар ва баъзан зигомицет замбуруғлар билан мажмуада *Aspergillus* туркуми турлари мисо ва соя соусини ҳамда гуручдан сакё деб аталадиган япон арағини тайёрлашда қўлланилади. Чиройли қизил тусли пигментларни синтез қилувчи *Monascus* туркумининг бир неча турлари ўткир спиртли ичимликлар, торт ва кекс тайёрлашда уларга ранг бериш учун хомашё бўлган гуручни ферментациялашда ишлатилади. Бу замбуруғлар нафақат (Шимолий Америкадаги каби) озиқ-овқатга ранг бериш учун табиий ва хавфсиз бўёқ сифатида (айниқса синтетик ранг берувчиларга нисбатан) ишлатилади, балки Хитойда Мин сулоласи мавжуд бўлган замондан бери (яъни 3-6 асрдан буён) уларнинг антисептик хусусиятларидан фойдаланишади. Ишлов берилган қизил тусли гуруч Хитойда дизентерия касаллигини даволовчи дори сифатида ишлатилади. Бу замбуруғ секин ўсиши ва ўсиши учун талаб қилинадиган шароитларни ҳисобга олсак, кўп йиллар давомида унинг соф культураларини сақлай олган қадимги микробиологларга қойил қолмасдан бўлмайди.

Дунёнинг ғарбий қисмида *Penicillium* туркуми турлари қўлланиладиган асосий соҳа – замбуруғ туфайли ранг оладиган кўк пишлоқлар етилиши соҳасидир. Жумладан, рокфор пишлоқларини етиштиришда уларга ажойиб ҳидни *Penicillium roqueforti*, камамбер пишлоқларини етиштиришда эса *P. camamberti* тури беради. Данияликларнинг кўк ва италияликларнинг горгонзола пишлоқлари етилиши учун ҳам *Penicillium* турлари ишлатилади. Бу жараёнда кўп бошқа дрожжалар ва бактериялар ҳам иштирок этади, аммо пишлоқлар етилишини ва уларнинг ўзига хос таъми ва ҳидини ушбу замбуруғ турлари таъминлайди.

Penicillium замбуруғи номини бутун дунёга машҳур қилган нарса – бу пенициллин антибиотигидир. Бу туркум турлари оддий яшил ва кўк тусли моғорлар бўлиб, биз уларнинг споралари билан зарарланган озиқ-овқат маҳсулотларини тез-тез учратамиз.

Улар илмий лабораторияларда ҳам ҳар хил микроорганизмларнинг соф культураларини кўп ифлослантиради; шундай бир ҳолда 1928 йилда инглиз микробиологи Александр Флеминг ўстирган *Staphylococcus* бактериясининг соф культураси *Penicillium* замбуруғи билан ифлосланган бўлиши пенициллин антибиотиғи кашф этилишига сабаб бўлди. Кейинчалик Англиянинг Оксфорд университети ходимлари (Chain ва Florey) томонидан пенициллинни саноат кўламида ишлаб чиқариш йўлга қўйилди ва бу жарён 1940 йилда 2-жаҳон уруши бошланиши туфайли тезлашиб кетди. Пенициллинни *Penicillium* туркумининг бир неча турлари синтез қилса ҳам, *P. chrysogenum* турининг танлаб олинган штаммлари энг самарали продуцентлар эканлиги аниқланган ва улар антибиотикни кенг кўламда ишлаб чиқаришда қўлланилди.

1960 йилда Англиядаги товуқхоналарнинг бирида номаълум касаллик билан зарарланган 100 мингта ёш курка нобуд бўлиши туфайли, замбуруғларнинг иккиламчи метаболитларининг яна бир гуруҳи олимлар диққатини ўзига жалб қилди. Бу касалликни куркаларнинг Х-касаллиги деб аташди. Кўп ўтмай емларига моғорлаган ерёнғокнинг унини қўшиб озиклантирилган кўп ўрдақлар ва бузоқлар ҳам ушбу касалликдан нобуд бўлган. Кейинроқ кушлар ва бузоқлар нобуд бўлишининг сабаби *Aspergillus flavus* замбуруғи ҳосил қилган моғор таркибидаги ўлимга олиб келувчи **афлатоксин** эканлиги исботланди. Ҳозир афлатоксин битта эмас, балки бир нечта токсинлар мажмуаси эканлиги ва улар орасида энг кучли канцероген таъсирга эга бўлгани В₁-афлатоксини эканлиги аниқланган. Бу токсин кўп асрлар давомида парранда, кичик бошли ва қорамолларни нобуд қилиб келганлиги тахмин қилинган. Афлатоксин ҳайвонлар ва инсонларда жигар ракиннинг бир турини қўзғатиши тахмин қилинади. Афлатоксин сутэмизувчи организмларнинг рак касаллигининг фаолиятини тўхтатувчи генга махсус усулда бирикиб, унда нуқтали мутация қўзғатиши исботланган.

Penicillium ва *Aspergillus* туркумлари турлари буғдой, бошқа ғалла экинлари, соя донларида ва ерёнғокда синтез қиладиган бошқа токсинлари қаторига буйрак ва жигарни касаллантирадиган охратоксин (бошқа номи нефротоксин) лар, конвульсия («судорога») қўзғатувчи тремороген токсинлар, буйракни зарарловчи цитринин, ўпка ва миядан қон кетиши ва шишиши ҳамда бошқа касалликларни қўзғатувчи патулин, тератоген хусусиятли токсик циклик пептидларга мансуб бўлган малформин А киради. Ушбу жуда кучли ва канцероген таъсирли токсинларнинг кўпчилигини *Aspergillus flavus* ва *A. parasiticus* турлари синтез қилиши мумкин.

Trichocomaceae оиласининг турлари инсонларни нафақат токсинлари билан захарлайди, балки айримлари бевосита касаллик қўзғатади. *Aspergillus* туркумининг учта – *Aspergillus fumigatus*, *A. flavus* ва *A. niger* турлари умумий номи **аспергиллэз** бўлган касалликларни қўзғатади. Уларнинг конидиялари нафас олганда ҳаво билан ютилиб, аллергия қўзғатади ҳамда тана ичида ҳаво бўлган жойларида ёки тўқималарда ўсади. Чириётган барглар ва ўсимлик қолдиқлари ҳамда компостларда, юқори ҳарорат мавжудлигида *Aspergillus fumigatus* ҳар доим учрайди. Бу замбуруғлар билан зарарланган қўл ва оёқларнинг букиладиган жойларининг ички томон (қўлтиқ) лари ёки қулоқларда думалоқ шаклли «замбуруғ шарчалари» ҳосил бўлади. Бундай шарчалар ўпкада ҳам ҳосил бўлиши ва иммунодефицитли инсонларда ўпкadan бошқа ички аъзоларга тарқалиши мумкин; бундай ҳолларда касаллик одатда бемор нобуд бўлишига олиб келади.

Penicillium marneffei тури Шарқий ва Жанубий-Шарқий Осиё мамлакатлари учун эндемик бўлиб, у олдин бамбук каламушидан ажратилган. Кейин бу замбуруғ инсонларда пенициллэз касаллигини қўзғатиши кўп марта кузатилган. Зарарланган инсонларнинг терисида яралар ва йирингли абсцесслар ҳосил бўлади, замбуруғ лимфатик тугунлар, ўпка, бошқа аъзолар ва суякка тарқалиши мумкин. Касалликка эрта диагноз қўйилган ҳолларда беморлар соғайиб кетади. Дунёнинг бошқа минтақаларида бу замбуруғ билан касалланган беморларнинг барчаси инфекцияни Шарқий ва Жанубий-Шарқий Осиё мамлакатларига қилган сафарларида юқтириб келгани аниқланган.

Саноатда *Aspergillus niger* ва *Penicillium* туркуми турларини қўллаб лимон, фумар, шовул, глюкон ва галлик кислоталари, ферментлар ва бошқа бирикмалар биосинтез ёрдамида ишлаб чиқарилади.

Penicillium italicum ва *P. digitatum* турлари цитрус меваларини зарарлаши жуда кенг тарқалган ва улар, мутаносиб равишда, кўк ва яшил моғор кўзғатувчиларидир. *Penicillium expansum* (ва камроқ даражада, ушбу туркумнинг бир неча бошқа турлари ҳам) олма ва бошқа уруғли меваларни сақлаш даврида зарарлаб, уларни чиритади. Бу туркум турлари қишлоқ хўжалик моллари учун тайёрланган ўт-ўланларда ҳамда айниқса силосда моғор кўзғатиб, уларни ем сифатида ишлатиб бўлмайдиган ҳолга келтиради. Айрим *Penicillium* ва *Aspergillus* туркуми турлари тери, мато ва тўқималар ҳамда бошқа кийим-кечак ва ип-газлама маҳсулотларида моғор кўзғатиши ва уларни емириши мумкин.

***Trichocomaceae* оиласининг таксономияси.** Ушбу оила туркумлари икки гуруҳга бўлинади. Биринчи гуруҳга кирувчи (анаморфалари қавс ичида келтирилган) *Talaromyces*, (*Penicillium*, икки мутовкали типи) *Byssochlamys* (*Paecilomyces*) ва *Thermoascus* (*Paecilomyces*) туркумлари турлари асосан таркибида целлюлоза бўлган субстратларда учрайди, баъзи турлари микопаразитлардир. Уларнинг асклари сохта паренхимадан эмас, балки гифалар қатлами (тўқимаси) дан ташкил топган клейстотецийлар ичида жойлашади. Қобиғи силлиқ ёки нотекис (ғадир-будир) бўлган аскоспоралари шар ёки эллипсоид шаклли, ўсиши жараёнида шишиб, нотўғи шаклда ёрилиб кетади.

Иккинчи гуруҳга (анаморфалари қавс ичида келтирилган) *Eupenicillium* (*Penicillium*, икки мутовкали бўлмаган типи), *Monascus* (*Basipetospora*), *Eurotium* (*Aspergillus*) ва *Neosartorya* (*Aspergillus*) туркумлари киради. Улар таркибида крахмал ва мой бўлган субстратларда кўпроқ учрайди ёки хашаротлар билан ассоциацияда яшайди. Клейстотецийлари мавжуд бўлган турларда улар сохта паренхиматик; баъзи турларининг клейстотецийлари ёки бевосита асклари стромалар ичида ҳосил бўлади. Қобиғи силлиқ ёки нотекис (ғадир-будир) бўлган аскоспоралари ясси шар шаклли ва экваториал қисмида «камарлари» мавжуд, ўсиши жараёнида икки қисмга бўлинади. Бу гуруҳга *Emericella* (? *Paecilomyces*), *Hemicarpeneteles* (? *Paecilomyces*) ҳамда тропикларда учрайдиган, аноморфалари икки мутовкали *Penicillium* турлари бўлган *Trichocoma* ва *Dendrosphaera* туркумлари ҳам мансуб.

Trichocomaceae оиласининг кўп турлари фақат конидиал босқичда топилган ва уларнинг телеоморфалари номаълум. Морфологик ва молекуляр таҳлиллар кўрсатишича, *Penicillium* туркуми монофилетик эмас, шу сабабдан етакчи микологлар *Talaromyces* туркумининг аноморфалари бўлган турларни *Penicillium* туркуми таркибидан чиқариб, улар учун янги туркум яратилиши лозим деб ҳисоблашади (Alexopoulos et al., 2007).

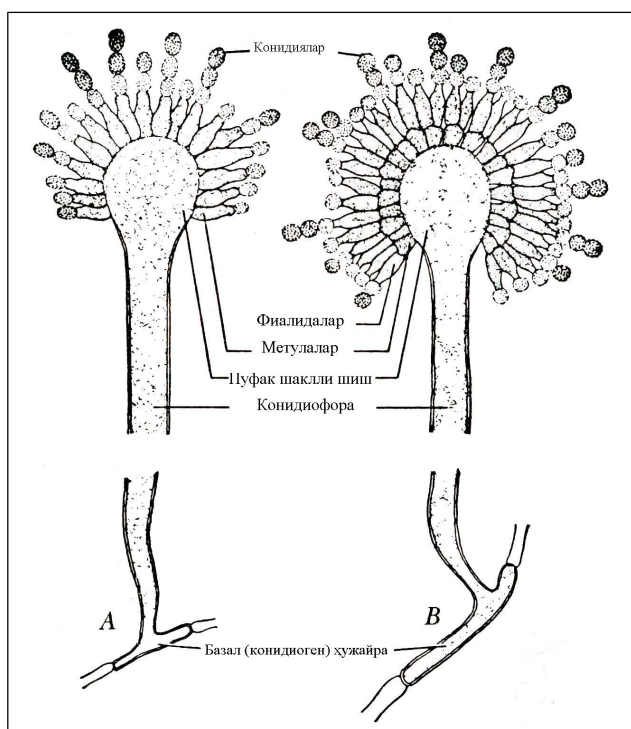
Ҳозирги даврда таркибига 100 тадан кўп тур мансуб бўлган аноморфик *Penicillium* туркумини 2 та кенжа туркумга бўлишади. Уларнинг биринчиси *Biverticillium* кенжа туркуми, телеоморфалари *Talaromyces* туркумига мансуб. Иккинчи кенжа туркум *Penicillium* кенжа туркуми бўлиб, булар қаторига телеоморфалари топилмаган турлар киради ва улар кичик, УБ-нурланишга чидамли споралари, мураккаб мутовкали тузилишга эга бўлган конидиофоралари мавжудлиги ҳамда паст ҳароратда ва паст сув потенциалда ўса олиши билан характерланади.

Аноморфик *Aspergillus* туркуми таркибига ҳам тахминан 100 та тур киради. Улар 11 та телеоморфа туркумлари билан боғлиқ, аммо улар орасида телеоморфалари топилмаган турлар ҳам сероб.

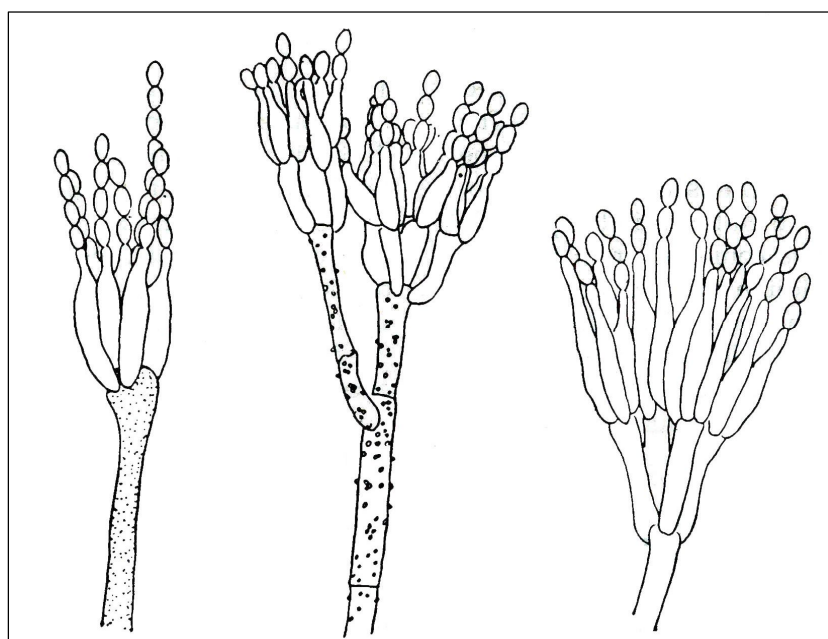
***Trichocomaceae* оиласи турларининг вегетатив тузилиши.** Мицелий гифалари яхши ривожланган, сершоҳ, септаланган, гиалин, уларнинг хужайралари одатда кўп ядроли. Баъзи турлари (масалан микотоксин ҳосил қилувчи *Aspergillus flavus* тури) қишлоқчи склероцийлар ҳосил қилади. Кейинги баҳорда улар устида кўплаб конидиялар ҳосил бўлади.

***Aspergillus* туркуми турларининг ножинсий қўнайиш аъзолари.** Бу туркум турлари ўса бошлаши билан уларнинг ёш мицелийларида жуда кўплаб конидиофоралари

ҳосил бўлади. Улар ўсиб чиққан хужайра «оёқ хужайра» деб аталади. Етилган конидиофоралар узун, субстратдан кўтарилган ва уларнинг учларида шар шаклли шиш – **везикула** – ҳосил бўлади. Везикула устида конидиялар ҳосил бўлиши 2 усулда ўтади (**7.2-расм**). Биринчи – **бисериал** - усулда везикула устида метулалар деб аталадиган хужайралар қатлами, метулалар устида эса фиалидалар (эски адабиётларда бирламчи ва иккиламчи стеригмалар, деб аталган) ҳосил бўлади ва конидиялар бирин-кетин уларнинг ичидан чиқади (**7.2-В-расм**). Иккинчи – **унисериал** - усулда метулалар ҳосил бўлмайди, ва фиалидалар (конидиоген хужайралар) бевосита везикула устида жойлашади (**7.2-А-расм**). Конидиялар жуда кўп миқдорда ҳосил бўлади ва улар замбуруғ колонияларининг тусини белгилайди. *Aspergillus* туркуми ҳар хил турларининг колониялари қора, қўнғир, сариқ, яшил ва кўп бошқа тусларда бўлиши ва улар озуқа муҳити таркиби (айниқса муайян микроэлементлар мавжуд бўлиши ёки йўқлиги) билан боғлиқ ҳолда ўзгариши мумкин.



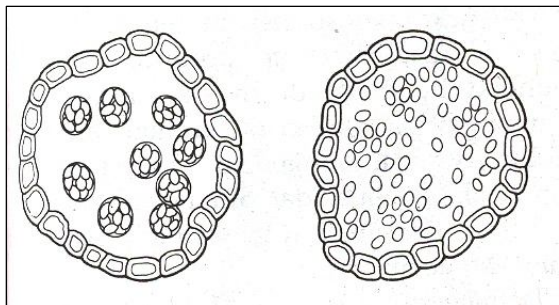
7.2-расм. *Aspergillus* туркуми турларининг конидиофоралари:
А – унисериал; **В** – бисериал
 (С. Thom ва К.В. Raper, 1945, расми, Alexopoulos et al., 2007 лан олинган)



7.3-расм. *Penicillium* туркуми турларининг конидиофоралари.
 (С. Thom ва К.В. Raper, 1945, расми, Alexopoulos et al., 2007 лан олинган)

Penicillium туркуми турларининг ножинсий кўпайиш аъзолари. Буларнинг конидиялари ривожланиши жараёни *Aspergillus* туркуминикига ўхшайди, аммо конидиофоралари тузилиши бошқача. Мицелийда оддий, узун, субстратдан кўтарилган ҳолда ўсиб чиққан конидиофоралари устки, тахминан $\frac{1}{3}$ қисмида панжа (ёки бўёк чўткаси) симон, симметрик ёки асимметрик шаклда бир неча марта шохланади (7.3-расм). Натижада ҳосил бўлган хужайралар устида фиалидалар ривожланади ва уларнинг ичидан бирин-кетин, пастдан юқорига қараб, кўп конидиялар чиқади, улар дарҳол тарқалиб кетмасдан, узун занжирчалар ҳосил қилади. Конидиялари шар ёки овоид шаклли, хира яшил, кўкиш ва сариқ тусли, жуда кўп миқдорда ҳосил бўлади ва замбуруғ колонияларининг рангини белгилайди.

Trichosomaceae оиласи турларининг жинсий кўпайиши. Буларнинг жинсий кўпайиш белгилари оилани туркумларга бўлиш учун асос бўлиб хизмат қилади. Юқорида бу оила 2 та гуруҳга бўлиниши ҳақида айтилган эди. Биринчи гуруҳ (*Eurotium*, *Emericella*, *Eupenicillium*, *Hemicarpaceales* ва *Monascus*) намояндаларидан *Eurotium* туркуми турларининг жинсий аъзолари, кўп ядроли, чўзинчоқ шаклли антеридийлари ва аскогонлари бир-бирига яқин жойлашган вегетатив гифаларда ҳосил бўлади. Кўпинча улар спираль шаклида буралиб, бир-бири билан чувалашиб кетади. Уларнинг таркиби кўшилиб, аскогонда ядро жуфтлари ҳосил бўлади. Баъзан жуфтлар ҳосил бўлишида фақат аскогон ядролари қатнашади. Сўнгра аскогондан кўп сонли аскоген гифалар ўсиб чиқади ва шохланади, унинг атрофида аскокарп (клеистотеций) шаклланади. Етилган клеистотеций кичик, шар шаклли, деворчалари силлиқ, сариқ тусли. Асклари шар, овоид ёки нок шаклли. Аскоспоралар шаклландан кейин кўп ўтмай аскларнинг қобиғи тўла емирилади ва асклар йўқолади, аскоспоралар клеистотеций ичида эркин ҳолатда қолади (7.4-расм.).



7.4-расм. *Eurotium* sp. турининг клеистотецийларининг кесмалари:
чапда – асклари мавжуд, ўнгда – асклар қобиқлари емирилиб, йўқолиб кетган (Carol G. Hahn расми, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)

Бир неча туркум (*Eupenicillium*, *Hemicarpaceales*) ларнинг клеистотеций деворчалари мавжуд эмас, уларнинг асклари бевосита стромалар ичида ҳосил бўлади. *Eupenicillium* туркуми стромаларининг деворчалари қалин, сохта паренхиматик тузилишга эга. Аскоген гифалари строма марказида жойлашган аскогондан дихотомик шохланган шаклда ўсиб чиқади. Баъзи турлар оталанишда антеридийлар иштирок этади, бошқаларида функционал антеридийлар мавжуд эмас ва уларнинг аскоген гифаларидаги жуфт ядролари фақат аскогон ядроларидир. Аскоген гифаларда асклар одатдагидай илмоқ усулида ҳосил бўлади.

Диккатга сазовор бўлган бошқа туркум турларидан *Emericella variegata* турини кўрсатиш мумкин; у лабораторияда озуқа муҳитларида осон ўсади, қизил тусли аскоспораларининг усти узун ўсмалар билан қопланганлиги туфайли, аскоспоралар юлдузларга ўхшайди. Ясси аскоспоралари мавжуд бўлган туркумларда уларга тўғри қараганда шакллари думалоқ бўлиб кўринади, ён томонидан қараганда эса яссилашган ва кўпинча икки тавақали ва ўртаси ариқчали эканлигини кўриш мумкин. Аскада одатда 8 та аскоспора ҳосил бўлади. Улар ўсганида ариқчаларидан иккига бўлиниб кетади.

Иккинчи гуруҳ (*Talaromyces* ва *Byssochlamys*) намояндаларининг асклари гифалар қатлами билан ўралган бўлиб, улар ҳеч қачон строма ҳосил қилмайди. Аскоспоралари шар, эллипс ёки нок шаклли, ҳеч қачон икки тавақали бўлмайди ва ўсганида ҳар хил жойларидан ёрилиб кетади.

Оила: Псеудэуроцианеа (*Pseudeurotiaceae*). Оилага 6 та туркум киради. Оиланинг характерли белгилари – аскокарп муртаклари спираль шаклли, клейстотецийлари рангсиз ёки тўқ тусли, клейстотецийларнинг перидийлари хужайраларнинг бир неча қатламидан ташкил топган, асклари думалоқ, клейстотеций ичида тартибсиз шаклда жойлашган, асклар йўқолиб кетувчи. Аскоспоралари бир хужайрали, шар ёки овоид шаклли, гиалин ёки қўнғир тусли, қобиғи силлиқ ёки ғадир-будир, муртак гифа ўсиб чиқадиган поралари йўқ. Анаморфа босқичида оддий (шоҳланмаган) конидиофоралар ва конидиялар ҳосил қилади. Намояндалари *Pseudeurotium* sp., *Cryptendoxyla hypophloia* ва б.

Муҳокама учун саволлар

1. Қайси замбуруғлар «гифали замбуруғлар», деб аталади? Гифали замбуруғларнинг умумий ривожланиш цикли, жинсий ва ножинсий босқичлари, диплоид, дикариотитик ва гаплоид фазаларини тавсифлаб беринг.
2. Плектимицетлар (*Plectomycetes*) тартиблар гуруҳининг қандай ўзига хос, характерли белгилари бор? Улар бошқа гифали замбуруғлардан қандай белгилари билан ажралиб туради?
3. Плектимицетларнинг аҳамияти ҳақида гапириб беринг.
4. Плектимицетлар тартиблар гуруҳига нечта ва қайси тартиблар киради?
5. Плектимицетлар тартиблар гуруҳининг асклари қайси усулларда ҳосил бўлади ва улар қаерда жойлашади?
6. Плектимицетлар тартиблар гуруҳига мансуб бўлган Аскосфериалес (*Ascosphaeriales*), Онигеналес (*Onygenales*) ва Эуроциалес (*Eurotiales*) тартибларининг характерли белгилари нималардан иборат?
7. Иссиққонли ҳайвонлар ва инсонларда касаллик қўзғатувчи плектимицет замбуруғлар қайси оила, туркум ва турларга мансуб?
8. Эуроциалес (*Eurotiales*) тартиби, Трихокомацеа (*Trichocomaceae*) оиласининг таксономияси; ушбу оила турларининг инсонлар ҳаётидаги аҳамияти ва муҳим туркумлари.
9. Трихокомацеа (*Trichocomaceae*) оиласига мансуб бўлган *Aspergillus* ва *Penicillium* туркумлари турларининг телеоморфалари, конидиал аппаратларининг тузилиши ва аҳамияти ҳақида маълумот беринг.

ЮКСАК ЗАМБУРУҒЛАР. ПИРЕНОМИЦЕТЛАР - ПИРЕНОМИЦЕТЕС (*PYRENUMYCETES*) ТАРТИБЛАР ГУРУҲИ

Пиреномицетлар – Пиреномицетес (*Pyrenomyces*) тартиблар гуруҳи, уларни бошқа гифали замбуруғлардан ажратиш турувчи характерли белгилари. Пиреномицетларга мансуб бўлган эндофит, фитопатоген, микопаразит ва токсин ҳосил қилувчи замбуруғлар. Инсонлар ва иссиққонли хайвонларда касаллик қўзғатувчи пиреномицет замбуруғлар турлари.

Пиреномицетларнинг классификацияси, тартиблари ва фитопатология нуктаи назаридан муҳим туркумлари: *Hypocreales* (*Nectria*, *Haematonectria*, *Gibberella*, *Claviceps*, *Cordyceps*), *Microascales* (*Ceratocystis*) *Phyllachorales* (*Phyllachora*, *Glomerella*, *Polystigma*), *Ophiostomatales* (*Ophiostoma*), *Diaporthales* (*Diaporthe*, *Gnomonia*, *Gaeumannomyces*, *Magnaporthe*, *Cryphonectria*), *Xylariales* (*Daldinia*, *Rosellina*, *Eutypa*), *Sordariales* (*Monosporascus*, *Neurospora*) ва *Meliolales* (*Meliola*).

Мавзу бўйича адабиётлар: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11.

Қириш. Гуруҳга мева таначалари перитецийлар бўлган замбуруғлар киради. Уларнинг характерли белгилари қуйидагилардир: 1) аскокарп (мева танача) лари перитеций (ёки баъзан клейстотеций) бўлиб, улар стромаларда (зич жойлашган гифа тузилмаси ичида), субикулюм ичида ёки махсус стромалари мавжуд бўлмаган ҳолатларда (субстрат устида якка-якка бўлиб эркин ҳолда) ҳосил бўлади; 2) асклари думалок, овоид ёки цилиндр шаклли, унитуникат типли, одатда аскоген гифалардан илмоқ усулида ҳосил бўлиб, гименийда ёки аскокарп ичида иккиламчи тартибсиз усулда жойлашади; 3) асклари сақланувчи, аскоспоралари аск учига махсус тузилмаси ёрдамида куч билан отилувчи, ёки асклар қобиғи емирилиб, йўқолиб кетувчи, аскоспоралари нофаол тарқалувчи; 4) гаматецийлари бир ёки кўп хилли стерил хужайралар ва сохта паренхиматик тўқимадан ташкил топган; 5) аскоспоралари бир ёки бир неча хужайрали, шакллари ҳар хил; 6) анаморф босқичлари ҳар хил, кўпинча мураккаб тузилишга эга ва одатда ўзларининг таксономик биномиал номига эга. Бу ерда шуни айтиш керакки, мева таначалари клейстотеций бўлган барча замбуруғлар Плектимицетлар тартиблар гуруҳига кирмаслигига ўхшаб, мева таначалари перитеций бўлган барча замбуруғлар ҳам фақат Пиреномицетлар тартиблар гуруҳига мансуб эмас.

Пиреномицетлар таркибига муҳим аҳамиятга эга бўлган ҳар хил ўсимликларнинг паразитлари ва эндофитлари, бўғимоёқчиларнинг паразитлари ва симбионтлари, сутэмизувчиларнинг паразитлари ҳамда турли, айниқса таркибида лигнин бўлган субстратларда яшайдиган сапротрофлар киради.

Эндофитлар. Пиреномицетларнинг бир неча тартиблари, айниқса *Hypocreales* тартибидан *Epichloë*, *Balansia* туркумлари турлари ҳамда *Acremonium* туркумининг конидиал формалари тирик ўсимликларнинг эндофитларидир. Кўп эндофитлар ўсимликларнинг ер усти қисмларида системали ривожланади ва уларнинг уруғлари билан ҳам тарқалиши мумкин. Ўсимлик ичида эндофитлар бошқа организмларга таъсир қилувчи ҳар хил метаболитларни, жумладан алкалоидларни синтез қилади. Бу метаболитлар хашаротларга антифидант (озикланишдан тўхтатувчи) ва метаболлик ингибиторлар сифатида таъсир қилади, ўсимликларнинг қурғоқчиликка чидамлилигини оширади ва улар фитопатоген замбуруғлар билан зарарланишини камайтиради. Эндофитлари мавжуд бўлган ўсимликларнинг ўлчами эндофитсизларга нисбатан анча катта бўлади, аммо баъзи шароитларда айрим эндофитлар ўсимлик бўйини пасайтириши ва жинсий ривожланишини тўхтатиши мумкин. Эндофитларнинг сутэмизувчи организмларга таъсири инсонларнинг диққатини ўзига жалб қилган. Қишлоқ хўжалик молларида эндофитлар «райграс тентираши» ва «бетага синдроми» касалликларини қўзғатади.

Balansia туркумига мансуб эндофитларнинг хўжайин ўсимликлар доираси кичик, улар ўсимликларда системали ривожланади ва кўпинча уларнинг уруғлари билан ҳам тарқалади. Бошқа пиреномицет эндофитлар турли хил икки паллали ёпиқ уруғли ва нинабаргли ўсимликларда учрайди ва уларнинг талломлари ўсимликнинг битта хужайрасида ёки барг мезофилли ичида кичик ўлчамли хужайралараро бўшлиқларда учраши мумкин.

Ўсимлик паразитлари ва микопаразитлар. Перитецийларга эга бўлган бир қатор замбуруғлар кўпчиликка маълум бўлган ўсимлик касалликларини қўзғатади ва улар *Diaportales* (*Diaporthe*, *Cryphonectria*, *Gnomonia*, *Magnaporthe* ва *Gaeumannomyces*), *Phyllachorales* (*Glomerella*), *Hypocreales* (*Nectria*, *Gibberella* ва *Claviceps*), *Ophiostomatales* (*Ophiostoma*) ва *Microascales* (*Ceratocystis*) тартибларига мансуб. Айрим фитопатоген турларнинг анаморфа босқичлари кўпчиликка маълум, чунки ўсув даврида улар одатда конидиал босқичда учрайди. Биз кўпинча телеоморфа босқичининг номини айтмасдан, балки, масалан, *Glomerella* туркумининг *Colletotrichum* анаморфаси ёки *Magnaporthe* туркумининг *Pyricularia* анаморфаси ҳақида сўз юритамиз. Бир қатор турларнинг фақат конидиал босқичи бор, масалан, *Hypocreales* тартиби намояндаларидан *Verticillium*, *Cylindrocladium* ва айрим *Fusarium* туркуми турларининг фақат конидиал босқичлари маълум. Аксинча, *Meliolales* тартибига кирувчи ўсимликларнинг нисбатан заиф, гаусторияли паразитлари кўп вақтгача фақат телеоморфа босқичларида оммага маълум эди ва фақат яқинда уларнинг конидиал босқичлари кашф этилган.

Пиреномицетлар орасида микопаразитлар ҳам бор. Масалан, *Rhizoctonia solani* турида 30 та пиреномицет паразитлик қилиши аниқланган. Уларнинг ярмидан кўпи *Hypocreales* тартиби турлари бўлиб, улар қаторига 5 та *Trichoderma* туркуми турлари ҳам мансуб. Ушбу тартибнинг *Gliocladium* туркуми турлари муҳим фитопатоген замбуруғларнинг склероцийларида паразитлик қилади. Кўп микопаразит турлар ўсимлик касалликларини қўзғатувчи фитопатогенларга қарши биологик кураш агентлари сифатида ишлатилади ва бундай бошқа турлар билан кўп тадқиқотлар ўтказилади.

Токсин синтез қилувчи пиреномицетлар. Булардан бир қатор *Fusarium* туркуми турлари айниқса ғалла донларида турли хил токсинларни, жумладан, сут эмизувчиларда наслсизлик (зеараленон ва диацетоксискирфенол), қон кетиши, аъзолар шишиши ва иммунодефицит (трихотецинлар); қустирувчи, иштаҳани бўғувчи ва ҳайвонлар ориқлаб кетиши (трихотецинлар ва вомитоксин) ҳамда рак (фузаринлар ва фумонизинлар) касалликларини қўзғатувчи токсинларни синтез қилади. Улардан айримлари зарарланган организмлар ўлишига сабаб бўлиши мумкин. Трихотецин Т-2 токсини ХХ-асрнинг биринчи ярмида (ҳамда ундан ҳам олдин) собиқ СССР да кўп инсонларда ва кўп марталаб алиментар токсик алейкия (АТА) касаллигини қўзғатган. Продуцент замбуруғ шоли, маккажўхори, жавдар ва бошқа ғалла донларини зарарлаб, ўсув даврида ёки кўпроқ сақлаш даврида донда токсин ҳосил қилади. Токсин билан зарарланган дондан тайёрланган маҳсулотларни истеъмол қилган инсонларда АТА касаллигининг белгилари – иммунитет танқислиги, оғиз ва томоқда некротлар ва шишлар ҳосил бўлиши, беморларга ҳаво етишмаслиги, терида яралар ҳосил бўлиши, марказий нарв системаси зарарланиши, қусиш ва танадан қон кетиши кузатилади. 1940 йилда кучли зарарланган беморларнинг 50% нобуд бўлганлиги қайд этилган.

Замбуруғларнинг айрим метаболитлари уларнинг ривожланишида иштирок этади. Масалан, инсонларга эстроген сифатида таъсир кўрсатувчи зеараленон уни синтез қилувчи замбуруғларда перитеций муртаги ҳосил бўлишини индукция қилади. Ундан ташқари, бу токсин замбуруғга фитопатогенлик хусусиятини беради.

Замбуруғ токсинларидан энг машҳури ўроққуя (*Claviceps purpurea*) замбуруғининг алкалоиди бўлиб, уни (масалан, ушбу замбуруғ билан зарарланган жавдар ундан тайёрланган маҳсулотлар билан) истеъмол қилган инсонларда **эрготизм** касаллигини қўзғатади. Беморларда ҳар хил галлюцинация ва бошқа белгилар кузатилади. Динга ўта кучли берилиш ва анормал диний ғазаб, жодугарлик, халққа келган ўлат ва бошқа

офатлар, XVIII-асрда Европада одамлар сони кескин камайиб кетиши ва ҳатто Францияда бўлган революциянинг сабаби эрготизм эканлиги ҳақида адабиётларда кўп маълумотлар мавжуд.

Инсон ва ҳайвонларнинг патогенлари бўлган пиреномицетлар сони кундан-кунга кўпаймоқда. Олдинги бўлимларда қайд этилганидай, кейинги даврларда инсон имунитетини пасайтирувчи касалликлар ва медицинада ишлатиладиган дорилар кўпайиши инсонларга атроф-муҳитдаги кўп сонли ва оддий сапротроф замбуруғлар ҳужум қилиши учун қулай муҳит яратмоқда. Бундай турлар орасида пиреномицетлар ҳам мавжуд бўлиб, улар асосан *Ophiostomatales* ва *Microascales* тартибларига мансуб.

Ophiostomatales тартибига мансуб бўлган анаморф замбуруғ – *Sporothrix schenckii* – уларнинг мисолидир. Ҳаво билан инсон организмига тушган конидиялари ўпкада бирламчи касаллик ҳосил қилиши мумкин, аммо кўпинча замбуруғ инсон танасига конидиялар билан зарарланган кичик зирапчалар каби материаллар билан киради. Замбуруғ терида ва лимфа системасида ривожланиб, бошқа аъзоларга, жумладан, ўпка ва суяк суякларига ўтиши мумкин. *Onygenales* тартибининг айрим турлари каби, *S. schenckii* ҳам диморфик бўлиб, инсон танасида у дрожжа шаклида яшайди.

Бу замбуруғ тупроқда, кесилган ўрмон дарахларида ва тахта-ёғоч маҳсулотларини ишлаб чиқарувчи фабрикаларда кўп учрайди. Жанубий Африкада олтин шахтасида 3000 та олтин қазувчи ишчи ушбу замбуруғ билан бирданига зарарланганлиги маълум. Касаллик манбаи шахта ичидаги қулай шароит (25°C ҳарорат ва 100% атрофида ҳаво нисбий намлиги) да устида *S. schenckii* замбуруғ жуда кучли равишда ўсган ёғоч устунлар эканлиги аниқланган. *Ophiostomatales* тартибининг табиатда тахта-ёғоч маҳсулотларида учрайдиган бошқа турлари ҳам инсонларда шунга ўхшаш касалликларни кўзғатиши мумкин.

Microascales тартибининг бир неча тури ҳам иссиққонли организмларда паразитлик қилади. Улар орасида *Pseudallescheria boydii* (анаморфаси *Scedosporium* sp.) ва унга яқин яна бир тур танада «спора копточкалари» ва синуситлар ҳамда миёда абсцесслар ҳосил бўлишини, эндокардит, артрит, остеомиелит ва менингит касалликларини кўзғатади. Имунитет танқислигида инфекция барча аъзоларга тарқалиши ва беморлар ўлишига сабаб бўлиши мумкин. *Pseudallescheria boydii* перитецийга эга эмас ва унинг мева таначаси – клейстотеций. Табиатда тупроқда, товуқ ва қорамол гўнгларида, ифлосланган сувларда, ботқоқларда ва денгиз бўйида тахта-ёғоч маҳсулотларида учрайди. Ушбу тартибнинг яна бир тури – *Microascus* sp. (анаморфаси *Scopulariopsis* sp.) ҳам сутэмизувчи организмларда касаллик кўзғатади.

Ҳар хил ҳайвонлар ва инсонларни зарарлайдиган кўп бошқа пиреномицетлар орасида фитопатоген турлар ҳам мавжуд бўлиб, улардан *Fusarium* sp., *F. solani* ва *F. oxysporum* ҳам инсонларда жиддий касалликларни кўзғатиши аниқланган.

Пиреномицетлар ва бўғимоёқиларнинг муносабатлари. *Hypocreales* тартиби, *Cordyceps* туркуми турлари ва уларнинг анаморфалари қўнғизлар, пардақанотлилар ва чумолилар личинкаларининг, *Torrubiella* (анаморфаси *Gibellula*) – ўргимчакларнинг, *Cordycepioideus* – фақат термитларнинг ва *Hypocrella* – қалқондорларнинг некротроф паразитларидир.

Microascales (*Ceratocystis* туркуми турлари ва уларнинг конидиал анаморфалари), *Ophiostomatales* (*Ophiostoma* туркуми турлари ва уларнинг конидиал анаморфалари) ва *Hypocreales* (*Verticicladiella* ва, эҳтимол, *Fusarium* туркуми турлари) тартибларининг дарахтларда паразит ёки сапротроф сифатида ҳаёт кечирувчи турлари қўнғизлар билан симбиозга ўхшаш ассоциация ҳосил қилади ва ушбу хашаротлар воситасида янги субстратларга тарқалади. Баъзи қўнғизларнинг ҳатто ичида замбуруғларни сақловчи махсус халтача шаклли аъзоси (**микангий**) мавжуд. Замбуруғлар диморфик бўлиши ва микангийда дрожжа шаклида сақланиши мумкин. Қўнғизларнинг етилган зотлари ва авлодлари замбуруғлар билан ёки улар чиритган субстратлар билан озиқланади. Умуман, перитеций ҳосил қилувчи кўп аскомицет замбуруғлар ўзларининг аскоспоралари ва

конидияларини бўғимоёкли организмлар томонидана тарқатилиши учун ҳар хил механизмлар ҳосил қилади.

Пиреномицетларнинг классификацияси. Ҳозирги даврда мавжуд бўлган молекуляр маълумотлар (ДНК асослари сиквенслари) асосида пиреномицетлар монофилетик кладлар бўлган 9 та тартибга ажратилган ва улар қуйидаги учта гуруҳда жойлаштирилган:

1-гуруҳ: *Hypocreales*, *Melanosporales*, *Microascales* ва *Phyllachorales* тартиблари.

2-гуруҳ: *Ophiostomatales*, *Diaporthales*, *Xylariales* ва *Sordariales* тартиблари.

3-гуруҳ: *Meliolales* тартиби.

Илгари пиреномицетлар тартиблар гуруҳига киритилган *Erysiphales* ва баъзи бошқа тартиблар ДНК ларининг белгилари асосида ушбу гуруҳдан чиқарилган ва *Erysiphales* ҳозирги даврда алоҳида мустақил клад сифатида жойлаштирилган.

Тартиб: Ҳипокреалес (*Hypocreales*). Тартибнинг характерли белгилари: 1) Стромалари юмшоқ, серэт, оч тусли ёки равшан кўк, тўқ-қизил ва бошқа рангга эга; 2) кўп турларининг мева таначалари перитецийдир; 3) асклари тухум ёки цилиндр шаклли, учки қисмида пор (тешикча) си бор; 4) аскоспоралари думалоқ ёки нина (бигиз) шаклли, бир ёки бир неча ҳужайрали; 5) аскоспоралар одатда аскдан куч билан отилади, ва 6) конидиялари энтеробластик усулда фиалидалар ичида ҳосил бўлади.

Ушбу тартиб турлари орасида эндофитлар, ҳайвонлар ва ўсимликларнинг паразитлари ва ҳар хил субстратларда, жумладан ёғочларда ва гўнгда яшовчи сапротроф замбуруғлар учрайди. Аксарият фитопатоген турларининг ривожланиш циклида анаморфа босқичи асосий ўринни эгаллайди ва бу турлар анаморфа шаклида паразитлик қилади, жинсий босқичи кам учрайди ёки унинг замбуруғ ҳаётидаги аҳамияти кам. Тартибга учта – *Hypocreaceae*, *Nectriaceae* ва *Clavicipitaceae* – оилалари қиради.

Оила: Ҳипокреацеа (*Hypocreaceae*). Асклари цилиндр ёки тўқмоқ шаклли, қалинлашган учки қисмида тор каналчаси мавжуд. Аскоспоралари бир ёки икки ҳужайрали. Оилага учта – *Hypocrea*, *Sphaerostilbella* ва *Hypomyces* туркумлари қиради.

Туркум: Ҳипокреа (*Hypocrea*). Турлари ҳар хил ўсимликлар ва уларнинг қолдиқларида сапротрофлар бўлиб, субстрат устида ёстикчаларга ўхшаш ёки тарқоқ жойлашган стромалар ҳосил қилади. Асклари тор цилиндр шаклли, ҳар бирининг ичида 8 та икки ҳужайрали аскоспоралари бўлади. Аскоспоралари септасидан тортилган ва кўпинча иккига бўлиниб кетади, натижада етилган аск ичида 16 та аскоспора борга ўхшаб кўринади. Анаморфалари бир неча хил бўлиб, жумладан, *Trichoderma* ва *Gliocladium* туркумларига мансуб.

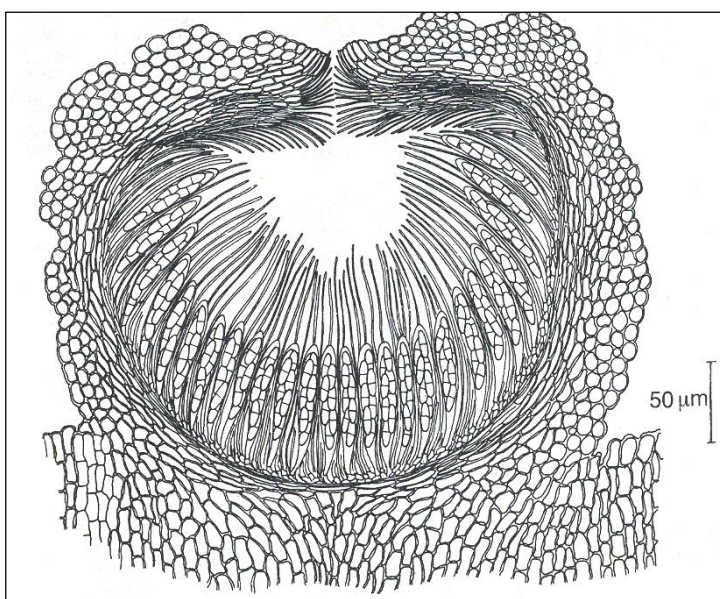
Туркум: Ҳипомицес (*Hypomyces*). Стромалари йўқ, юмшоқ, гиалин ёки ёрқин тусли перитецийлари ғовак, қалин, пахтасимон субикулюм ичида жойлашади. Аскоспоралари бир ёки икки ҳужайрали. Кўп турлари мева таначалари серэт бўлган қалпоқчали ва апотецийли замбуруғларнинг микопаразитларидир. Анаморфаси тилла тусли алеурокоидиялари мавжуд бўлган *Sepedonium* туркумига мансуб.

Оила: Нектриацеа (*Nectriaceae*). Мева таначалари перитеций, баъзи турларида клейстотеций. Оиланинг кўп турлари (жумладан *Haematonectria haematococca*, анаморфаси *Fusarium solani*) нинг аскоспоралари икки ҳужайрали ва рангсиз. *Neocosmospora vasinfecta* турининг аскоспоралари тўқ тусли, шар шаклли, бир ҳужайрали.

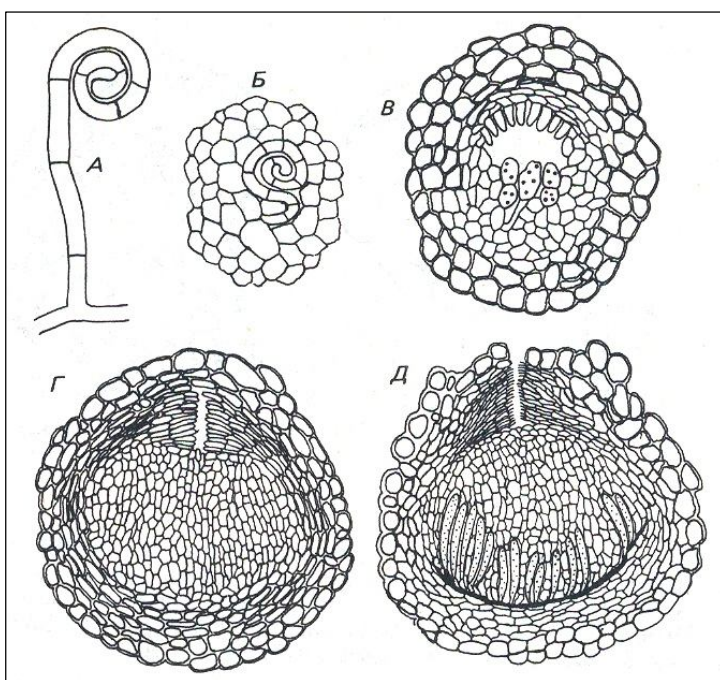
Туркум: Нектрия (*Nectria*). Перитецийлари апельсин ёки қизил тусли, ёстик шаклли стромалар устида ҳосил бўлади. Турларининг кўпчилиги сапротрофлар ва баъзилари ўсимлик паразитлари. Жумладан *N. galligena* мевали (олма, нок ва б.) ҳамда ўрмон дарахтларининг поя ва новдаларида жиддий рак касаллигини кўзғатади. Рак яралари характерли нишон (концентрик доиралар) шаклига эга.

Туркумнинг иккинчи тури – *Nectria cinnabarina* (анаморфаси бир ҳужайрали конидияларга эга бўлган *Tubercularia* туркуми) – олдинги турга нисбатан заиф паразит бўлиб, асосан манзарали дарахтларнинг таналари, шохлари ва новдаларини зарарлайди

ёки уларнинг қуриган қисмларида яшайди. Ёш новдалар нобуд бўлади. Мицелий катта шохлар ва поя тўқимасига киргач, уларнинг қобиғи қуриydi, нобуд бўлади ва рак яраси ривожланади. Мицелий анча вақт давомида ривожланганидан кейин зарарланган жойларда қобиқ остида анаморфа босқичининг апельсин-пушти тусли спородохийлари ҳосил бўлади ва етилганида улар қобиқни ёриб, ташқарига очилади. Спородохий устида жуда зич жойлашган саноксиз конидиофоралар ва уларнинг устида узунчоқ ёки овал шаклли конидиялар ҳосил бўлади. Ўсув даврида спородохийларнинг бир неча авлодлари ҳосил бўлади ва улар шамол билан тарқалиб, дарахтларда янги зарарланишлар қўзғатади. Вақт ўтиши билан спородохийларда олдин конидиофоралар бўлган жойларда тўқ-қизил тусли перитецийлар ҳосил бўлади (8.1-расм). Кейинчалик уларнинг ранги янада тўқроқ тус олади. Перитецийлар ёнларида бошқалари ҳосил бўлади ва строма ичи перитецийларга тўлади. Перитеций ичида гифаларда илмоқ усулида кўп сонли асклар ҳосил бўлади. Ҳар бир аск ичида 8 та икки хужайрали, туфелька шаклли аскоспоралар ҳосил бўлади. Етилган аскоспоралар қишлоқ давридан кейин перитецийдан куч билан отилади, қулай субстратга тушганлари ўсиб, мицелий ҳосил қилади.



8.1-расм. *Nectria cinnabarina*.
Строманинг ичида перитеций бўлган бир қисми (Müller, Loeffler, 1995).



8.2-расм. *Haematonectria haematococca* нинг аскокарпи ривожланиши жараёни. А - мицелийнинг ён гифасида устки қисми буралган аскогон ҳосил бўлиши. Б - сохта паренхима билан ўралган кўп хужайрали аскогон. В - маркази ва деворчаси дифференциялашган ва ёш апикал парафизалари ҳосил бўлган ёш аскокарп. Г - маркази тўлган ва устки қисмида очилиш тешиги шакллана бошлаган аскокарп. Д - аскларнинг базал даста (гимений) си шаклланган, деярли етилган аскокарп (Müller, Loeffler, 1995).

Ушбу туркумдан *Haematonectria* туркумига ўтказилган *H. haematococca* (синоними *Nectria haematococca*) (анаморфаси кўп ўсимликларнинг хавфли паразити *Fusarium solani*) турининг жинсий аъзолари **8.2-расм**да кўрсатилган.

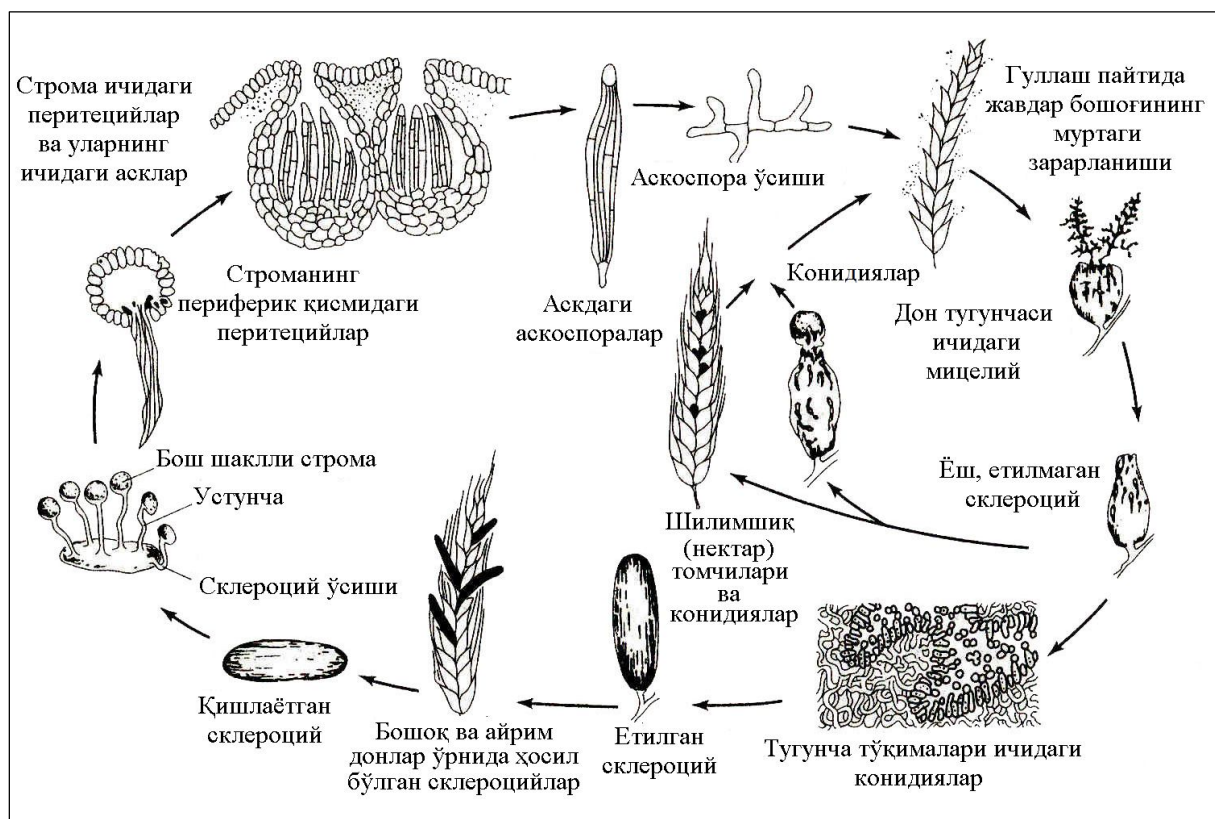
Туркум: Гибберелла (*Gibberella*). Перитецийлари кўк ёки тўқ-қизил тусли, аскоспоралари икки (*G. moniliformis*) ёки 4-5 (*G. zeae*) хужайрали, урчуксимон шаклли. Туркумнинг *Fusarium* туркумига мансуб анаморфалари жуда кўп экинларда ўта жиддий касалликларнинг қўзғатувчиларидир (кейинги бобга қаранг).

Оила: Клавиципитацеа, ёки Ўроқкуялар (*Clavicipitaceae*). Перитецийлари оқ ёки оч (сарик, апельсин) тусли, кам ҳолларда тўқ, равшан тусли, юмшоқ ёки серэт стромаларда ёки субикулюмларда жойлашган. Асклари тор цилиндр шаклли, устки қисмида гумбазсимон қалпоқчаси бор, қалпоқчанинг апикал қисми цилиндр шаклли пòралар билан перфорация қилинган. Аскоспоралари ипсимон, аскдан куч билан отилади. Баъзи аскоспоралар септаланган бўлиб, улар алоҳида аск ичида фрагментларга бўлиниб кетади. Аскоспоралар ёки уларнинг фрагментлари ўсганида муртак гифа ва мицелий, баъзан бевосита конидиялар ҳосил қилади. Анаморфалари фиалидик гифомицетлар бўлиб, споралаш аъзолари стромаларда перитецийлардан олдин ҳосил бўлиши мумкин; фақат кам сонли анаморфалари спородохий ёки коремия ҳосил қилади. Улар қаторига *Hirsutella*, *Acremonium*, *Aschersonia* ва *Gibellula* туркумлари киради. *Clavicipitaceae* оиласи намояндаларининг ривожланиши бўғимоёқлилар ва ўсимликлар билан боғлиқ. Масалан, *Claviceps* турлари бошоқли ўсимликларда, *Cordyceps* ҳашаротларда ва базидиомицет замбуруғларнинг ерости мева таначаларида, *Torrubiella* ўргимчакларда паразитлик қилади, *Epichloë* бошоқли ўсимликларда, *Balansia* эса бошоқли ўсимликларда ва қиёк (осока) ларда эндофитлардир.

Туркум: Ўроқкуя, ёки Клавицепс (*Claviceps*). *C. purpurea* ғалла экинлари ва ёввойи ҳолда ўсувчи бошоқли ўтларда ўроқкуя касаллигини қўзғатади (**8.3-расм**). Қўзғатувчи замбуруғнинг ривожланиш цикли **8.4-расм**да кўрсатилган. Баҳорда, жавдар ва бошқа касалликка мойил экинлар гуллаган пайтда замбуруғнинг ипсимон аскоспоралари перитецийлардан куч билан отилади. Шамол билан мойил ўсимликнинг гулига тушган аскоспоралар ўсади, муртак гифаси билан доннинг муртак тугунчасига киради ва касаллик қўзғатади. Замбуруғ тугунча ичини емириб, ўзининг юмшоқ, оқ тусли мицелий қатлами билан тўлдиради. Бу қатлам устида тезда майда, тухум шаклли конидиялари бўлган ясси ёстикча шаклидаги калта конидиофоралар қатлами ҳосил бўлади. Конидиялар ёпишқоқ, ширин шилимшиқ (нектар) ичида жойлашади. Нектар ҳашаротларни жалб қилади ва конидиялар бошқа, зарарланмаган бошоқларнинг гулларига ҳашаротлар воситасида етказилади.



8.3-расм. Жавдар бошоқларида *Claviceps purpurea* замбуруғининг склероцийлари
(Martens et al, 1994)



8.4-рaсм. *Claviceps purpurea* замбуруғининг жавдарда (ва бошқа ғалла экинлари ҳамда бошоқли ўтларда) ривожланиш цикли (Agrios, 2008)

Бу вақт орасида устида конидиофора ва конидиялар ҳосил қилган мицелий қатлами ривожланишини давом эттиради, қаттиқлашади ва охири пушти ёки бинафша-қора тусли, сохта паренхиматик тузилишга эга бўлган, қаттиқ склероцийларга айланади. Склероцийлар жавдар бошоқларида соғлом донлари ораларида жойлашади (8.3-рaсм). Уларнинг шакли жавдар донининг шаклига ўхшайди, аммо ундан бир неча баравар узун бўлади. Ушбу склероцийларни ўроққуя ёки қорақосов, деб аташади.

Ўрим-йиғим даврда кўп склероцийлар бошоқлардан ерга тўкилади ва тупроқ устида қишлайди. Таркибида кўп токсик алкалоидлар мавжудлиги склероцийдан замбуруғхўр организмларни чўчитади (улар склероцийни истеъмол қилмайди). Баҳорда қишлаган склероцийлар ўсади ва уларнинг ҳар биридан бошчалари ва оёқчалари бўлган бир неча строма ўсиб чиқади (8.4-рaсм). Стромаларнинг узунлиги тахминан 1 см бўлиб, қуролланмаган кўз билан яхши кўринади. Строма бошчаларининг ичида периметри бўйлаб строматик тўқима билан қопланган кавакчалари мавжуд бўлади. Ҳар бир кавакча асосида битта, кўп ядроли аскогон ва унинг тагида бир нечта гифасимон антеридийлар шаклланади. Битта антеридий аскогонга қўшилади, плазмोगамия юз беради ва унинг ядролари аскогонга оқиб ўтади. Асклар шаклланиши пайтида, строма бошчаси ичида жинсий аъзолар атрофидаги гифалардан перитецийнинг юпқа деворчаси ҳосил бўлади; ҳар бир перитеций тор бўйинчаси билан строма ташқарисига очилади. Етилган перитеций ичида узунчоқ, цилиндр шаклли асклар ва уларнинг ичида 8 та ипсимон, узунлиги деярли аск узунлигига тенг бўлган аскоспоралар ҳосил бўлади. *Claviceps purpurea* нинг аскоспоралари ўсганида муртак гифа эмас, балки бевосита конидиофоралар ва конидиялар ҳосил қилади. Бу жараён (споралар ўсганида мицелий ҳосил қилмасдан, бевосита ёки калта гифалар учидан конидиялар ҳосил қилиши) **микроциклик конидиогенез** деб аталади.

Ўрта асрларда ўроққуяларнинг захарли эканлигини билмасдан, жавдар донини улардан тозаламасдан янчишган. Олинган ун маҳсулотларини истеъмол қилган

инсонларда **эрготизм** деб номланган касаллик ва «Сент Антоний иситмаси» (юқори тана харорати ва тана худди ёнаётганга ўхшаш ҳис) кузатилган. Склероцийлар таркибидаги айрим алкалоидлар қон томирларини торайтириш хусусиятига эга, натижада қўл ва/ёки оёқларнинг қон билан таъминланиши бузилади, ўша жойлар «ёнади», қораяди ва кўпинча йўқотилади. Илгари кўп бундай беморларнинг нобуд бўлиши кузатилган. Ҳатто нисбатан яқин замонларда ҳам (1951 йилда) Франциянинг икки қишлоғида кўп одамлар эрготизм билан бирданига зарарланган ва уларнинг анчаси нобуд бўлган. Аммо кўп йиллардан бери эрготизм инсонларда кузатилмайди ва бу касаллик фақат қишлоқ хўжалик ва уй ҳайвонларида учрайди.

Claviceps purpurea нинг склероцийларида 3 та гуруҳга мансуб алкалоидлари мавжуд, булар секоэрголинлар, эрголинлар ва лизергик кислотанинг ҳосилаларидир. Бирга таъсир қилганида улар психиоактив ва қон томирларини торайтирувчи хусусиятларга эга. Бу алкалоидларнинг паст дозалари медицинада (чақалоқлар туғилишини индукция қилиш, туғишдан кейин аёлларда қон кетишини тўхтатиш, мигрень касаллигини даволашда) қўлланилади. Шу сабабдан склероцийларни тайёрлаш учун махсус далаларда жавдар замбуруғ билан сунъий зарарланади. Аммо кейинги даврларда замбуруғнинг танланган штаммларини озуқа муҳитида ўстириб, унинг склероцийларини олишмоқда.

Туркум: Кордицепс (*Cordyceps*). Бу туркум турларининг стромалари узун, тикка турувчи, оёқчали, тўқмоқ шакли, устки бироз кенгроқ қисмлари кўп сонли бўртиб чиққан тешикчалар билан қопланган. Перитецийлари стромаларнинг периферик қисмларининг тўқимаси ичида ҳосил бўлади, ипсимон шакли аскоспоралари ҳали аск ичида пайтида сегментларга бўлиниб кетади. Туркумнинг барча турлари ҳашаротларда, нематодаларда, *Claviceps* туркуми турларининг склероцийларида ҳамда *Elaphomyces* туркумининг бир неча турларининг ерости мева таначаларида паразитлардир. *Cordyceps militaris* (замбуруғ бу номини стромалари аскарларга ўхшаб тик тургани учун олган) тури пардақанотли ҳашаротларнинг личинкалари ва ғумбакларида паразитлик қилади. Баъзилар бу замбуруғни истеъмол қилиш инсон (масалан, спортсмен) ларга ғайритабиий куч бағишлайди ёки беморларни ҳар хил шишлар ва нефрит касаллигидан даволайди, деб ҳисоблашган, аммо бу ишончли клиник синовларда исботланмаган. Туркумнинг айрим турлари чумолиларнинг паразитларидир.

Бир паллали ўсимликларнинг эндофитлари. *Epichloë* ва унга яқин бўлган *Balansia*, *Atkinsoniella* ва *Myriogenospora* туркумлари турлари эндофитлар бўлиб, улар бошоқдош ва қиёқдош ўсимликлар тўқималари ҳужайралари орасида ёки ўсимликларнинг устки қисмларида ҳаёт кечиради. Эндофитларларнинг ўсимликларга фойдали тарафлари ҳақида баъзи маълумотлар юқорида пиреномицетларга кириш қисмида баён этилган эди.

Тартиб: Меланоспоралес (*Melanosporales*). Тартибга битта – *Melanospora* – туркуми киради. Стромалари йўқ; перитецийлари оч тусли, калта ёки узун бўйинчали; гаматацийлари сохта паренхиматик; парафизалари йўқ, аммо перифизалари мавжуд; асклари овоид шакли, йўқолиб кетувчи; аскоспоралари тўқ тусли, бир ҳужайрали, эллипс, урчуқ ёки лимон шакли, биполяр жойлашган поралари мавжуд, нофаол тарқалувчи; анаморфалари *Phialophora* ва *Gonatobotrys* туркумларига мансуб. Бу тартиб турлари (намояндаси *Melanospora zamiae*) бошқа замбуруғлар, жумладан *Ophiostoma*, *Ceratocystis*, *Fusarium* ва *Verticillium* туркумларига мансуб фитопатоген турларнинг облигат (биотроф) микопаразитларидир.

Тартиб: Микроаскалес (*Microascales*). Стромалари йўқ. Субстрат устида ёки қисман ичида жойлашган мева таначалари тўқ тусли перитецийлар (баъзан клейстотецийлар). Асклари сфероид ёки овоид шакли, йўқолиб кетувчи. Аскоспоралари бир ҳужайрали, перитецийлардан нофаол (пассив усулда) тарқалувчи (шилимшиқ томчиларига аралашиб чиқади). Оилаларининг ўзига хос анаморфалари мавжуд. Кўп турларининг аскоспоралари ҳашаротлар ёрдамида тарқалади. Ушбу тартибга ўсимлик ва ҳайвонларнинг паразитлари ҳамда сапротроф турлар киради. Айрим турлари ер устида,

бошқалари асосан чучук, шўрланган ва денгиз сувларида ҳаёт кечиради. Бу тартибга иккита – *Microascaceae* ва *Ceratocystidaceae* оилалари киради. Денгиз аскомицетларига мансуб бўлган *Halosphaeriales* тартибининг ҳеч бўлмаганда бир неча турлари ҳам *Microascaceae* оиласи турларига жуда яқин эканлиги эътироф қилинган.

Оила: Микроаскацеа (*Microascaceae*). Мева таначалари тўқ тусли перитецийлар ёки баъзан, кам ҳолларда, клейстотецийлар, кўпинча устида ўсмалари мавжуд, асклари якка-якка ёки занжирчаларда, аммо етилган пайтда тартибсиз жойлашган, аскогенез жараёнида илмоқлар ҳосил қилмайди, аскоспоралари бир хужайрали, силлиқ қобикли, битта ёки иккита поралари мавжуд, ёш пайтида декстриноид, етилганида сарғиш-қизғиш тусли. Конидиялари бластик, конидиоген хужайраларнинг пролиферацияси перкуррент ёки симподиал. Анаморфалари *Scopulariopsis*, *Scedosporium* ва *Wardomyces* туркумларига мансуб. *Pseudallescheria* туркуми турлари сутэмизувчиларда касаллик қўғатиши ҳақида юқорида айтилган эди. *Microascus* ва *Petriella* туркумлари турлари шўрланган сувларда ўсимлик қолдиқларида, перитеций ҳосил қилувчи *Lophotrichus* туркуми ва клейстотеций ҳосил қилувчи *Kernia* туркуми турлари гўнгда сапротрофлардир.

Оила: Цератоцистидасеа (*Ceratocystidaceae*). Бу оилага *Ceratocystis* (ўсимлик паразитлари), *Sphaeronemella* (апотецийли аскомицетларнинг микопаразитлари ва ўсимлик паразитлари) ва бошқа туркумлар киради.

Туркум: Цератоцистис – *Ceratocystis*. Перитецийлари узун бўйинчали. Асклари перитецийнинг ички деворчаларини қоплаб турадиган аскоген хужайралардан ривожланади ва перитеций ичида тартибсиз равишда жойлашади. Аскоспоралари қобиғи тез емирилувчи асклардан чиққач, перитеций бўйинчаси орқали нофаол усулда тарқалади. Аскоспоралари овоид, тўғри бурчакли ёки шляпа шаклли. Анаморфаси *Chalara* туркумига мансуб. Илгари ушбу туркумни *Ophiostomatales* тартибига киритиб, уни *Ophiostoma* туркуми билан адаштиришган; баъзи тадқиқотчилар ушбу иккита туркумни битта туркум деб ҳисоблашган. Аммо кейинчалик тўпланган маълумотлар ва айниқса ушбу туркумлар турлари ДНК ларининг сиквенслари асосида уларнинг мустақил туркумлар эканлиги исботланган (8.1-жадвал). Ушбу иккита туркумнинг бир-бирига ўхшашлиги уларнинг ҳашаротлар воситасида тарқалиш хусусиятини мукаммаллаштиришга қаратилган конвергент эволюцияси туфайли юзага келганлиги таъкидланади.

8.1-жадвал. *Ceratocystis* ва *Ophiostoma* туркумларини ажратувчи белгилар
(Alexopoulos et al., 2007)

Белгилар	<i>Ceratocystis</i> туркуми	<i>Ophiostoma</i> туркуми
Анаморфаларининг конидиялари ҳосил бўлиши усули	Энтеробластик	Холобластик
Циклогексимидга сезувчанлиги	Сезувчан	Сезувчан эмас
Целлюлоза	Мавжуд эмас	Мавжуд
Рамноза	Мавжуд эмас	Мавжуд
Асклар жойлашиши	Перитеций ички қисмининг перифериясини қоплаган	Перидий ички қисмининг перифериясини қоплаган ёки перидий асосида
Зараланадиган ўсимликлар	Ёпиқ уруғли	Очиқ уруғли
Ўсимликларни зарарлаш усули	Яралар орқали	Қўнғизлар йўллари орқали

Ceratocystis туркумининг яхши ўрганилган турлари тирик дарахтларда яшайди ва қўнғизлар воситасида тарқалади. Улар ўсимликларни ҳар хил механик яралар орқали зарарлайди ва улар ўсимлик тўқималарига киришининг дарахт қобикларида қўнғизлар ҳосил қилган йўллар мавжудлиги билан боғлиқлиги кам. Туркумнинг айрим турлари (*C. fagacearum*, *C. fimbriata* ва анаморф тур *Chalara australis*) ўрмон ва манзарали дарахтларнинг патогенлари, бошқалари (*C. coerulescens*, *C. virescens* ва *C. piliferum*) эса

дарахт ёғочларининг тусини ўзгартириши мумкин (бу инглизча sapstains деб аталади), холос (аммо sapstains ёғоч сифатини пасайтиради). Патоген турлар дарахтларнинг асосан сув ўтказувчи ксилема тўқималарини зарарлайди ва уларда сўлиш кўзғатади; дарахтларнинг таналарида рак яраларини ҳосил қилади; лигнин ҳосил қилмаган поя ва илдизларда локал чириш кўзғатади.

Қаттиқ ёғочли дарахтлардан ташқари ушбу туркумнинг патоген турлари кўп бошқа бир ва икки паллали ўсимликларни, масалан, ананас, шакарқамиш, банан, пальма, кофе, данак мевали, ёнғоқ мевали, какао ва каучукли дарахтларни ҳамда сабзи ва тамакини зарарлайди. Масалан, *Ceratocystis fimbriata* зарарлайдиган ўсимлик турлари ҳам кўп, бу патоген қайрағоч турлари, мевали дарахтларни зарарлайди ҳамда бататда илдиз чириши кўзғатади. *C. fagacearum* Шимолий Америкада кенг тарқалган эман дарахтлари сўлиши касаллигини кўзғатади.

Chalara туркумидан ташқари *Ceratocystis* туркумининг яна бир – *Ambrosiella* анаморф туркуми бор ва бу анаморфанинг патогенлик хусусиятлари мавжуд эмас.

Тартиб: Филлахоралес (*Phyllachorales*). Ушбу тартибдаги филогенетик алоқалар охиригача ҳал қилинмаган ва унинг туркумларини аниқловчи белгилари ҳам етарли эмас. Ҳозирликча бу тартибга *Phyllachora*, *Polystigma* ва *Glomerella* туркумлари киритилган. Тартибнинг характерли белгилари – кўп турларида строматик перитецийлари мавжуд, баъзан уларнинг устида махсус строматик тўқимадан ҳосил бўлган пластинкалари бор, узунчоқ ёки цилиндр шаклли асқлари перитецийнинг базал қисмида ёки унинг периферик қисмларида жойлашган, асқларнинг учида тор халқачалар билан ўралган поралари мавжуд. Аскоспоралари тескари тухум, эллипсоид, ипсимон ёки бошқа шаклли, рангсиз ва уларнинг муртак гифалар ўсиб чиқиши учун мўлжалланган поралари ёки махсус тешиклари йўқ. Ингичка ва аскоспоралар етилганида емирилиб кетувчи парафизалари бор. Анаморфалари ҳар хил ва уларнинг конидиялари антракноз типли ёстиқчаларда ёки стромаларнинг локулларида ҳосил бўлади. Кўп турлари ўсимлик паразитлари, баъзиларининг тўқ тусли, вегетатив гифалардан яққол фарқланувчи аппрессорийлари бор.

Туркум: Гломерелла (*Glomerella*). Илмий адабиётда ушбу туркумнинг 80 тадан кўп турлари тавсифланган, аммо кўп микологлар улардан фақат бир нечтасини тан олишади. Туркум турларидан *Glomerella cingulata* одатда *Colletotrichum gloeosporioides* номли анаморфа босқичида учрайди ва бу тур ёпиқ уруғли ўсимликларнинг 100 та туридан кўпида паразитлик қилади. Бу паразит иқтисодий жиҳатдан муҳим экинлар (ғўза, маккажўхори, соя, олма ва цитрус дарахтлари) дан ташқари дунёнинг ҳар хил қисмларида табиатда ўсувчи ўнлаб бошқа ўсимлик турларини зарарлайди.

Glomerella туркумининг тўқ тусли перитецийлари якка-якка ёки гуруҳларда жойлашади. Улар *Phyllachora* туркумидан стромалари йўқлиги билан фарқланади. Перитецийларининг оғизчалари ва перифизалари яхши шаклланган. Парафизалари перитеций шаклланишининг илк босқичларида мавжуд бўлади, аммо мева тана етилган пайтда улар баъзи турларда жуда кам, бошқаларида жуда кўп бўлиши мумкин. Аскоспоралари гиалин, бир хужайрали, узунчоқ, эллипсоид ёки букилган шаклли, ҳар икки учига қараб ўткирлашган. Барча турларининг Коллетотрихум (*Colletotrichum*) туркумига кирувчи анаморфалари мавжуд, антракноз типли ёстиқчаларида ҳосил бўладиган конидиялари бир хужайрали, гиалин, овоид, цилиндр ёки букилган шаклли. Ушбу ёстиқчалар атрофида баъзан қиллари («щетинка» лар) бўлиши мумкин, аммо улар ҳосил бўлиши ҳеч бўлмаганида айрим ҳолларда атроф-муҳит шароитларига боғлиқ ва шу сабабдан мунтазам равишда мавжуд бўлмайди. Қулупнайдан ажратилган бир изолятнинг ёстиқчалари атрофидаги қиллар конидиоген хужайралар сифатида фаолият кўрсатиши аниқланган.

Glomerella cingulata турнинг анаморфа босқичи (*Colletotrichum gloeosporioides*) ўсув даврида тирик ўсимликлар тўқималарида ҳосил бўлади. Унинг жинсий жараёни эса ўсимликнинг ўлик тўқималарида кечади. Бунда спираль шаклида буралган ва бир-бири билан чувалашиб кетган гифа тўпламларидан аскогонлар муртаклари ҳосил бўлади,

уларнинг атрофида перитеций деворчаси шаклланади. Антеридий вазифасини конидиядан ўсиб чиққан муртак гифа бажариши хабар қилинган. Бунда ҳосил бўлган икки ядроли хужайрадан аскоген гифалар ўсиб чиқиши тахмин қилинган ва улар парафизалар ораларида шохланиб ўсганида, учларида асклар илмоқ усулида ҳосил бўлади.

Туркум: Филлахора (*Phyllachora*). *Phyllachora* ва *Polystigma* туркумлари *Glomerella* туркумидан яхши ривожланган стромалари ва перитецийларининг оғиз қисми устида уни бекитиб турувчи пластинкалари мавжудлиги билан фарқланади. *Phyllachora* туркуми *Ceratocystis* туркумидан хужайра қобиғида рамноза ва целлюлоза мавжудлиги билан фарқланади. Турлари йўнғичка, арпа ва ўтлоқ бошоқли ўтларида доғланишлар кўзғатади; доғлар остидаги барг тўқималари ичида уларнинг устида пластинкалари бўлган перитецийлари мавжуд бўлади. *Polystigma* туркуми турларининг гифалари очик, ярқирок рангли ва бу замбуруғлар баргларида зарарланган қисмларида сарик ёки қизил тусли доғлар ҳосил қилади. Перитецийлари қисман барг ичида жойлашган стромаларда ҳосил бўлади.

Туркум: Полистигма (*Polystigma*). *Polystigma rubrum* тури олхўри баргларида полистигмоз (қизил доғланиш) кўзғатади, тиканолхўри, тернослив, камроқ даражада гилос ва бодом ҳам зарарланади. Полистигмоз Тошкент, Фарғона, Самарқанд ва Сирдарё вилоятларида қайд этилган; Ўзбекистонда *Amygdalus bucharica*, *Amygdalus spinosissima*, *Cerasus tianshanica* турлари ҳамда олма ҳам зарарланиши ҳам хабар қилинган. Бу турнинг ножинсий кўпайиш орган (конидия) лари йўқ. Анаморфаси сифатида кўрсатиладиган *Polystigma rubra* турининг пикнидаларида ҳосил бўладиган ипсимон «конидиялари» ўсиб, мицелий ҳосил қилмайди ва улар спермацийлар вазифасини бажариши тахмин қилинган.

Тартиб: Офиостоматалес (*Ophiostomatales*). ДНК таҳлилларига кўра ушбу ва яна учта тартиб (*Diaporthales*, *Xylariales* ва *Sordariales*) биргаликда перитецийлари мавжуд бўлган аскомицетларнинг иккинчи кладини ташкил қилади. Бу тартибнинг белгилари: мева таначалари перитецийлар (фақат битта туркумда клейстотецийлар), думалоқ шаклли ва йўқолиб кетувчи асклари перитеций асосида даста ҳосил қилиб жойлашган. Парафизалари ва перифизалари йўқ. Баъзи турларининг анаморфалари *Sporothrix* ва *Leptographium* туркумларига мансуб. Кўп истиснолари мавжуд бўлса ҳам, бир қатор турлари дарахтларнинг ёғочли тўқималарида дарахт қобиғи кўнғизлари (scolytid and platypodid bark beetles) билан биргаликда сапротроф сифатида ҳаёт кечирилади. Табиатда бу тартибнинг кўп турларини кўнғизлар, баъзан микангийлари воситасида, каналар ўзларининг устки қисмлари ҳамда айрим хашаротлар ўзларининг ичак системалари орқали тарқатади. Айрим турлари дарахт ёғочлик қисмининг рангини ўзгартиради (sapstains), бошқалари асосан игнабаргли ва камроқ даражада кенг баргли дарахтларнинг паразитларидир. Жиддий касаллик кўзғатувчи турлари қаторига *Ophiostoma ulmi*, *O. novo-ulmi* ва *Leptographium vagneri* турлари киради. Тартиб намояндалари орасида микопаразит турлар ҳам мавжуд. Улардан бири – *Ophiostoma epigloeum* – Хитойда ресторанларда истеъмол қилинадиган «кор қўзикорини» – *Tremella fuciformis* – турининг паразитидир.

Ушбу тартибга яхши ўрганилмаган Цератоцистиопсис (*Ceratocystiopsis*) туркуми, мева таначалари клейтотецийлар бўлган Эурофиум (*Europhium*) туркуми ҳамда Амброзиелла ва Рафаэла (*Ambrosiella*, *Raffaelea*) анаморфа туркумлари ҳам мансуб.

Туркум: Офиостома (*Ophiostoma*). *O. novo-ulmi* ва камроқ даражада *O. ulmi* турлари қайрағоч (Европада ильм ёки вяз деб аталади) дарахтларида «голланд касаллигини» кўзғатади. Касалликка ушбу ном уни голландиялик олимлар чуқур ўрганиши туфайли берилган.

Ophiostoma ulmi 1920-1940 йилларда дунёнинг ғарбий ярим шарида қайрағочда пандемия кўзғатди. У кўзғатган касаллик олдин шимолий-ғарбий Европада бошланиб, кейин ушбу қитъанинг марказий ва шимолий қисмларига, Жанубий-шарқий Осиёга ва Шимолий Америкага тарқалди. 1940 йилларга келиб касаллик Европада камайди, аммо Шимолий Америкада дарахтлар кучли зарарланиши давом этди (АҚШ да деярли барча

қайрағоч дарахтларини нобуд қилган). Ушбу турнинг агрессивлик хусусиятлари кейинги тур (*Ophiostoma novo-ulmi*) никига нисбатан пастроқ эди.

Олдинги турга нисбатан патогенлик хусусияти анча юқори бўлган ва дарахтларда сўлиш қўзғатувчи церато-ульмин токсинининг кўпроқ миқдоларини синтез қилувчи *Ophiostoma novo-ulmi* тури қайрағочда қўзғатган касалликнинг иккинчи пандемияси 1940-йилларда Румыния ва Украина минтақаларидан бошланди ва тез орада Шимолий Америкага етиб борди. У биринчи пандемия кузатилган минтақаларнинг деярли барчасига тарқалиб, *Ophiostoma ulmi* турининг ўрнини эгаллади ва унинг деярли йўқолиб кетишига сабаб бўлди.

Ҳар икки турнинг аскоспоралари ҳамда кўпинча конидияларини дарахт қобиғини зарарловчи қўнғизлар (Шимолий Америкада ва камроқ даражада Европада *Scolytus multistriatus* ва Канадада *Hylurgopinus rufipes* турлари) тарқатади ва патоген замбуруғлар дарахт танасига улар ҳосил қилган тешиқлар орқали киради. *Ophiostoma ulmi* турининг 2 хил анаморфаси бўлиб, улар конидияларини бевосита мицелийда ҳосил қилувчи Споротрикс (*Sporothrix*) туркумига ва коремияларда ҳосил қилувчи Графиум (*Graphium*) туркумига мансуб. Анаморфаларининг кейинги хили қўнғиз ғумбаклари ривожланадиган жойларда кўп миқдорларда ҳосил бўлади ва инокулюмнинг бу шакли қўнғизлар орқали тарқаладиган катта инфекция манбаи бўлиб хизмат қилади. Баҳорда ёки ёз бошларида дарахт танасида ширалар ҳаракати бошлангач, патогеннинг мицелийси ксилема тўқималарига кириб, у ерда *Sporothrix* типигаги анаморфа босқичининг конидияларини ва ушбу диморфик турнинг дрожжа шаклли ҳужайраларини ҳосил қилади; улар ксилема найчалари орқали дарахт танасининг барча қисмларига тарқалади. Касаллик дарахт танасида тез тарқалиши натижасида дарахт бир неча ой ичида нобуд бўлиши мумкин. Ёзда кечроқ зарарланган дарахтларда касаллик камроқ ривожланиши кузатилади. Юқорида кўрсатилган қўнғизлар дарахтларни нобуд қилмайди, аммо уларнинг асосий зарарри голланд касаллигини қўзғатувчи замбуруғларнинг векторлари сифатида юзага чиқади.

Қайрағочнинг голланд касаллиги Ўзбекистонда ҳам дарахтларда кенг тарқалганлиги хабар қилинган, аммо касаллик қўзғатувчиси микологик таҳлиллар асосида аниқланганлиги кўрсатилмаган ва шу сабабдан бу хабар тадқиқотларда тасдиқланиши лозим.

Тартиб: Диапорталес (*Diaporthales*). Мева таначалари – перитецийлар – стромаларда ҳосил бўлади. Стромалар ҳосил бўлишида ҳам замбуруғ, ҳам субстрат тўқималари қатнашади ёки улар замбуруғнинг вегетатив гифаларидан субстрат устида ҳосил бўлади. Асклари тўқмоқ ёки цилиндр шаклли, сақланувчан, поралари ва устки қисмида доира шаклли тузилмалари мавжуд. Асклари перитеций ичида унинг периферик ёки базал қисмида дасталарда ҳосил бўлади; бошқа турларининг асклари оёқчали бўлиб, улар гименийдан ажралиб, перитеций ичидаги бўшлиққа чиқади. Аскоспоралари бир ёки бир неча ҳужайрали, туси рангсиздан қўнғиргача. Парафизалари асклар етилиши даврида йўқолиб кетади, перифизалари перитеций бўйинчасида жойлашади. Сохта паренхиматик гаматецийлари аскогоннинг устки ва остки томонида жойлашади, аммо ривожланиш жараёнида асклар ва парафизалар гаматецийларни тешиб ўтади ва перитеций ичида бўшлиқ ҳосил қилади. Тартиб турларининг анаморфалари ҳар хил, кўплари целомицетларга мансуб. Ушбу тартибга сапротрофлар ва кўп, муҳим фитопатоген турлар киради.

Diaporthales тартибининг классификацияси халигача охирига етмаган ва ушбу гуруҳ полифилетик бўлиши ҳам мумкин. Кўп намояндаларининг ДНК сиквенслари ўрганилмаган. Ушбу тартиб оилаларга бўлинмаган ва ҳозирликча унинг таркибига *Diaporthe*, *Gnomonia*, *Gaeumannomyces*, *Magnaporthe* ва *Cryphonectria* туркумлари киритилган.

Туркум: Диапорте (*Diaporthe*). Муҳим намояндалари цитрусда меланоз қўзғатувчи *D. citri*, бақлажонда жиддий мева чириши қўзғатувчи *D. vexans*, ловия, соя ва бошқа

экинларни зарарловчи *D. phaseolorum* ва б. турларидир. Перитецийлари стромалар ичида, узун бўйинчалари строма устига чикувчи. Аскларининг поралари ва устки қисмида доира шаклли тузилмалари мавжуд. Аскоспоралари 2 хужайрали, рангсиз. Анаморфалари *Phomopsis* туркумига мансуб ва бу туркумнинг кўп турларининг телеоморфалари топилмаган.

Diaporthe phaseolorum тури хўжайин ўсимликларни бутун ўсув даврида зарарлайди ва стромаларда *Phomopsis* туркумидаги анаморфасининг пикнидаларини ҳосил қилади. Хўжайин ўсимлик нобуд бўлгач, замбуруғнинг перитецийлари ҳосил бўлади. Соф културада перитеций шаклланиши аскогоннинг спираль шаклида буралиб ва чувалашиб кетган қисмларидан бошланади ва уларнинг атрофидаги гифалардан перитеций муртаги ривожланади. Асклар илмоқ усулида ҳосил бўлади. Бу замбуруғ гомоталлик турдир.

Туркум: Гномония (*Gnomonia*). Перитецийлари мавсум охирида ўсимлик қолдиқлари тўқималарида ҳосил бўлади, улар якка-якка жойлашади (стромалари мавжудлиги аниқланмаган) ва учки қисми билан субстрат устига очилади. Бир қатор турлари конидиал босқичида ўсимликларнинг хавфли касалликларини, жумладан *Gnomonia leptostyla* (анаморфаси *Marssonina juglandis*) ёнғокда қўнғир доғланиш (=антракноз, марссониноз) кўзғатади. *G. comari* турида перитеций ривожланиши жараёни ўрганилганида бу жараён *Diaporthe* туркуминиқига ўхшаш эканлиги аниқланган.

Gnomonia leptostyla кўзғатадиган қўнғир доғланиш ёнғокнинг хавфли касаллиги ҳисобланади ва иқтисодий аҳамиятга эга, унинг зарари ёнғок барглари тўкилиши, новдалари зарарланиши, мевалар зарарланиши, қуриши ва тўкилиши, натижада дарахт заифлашиши ва ҳосил камайиши билан ифодаланади. Касаллик туфайли баъзи мамлакатларда ҳосилнинг ярми ёки кўпроғи йўқотилади. Кўзғатувчи замбуруғнинг перитецийлари тўкилган барглarning пастки томонида, субстрат ичида ривожланади ва ташқарига узун бўйинчаси билан чиқади. Улар шар шаклли, қора тусли, диаметри 300 мкм гача, бўйинчасининг узунлиги ҳам 300 мкм гача етади. Халтачалар узунчоқ шаклли, калта оёқчали. Аскоспоралари икки хужайрали, рангсиз, сал эгилган, баъзан калта, шилимшиқ моддадан ташкил топган ўсмалари мавжуд, кўпинча септадан тортилган. Касаллик Ўзбекистонда ҳам кенг тарқалган.

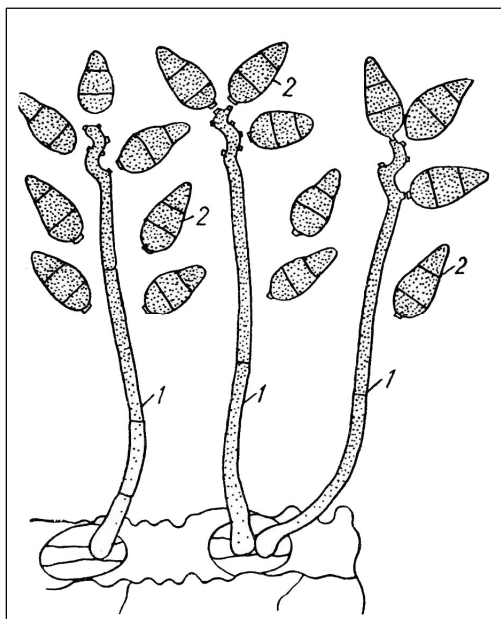
Туркум: Гойманномицес (*Gaeumannomyces*). Ушбу муҳим туркум *Diaporthales* тартибининг бошқа туркумларидан кўп ядроли ва ипсимон аскоспоралари мавжудлиги билан фарқланади. Бошқа характерли белгилари қаторига бу туркум турлари ўсимлик илдизларига нисбатан кучли патоген эканлиги, гифоподийлар деб аталадиган, яхши шаклланган аппрессорийлари ҳамда Фиалофора (*Phialophora*) типигаги гифомицет анаморфаси мавжудлиги кўрсатилади. Анаморфасининг конидиялари спермацийлар сифатида фаолият кўрсатиши тахмин қилинган.

Gaeumannomyces graminis (синоними *Ophiobolus graminis*) тури буғдой, сули, шоли ва бошқа ғалла экинлари ва бошоқли ўтларда ўта зарарли бўлган офиоболёз касаллигини кўзғатади. Зарарланган илдиз ва илдиз бўғзи тўқималарининг устида замбуруғнинг ўзига хос, қорамтир тусли «югурувчи гифалари» мавжудлиги муҳим диагностик белгилардан бири ҳисобланади.

Туркум: Магнапорте (*Magnaporthe*). Ҳозирликча *Diaporthales* тартибига киритилган ушбу туркумнинг филогенетик вазияти ноаниқ. Анаморфа босқичининг *Pyricularia grisea* (синоними *P. oryzae*) номи билан кенг оммага маълум бўлган *Magnaporthe grisea* тури конидиал босқичида шолининг хавфли ва иқтисодий жиҳатдан ўта муҳим бўлган пирикулярёз касаллигини кўзғатади. Патоген шолидан ташқари бошқа ғалла экинлари ва бошоқли ўтларнинг 80 тадан кўп турларини ҳар хил даражада зарарлайди. Замбуруғнинг жинсий жараёни табиатда топилмаган ва фақат соф културада олинган. Аскоспоралари тўрт хужайрали ва уларнинг ўртадаги иккита хужайраси тўқроқ тусли. Касаллик шолида Ўзбекистонда ҳам кенг тарқалган.

Ўсув даврида шוליпожда замбуруғ конидиялари шамол ва ёмғир томчилари билан тарқалади. Конидиялари нок ёки овоид шаклли, (оч-) кулранг ёки оч-зайтун тусли,

3-5, аксарияти 3 хужайрали (8.5-расм). Ўсимлик аъзоларига тушган конидиялар субстратга ўзидан чиқарадиган елимсимон шилимшиқ модда ёрдамида ёпишади, кейин томчи намлик мавжудлигида ўсиб, муртак гифа ва унинг учиди аппрессорий ҳосил қилади. Аппрессорийда ўта кучли тургор босими мавжуд бўлиб, ундан ўсиб чиқадиган инфекцион гифа ўсимликларнинг қаттиқ тўқимасига осон тешиб кира олади.



8.5-расм. *Pyricularia grisea*:

1- конидиофоралари; 2 – конидиялари
(Пидопличко, 1977)

Туркум: Крифонектрия (*Cryphonectria*). Бу туркумга кирувчи *Cryphonectria parasitica* (синоними *Endothia parasitica*) тури каштан дарахтларининг энг вайрон қилувчи чириш (рак) касаллигини қўзғатади. *Ophiostoma ulmi* ва *O. novo-ulmi* каби ушбу замбуруғ ҳам Шимолий Америкага тасодифан интродукция қилинган. АҚШ га *Cryphonectria parasitica* Жанубий-Шарқий Осиёдан (Хитой, Япония ва Ҳимолай тоғлари атрофидаги мамлакатлардан) 1900 йилларда, манзарали ва бошқа ўсимликлар билан, бир неча марта олиб кирилган. Кейинги 50 йил давомида замбуруғ Шимолий Американинг 3,6 млн гектардаги америка каштани (*Castanea dentata*) ўрмонларини яксон қилган. Каштаннинг ёғочи, таркибидаги танин моддаси, мевалари саноатда ишлатилган ва манзарали дарахт сифатида шаҳарларда ва қишлоқларда экилган. Патогеннинг каштанга зарари фақат бир – 1912 йилда учта АҚШ штатлари учун 82,5 миллион долларга тенг бўлган. 1938 йилда замбуруғ Европанинг жанубига интродукция қилинган ва худди АҚШ да бўлганидай, Италияда асл каштан (*Castanea sativa*) ларни деярли тўла нобуд қилган.

Cryphonectria parasitica гомоталлик тур бўлиб, унинг перитецийлари стромаларда ҳосил бўлади, бўйинчаси жуда узун ва строма ташқарисига оғизча (тешикча) си билан очилади. Асклари тўқмоқ шаклли, асклар етила бошлаши билан парафизалари йўқолиб кетади. Аскоспоралари икки хужайрали, ҳар бир хужайра 1-4 та ядроли. Патогеннинг конидиялари зарарланган дарахт қобиқларидаги пикнидаларда кўплаб ҳосил бўлади. Улар майда, букилган, пикнидалардан узун шилимшиқ билан бир-бирига ёпишган ипларда чиқади.

Италияда ўтказилган кузатувларда баъзи каштан турлари патоген билан жуда кам зарарланиши аниқланган. Бунда патоген, вирулент шаклларида фарқли ўлароқ, дарахт пўстидан унинг ички қисмларига ўтмаган. Бунинг сабаби замбуруғ танасида икки ипли РНК мавжудлиги ва у табиатда замбуруғнинг авирулент штаммларидан вирулент штаммларига ўтиб, улар ҳам жиддий касаллик қўзғата олмайдиган шаклга ўтишини таъминлаши аниқланган. Кейинчалик ушбу икки ипли РНК вирус эканлиги аниқланган.

Тартиб: Ксилариалес (*Xylariales*). Ушбу тартибга турли пиреномицетлар мансуб бўлиб, уларнинг перитецийлари (баъзан клейстотецийлари) тўқ тусли, терисимон,

ёғочсимон ёки кўмирсимон, баъзан стромаларда ҳосил бўлади. Асклари сақланувчан периферик ёки базал қатлам ҳосил қилади. Улар шарсимон, тўқмоқ шаклли, аммо кўпинча цилиндр шаклли, одатда апикал халқачали. Асклар ҳар хил вақтда етилади, натижада перитеций ичида бир қанча узоқ муддат давомида ёши ҳар хил бўлган асклар мавжуд бўлади. Аскоспоралари гиалин ёки тўқ тусли, бир ёки кўп ҳужайрали, пòралари ёки ўсув тешикчалари мавжуд бўлиши мумкин. Парафизалари ва перифизалари мавжуд.

Ушбу тартибнинг систематикаси мураккаб, чунки унинг кўп турлари етарли ўрганилмаган ва тропикларда мунтазам равишда янги турлари кашф қилинмоқда. Тартибга бир неча оила киради, биз бу ерда улардан иккитаси (*Xylariaceae* ва *Diatrypaceae*) ҳақида маълумот келтирамыз.

Оила: Ксилариацеа (*Xylariaceae*). Оиланинг кўп турлари чириётган ёғоч ҳамда ёпиқ ва очиқ уруғли дарахтлар, гўнг ва тупроқда сапротрофлар, бошқалари (*Hypoxylon mammatum*, *Rosellina necatrix*, *Kretzschmaria clavus*, *Biscogniauxia marginata*) ўсимлик паразитлари, учинчилари амбра дарахти (*Liquidambar styraciflua*) ёки термит инларидаги материаллар билан озикланувчи турлар бўлиб, яна бирлари (*Hypoxylon* sp.) айрим фитопатоген турларнинг антагонистларидир.

Оила турларининг стромалари хилма-хил: гумбаз (*Hypoxylon* sp.), ярим шар (*Daldinia concentrica*), узунчоқ, оёқчали (*Xylaria comosa*, *X. polymorpha*), кўпроқ ёки камроқ даражада ликопча (*Biscogniauxia marginata*), ясси ёки цилиндр (*Camillea leprieurii*) шаклли бўлиши мумкин. Ушбу оиланинг замонавий таксономиясида спораларининг туси ва уларнинг қобикларининг орнаментацияси, ўсув тешикчаси мавжудлиги ёки йўқлиги, анаморфасининг морфологияси ҳамда аскогенез жараёнида ҳосил бўладиган илмоқ системаларининг типлари ҳисобга олинади.

Туркум: Ксилария (*Xylaria*). Катта туркум, турлари асосан дарахтларда (ҳамда тахта қириндиси, гўнг ва тупроқда) сапротрофлар ёки заиф паразитлардир. Стромалари кўпинча тикка турувчи, узунчоқ шаклли, ҳар хил ўлчамли (ипсимон ёки қалин, сосиска шаклли, оддий ёки остки ёхуд устки қисмида шохланган), танаси пўкаксимон, терисимон, юмшоқ ёки ёғочсимон. Уларнинг ташқи қисми тўқ тусли, конидиялар ҳосил бўлганида тўқ-қизил ёки кулранг тус олувчи. Намояндалари *Xylaria hypoxylon*, *X. polymorpha*, *X. filiformis* ва *X. poitei*.

Туркум: Кречмария (*Kretzschmaria*). Тахмин қилинган синоними *Ustulina*. Стромалари ясси ва оёқчали.

Туркум: Ипоксилон (*Hypoxylon*). Ушбу туркумга стромалари ясси ёки думалок шаклли, аскоспоралари тўқ тусли, қобиғи нисбатан силлиқ ва пòралари бўлган, аммо ўсмалари бўлмаган турлар киради. Турлари дарахтларда заиф паразитлардир. Туркум намояндаси сифатида *Alnus tenuifolia* дарахтининг ёғоч қисмини зарарловчи *Hypoxylon fuscum* турини кўрсатиш мумкин.

Туркум: Бискогниаксия (*Biscogniauxia*). *Biscogniauxia* (синоними *Nummularia*) туркумининг стромалари гумбаз ёки ясси шаклли, аскоспоралари тўқ тусли, эллипсоид шаклли, ўсув тешикчалари ва баъзи турларида гиалин тусли ўсимталари мавжуд. Анаморфаси Нодулиспориум (*Nodulisporium*) туркумига мансуб. Туркумнинг бир тури *Biscogniauxia marginata* – олма дарахтларининг анча муҳим паразити бўлиб, «михкалла» касаллигини кўзғатади (бунинг сабаби замбуруғнинг стромалари худди дарахт танасига қоқилган михларни эслатади).

Туркум: Камиллея (*Camillea*). Стромалари икки қисмли, аскоспоралари ўсув тешикчасига эга эмас, тўрсимон нақшлари, бигизсимон қиллари, мураккаб «қобирғалари» (ribs) ва анастомоз қилувчи қирралари мавжуд. Анаморфаси Ксилокладиум (*Xylocladium*) туркумига мансуб. Турлари фақат Шимолий ва Жанубий Америкада (айниқса Амазонка дарёси бассейнида) учрайди. Аксарияти сапротрофлар бўлиб, уларнинг кўпчилиги ёғочларни чиритади. *Camillea punctulata* ва *C. tinctor* турлари АҚШ да дарахтларнинг, асосан эман ва явор (*Platanus* sp. – чинорнинг бир тури) дарахтларининг танасида рак кўзғатади.

Туркум: Далдиния (*Daldinia*). Стромалари йирик, қора тусли, ичидаги тўқимаси концентрик, ярим доира шаклли зоналардан ташкил топган. Туркумнинг энг кенг тарқалган тури *Daldinia concentrica* – ҳар хил дарахтларнинг танасини зарарлайди ва уларда стромалари – бўқоксимон мева таначаларини ҳосил қилади. Ўзбекистонда Тошкент вилоятининг Бўстонлиқ туманида ёнғоқ дарахтларида учрайди (Ахмедова, 1960).

Туркум: Розеллия (*Rosellinia*). Туркум субикулом мавжудлиги ва ундан олдин анаморфа босқичи, кейинроқ стромалар ҳосил бўлиши билан характерланади. Строма ичида битта ёки фақат бир неча перитеций мавжуд бўлади. Аскоспоралар шилимшиқ қобиқ ўралган бўлиши мумкин. Турларининг аксарияти дарахт ёғочлари ва ўт-ўланларнинг пояларида сапротроф шаклида ҳаёт кечирилади. *Rosellinia necatrix* тури тоқда илдиз чириш кўзгатади. Бир қатор турлари тирик ўсимликларда эндофит сифатида учрайди, аммо ўсимлик бирор сабабга кўра заифлашса, улар патоген сифатида озиқлана бошлайди. Мисол учун, Швейцарияда *Rosellinia diathrausta* тури айрим қарағай турларининг яланғоч новдаларида споралаш органларини ҳосил қилади; дарахтларнинг яшил қисмларида ва ёки тўқилган новдаларда ҳеч қачон споралаш органларини ҳосил қилмайди.

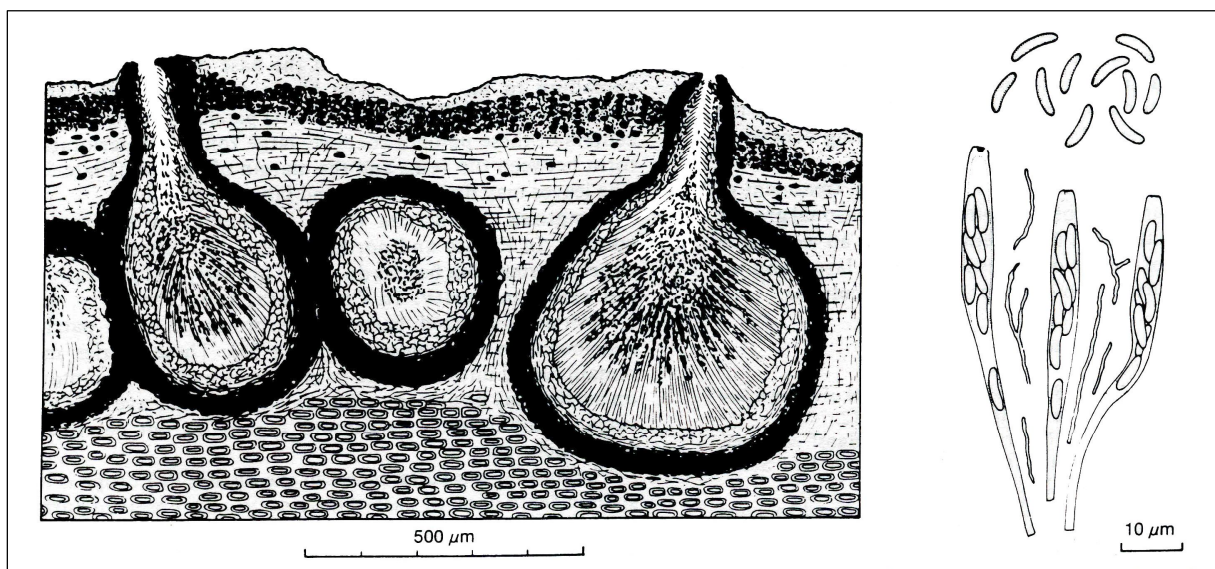
***Xylariaceae* оиласининг бошқа туркум ва турлари.** Юқоридаги туркумлардан ташқари ушбу оиланинг яна 20 тадан кўпроқ бошқа туркумлари мавжуд. *Poronia oedipus* катта, тикка турувчи, оч тусли стромаларини гўнгда, *Podosordaria leporina* эса қуён гўнгида ҳосил қилади. *Thuemenella cubispora* нинг стромалари ёрқин ёки тўқ-сарик тусли, серэт, катталиги теннис коптоғича келади; анаморфаси *Nodulisporium* туркумига мансуб. *Entonaema* туркумининг стромалари желатина-сифат, *Sarcoxydon* туркумини эса серэт, икковиники ҳам оч тусли. *Induratia* туркумининг аскоспоралари икки хужайрали, гиалин ва стромалари жуда қаттиқ. *Pulveria* туркумининг аскокарплари – клейстотецийлар. *Wawelia* туркумининг копрофил турларининг асклари эрта йўқолувчи.

Оила: Диатрипацеа (*Diatrypaceae*). Бу оиланинг турлари ҳам стромалар ҳосил қилади. Уларнинг аксарияти дарахт пўстларида ёки ёғочларда сапротроф шаклида ҳаёт кечирилади. Бир тури – *Eutypa lata* (= *E. armeniaca*) – дунёнинг жуда кўп мамлакатларида мевали дарахтлар (айниқса ўрик, қорағат) ва тоқда эутипоз (рак) касаллигини кўзгатади (Ўзбекистонда карантин касаллик ҳисобланади). Стромалар дарахтлар ва тоқларнинг зарарланган ёғоч қисмларида доғларда ёки яраларда ҳосил бўлади (8.6-расм). Улар қора тусли, узунчоқ, устидан юпқа қатлами кесиб олинса, ичидаги перитецийларни кўриш мумкин. Перитецийлар шар шаклли, узун бўйинчасининг устида оғизчаси бор. Халтачалари тўқмоқ ёки цилиндр шаклли, ажралиб кетмайдиган оёқчаси бор, 8 (баъзан кўп) спорали. Аскоспоралари бир хужайрали, туси оч-сарикдан баъзан қўнғиргача, сал эгилган, калта сосиска шаклли. Парафизалари бор, аммо перитеций етилиши даврида емирилиши мумкин. Анаморфаси *Libertella blepharis* (синоними *Cytosporina* sp.). Конидиялари конидиофораларнинг зич дасталарида ҳосил бўлади, улар бир хужайрали, ипсимон, апельсин тусли ипларда чиқади. Конидиялари ўсмайди ва уларнинг функцияси номаълум, жинсий кўпайишда спермацийлар сифатида роль ўйнаши эҳтимол қилинади.

Ушбу белгилар оиланинг бошқа туркумларига ҳам тегишли. Диатрипе (*Diatrype*) ва асклари кўп спорали Диатрипелла (*Diatrypella*) туркумларининг турлари тўқилган шох-шаббаларда кўп учрайди.

Тартиб: Сордариалес (*Sordariales*). Перитецийлари ёки клейстотецийлари баъзан субикулом ичида, тўқ ёки оч тусли, перифизалари мавжуд, перидийлари терисимон. Асклари базал дасталарда, шакли овоиддан цилиндргача, апикал доирачалари бор. Баъзи турларининг асклари ва парафизалари йўқолиб кетувчи. Аскоспоралари гиалин ёки тўқ тусли, бир ёки икки хужайрали, ҳар хил нақшлари, баъзиларининг шилимшиқ қобиқлари ва ўсмалари бор; кўп турларнинг аскоспораларининг поралари мавжуд. Бир неча туркумларга мансуб бўлган фиалидик анаморфалари бор. Турларининг аксарияти таркибида целлюлоза бўлган ҳар хил субстратларда, гўнгда, ёғочда ва тупроқда сапротрофлардир.

Ушбу тартибнинг кўп турларининг асклари (постмейотик митозлар кўп бўлиши туфайли) кўп спорали; баъзи турларнинг аскларида нормал 8 та эмас, балки 1000 тагача ёки ундан ҳам кўпроқ, аскоспора бўлиши мумкин. Баъзан бунинг тескариси – аскларда 8 тадан кам (тўртта ёки ҳатто битта) аскоспора ҳосил бўлиши ҳоллари ҳам учрайди. Аскда тўртта аскоспора ҳосил бўлишининг сабаби аск ичида мейоздан кейин митоз бўлиниши юз бермаслиги бўлиши мумкин. *Neurospora* sp. турида аскда битта аскоспора мавжуд бўлишининг сабаби – бутун аск аскоспорага хос бўлган ягона қобиқ билан ўралиши ва унинг таркиби мустақил аскоспораларга бўлинмаслиги эканлиги аниқланган. Бундай аскоспоранинг 8 та ядроси мавжуд бўлади.



8.6-расм. *Eutypa lata* турининг перитециал стромасининг кесмаси (чапда), халтачалари ва аскоспоралари (ўнгда)
(Carter, Talbot, 1974 расми, Carter, 1994 дан олинган].

Monosporascus cannonballus (синоними *M. eutypoides*) турининг ҳар бир кенг тўқмоқ шаклли аски ичида ҳам битта шар шаклли, тўқ тусли аскоспора мавжуд бўлади, аммо у бошқа усулда ҳосил бўлади (бу турнинг таксономияси ҳали ноаниқ, аммо баъзи микологлар уни *Sordariales* тартибига киритишади). Бунда ёш аскнинг диплоид ядроси олдин мейоз, кейин митоз усули билан бўлингач, ҳосил бўлган 8 та ядронинг барчаси битта аскоспора ичида қолади. Аммо аскоспоранинг қобиғи ҳосил бўлгандан кейин унинг ичида яна митоз кузатилиши ва битта спорада 16 тагача ядро мавжуд бўлиши мумкин. Бу турнинг аскоспоралари асклардан куч билан отилмайди, балки аск қобиғининг бир қисми емирилиши ёки ёрилишидан кейин асклар ичидан сирғаниб, чиқади. АҚШ да чоп этилган микология фани дарслигида (Alexopoulos et al., 2007) *Monosporascus cannonballus* қовун илдизларида сапротроф сифатида ҳаёт кечиради, дейилган. Аммо кейинги йилларда ўтказилган тадқиқотлар кўрсатишича, ушбу замбуруғ қовун ўсимликларида нисбатан янги ва хавфли (эпифитотия шаклида ривожланадиган) қовун тўсатдан сўлиши касаллигини кўзғатади. Бу касаллик АҚШ, Марказий Америка, Испания, Исроил, Эрон, Тунис, Ливия, Саудия Арабистони, Ҳиндистон, Покистон, Япония ва Тайвань давлатларининг қовун экиладиган арид ва ярим арид минтақаларида кенг тарқалиб, қовун ҳосилига катта иқтисодий зарар етказмоқда. АҚШ, Испания ва Исроил мамлакатларида ушбу касаллик туфайли қовун экиладиган кўп майдонларда ҳосилнинг 25-100% йўқотилмоқда. *M. cannonballus* билан табиатда қовундан ташқари тарвуз ва баъзи бошқа экинлар ҳам зарарланади. Бу замбуруғ тупроқда сапротроф сифатида озикланиши ва кўпайиши,

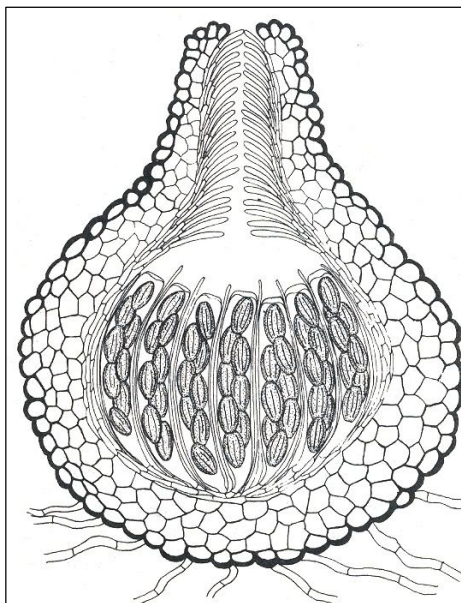
натижада қовун ва бошқа қовоқдошларга мансуб экинлар экилмаган далалар тупроғида ҳам сақланиши тахмин қилинган.

Sordariales тартибига 6 та – *Sordariaceae*, *Tripterosporaceae*, *Chaetomiaceae*, *Coniochaetaceae*, *Lasiosphaeriaceae* ва *Nitschkiaceae* оилалари киради.

Оила: Сордариacea (*Sordariaceae*). Аскокарплари перитеций бўлган турларининг сақланувчи асклари цилиндр шаклли ва мева танчасининг базал қисмида дасталарда ҳосил бўлади, аскокарплари клейстотеций бўлганларининг асклари тўқмоқ шаклли. Аскнинг апикал қисмида пораси бўлиб, аскоспоралар аскдан куч билан отилади. Кўп турларининг аскларида 8 та аскоспора бўлса ҳам, баъзилариникида уларнинг сони кўп бўлиши мумкин. Кўп турларининг аскоспоралари жуда қийин ўсади. Асклар орсиди эни анча катта бўлган парафизалари бўлиши мумкин. *Neurospora* туркуми турларининг аскоспоралари тўқ-қўнғир тусли, думалоқ ёки эллипсоид шаклли, бир ҳужайрали, кўпинча қобиғи атрофи шилимшиқ модда билан ўралган, битта ёки иккита терминал ўсув поралари мавжуд. Бу замбуруғларнинг кўпчилиги гўнгда яшайди.

Ушбу оиланинг барча турларининг аскогонлари аскокарпнинг базал қисмида жойлашади, улар кўп ядроли, чувалашган гифалардан ҳосил бўлади, асклари аскоген гифалар учларида илмоқ усулида ривожланади, гаматецийларида сохта паренхима ва парафизалари мавжуд. Жинсий копуляция аскогон чувалашмаси ёки трихогина билан дифференцияланмаган (вегетатив) гифа ёки конидия ёхуд спермаций вазифасини бажарувчи конидиясимон ҳужайра орасида юз беради.

Туркум: Нейроспора (*Neurospora*). Ушбу туркум турларидан *Neurospora sitophila*, қизил тусли нон моғори, илгари новвойхоналарни ифлослантириб, анча зарар келтирган. Ушбу туркумнинг *N. sitophila* ва *N. crassa* турлари микроорганизмларнинг соф культуралари ва агар-агарли озука муҳитлари билан тадқиқотлар олиб бориладиган микологик ва фитопатологик лабораторияларда энг ашаддий ифлослантирувчи турлардир. *N. sitophila* гетероталлик тур бўлиб, унинг аскогонларини партнёрининг мицелийси ёки конидияларининг ядролари оталантиради. Аскогонда одатдаги усулда аскоген гифалари ва уларда илмоқ усулида асклари ҳосил бўлади. Перитецийлари тўқ тусли, нок шаклли, калта бўйинчали, асклари жуда кўп сонли, цилиндр ёки эллипсоид шаклли, махсус апикал аппарати бор. Улар 8 спорали, парафизалари асклар етилганида йўқолиб кетувчи. Аскоспоралари тўқ-қўнғир тусли, эллипсоид шаклли, қобиғининг устида узунасига жойлашган асаб томирларига ўхшаш чизикча («тирсакча») лари мавжуд (айни шу белгиси учун туркумга *Neurospora* номи берилган). Туркумнинг бошқа – *Neurospora terricola* – тури гомоталлик (8.7-расм).



8.7-расм. *Neurospora terricola*.

Перитеций кесмаси. 200^x
(Müller, Loeffler, 1995).

Ушбу туркумнинг айрим турлари (масалан, *Neurospora tetrasperma*) генетик тадқиқотларда модель организмлар сифатида қўлланилган ва улар билан тадқиқот ўтказган айрим генетик / миколог олимлар (Beadle ва Tatum) Нобель мукофоти лауреатлари бўлишган.

Туркум: Сордария (*Sordaria*). Ушбу туркум турлари гўнгда учрайди. Намояндалари *Neurospora* туркуми турларидан аскоспоралари қобиғи силлиқлиги ва унинг атрофида юпқа ёки қалин шилимшиқ модда қатлами мавжудлиги билан фарқланади. *Sordaria fimicola* тури генетик тадқиқотларда қўлланилади. *Sordaria brevicollis* ва *S. heterothallicus* ва бошқа гетероталлик турларининг спермаций вазифасини бажарувчи микроконидиялари бор.

Туркумлар: Геласиноспора, Аниксиелла ва Диплогеласиноспора (*Gelasinospora*, *Anixiella*, *Diplogelasinospora*). *Gelasinospora* туркуми турлари тупроқ, гўнг ва ўсимлик субстратларида, жумладан илдизларида яшайди, қолган икки туркум намояндалари тупроқ замбуруғларидир. *Gelasinospora* туркуми турларининг мева таначалари перитецийлар, аскоспоралари бир хужайрали, уларнинг қобиқлари устида кўп сонли ўйиклари бор. Баъзи турларда спермаций вазифасини микроконидиялари бажаради. Аскоспоралари қийин ўсади, ўстириш учун уларга юқори ҳарорат, кимёвий бирикмалар билан ишлов берилади. *Anixiella* туркуми турларининг мева таначалари клейстотецийлар бўлиб, аскоспоралари *Gelasinospora* туркуминикига ўхшайди. *Anixiella* ва *Gelasinospora* туркумлариники каби, *Diplogelasinospora* туркуми аскоспораларининг қобиқлари устида ҳам кўп сонли ўйиклари бор, аммо бу туркум аскоспоралари икки хужайрали, улардан бири тўқ тусли, иккинчиси гиалин.

Оила: Триптероспорацеа (*Tripterosporaceae*). Туркумлари *Sordariaceae* оиласининг намояндаларига ўхшайди, аммо буларнинг асклари шишган, апикал доирачалари йўқ ёки улар нофункционал. Кўнгир тусли аскоспоралари бир ёки икки хужайрали, 1-4 пўрали, қобиғи атрофида шилимшиқ модда қатлами мавжуд. Икки хужайрали турларида пасти хужайра гиалин ва кичикроқ. Турларининг аксарияти копрофиллар, баъзилари ўсимлик қолдиқларида ва тупроқда яшайди.

Туркум: Подоспора (*Podospora*). Бу туркум турлари ўсимликхўр ҳайвонлар гўнглариининг нам камерага қўйилган деярли ҳар бир намунасида топилади. Аскокарплари перитецийлар, асклари ораларида парафизалари мавжуд, аскоспораларининг апикал ўсув пўралари бор, уларнинг устки хужайралари тўқ, пасткилари гиалин тусли, учларидан чиқадиган ҳар хил шаклли шилимшиқ моддадан ташкил топган ўсмалари мавжуд. Турлари гетероталлик ёки иккиламчи гомоталлик. *Podospora anserina* тури кейингиларнинг мисоли бўла олади. Унинг аскида 4 та икки ядроли аскоспора ҳосил бўлади (ҳар бир спорадаги ядролар иккита қарама-қарши жинсий типга мансуб). Аммо баъзан «анормал» аскоспорогенез жараёнида аскада 5 та спора ҳосил бўлиб, улардан учтаси икки ядроли ва иккита кичикроқлари бир ядроли бўлади. Бир ядроли аскоспоралардан ҳар хил жинсли мицелийлар ўсиб чиқади ва улар ўз ичларида стерил бўлади. Аммо уларнинг соф культурадаги колонияларини чатиштирганда перитецийлар ҳосил бўлади. Бу турнинг спермацийлар вазифасини бажарувчи микроконидиялари мавжуд.

Оила: Хетомиацеа (*Chaetomiaceae*). Ушбу оила *Sordariales* тартибига молекуляр тадқиқотлар натижалари асосида киритилган. Бу оиланинг туркумлари *Sordariaceae* оиласининг турларидан одатда шар ёки овоид шаклли асклари, аскларининг апикал доирачаси йўқлиги ва перитецийлари ёки клейстотецийлари ичида асклари йўқолиб кетувчи эканлиги билан фарқланади. Буларнинг яна бир характерли белгиси – аскокарплари қобиғидан узун сочларга ўхшаб ўсиб чиқадиган ўсмалари мавжудлигидир. Бундай «сочлар» *Microascales* тартибининг *Lophotrichus* ва *Kernia* туркумларининг аскокарплари устида ҳам мавжуд бўлади, аммо, *Chaetomiaceae* оиласи турларида аскокарпда базал дасталар шаклида ҳосил бўладиган асклардан фарқли ўлароқ, уларнинг

асклари мева таначаси ичида тарқоқ ҳолда жойлашган бўлади. Турлари целюлоза парчаловчилар бўлиб, қоғоз ва пахтадан тайёрланган маҳсулотларда кўп учрайди, баъзилари ўсимлик қолдиқлари ва гўнгда ҳам яшайди. Ушбу оилага аскокарплари клейстотеций бўлган намояндаларидан *Thielavia* ва *Chaetomidium* туркумлари ҳамда асклари цилиндр шаклли бўлган *Achaetomium* туркуми мансуб.

Оила: Кониохетацеа (*Coniochaetaceae*). Бу оилага мева таначалари клейстотецийлар бўлган *Coniochaeta* ва *Coniochaetidium* туркумлари киради. Стромалари йўқ, асклари сакланувчан ёки йўқолиб кетувчи, фиалидик анаморфалари мавжуд. Бу оиланинг туркумлари *Sordariaceae* оиласи турларидан аскоспораларининг узунчоқ шаклли ўсув поралари мавжудлиги билан фарқланади. Турлари гўнгда ва чириётган дарахтларда яшайди.

Оила: Лазиосфернацеа (*Lasiosphaeriaceae*). Бу оила турларининг аскоспоралари рангсиз ёки фақат баъзи қисмлари тўқ тусли, ўсув поралари йўқ. Оиланинг Церкофора (*Cercophora*) ва Бомбардия (*Bombardia*) туркумларининг аскоспоралари аскоспорогенез жараёнининг кўп қисмида икки хужайрали, узунчоқ ва рангсиз. Спораларининг ҳар икки томонида узун ўсмалари бўлгани учун улар чувалчанг шаклли бўлиб кўринади. Аскоспорогенез охирида споранинг устки хужайраси ўсиб, пастки хужайрадан катта бўлиб қолади ва тўқ тус олади. Бу икки туркум перитецийларининг перидийлари билан фарқланади. *Bombardia* туркумининг перидийлари жуда қалин, ўлчами хужайраларнинг беш қатламининг ўлчамига тенг. Бу оилага яна бир – Лазиосферия (*Lasiosphaeria*) туркуми мансуб.

Оила: Ничкиацеа (*Nitschkiaceae*). Аскокарпларининг оғизчалари йўқ ва улар баъзи турларда устки қисмидан ёрилиб очилади. Аскоспоралари одатда субикулюм ичида жойлашади, улар унитуникат, йўқолиб кетувчи, кўп турларининг парафизалари йўқ. Анаморфалари номаълум. Турларининг кўплари дарахт новдаларида сапротроф, айримлари микопаразитлардир.

Акантоничкия (*Acanthonitschkia*) туркумининг аскокарплари тўқ тусли, йўғон хужайрали гифалардан ташкил топган ва шохларга ўхшаш новдалари бўлган субикулюмдан чиқади.

Тартиб: Мелиолалес (*Meliolales*). Бу тартиб турлари ўсимликлар устида кўпинча қалин, қорамтир тусли, бахмалсимон қатлам ҳосил қилади ва шу сабабдан уларни «қора ун-шудринг замбуруғлари», деб ҳам аташади. Улар юксак ўсимликларнинг облигат паразитлари бўлиб, паразитизм усули ўта ихтисослашган. Замбуруғларнинг ушбу кичик гуруҳи турлари хўжайин ўсимликларнинг барглари ва поялари устида тўқ тусли, гифоподийлари кўп бўлган мицелий ҳосил қилади. Перитецийларининг кичик остиолалари (устьицалари, оғизчалари) бор, асклари перитеций асосида базал дастада, парафизалари латерал шаклда гименийдан ташқарида ҳосил бўлади. Тўқ тусли ва бир неча хужайрали аскоспоралари учида махсус апикал аппарати мавжуд бўлмаган унитуникат асклардан куч билан отилади.

Бу оила турлари асосан тропикларда ҳамда кам сонли баъзилари муътадил иқлимли минтақаларнинг иссиқроқ қисмларида учрайди, иссиқ ва арид (қуруқ) иқлимли минтақаларда топилмаган. Улар кўзгатадиган касалликларнинг иқтисодий аҳамияти йўқ ёки жуда кам ва уларга қарши кураш чораларини қўллаш лозим бўлмайди, аммо баъзи турлари (масалан, какао дарахтида *Meliola* sp.) дарахт барглари сатҳини камайтириши мумкин. Марказий Европада учрайдиган ягона тури – *M. niessleana* – *Ericaceae* оиласи турлари (масалан, брусника) ни зарарлаб, устида қўнғир гифалар қатламини ҳосил қилади.

Ушбу тартиб турларининг ўзига хос гифоподийлари мавжуд. Улар калта оёқчада ҳосил бўладиган бошча шаклида (capitate) ёки тикка ўсувчи ва уч қисми бироз ўткирлашган бутилка шаклида (mucronate) бўлади. Бошча шаклли гифоподийлар аппрессорий вазифасини бажаради – улар хўжайин ўсимлик тўқимасига ёпишади ва гифоподийдан ўсиб чиққан гаусторийлар ўсимлик кутикуласини тешиб, эпидермис

хужайраларига киради. Бутилка шаклли гифоподийлар ўсимлик тўқимасига замбуруғ гаусторийлари билан кирган жойлардан узокдаги мицелий қисмларида жойлашади. Бу гифоподийлар конидиоген хужайра вазифасини бажариши ва уларда спермацийлар ҳосил бўлиши хабар қилинган. Гифоподийлардан ташқари *Meliolales* тартиби турларининг мицелийларида қалин, эгри-бугри ва дағал қиллари мавжуд ва улар аскокарплари қобиғининг устларида ҳам ҳосил бўлиши мумкин.

Бу тартибга битта Мелиолацеа (*Meliolaceae*) оиласи киради. Унинг намояндалари қиллари бор-йўқлиги, аскокарпларининг ташқи кўриниши ва аскоспораларининг хужайралари сонига қараб туркумларга ажратилади. Буларнинг намуналари сифатида *Meliola caesariae*, *M. floridensis*, *M. hamalii-angustifolii*, *M. hamaliicola* ва *M. palmicola* турларини кўрсатиш мумкин.

Муҳокама учун саволлар

1. Пиреномицетлар тартиблар гуруҳи турлари бошқа гифали замбуруғлардан қандай ўзига хос, характерли белгилари билан ажралиб туради?
2. Пиреномицетларга мансуб бўлган эндофит, фитопатоген, микопаразит ва токсин ҳосил қилувчи замбуруғларнинг мисолларини келтиринг.
3. Инсонлар ва иссиққонли ҳайвонларда пиреномицет замбуруғларнинг қайси турлари касаллик қўзғатади?
4. Пиреномицетларнинг классификацияси. Пиреномицетлар тартиблар гуруҳига нечта ва қайси тартиблар киради?
5. Пиреномицетларга мансуб бўлган *Gnomonia leptostyla* тури билан Ўзбекистонда қандай дарахт тури зарарланади ва ушбу касалликнинг номи нима?
6. Инсонларда алиментар токсик алейкия ва эрготизм касалликлари пиреномицетларнинг қайси турларининг токсик бирикмалари туфайли ривожланади?
7. Пиреномицет замбуруғларнинг қайси турлари ҳашаротларнинг паразитларидир?
8. *Gibberella* туркумига мансуб бўлган пиреномицет замбуруғларнинг анаморфалари қайси туркумга мансуб?
9. Пиреномицетларга мансуб бўлган *Gaeumannomyces graminis* тури буғдой ва бошқа ғалла экинларида қайси касалликни қўзғатади?
10. Қайрағочда *Ophiostoma ulmi* ва *Ophiostoma novo-ulmi* пиреномицет замбуруғлари қўзғатадиган голланд касаллигининг белгилари нималардан иборат ва бу касаллик Ўзбекистонда учрайдими?
11. Шолида пиреномицет замбуруғлардан *Magnaporthe grisea* тури анаморфа босқичида қайси касалликни қўзғатади?
12. Каштан дарахтларини вайрон қилувчи рак касаллигини пиреномицет замбуруғларнинг қайси тури қўзғатади?
13. Пиреномицетларнинг *Sordariales* тартибига кирувчи *Monosporascus cannonballus* тури қайси ўсимлик турларини зарарлайди ва уларда қандай касаллик қўзғатади?
14. «Қора ун-шудринг» замбуруғлари пиреномицетларнинг қайси тартибига мансуб? Уларнинг тузилишини таърифлаб беринг.

ЮКСАК ЗАМБУРУҒЛАР. ДИСКОМИЦЕТЛАР – ДИСКОМИЦЕТЕС (*DISCOMYCETES*) ТАРТИБЛАР ГУРУҲИ

Дискомицетлар – Дискомицетес (*Discomycetes*) тартиблар гуруҳи. Дискомицетларнинг яшаш тарзи бўйича гуруҳлари. Дискомицетларнинг аскокарплари ва аскларининг тузилиши. Оперкулят ва иноперкулят асклар. Лишайниклар ва лишайник ҳосил қилувчи дискомицет замбуруғлар. Микориза ҳосил қилувчи дискомицет замбуруғлар.

Дискомицетларнинг классификацияси. Дискомицетлар тартиблар гуруҳининг *Medeolariales*, *Rhytismatales*, *Helotiales*, *Gyalectales*, *Lecanorales* ва *Pezizales* тартиблари. Фитопатология нуктаи назаридан муҳим туркумлари: *Rhytisma*, *Lophodermium* (*Rhytismatales*), *Monilinia*, *Sclerotinia*, *Stromatinia*, *Diplocarpon*, *Pseudopeziza*, *Sclerotium*, *Discocainia*, *Atropellis* (*Helotiales*). Истеъмол қилинадиган дискомицет кўзикоринлар.

Мавзу бўйича адабиётлар: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11.

Қириш. Гуруҳнинг барча турларининг аскокарплари (жинсий, халтачали мева таначалари) очик – апотетий. Одатда апотетийлар ликопча, думалоқ ёстиқ ёки яссирок пиёла шаклли, ёрқин (сарик, апельсин, қизил ёки жигарранг) тусли. Етилган апотетийда ташқарига очиладиган гимений ҳосил бўлади ва ундаги, кўпинча парафизалар орасида жойлашган, цилиндр ёки овоид шаклли аскларидан аскоспоралар куч билан отилади. Ушбу гуруҳ ичида хилма-хил турдаги замбуруғларнинг ривожланишида бу жараённинг фарқлари ҳам бўлиши мумкин.

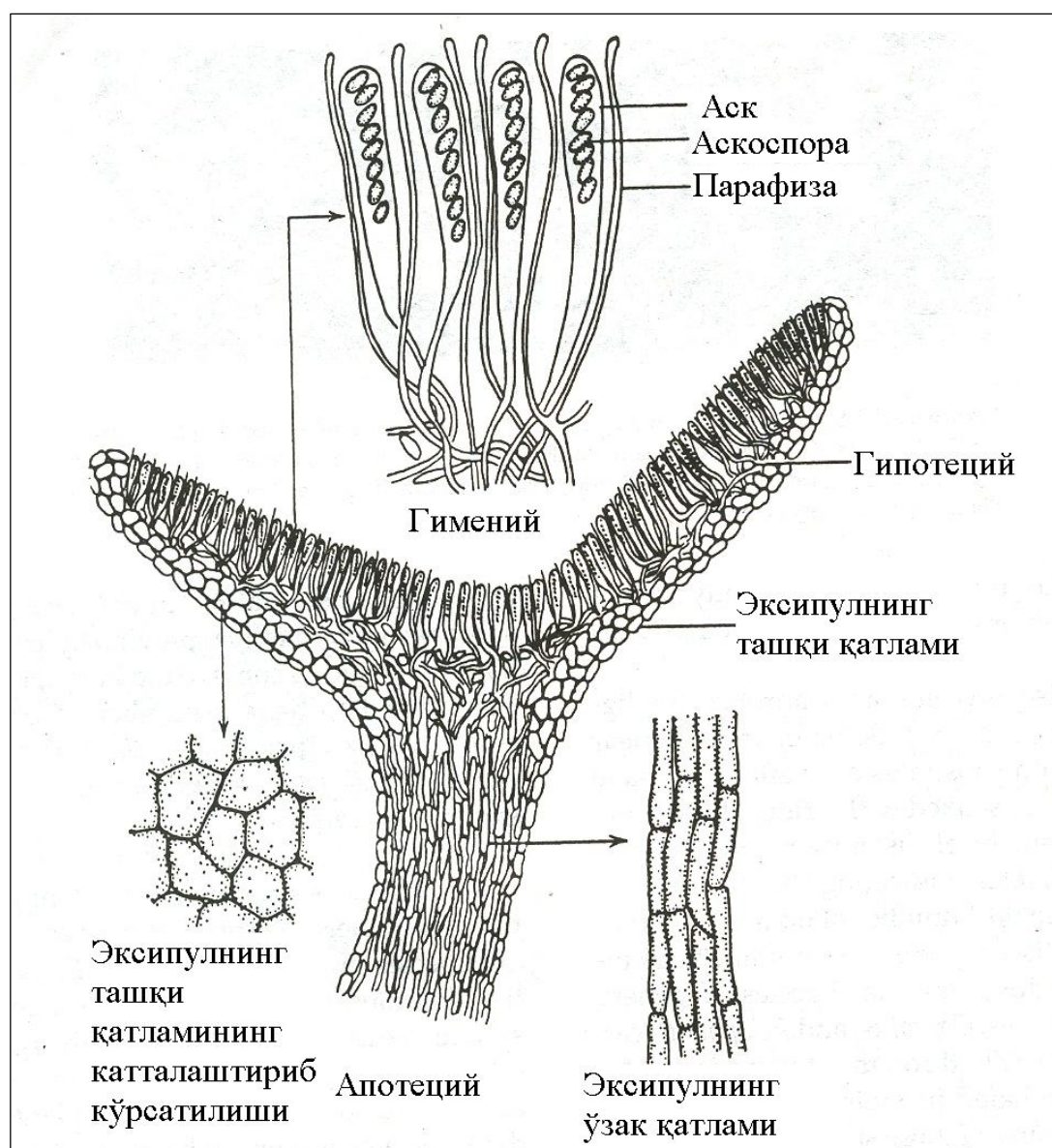
Анъанага кўра ва аскларининг очилиши (ва аскоспоралар аскдан чиқиши) усулига қараб дискомицетлар икки гуруҳга – оперкулят ва иноперкулят дискомицетларга бўлинади (9.2-расм). Оперкулят дискомицетлар гуруҳига киритилган баъзи турларнинг аскокарплари ер остида ҳосил бўлади ва улар бутунлай ёпиқ. Бундай мева таначаларида асклар уларнинг ички камераларини қоплайди ёки гифа тўқималари орасида тарқок жойлашади, аскоспоралари эса нофаол тарқалади; бунда кўпинча спораларни ўтхўр хайвонлар ёйди, улар ушбу хайвонларнинг ичидан ўтади ва гўнги билан тарқалади. Айрим бошқа оперкулят дискомицетларнинг аскокарплари мавжуд эмас ва улар бевосита мицелийда споралари куч билан отиладиган асклар ҳосил қилади. Оперкулят ва иноперкулятлардан ташқари учинчи гуруҳ ҳам мавжуд ва улар асосан лишайник ҳосил қилувчи, *Lecanorales* тартибига кирувчи турлардир; улар аскларининг тузилишига қараб аниқланади. Баъзи дискомицетларнинг мураккаб тузилишга эга бўлган анаморфа босқичлари бор ва айрим, сони кўп бўлмаган турлари фақат телеоморфа босқичига эга.

Дискомицетларнинг кўп турлари таркибида лигнин ва целлюлоза бўлган ўсимлик қисмларида сапротрофлар, бошқалари (масалан, *Ascobolus*, *Coprotus* ва *Iodophanus* туркумлари) гўнга кўп учрайди. Ривожланиш циклида уларнинг кўпчилиги хайвонларнинг ошқозон-ичак системасидан ўтиши туфайли, уларни агар-агарли муҳитларда ўстириш қийин. Фитопатоген турларидан баъзилари (масалан, *Medeola* ва *Nothofagus* туркумлари турлари) нинг хўжайин ўсимликлар доираси жуда чекланган. Иккинчи томондан *Sclerotiniaceae* оиласи турлари зарарлайдиган ўсимлик турлари ниҳоятда кўп. Дискомицетлар ораларида эндофитлар (айниқса нинабаргли дарахтлар билан алоқада яшовчи турлар кўпчиликка маълум) ва ўсимликлар билан микориза ҳосил қилувчи турлар мавжуд. Кейингилардан кўп дарахтлар, айнақса эман билан микориза ҳосил қилувчи, ёкимли ҳиди ва таъми билан машҳур бўлган трюфель (*Tuber* туркуми) замбуруғларини кўрсатиш мумкин. Энг кам ўрганилган дискомицетлар – булар лишайниклар таркибидаги бир неча тартибга мансуб бўлган минглаб турлардир. Айрим дискомицетларнинг яшаш тарзи 9.1-жадвалда кўрсатилган.

Дискомицетларнинг аскокарплари. Апотецийнинг танаси уч қисмдан – гимений, гипотеций (ёки субгимений) ва эксипулдан ташкил топади (91-расм).

9.1-жадвал. Дискомицетларнинг яшаш тарзи бўйича асосий гуруҳлари
(Alexopoulos et al., 2007)

Иноперкулят дискомицетлар	<i>Leconorales</i> тартиби турлари	Оперкулят дискомицетлар
Эндифитлар	Лишайник ҳосил қилувчилар	Микориза ҳосил қилувчилар
Ўсимликлар паразитлари	Лишайникларда паразитлик қилувчилар	Ўрмонларда ёнғин бўлган жойларда яшовчилар
Лишайник ҳосил қилувчилар		Мочевинани ўзлаштирувчилар
Лишайникларда паразитлик қилувчилар		Лишайник ҳосил қилувчилар
Е-типи микориза ҳосил қилувчилар		



9.1-расм. Апотеций тузилишининг схемаси.

Апотецийнинг танаси ҳар хил тўқималардан ташкил топиши мумкин
(Alexopoulos et al., 2007)

Гимений апотечий дискининг устки қисмини қоплаб олган тўқмоқ ёки цилиндр шаклли асклар ҳамда кўпинча асклар ораларида жойлашган парафизалардан ташкил топади. Баъзи апотечийларда парафизаларнинг учлари шохланиб, асклар қатлами устида бир-бирига қўшилиб кетади ва **эпитеций** қатламини ҳосил қилади. **Гипотечий** – бу бевосита гимений остида жойлашадиган, бир-бири билан чатишиб, чувалашиб кетган гифалардан ташкил топган юпка қатламдир. Аскокарпнинг гипотечий ва гименийни тикка ушлаб турадиган серэт қисми (ўзига хос «оёқчаси») **эксипул** деб аталади. Эксипул ташқи (ectal exipulim) ва ўзак (medullary exipulum) қисмларидан ташкил топади. Апотечийларнинг таналари ҳар хил типлардаги тўқималардан ташкил топиши мумкин ва бундай тўқималарнинг деярли ўнтакча хиллари мавжуд.

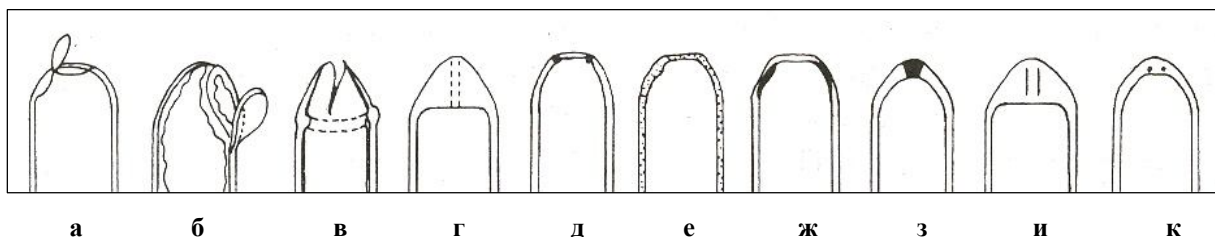
Пиреномицетлардаги каби дискомицетларнинг аскокарплари ривожланиши ҳам вегетатив гифалар ўрамлари ичида жойлашадиган битта ёки баъзан бир неча аскогондан бошланади. Апотечийлар уч – клейстогимениал, эугимногимениал ва парогимногимениал – типларида ривожланиши мумкин. **Клейстогимениал** типда аскогоннинг оёқча хужайрасидан ёки унинг атрофидаги мицелий гифаларидан ўсиб чиқадиган стерил гифалари аскогон атрофини тўла ўраб олиб, ғовак қатлам ҳосил қилади. Кучли шохланиб ўсган гифаларнинг марказий қисмида аскогоннинг кичик шарчаси ҳосил бўлади. Апотечий муртагининг тўқималари дифференциялашиб бошлаганида, ташқи қатлам хужайралари ўсиб, сохта паренхиматик қобик ҳосил қилади, бу вақтда ички қатламларидаги гифалар шохланиб ўсишни давом эттиради ва марказий қисми тўлдиради, паренхиматик қобик ҳам катталашади. Апотечий шарининг ичида бўшлиқ ҳосил бўлади ва бу вақтда бўшлиқ ичини қоплаган хужайралар ўсиб, палисад қатлам ҳосил қилади. Аскогон атрофидаги бошқа гифалар парафизаларга айланади. Айни вақтда аскогондан ўсиб чиққан аскоген гифалари учларида асклар шакллана бошлайди. Бу вақтгача ривожланаётган аскокарп ёпиқ бўлади. Мева таначалари ер остида бўладиган турларнинг апотечийлари ёпиқ ҳолатида қолади. Бошқа формаларда шаклланаётган гимений етилгач, унинг устидаги қобик қатлам ёрилади.

Эугимногимениал типда аскокарп ривожланиш бошланишиданок очик бўлади; бунда аскогон усти ҳеч қачон гифалар қатлами билан қопланмайди, унинг атрофидан ўсиб чиқадиган гифалар палисад қатлам ҳосил қилиб, парафизаларга айланади. Баъзи эугимногимениал аскокарпларнинг эксипули ҳосил бўлади, бошқаларида бўлмайди. **Парогимногимениал** типи эугимногимениал типига яқин, аммо бунда гимений, клейстогимениал типдаги каби ривожланиб, қисман химояланган бўлади. Яъни аскогон ёнларидаги стерил гифалар ўсиб аскогон устида қобик ҳосил қилади, аммо бу қобик тўла ёпиқ бўлмайди. Ўсаётган аскокарп очик ҳолда қолиб, унинг гименийси асклар ва парафизалардан ташкил топади.

Дискомицетларнинг асклари. Дискомицетлар классификациясида аск апекси (учки қисми) нинг тузилиши ва (аскоспоралар чиқиши жараёнида) аск очилиши усули асосий белгилар ҳисобланади. Уларнинг баъзи турларининг классификациясида, доимо турғун белги бўлмаса ҳам, аск аъзоларини йод билан бўяш натижаларидан фойдаланилади. Дискомицетларнинг аксарияти спораларини аскларнинг учидаги ҳар хил тузилмалар ёрдамида куч билан отади. Асклар уч қисмларининг бир нечта хил тузилиши **9.2-расм**да кўрсатилган. Иноперкулят асклар типда споралар апикал халқа шаклли тешик (пёра) лардан чиқади (**9.2-г, з-к расм**лар). Оперкулят ёки субоперкулят типда аскоспоралар аск учидаги ошиқ-мошиққа ўхшаш механизми мавжуд бўлган қалпоқча (қопқоқча) ёрдамида очиладиган жойларидан чиқади (**9.2-а, б, д, е, ж расм**лар). Лишайник ҳосил қилувчи дискомицет турларда аск апексининг ички юпка қобиғи унинг тепа қисмидаги қалин қобиғини ёради ва аскоспоралар ўша ёриқдан чиқади.

Pezizales тартибига кирувчи ва баъзи бошқа дискомицетлар таксономиясида қўлланиладиган қўшимча белгилар каторига уларнинг аскокарпнинг бир нечта жойларидаги септаларида яққол кўринадиган тикинлари бўлган пёралари ҳамда септа атрофларида Воронин таначалари мавжудлиги киради. Септа пёралари тикинларининг

морфологияси ҳар хил – нотўғи шаклли аморф массадаан яхши ихтисослашган, радиал қувурчалардан ташкил топган, гумбаз шаклли тузилмагача бўлиши мумкин. Воронин таначаларининг кўпчилиги усти нотекис бўлган шар шаклли, баъзиларининг ўлчамлари ҳар хил ва бошқалари кўп бурчакли.



9.2-расм. Дискомицетлар асқларининг апекслари тузилиши:

а-д: спора тарқалиши учун хизмат қилувчи апикал механизмлар; е-ж: Мельцер реактиви билан бўялганда позитив амилоид реакция (кўк тус) ҳосил бўлиши қора рангда ёки кичик нуқтачалар фонида кўрсатилган.
а - типик оперкулят (қалпоқчали) апекс (*Pezizales*); **б** - субоперкулят апекс (*Sarcoscyphaceae - Pezizales*);
в - апекс вертикал тешик билан очилиши - оперкулят апекс модификацияси (*Pezizales*); **г** - типик иноперкулят апекс (пўра ва спора тарқалиши бошланишига қадар уни ёпиб турадиган тикини пунктирда кўрсатилган) (*Heliotales, Ostropales* ва *Phacidiales*); **д** - пўраси жуда кенг оперкулят апекс (*Cyttaria*); **е** - аск қобиғи йод билан диффуз бўялиши, оперкулят апекс (*Pezizaceae, Ascobolaceae - Pezizales*); **ж** - оперкулят апекс халқа шаклида бўялиши (*Pezizaceae - Pezizales*); **з** - кенг пўрали ва тикинли иноперкулят апекс;
и - кичик, цилиндр шаклли тикинли иноперкулят апекс; **к** - кичик халқа шакли, тикинли иноперкулят апекс (Korf, 1973, R.W. Schneetz расми, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган).

Лишайниклар. Жуда кўп дискомицет замбуруғлар лишайник ҳосил қилувчилардир. Лишайник – бу замбуруғ билан сув ўти ёки цианобактериядан ташкил топган комплекс бўлиб, улар биргаликда ягона тана – таллом ҳосил қилади. Унинг замбуруғ қисми **микобионт**, фотосинтетик қисми эса **фотобионт** (эски номи фикобионт) деб аталади. Ҳар бир лишайникнинг танаси иккита ёки кўпроқ организмдан ташкил топган бўлса ҳам, уларнинг талломлари морфологик жиҳатдан турғун формаларни ҳосил қилади ва улар мустақил турлар сифатида қабул қилинади. БНХК га кўра лишайникнинг номи сифатида микобионт номи қўлланилади.

Ер юзида мавжуд бўлган барча замбуруғ турларининг тахминан ярми аскомицетлар бўлиб, уларнинг деярли ярми сув ўтлари билан лишайниклар ҳосил қилувчилардир ва бу замбуруғларнинг аксарияти дискомицетларга, озроқ қисмлари пиреномицетлар ва базидиомицетларга мансуб. Дискомицетлар ва пиреномицетлар ҳосил қилган лишайникларга, мутаносиб равишда, **дисколишайниклар** ва **пиренолишайниклар** дейилади. Ҳисоб-китобларга кўра фанга тахминан 13 500 та лишайник (ва микобионтлар – замбуруғ турлари) маълум бўлиб (Hawksworth, 1991), уларнинг фотобионтлари бори-йўғи тахминан 100 та турга, асосан яшил сув ўтлари (*Chlorophyta*) ва цианобактерияларга мансуб. Бундан кўриниб турибдики, битта фотобионт ҳар хил ва кўп сонли замбуруғ партнёр (шерик) ларига эга бўлиши мумкин. Кўпинча таксономик жиҳатдан бир-бирига яқин бўлган замбуруғлар сув ўтларининг ҳам таксономик жиҳатдан бир-бирига яқин бўлган турлари билан лишайниклар ҳосил қилади.

Битта лишайник турининг талломи иккитадан кўп – учта ёки тўртта партнёрга эга бўлиши мумкин. Уч партнёрли лишайникларнинг талломи асосий фотобионт бўлган сув ўтидан, битта турга мансуб бўлган микобионтдан ва иккиламчи фотобионт бўлган цианобактериядан ташкил топади. Бундай лишайникларда фотобионт органик модда синтез қилади, цианобактерия ҳаводан азотни бойлаб олади ва замбуруғ асосан лишайникни сув ва бошқа моддалар билан таъминлайди.

Баъзи бошқа ҳолларда лишайник партнёрлари ораларидаги алоқалар аниқ эмас. Масалан бир талломда фотобионтдан ташқари иккита микобионт бўлган ҳолларда иккинчи замбуруғ турига лишайникнинг паразити сифатида қаралади.

Лишайниклар дунёнинг барча жойларида тарқалган бўлиб, улар ҳар хил субстратларда – сахроларда тупроқ устида, тошлар ва вулқонлардан оққан лавалар устида, қоялар устида ва ичида, кутбий минтақаларда музлаган субстратлар устида ва ичида, дарахтлар пўстларида ва баргларида, мармар тошлар ва катта Галапагос тошбақаларининг қалқонлари устида ҳамда денгизлар ва дарёлар бўйида ва кўп бошқа жойларда учрайди.

Лишайниклар мустақил организмлар бўлиб, улар замбуруғларга ҳам, сув ўтларига ҳам ўхшамайди. Деярли барча лишайниклар талломининг асосий қисмини замбуруғ ташкил қилади ва фақат жуда кам турларида (масалан, *Coenogonium* туркумида) сув ўти доминантдир. Лишайникларнинг таналари тузилиши икки хил бўлиб, биринчисида сув ўтларининг ҳужайралари талломнинг ҳар хил жойларида, кўпроқ ёки камроқ даражада, равон тарқалган бўлса, иккинчисида улар таллом ичида яққол ажралиб турувчи қатламларни ҳосил қилади. Маълум бўлган лишайникларнинг аксариятининг талломлари иккинчи типга мансуб. Уч партнёрли лишайникларда цианобактериялар талломнинг ичида ёки ташқарисидаги цефалодий деб аталадиган махсус тузилмаларида жойлашади. Лишайникларнинг ўсиши чекланмаган ва уларнинг ҳар бир бўлагидан янги лишайник ўсиб чиқиши мумкин. Лишайниклар кўп умуртқасиз ва умуртқали ҳайвонлар учун озуқа бўлиб хизмат қилади, масалан шимолий кенгликларда «ягель», ёки буғу йўсини деб аталадиган лишайник (*Cladonia rangiferina*) қиш пайтида шимол буғуларининг муҳим озуқа манбаидир. Лишайниклар ҳақида батафсил маълумотлар адабиётлар (масалан, Alexopoulos et al., 2007) да мавжуд.

Дискомицетлар – ўсимлик паразитлари. Иноперкулят дискомицетларнинг кўп турлари ўсимлик паразитларидир. Уларнинг баъзи кам ўрганилган турларидан *Medeola virginiana* ўсимликларнинг битта турида, *Cyttaria* sp. эса битта туркумида учрайди. Бошқа иноперкулят дискомицетлар, масалан *Rhytismatales* ва *Helotiales* тартиблари турлари Ер қуррасининг шимолий ярим шарида игнабаргли дарахтларни зарарлашга мослашган бўлиб, уларнинг игнабарглари тўкилиб кетишини кўзғатади. Улар узоқ йиллар давомида қишин-ёзин эпифитотия шаклида ривожланиб, дарахтлар пакана бўлиб қолиши ёки нобуд бўлишига сабаб бўлади. Дуглас окқарағайи (пихта) ни зарарловчи, *Rhytismatales* тартибининг *Rhabdocline pseudotsugae* ва *R. wierii* турлари буларнинг мисоли бўлиши мумкин. Ушбу тартибнинг бошқа намоёндалари игнабаргли ва кенг баргли дарахтларнинг кўп турларини зарарлайди.

Sclerotiniaceae оиласи турлари данак мевали дарахтларда қўнғир чириш ҳамда турли сабзавот, полиз экинлари, картошка, гуллар ва бошқа ўсимликларда оқ чириш кўзғатади. Атиргул баргларида қора доғланиш касаллигини *Diplocarpon*, сабзавот ва меваларда кулранг чиришни *Botrytis* (телеоморфаси *Botryotinia*) туркуми турлари кўзғатади.

Эндифит дискомицетлар. Булар яхши ўрганилмаган ва уларнинг аксарияти *Rhytismatales* ва *Helotiales* тартибларига мансуб; бу замбуруғлар айниқса игнабаргли ва айримлари ёпиқ уруғли ўсимликларнинг эндифитларидир. *Rhabdocline parkeri*, *Lophodermium conigenum* ва *L. piceae* уларнинг мисоллари бўлиши мумкин.

Микориза ҳосил қилувчи дискомицетлар. Бир қатор оперкулят дискомицетлар, жумладан *Pezizales* тартибининг тахминан 10 та оиласига кирувчи турлар эктомикориза ҳосил қилувчилардир. Улардан ташқари айрим дискомицетлар эктэндо-, эрикоид ва момотропоид типдаги микоризаларни ҳосил қилади.

Эктомикориза ҳўжайин ўсимлик илдизлари замбуруғ гифаларининг терисимон қатлами (мантия) билан қопланиши ҳамда замбуруғ гифалари илдиз пўстининг бир неча энг устки ҳужайралар қатламидаги ҳужайралараро бўшлиқларда тарқалиб, «Хартиг тўри» ни ҳосил қилиши билан тавсифланади. Одатда эктомикориза ҳосил қилувчилар сифатида базидиомицетлар кўрсатилади, аммо бир қатор аскомицетлар ҳам бу жараён иштирокчилари эканлиги исботланган. Ерости мева таначаларига эга бўлган *Tuber*, *Terfezia*, *Genea* ва *Elaphomyces* туркумлари турлари уларнинг мисоли бўла олади.

Эктэндомикориза эктомикоризага ўхшайди, мантия ва Хартиг тўри мавжуд бўлади, аммо бунда замбуруғ гифалари баъзи эпидермис ҳужайралари ичига ҳам киради. Бу

микоризани ҳосил қилувчи замбуруғлар асосан *Otidaceae* оиласининг *Wilcoxinia* туркумига мағсуб; баъзи бошқа дискомицетлар ҳам эктэндомикориза ҳосил қилиши мумкин.

Эрикоид микориза номини замбуруғларнинг *Ericales* тартибига кирувчи *Vaccinium* (черника, голубика) ва *Monotropa* туркумларига мансуб ўсимлик турлари билан алоқаси туфайли берилган. Бу типда замбуруғ гифалари мантия ҳосил қилмасдан, илдиз устида ғовак қатлам ҳосил қилади; баъзи гифалар кичик илдизлар қобиғининг ҳужайраларига кириши мумкин. Бунда ҳўжайин ўсимлик гифа ҳужайраларини емириши кузатилади. Бу типдаги микориза ҳосил қилувчи замбуруғлар иноперкулят *Hymenoscyphus* ва ерости аскокарплари бўлган *Elaphomyces* туркумларига мансуб.

Мочевина ўзлаштирувчи ва ёнғиндан кейин ўсувчи дискомицетлар. Баъзи дискомицетлар (*Ascobolus*, *Byssonectria*, *Peziza* туркумлари турлари ва б.) таркибида хайвонлар сийдиги ва аммоний кўп бўлган тупроқларда яхши ўсади ва споралаш аъзоларини ҳосил қилади.

Бошқа дискомицетлар (*Anthracobia*, *Peziza*, *Helvella*, *Pyronema* ва *Morchella* туркуми турлари) ўрмонлар ва бошқа жойлардаги ёнғиндан кейин ўша жойларнинг тупроқларида жуда яхши ўсади. Бу турлар ҳар хил гидролитик ферментларнинг катта миқдорларини синтез қилади, ўсиши ва репродуктив цикли тез кечади ҳамда улар гомоталлик эканлиги билан характерланади.

Дискомицетларнинг классификацияси. Кириш қисмида таъкидланганидек, дискомицетлар классификациясида асклар очилиши, аскокарп ривожланиши усуллари ва турларнинг морфологияси асос қилиб олинган. ДНК сиквенсларининг таҳлилари кўрсатишича, дискомицетлар монофилетик бўлмасдан, учта парафилетик гуруҳ – иноперкулятлар, леканорлар ва оперкулят дискомицетлар гуруҳларидан ташкил топганлиги тахмин қилинади. ДНК таҳлилларининг натижалари бу замбуруғларнинг айрим гуруҳлари, масалан, морфологик белгилари асосида ажратилган *Pezizales* тартиби монофилетик гуруҳ эканлигини тасдиқлайди.

Тартиб: Медеолариалес (*Medeolariales*). Бу тартибга битта тур – *Liliaceae* оиласига кирувчи *Medeolaria farlowii* ўсимлигининг паразити *Medeola virginiana* тури мансуб. Зарарланган ўсимликларнинг бўғимлари жуда калта бўлиб, пояси қалинлашади ва розетка ҳосил бўлади. Қалинлашган пояларнинг эпидермисида, кийгизсимон парафизалар қатлами ичида замбуруғнинг асклари ҳосил бўлади. Аскоспоралари урчук шакли, кўнғир тусли, бир томони ясси ва узунасига чизикчаси бор.

Тартиб: Ритизматалес (*Rhytismatales*). Бу тартиб турларининг аскокарплари стромаларда ҳосил бўлади. Аскокарпларининг ташқи тарафи қора тусли, улар сфера, дискоид ёки узунчоқ шакли, кўпчилиги ҳўжайин тўқимаси ёки субстрат ичида, баъзи турларда субстрат устида ҳосил бўлади. Битта стромада битта ёки бир нечта гимениал қатламлар бўлиши мумкин. Гимений асклар ва парафизалардан ташкил топган. Асклар хилма-хил, аммо барчаси иноперкулят типда ва апикал аппарати йўқ. Аскоспоралари бир ёки икки ҳужайрали, гиалин, шакли овоиддан ипсимонгача. Целомицетларга мансублиги тахмин қилинган ва кўпларига ном берилмаган анаморфалари мавжуд. Баъзи турларида спермаций вазифасини бажариши гумон қилинган кичик конидиялари бор. Айрим турларининг конидиялари бор; оилада битта сувда яшайдиган анаморфа мавжудлиги аниқланган. Тартиб турлари қаторига сапротрофлар, лишайник ҳосил қилувчилар, эндофитлар ва фитопатоген турлар, жумладан игнабаргли дарахтларнинг игнабарглари тўкилишини қўзғатувчи замбуруғлар (*Hypoderma*, *Lophodermium* ва *Rhabdocline* туркумлари турлари) киради.

Туркум: Ритизма (*Rhytisma*). Стромалари кўп апотечийли. Туркум намунаси сифатида *Rhytisma acerinum* турини кўриб чиқамиз.

Тур: Ритизма ацеринум (*Rhytisma acerinum*). Ҳар хил заранг дарахти турларининг баргларида қора доғланиш қўзғатади. Доғлар замбуруғнинг склероциал стромалари бўлиб,

стромаларда апотечийлар тўкилган баргларда баҳорда етилади. Аскокарплари заранг дарахтининг тўкилган баргларида қишлайди. Апотечийлари ясси, думалоқ шаклли, қора тусли, кўриниши қатронга ўхшаш стромалар ичида жойлашади. Баҳорда етилган стромада апотечийлар устида радиал чатновлар ҳосил бўлади. Апотечийлари кичик, кўпроқ ёки камроқ даражада ликопча шаклли. Строма ёрилиб, очилганида апотечий ичидаги асклардан узун, ипсимон шаклли, қобиғи устида шилимшиқ қатлами бўлган аскоспоралар катта микдорларда куч билан итариб чиқарилади ва споралар «тумани» шамош билан тарқалади. Касалликка мойил ўсимлик баргининг пастки тарафига тушган споралар шилимшиқ қатлами ёрдамида субстратга ёпишади, муртак гифа ҳосил қилиб ўсади ва заранг баргига устига орқали кириб, эпидермис ва мезофилл хужайраларига ўтади.

Патогеннинг мицелийси эпидермис хужайралари орасида ўсиб, кўп гифаларни ҳамда аскокарп муртагини ҳосил қилади. Бу муртакнинг устки, кўмирдай қора қисми строманинг ташқи қисми (қопқоғи) ни ҳосил қилади; ўрта қисми (гипотечий) дан парафизалар ривожланади; остки қисмидан строманинг базал қисми ҳосил бўлади.

Строма ичида ложега ўхшаш ёстикчалар ҳам ривожланиб, улар спермагонийлар эканлиги тахмин қилинади, аммо бу исботланмаган; улардан жуда кўп сонли, кичик, таёқча шаклли микроконидия («спермаций») лар чиқади. Бу замбуруғнинг анаморфаси топилмаган. Баъзи муаллифлар микроконидия формасини *Melasmia acerina*, деб аташади.

Кейинчалик строма ўсиб, спермагонийлар ёнларида ва ораларида бурушиқлар ҳосил қилади ва у ерларда апотечийлар шакллана бошлайди. Мавсум охирига қараб апотечий муртаклари ораларида кўплаб аскогонлар ҳосил бўлади. Аскогон кўп ядроли ва у кўп ядроли трихогинага эга. Аскогон ва трихогина орасидаги септа қисман емирилади ва трихогина ядролари аскогонга оқиб ўтиб, у ерда дикарионлар ҳосил бўлади. Аскогондан аскоген гифалари ўсиб чиқади ва уларда асклар ва аскоспоралар ҳосил бўлади. Асклар ҳосил бўлишида илмоқ усули бу турда кам кузатилади. Замбуруғ тўкилган баргларда аскокарп муртаги шаклида қишлайди, куз-қиш даврида ривожланиб, баҳорда етилади, стромалар чатнаб, улардан аскоспоралар куч билан отилади ва замбуруғнинг ривожланиш цикли якунланади.

Туркум: Лофодермиум (*Lophodermium*). Бу туркумнинг кўп турлари игнабаргли дарахтларда шютте (игнабарглар тўкилиши) касаллигини кўзғатади. Жумладан, *Lophodermium pinastri* қарағайда, *L. macrosporum* ва *L. abietis* қорақарағайда ва *L. nervisequum* оққарағай (пихта) да шютте кўзғатади. Замбуруғлар гифалари билан игнабарглар ичига кириб, зарарлайди ва улар тўкилади. Зарарланган игнабаргларда узунчоқ шаклли, қора тусли апотечийлар ҳосил бўлади. Дарахтлар яланғоч бўлиб қолиши ва ёш пайтида кучли зарарланганлари нобуд бўлиши мумкин. Кўчатзорларда *L. pinastri* қарағай кўчатлари ва ниҳоллари ялпи нобуд бўлишига олиб келиши мумкин. Кейинги даврларда Ер куррасининг ғарбий ярим шарига ушбу туркум турлари кенг баргли ўсимликларни ҳам зарарлаши аниқланган. Бу туркумнинг тасономияси ҳозирги даврда қайта кўрилмоқда.

Тартиб: Остропалес (*Ostropales*). Бу тартибга 100 тадан кўпроқ тур киради ва улар асосан муътадил иқлимли минтақаларда ҳамда тропикларнинг тоғли жойларида тарқалган. Айрим турлари дарахт новдалари, пўстлари ва ёғочли материалларда сапротрофлар (масалан, *Graphis scripta*, *Ostropa barbara*), кўпларининг аскокарплари қаттиқ ва нам мавжудлигида қайтадан ўсиб бошловчи. *Stictis* sp. шох девор (изгородь) ларда кўп учрайди. Бошқалари (жумладан *Skytta* spp.) лишайникларнинг ва бошқалари ўсимликларнинг облигат, *Bryodiscus* spp. эса мохларнинг некротроф паразитларидир. *Graphidiaceae* оиласининг кўп турлари лишайник ҳосил қилувчилардир.

Буларнинг аскокарплари паразитогимениал типига ривожланади. Аскокарплари узунчоқ (эллипсоид) шаклли, апотечиоид ёки перитечиоид типли, устки қисмида чатнов пайдо қилиб очилувчи. Асклари иноперкулят, цилиндр шаклли, жуда узун ва ингичка, баъзи турларида апикал қисми қалин ва аскоспоралари чиқиши учун тор пўраси мавжуд. Аскоспоралари жуда узун ва ингичка, септаланган, айрим турларида мурал (ҳам

узунасига, ҳам кўндаланг септали), бошқаларида ассимметрик – устки қисми кенгрок бўлиши мумкин. Узун ва апикал қисми қалин асклари ва кўпинча узун, септаланган аскоспоралари бўлгани учун илгари бу турлар *Clavicipitales* тартибига яқин эканлиги тахмин қилинган, аммо уларнинг ДНК сиквенслари улар таксономик жиҳатдан яқинилигини исботламади.

Тартиб: Ситтариалес (*Cyttariales*). Бу тартибга битта туркум (*Cyttaria*) ва бир неча турлар киради. Улар Жанубий Америка, Австралия ва Янги Зеландияда учрайди ва барчаси жануб қорақайини (бук – *Nothofagus* туркуми) турларининг заиф паразитлардир. Улар дарахт новдаларининг иккиламчи флоэма ва ксилема тўқималарига кириб, новдалар устида галлар ҳосил қилади. Апотецийлари серэт, катталиги теннис коптогича келадиган, ёш пайтида қовуриб ейиладиган (Чилида бозорларда сотилади), оқ, ёрқин апельсин ёки сариқ тусли стромаларда ҳосил бўлади. Стромалар кўплаб ҳосил бўлади ва иккита строма иккиламчи қўшилади. Конидиялари стромалардаги пикнидаларда ҳосил бўлади, кейин стромаларда апотецийлар ривожланади. Гименийларида 8-спорали асклари ва парафизалари бор. Аскоспоралари куч билан отилувчи, тўқ тусли.

Тартиб: Хелотиалес (*Helotiales*, синоними *Leotiales*). Бу тартиб иноперкулят дискомицетларнинг энг катта тартиби бўлиб, унинг таркибига бир неча минг тур кириши ҳақида маълумотлар бор. Апотецийлари кам учрайди, улар бокал ёки диск шакли, аскларининг апекс қисми сал қалинлашган. Аскоспоралари бир неча хужайрали бўлиши мумкин ва улар сфера, эллипсоид, узунчоқ, баъзан ипсимон ва б. шаклларга эга. Уларнинг айримлари ассимметрик – устки қисми кенгрок – бўлиши мумкин. Баъзи оилаларнинг аскоспоралари ўсганида кичик дрожжасимон куртаклар ҳосил қилади. Склероцийларининг ичи бўш.

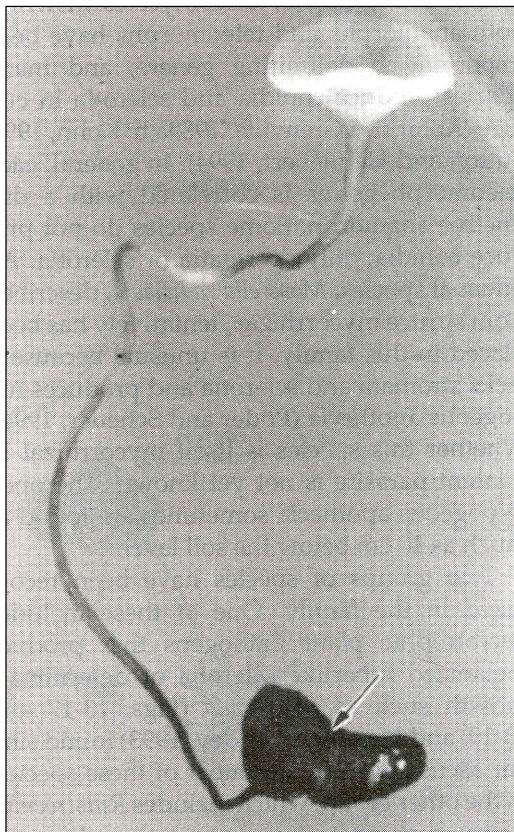
Тартибнинг кўп турлари тупроқда, барг, шох-шаббаларда, гўнг ва бошқа органик материалларда сапротрофлардир. Уларнинг ораларида баъзилари ўта зарарли бўлган фитопатоген турлар ҳам мавжуд. Масалан, мевали дарахтларда *Monilinia cydoniae*, *M. fructigena*, *M. mali*, *M. laxa*, *M. cinerea* конидиал (*Monilia*) босқичида паразитлик қилади, олма ва нок мевалари чиришини *M. fructigena*, данак мевали дарахтларда кўнғир чиришни *M. fructicola*, кўп сабзавот ва б. экинларда оқ чиришни *Sclerotinia sclerotiorum*, газон ўтларини *S. homeocarpa*, йўнғичканинг рак касаллигини *S. trifoliorum*, гладиолус туганакпиёзлари чиришини *Stromatinia gladioli*, йўнғичка барглари доғланишини *Pseudopeziza trifolii*, шафтоли ва нок қора доғланишини *Diplocarpon maculatum*, атиргул қора доғланишини *D. rosae*, пиёз юмшоқ чиришини *Sclerotium cepivorum* кўзғатади ва ҳ. Шимолий Америкада ўрмон дарахтларининг рак касаллигини ғарбий тсуга (*Tsuga heterophylla*) дарахтида *Discocainia* sp. ва қорақарағай (*Picea sitchensis*) да *Atropellis* spp. кўзғатади.

Бу катта тартибга тахминан 10 та оила киритилган, қуйида биз улардан бир нечта муҳимларини кўриб чиқамиз.

Оила: Леотиацеа (*Leotiaceae*). Бу оила турларининг апотецийлари бокал ёки диск шакли, ёрқин тусларга эга ва баъзан оёқчали. Аскоспоралари гиалиндан тўқ туслигача, овоид, узунчоқ ёки ипсимон, бир ёки бир неча хужайрали. Анаморфалари кўп ва ҳар хил, ораларида тўрт учли конидияли сувда яшовчи формалари ҳам бор. Булар дарахтлар ва бир йиллик ўсимликларнинг қуриган пояларида, тупроқда, игнабаргли ва кенгбаргли дарахтларнинг гуддалари ва меваларида сапротроф ва тирик ўсимликларда паразит шаклида яшайди. Кам сонли турлари эрикоид типли микориза ҳосил қилади.

Намуналари сифатида йиқилган дарахтларда катта, тескари конус шакли апотецийлар ҳосил қилувчи *Bulgaria*, *Ericaceae* оиласи турлари ва игнабаргли дарахтларнинг илдизлари билан алоқада яшовчи *Hymenoscyphus* ва *Neocudoniella*, яшил тусли апотецийлари бўлган *Chlorociboria* туркумлари турларини ҳамда усти силлиқ-сирпанчик, оёқчали ва остки қирралари думалоқлашган *Leotia lubrica* турини кўрсатиш мумкин.

Оила: Склеротиниацеа (*Sclerotiniaceae*). Бу иноперкулят дискомицетларнинг катта оиласи бўлиб, таркибига муҳим фитопатоген турлар киради. Апотецийларининг муртаклари стромалардан ёки склероцийлардан ўсиб чиқади. Апотецийларининг ўлчами кичик ёки ўртача, одатда жигарранг тусли, кўпинча оёқчали (9.3-расм). Аскоспоралари кўпинча гиалин, бир хужайрали, овоид, баъзан узунчоқ шаклли.



9.3-расм. *Sclerotinia sclerotiorum* турининг туганакка ўхшаш склероций (стрелка билан кўрсатилган) дан ўсиб чиққан, узун оёқчали апотецийси. 2^x

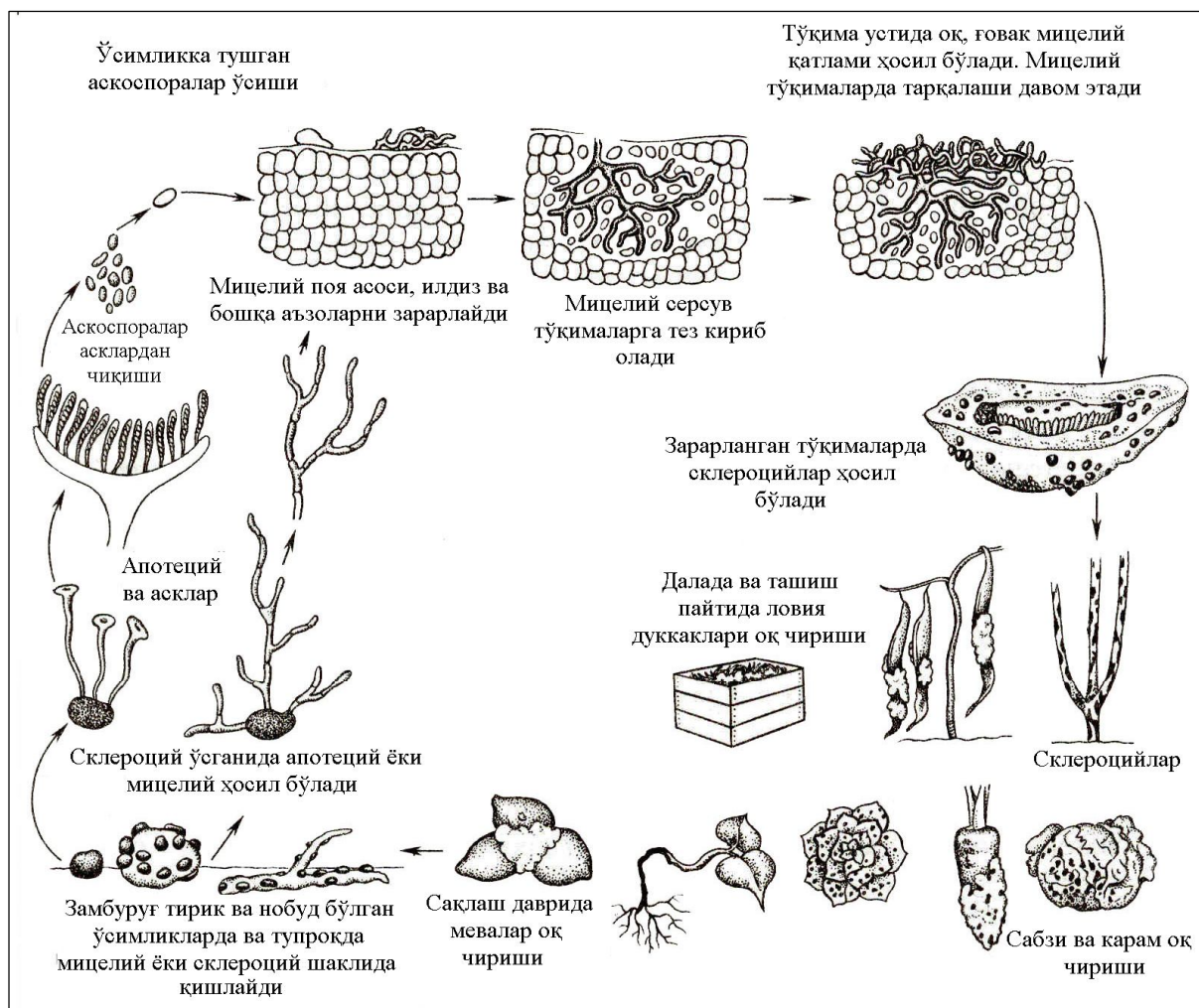
(L. M. Kohn расми, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган).

Оила турларини туркумларга бўлишда телеоморфа ва анаморфа боскичларининг белгилари муҳим ҳисобланади ва кўп турлари културада ўсганида ҳам конидия, ҳам склероцийларини ҳосил қилади. Умуман, ҳар бир телеоморфа туркуми ўзининг анаморфа туркумига эга. Айрим турларнинг конидиялари йўқ ва фақат спермацийлари ҳамда склероцийлари бор. Қорақарағай (*Picea abies*) билан микориза ҳосил қилувчи *Moserella radiculicola* ғайриоддий тур бўлиб, унинг стромалари ва склероцийлари йўқ, апотецийлари эса ер остида ҳосил бўлади. Унинг ҳақиқатан микориза ҳосил қилувчи эканлиги ёки латент паразитлиги ҳали номаълум.

Бу оила турларини икки гуруҳга бўлишади. Улардан бирининг таркибига, *Sclerotinia* ва *Monilinia* турларидаги каби, туганаксимон шакли, рангли ва ўсиши детерминант типдаги склероцийлари мавжуд бўлган турлар киради. Кўп бундай турларнинг аскларининг апикал қисмининг тузилиши бир хил эканлиги аниқланган. Иккинчи гуруҳга *Rutstroemia* туркуми мансуб ва унинг стромалари ўсиши индетерминант типли ва улар ҳам замбуруғ, ҳам субстрат материалидан ҳосил бўлади.

Туркум: Склеротиния (*Sclerotinia*). Бу туркум турлари бир йиллик сабзавот ва бошқа дала экинлари, манзарали ўсимлик (гул) ларнинг деярли барча турларини, айниқса уларнинг маҳсулотларини омборхоналарда сақлаш даврида кўп зарарлайди. Ўсимликларнинг барча қисмлари – поялари (одатда уларнинг пастки қисмлари), барглари, барг бандлари, мевалари, илдизмевали сабзавотларнинг мевалари зарарланади. Зарарланган ўсимлик қисмларида пахтадай оқ, бароқ мицелий ва унинг гифалари орасида катта склероцийлари ҳосил бўлади. Кўзгатувчининг сабзавот экинларида ривожланиш

цикли **9.4-расмда** кўрсатилган. Склероцийлари ўсимликларнинг зарарланган поялари ичида ёки устида ҳосил бўлиши мумкин. Улар олдин оқ ва юмшоқ бўлиб, кейин қора тус олади ва қобиқ қисми каттиққлашади, шакли нотўғри думалоқ ёки кўпинча узунчоқ ва анча ясси бўлиши мумкин, ўлчами ҳар хил, *Sclerotinia minor* нинг склероцийларининг диаметри 0,5-1 мм, *S. sclerotiorum* туриники 2-10 мм. Аммо кўпинча уларнинг шакли ва ўлчами зарарланган ўсимлик тури, ҳарорат, намлик билан боғлиқ ва ўта ўзгарувчан.



9.4-расм. *Sclerotinia sclerotiorum* замбуруғининг сабзавот экинларида ривожланиш цикли (Agrios, 2008).

Sclerotinia sclerotiorum сабзи ва бошқа сабзавотларда қўзғатадиган оқ чириш одатда омборхоналарда кузатилади. Илдизмеваларнинг тўқималари юмшайди, аммо ранги ўзгармайди; усти шилимшиқланади, мицелийдан иборат бўлган оқ, пўк, пахтасимон моғор билан қопланади. Мицелий зарарланган мевадан ёнидагиларига ўтади ва уларни ҳам зарарлайди. Вақт ўтиши билан мицелий орасида ўлчами 1-3 см гача етадиган, қора, қаттиқ склероцийлар ҳосил бўлади ва мицелий устида ялтироқ тусли суюқлик томчилари пайдо бўлади. Склероцийлар тупроқда ва омборхоналарда тўпланади. *Sclerotinia sclerotiorum* зарарланган ўсимлик тўқималари ичида ёки устида склероцийлари билан ҳамда тирик ёки нобуд бўлган ўсимлик аъзоларида мицелийси билан қишлайди. Склероцийлар тиним давридан сўнг, омборхоналарда мицелий, далада апотей ҳосил қилиб ўсади. Ҳар бир склероцийдан битта ёки бир нечта апотей ўсиб чиқади. Дала шароитида баҳорда ёки ёз бошларида склероций ўсиб, узунлиги 2-5 (10) см келадиган, нозик оёқчали, қалпоқчаси воронка, бокал ёки диск шакли, диаметри 5-15 мм (баъзан 0,4-2 см) бўлган оч-қўнғир

тусли апотеций ҳосил қилади (9.3-расм). Асклари тескари-тўқмоқ ёки цилиндр шаклли. Аскоспоралари 1 қаторга жойлашган, эллипсоид шаклли, рангсиз. Апотецийдан 2-3 ҳафта давомида аскоспоралар ҳавога тарқалади ва касалликка мойил ўсимлик аъзоларига тушганлари ўсиб, уларни зарарлайди. Бу турнинг анаморфа босқичи мавжуд эмас.

Туркум: Монилия (Monilia). Анаморфалари Монилия (*Monilia*) туркумига мансуб. *Monilinia fructigena* тури (анаморфаси *Monilia fructigena*) асосан олма ва нокни ҳамда баъзи бошқа турларни зарарлайди. Касалликнинг энг зарарли шакли мева чиришидир. Мевалар устида доғлар ҳосил бўлади ва улар чириб кетади. Доғлар устида мицелий ва конидиялардан ташкил топган қўнғир ёстиқчалар ривожланади. Ёстиқчалар мева устида концентрик доиралар пайдо қилади. Кейинроқ зарарланган мевалар мумланиб қолади, ичи замбуруғ мицелийси билан тўлади ва склероцийларга айланади. Улар ерга тўкилади, баъзилари дарахтда осилиб қолади. Замбуруғ билан дарахтларнинг тўпгуллари ва новдалари ҳам зарарланади. Зарарланган гуллар сўлийти, қўнғир тус олади, буришиб, қуриб қолади. Касалланган новдалар устида яралар пайдо бўлади, уларнинг устида эса, даста-даста бўлиб жойлашган кулранг мицелий ва конидиялар ривожланиши мумкин. Қўзғатувчи замбуруғ зарарланган гул бандларида, новдалардаги яраларда ва мумиёланган меваларда қишлайди (9.5-расм). Зарарланган органларда ривожланган конидиялар бирламчи инфекция манбаи бўлиб, улар баҳорда ёмғир ва шамол ёрдамида гулларга тушади ва уларни зарарлайди, сўнгра гифалари билан гуллардан новдаларга ўтади. Уларда янгидан ривожланган конидиялар иккиламчи ва кейинги зарарланишларни қўзғатади. Конидиялар фақат олма қурти, калмараз, қушлар ва бошқа сабаблар туфайли жароҳатланган меваларни зарарлайди. Меваларда касаллик ривожланиши учун паст ҳарорат қулай ҳисобланади.

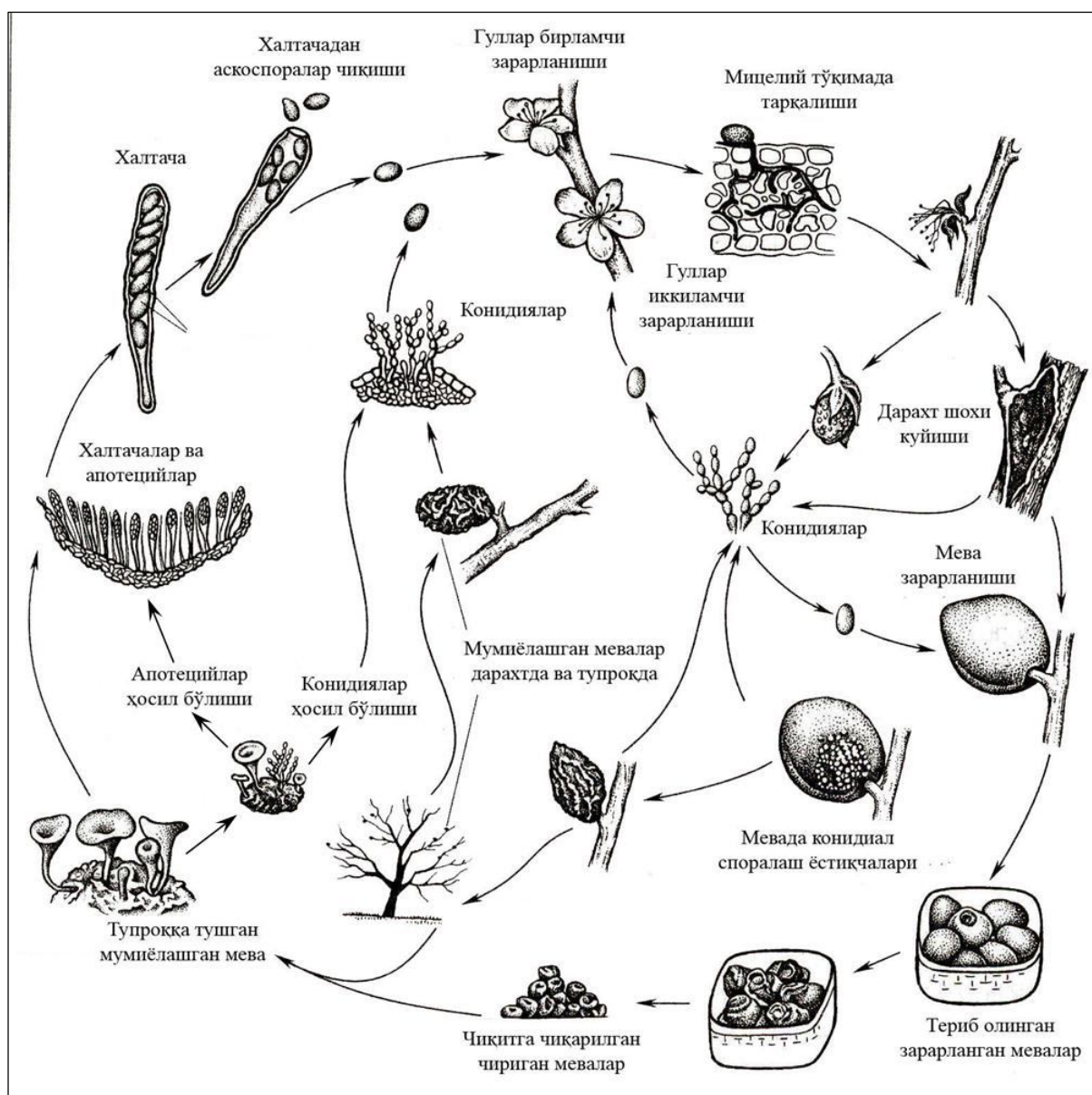
Замбуруғнинг апотецийлари табиатда кам учрайди, улар баҳорда мумиёланган мевалардан (склероцийлардан) ўсиб чиқади. Улар ясси пиёла ёки ликопча шаклли, диаметри 3-5 мм, тўқ-кулранг тусли, оёқчали. Халтачалари пастга қараб сал ингичкалашган цилиндр шаклли, рангсиз, 8 спорали. Аскоспоралари халтачада бир қаторда қийшиқ жойлашган, тухум-урчук шаклли, учлари биров ингичкалашган. Парафизалари кўп, септаланган. Мицелийси тўқима ичида ривожланади, ташқарига фақат зич жойлашган, рангсиз гифа, конидиофора ва конидиялардан ташкил топган ёстиқчалари (спородохийлари) чиқади, улар ярим шар шаклли, бир-бирига қўшилиб кетувчи, концентрик доиралар шаклида жойлашган, олдин оқиш, сўнгра сариқ ва охири қўнғир тусли. Конидиялари тухум ёки эллипс шаклли, оддий ёки шохланган занжирлар ҳосил қилади. Дизъюнкторлари йўқ. Гифаларнинг калта ўсмаларида функционал бўлмаган (стерил) микроконидиялар ривожланади. Олма монилиози Ўзбекистонда барча вилоятларда учраши хабар қилинган, аммо бу маълумотлар ишончли эмас, чунки улар микологик таҳлилларга асосланмаган.

Monilinia fructigena туридан ташқари олма ва нокда касалликни яна учта *Monilinia* туркуми турлари ва битта махсус шакли қўзғатиши хабар қилинган. Булар *Monilinia fructicola*, *M. cinerea* турининг анаморфаси *Monilia cinerea* ва унинг махсус шакли *M. cinerea* f.sp. *mali*, *Monilinia laxa*, *M. laxa* f.sp. *mali* ва *M. mali*. *M. fructicola* Шимолий Америка, Янги Зеландия, Австралияда, *M. laxa* Европа, Хитой, Япония, ЖАР, Жанубий ва Шимолий Америкада асосан данак мевали дарахтларда, *M. laxa* f.sp. *mali* Европада ва *M. mali* Япония ва Россиянинг Узоқ Шарқида тарқалган. Бу замбуруғларнинг Ўзбекистонда учраши хабар қилинмаган.

Беҳида монилиоз касаллигини *Monilinia cydoniae* қўзғатади (синонимлари *M. linhartiana* ва б.; анаморфаси *Monilia cydoniae*, синоними *M. linhartiana*). Конидиялари рангсиз, занжирчаларда, дизъюнкторлари мавжуд (9.6-расм).

Монилиоз Ўзбекистоннинг деярли барча қисмларида кенг тарқалиб, беҳи дарахтларини кучли зарарлаши ва ҳосилга катта зарар етказиши таъкидланган. Аммо АҚШ Иллинойс университети профессори М. Бабадуст (М. Babadoost-Kondri) нинг 2013 йилда ўтказган кузатувлари ва шахсий хабарига кўра, ушбу касаллик монилиоз эмас,

балки *Erwinia amylovora* бактерияси кўзғатадиган мевали дарактларнинг куйдирги касаллигидир.



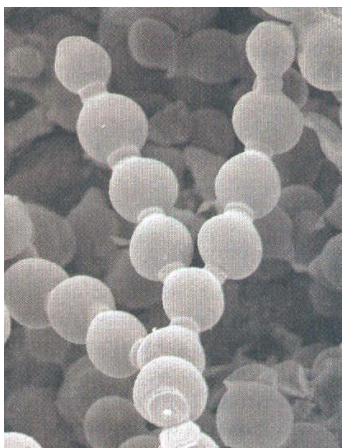
9.5-расм. *Monilinia fructigena* замбуруғининг мевали дарактларда ривожланиш цикли (Agrios, 2008).

Оила: Дерматацеа (*Dermataceae*). Бу катта ва гетероген оила яхши ўрганилмаган. Апотецийлари бўртиб чикувчи, субстрат устида ўтроқ ёки оёқчали, кўпчилиги серэт ва кичик, эксипули думалоқ ёки серкирра, деворчалари тўқ тусли хужайралардан ташкил топган. Аскоспоралари гиалин. Турлари дарактларда сапротроф, ўсимликларда эндофит ёки паразитлардир. Баъзи турларининг локулоаскомицетларнинг *Aureobasidium* туркуминикига ўхшаш дрожжасимон конидиялари бўлган анаморфалари бор.

Туркум: Псевдопечица (*Pseudopeziza*). Баъзи турлари дуккакли ўсимликларнинг жиддий паразити бўлиб, йўнғичқада (*Pseudopeziza trifolii*), бедада (*P. medicaginis*, анаморфаси *Phoma medicaginis* ёки *Ascochyta imperfecta*) ва қорағатда (*P. ribis*, анаморфаси *Gloeosporium ribis*) кўнғир доғланиш кўзғатади.

Pseudopeziza trifolii ва *P. medicaginis* турлари Ўзбекистонда ҳам тарқалган. Беданинг тирик ёки тўкилган баргларидаги доғларда *P. medicaginis* турининг эпидермисни ёриб

чикувчи, кўнғир-сарғиш тусли, эни 1-2 мм келадиган мумсимон бўртиқлар – патогеннинг апотецийлари ривожланади. Улар шарсимон ва ёпик бўлиб, етилганида ликопча шаклида очилади. Диска кулранг-сарғиш тусли, диаметри 1-1,5 мм. Халтачалари тўқмоқ шакли, устки томони думалоқ, 8 та спораси икки қаторда жойлашган. Парафизалари рангсиз, учи кенгайган, халтачалардан узунроқ. Аскоспоралари бир хужайрали, рангсиз, тухум ёки эллипсоид шакли, тўғри ёки сал эгилган. Ўзбекистонда бедани ушбу туркумдан *Pseudopeziza jonesii* тури ҳам зарарлайди.



9.6 - расм. *Monilinia cydoniae* замбуруғининг конидиялари (конидиялар ораларидаги дизъюнкторларга диққат қилинг) (Agrios, 2008).

Туркум: Диплокарпон (*Diplocarpon*). Бу туркум *Pseudopeziza* туркумидан яхши ривожланган, бўртиб чикувчи апотецийлари ва кўпроқ ёки камроқ даражада ярим ой шакли аскоспоралари мавжудлиги билан фаркланади. *Diplocarpon rosae* атиргулнинг хавфли қора доғланиш касаллигини кўзғатади, анаморфаси (*Marssonina rosae*) нинг ярим ой шакли конидиялари ложеларда ҳосил бўлади.

Diplocarpon maculatum олма, нок, беҳи (ҳамда қизил, дўлана, мушмула ва б.) ларнинг қора доғланиш касаллигини кўзғатади. Синонимлари *Fabraea maculata*, *Diplocarpon mespili* ва *Entomopeziza soraueri*), анаморфаси *Entomosporium maculatum*, синоними *Entomosporium mespili*. Ўзбекистонда нок кўчатларини қаттиқ зарарлаши хабар қилинган. Баҳор ва ёз бошида қишлаган баргларда ликопча шакли апотецийлар ривожланади. Ҳар бири 8 та спорали халтачалари етилган даврида барг кутикуласи устига бироз кўтарилган шаклда чиқади. Аскоспоралари тўқмоқ шакли, рангсиз, икки хужайрали. Анаморфасининг ёстикчалари баргдаги доғларда пайдо бўлади, улар қора тусли, диаметри 0,2-0,5 мм, усти олдин юпка, ялтироқ қобик билан қопланган, кейинчалик ёрилиб, кутикула устида очилувчи. Конидиялари бут шаклида жойлашган 4 та хужайрадан ва 2 та ўсимтадан иборат. Сувга солинган ҳар бир конидиянинг 4 та хужайраси 1 соат ичида бири-биридан ажралади ва ўсади. Баъзан микроконидиялари ҳам ҳосил бўлади.

Туркум: Атропеллис (*Atropellis*). Ушбу туркумнинг бир тури Шимолий Америкада қарағай дарахтларида рак кўзғатади.

Оила: Геоглоссацеа (*Geoglossaceae*). Турлари ўрмонда, тупроқда, чириётган барг ва шох-шаббаларда ва бошқа органик қолдиқларда сапротрофлардир. Аскокарплари тўқмоқ (*Geoglossum*), қошиқ (*Spathularia*) шакли, устки қисми қалпоқча ёки бошча шакли. Асклари узунчоқ, цилиндр ёки тўқмоқ шакли. Аскоспоралари бир ёки кўп хужайрали, туси рангсиздан тўқ-кўнғиргача. Баъзи турларининг таркибида токсик ёки канцерогенлик хусусиятига эга бўлган монометилгидразинлар мавжуд.

Оила: Орбилиацеа (*Orbiliaceae*). Апотецийлари ва асклари кичик, нотўғри шакли, аскоспоралари жуда майда (10x1 мкм дан кичикроқ). Апотецийлари шаффоф, мумсимон,

парафизалари матриксга биргаликда елимланганга ўхшаб кўринади. Турлари дарахтларнинг нам, қуриган новдаларида ва гўнгда учрайди.

Orbilina туркумининг бир турининг анаморфаси нематодаларни «овловчи» *Arthrobotrys* туркумига, бошқа тури эса сувда сузиб юривчи материалларда яшовчи («аэроакватик»), конидиялари спираль шаклли бўлган *Helicon* туркумига мансуб.

Тартиб: Гиалекталес (*Gyalectales*). Кўпчилиги лишайник ҳосил қилмайдиган иноперкулят дискомицетлар гуруҳлари ораларида баъзи лишайник ҳосил қилувчи турлари ҳам учраб туради. Аммо бу тартиб истисно, чунки унинг барча тарлари лишайник ҳосил қилувчилардир. Ценогониум (*Coenogonium*) туркуми буларнинг мисолдир.

Тартиб: Леканоралес (*Lecanorales*). Бу тартибга 10000 тадан кўп тур киради ва уларнинг деярли барчаси лишайник ҳосил қилувчилар, айрим бошқалари эса лишайникларнинг паразитлари ёки муайян даражада паразитлиги бўлган симбионтларидир. Лишайник ҳосил қилувчи дискомицетларнинг аксарияти ушбу тартибга киради. Ушбу ниҳоятда гетероген тартиб турлари аскокарплари, аскларининг апекс қисми ва аскоспораларининг белгилари асосида тахминан 8 та кенжа тартибга бўлинган, булар *Peltigerineae*, *Lecanorineae*, *Cladoniineae*, *Teloschistineae* ва бошқа кенжа тартиблардир. Ушбу кенжа тартибларнинг айрим туркум ва турларининг мисоллари 9.2-жадвалда келтирилган. Кейинги, таркибига 200 тадан камроқ тур қирувчи *Calicales* тартиби намояндаларининг аксарияти ҳам лишайник ҳосил қилувчилар бўлиб, баъзи турлари ёғочли материалларда сапротрофлардир.

9.2-жадвал. *Lecanorales* ва *Calicales* тартибларининг намояндалари

Кенжа тартиб ёки тартиб	Туркумлари ва турларининг намояндалари	Фотобионтлари
<i>Peltigerineae</i>	<i>Peltigera</i> , <i>Lobaria</i> , <i>Sticta</i>	Цианобактериялар (<i>Nostoc</i> ва б.), яшил сув ўтлари (<i>Chlorococcales</i>)
<i>Lecanorineae</i>	<i>Lecanora</i> , <i>Parmelia</i> , <i>Cetraria</i> , <i>Usnea</i> , <i>Alectoria</i> , <i>Physcia</i> <i>aipolia</i> , <i>Stereocaulon</i>	яшил сув ўтлари (<i>Trebouxia</i> , <i>Trentepohlia</i> ва б.)
<i>Cladoniineae</i>	<i>Cladonia rangiferina</i> («ягель», буғу йўсини), <i>C. cristatella</i>	...
<i>Teloschistineae</i>	<i>Caloplaca</i>	<i>Trebouxia</i>
<i>Calicales</i>	...	<i>Trentepohlia</i> , <i>Chlorella</i> , <i>Stichococcus</i>

Тартиб: Пецицалес (*Pezizales*). Бу тартиб таркибида 1000 тадан кўп аниқланган турлари бўлган оперкулят дискомицетларнинг катта гуруҳи бўлиб, асклари йўқолиб кетувчи, аскоспоралари микофагия (хайвонлар ичидан ўтиб) усулида тарқалувчи, кўп турларининг мева таначалари ер остида ҳосил бўлади. Апотецийлари ҳосил бўлишидан бошлаб очиқ (эугимногимениал), олдин ёпиқ бўлиб, аскоспоралар ҳосил бўлиши пайтида очилувчи (парагимногимениал) ёки доим ёпиқ (клеистогимениал типли) бўлиши мумкин. Оперкулят аск деганда уларнинг апикал қисми оперкулюм (9.2, а-расм) ёки субоперкулюм (9.2, б-расм) ёхуд махсус тешик (9.2, в-расм) ҳосил қилиб очилиши тушунилади. *Tuberaceae* оиласи турларидаги каби ерости мева таначаларига эга бўлган замбуруғларнинг аскларидан споралари фаол отилмайди. Тартибнинг кўп турлари нобуд бўлган дарахтларда, тупроқда ва чириндиларда сапротрофлар бўлиб, анча турлари микориза ҳосил қилувчилардир. Кўп турларининг телеоморфа босқичлари ва баъзиларининг анаморфа босқичлари бор.

Pezizales тартиби кўп турларининг кўзга ташланувчан, ёрқин тусли бошчаларини ўрмонларда эрта баҳордан куз охиригача кўриш мумкин, аммо бошқа кўп турларининг

апотечийлари кичик, барглари остида жойлашган бўлиб, махсус изламаса, уларни кўриш қийин. Айрим турларнинг апотечийлари йўқ. Бу жуда катта тартиб бўлиб, унинг фақат кам сонли турлари ўрганилган. Тартибнинг кўп оилаларига хос белгилари – эугимногимениал апотечийлар, думалоқ шаклли Воронин таначалари, битта аскогон, оперкулят асқлар ва аскоспорада битта ёки иккита ядро мавжудлигидир. Кўп оилалар ушбу тартибга молекуляр анализларнинг натижалари асосида киритилган.

Оила: Пецицацеа (*Pezizaceae*). Апотечийлари кўпинча бокал ёки диск шаклли оёқчали, кичик ёки жуда катта, ранги ёрқин туслидан тўқ-кўнгиргача, қобиғи силлиқ, бахмалсимон, сочдай майда туклар ёки тиканчалар билан қопланган бўлиши мумкин. Улар қуйида тавсифланган *Sarcoscyphaceae* ва *Sarcostomataceae* оилаларидан асқларининг апексидаги оперкулюмлари билан фарқланади. Бир ядроли аскоспоралари нисбатан юпқа қобикли. Кўп турлари тупрокда, гўнгда ёки дарахт қисмларида сапротрофлардир. Намуналари сифатида катта қалпоқчали, космополит тур бўлган *Peziza vesiculosa* (анаморфаси *Oedocephalum* sp.) ва *P. ostracoderma* (анаморфаси *Chromelosporium ollare*) турларини кўрсатиш мумкин.

Оила: Туберацеа (*Tuberaceae*). Аскокарплари ерости ва ёпиқ бўлиб, улар трюфеллар номи билан машҳур, айниқса Европа рестораниларида улардан тансиқ таомлар тайёрлашади. Кўп трюфель турлари бозорларда сотилади, *Tuber melanospora* (қора трюфель) ва *Tuber brumale* (қишки трюфель) улардан энг қимматбаҳоладир. *Tuber aestivum* – ёзги трюфель ҳам истеъмол қилинади, аммо аҳамияти катта эмас (Кавказда ҳам учрайди). Споралари аскокарп емирилганидан кейин ёки микофаг ҳайвонлар ичагидан ўтганидан кейин эркин ҳолатга чиқади. *Tuber aestivum* ва *T. rufum* турларининг асқлари думалоқ ёки кенг овоид шаклли, оёқчали. Кўп турларининг аскоспоралари думалоқ шаклли, усти тиканчалар билан қопланган, қобиклари мураккаб ва кўп қатли. Трюфеллар эман, пекан ёнғоғи, қорақайин (бук) ва б. дарахтлар билан микориза ҳосил қилади. Европа (айниқса Франция ва Италия) да бу замбуруғларнинг мицелийлари тупроққа «экилади» ва махсус «трюфель плантациялари» яратилади.

Оила: Терфезиацеа (*Terfeziaceae*). Бу оиланинг ҳам трюфеллар деб аталадиган, истеъмол қилинадиган турлари бор, аммо уларнинг *Tuberaceae* ва ерости аскокарплари бўлган бошқа оилалардан ажратиш турувчи белгилари мавжуд. Яқин Шарқ ва бошқа минтақаларда кўп тарқалган, аскокарплари Қувайт бозорларида сотилади.

Оила: Элафомицетацеа (*Elaphomycetaceae*). Аскокарплари ёпиқ ва уларнинг ичида ўсимликлар билан ҳосил қилган эктомикоризасининг қисмлари мавжуд бўлади. Намояндаси бўлган Элафомицес (*Elaphomyces*) туркумининг аскокарпларини буғулар тупроқни кавлаб, топади ва истеъмол қилади.

Оила: Глазиэллацеа (*Glaziellaceae*). Бу оилага тропикларда тарқалган *Glaziella aurantiaca* тури киради.

Оила: Отидиацеа (*Otidaceae*). Оила турлари қаторига сапротрофлар, микориза ҳосил қилувчилар ва кам сонли ўсимлик паразитлари киради. Улардан Скутеллина (*Scutellina*) туркуми турлари ўрмонларда кенг тарқалган, *Scutellina scutellata* тури чириётган дарахт қолдиқларида ва йўсинлар орасида яшайди, Антропобия меланома (*Anthracobia melanoma*) ёнғиндан кейин ўсувчи замбуруғ, Хелиймения (*Cheliymenia*) ва Лазииоболус (*Lasiobolus*) туркумлари турлари гўнгда, Биссонектрия (*Byssonectria*) тупрокда ва йўсинларда сапротрофлар бўлиб, Уилкоксона (*Wilcoxina*) туркуми турлари микориза ҳосил қилувчилардир. Калосифа фулгенс (*Caloscypha fulgens*) (анаморфаси *Geniculodendron pyriforme*) оқ оққарағайнинг паразитидир. Геней (*Genea*) туркуми турларининг аскокарплари ер остида ҳосил бўлади.

Оила: Саркосифацеа (*Sarcoscyphaceae*). Оила турлари кўп ядроли аскоспоралари ва кўп ядроли парафизалари мавжудлиги билан *Pezizales* тартибининг бошқа оилаларидан

ажралиб туради. Аскокарплари ёрқин, кўпинча сариқ ёки қизил тусли. Асклари субоперкулят. Кўп намояндалари (*Cookeina* ва *Phillipsia* туркумлари турлари) тропикларда ва баъзилари (*Sarcoscypha coccinea* ва *Wynnea americana*) муътадил иқлимли минтакаларда учрайди. Бу оиланинг деярли барча турлари сувга чўккан ёки мунтазам намланадиган ёғочларда сапротрофлардир.

Оила: Саркосоматацеа (*Sarcosomataceae*). *Sarcoscyphaceae* оиласи каби, субоперкулят асклари ва кўп ядроли аскоспоралари мавжуд, аммо аскокарплари ёрқин тусга эга эмас ва кўп ядроли парафизалари йўқ. Шимолий кенгликлардаги ўрмонларда *Urnula craterum* тури кўп учрайди. Уни тўқ-кўнғир ёки қора, чуқур бокал шаклли, дасталарда ҳосил бўладиган апотецийларидан осон таниш мумкин. Бу замбуруғ эман ва бошқа ўрмон дарахтларида рақ касаллигини кўзгатувчи *Strumella coryneoidea* турининг телеоморфаси эканлиги тахмин қилинади. Бу оиланинг бошқа намояндаларидан *Chorioactis geaster*, *Galiella* spp. ва *Sarcosoma globosum* турларини кўрсатиш мумкин.

Оила: Телеболацеа (*Thelebolaceae*). Бу оилага битта – Телеболус (*Thelebolus*) – туркуми киради, унинг турлари клейстогимениал типига мансуб бўлган копрофил ва психрофил замбуруғлардир. Аскоспорогенез жараёнида улар ёруғлик бўлишини талаб қилмайди. Асклари қалин, кўп қатли қобиқларга эга ва бир аск ичида 32 та, 64 та, 256 та ёки 1024 та аскоспора мавжуд бўлиши мумкин, масалан *Thelebolus stercoreus* турининг битта аскида 1000 тадан кўп аскоспора бўлади.

Оила: Аскоболацеа (*Ascobolaceae*). Кўп турлари копрофил, баъзилари дарахт қолдиқлари, тўкилган барглар ёки тупроқда сапротрофлардир. Бу оила турларининг кичик апотецийлари лабораторияда озуқа муҳитларида осон ҳосил бўлиши туфайли уларни кўп цитологик, генетик, физиологик ва молекуляр-генетик тадқиқотларда тест-объект сифатида ишлатишади. Асклари оперкулят, аскоспоралари жуда қалин қобиқли, бир ядроли, гиалин, аммо бевосита тарқалишидан олдин тўқ тус олувчи. Аскоболус ва Саккоболус (*Ascobolus*, *Saccobolus*) туркумларининг аскоспоралари куч билан отилувчи, тўқ-қизғиш, кейинроқ тўқ-кўнғир, деярли қора тусли. *Ascobolus* турларининг асклари ниҳоятда кучли фототропизмга эга. Оиланинг бошқа копрофил намояндаларидан Теокотеус ва Йодофанус (*Thecotheus*, *Iodophanus*) туркумларини кўрсатиш мумкин.

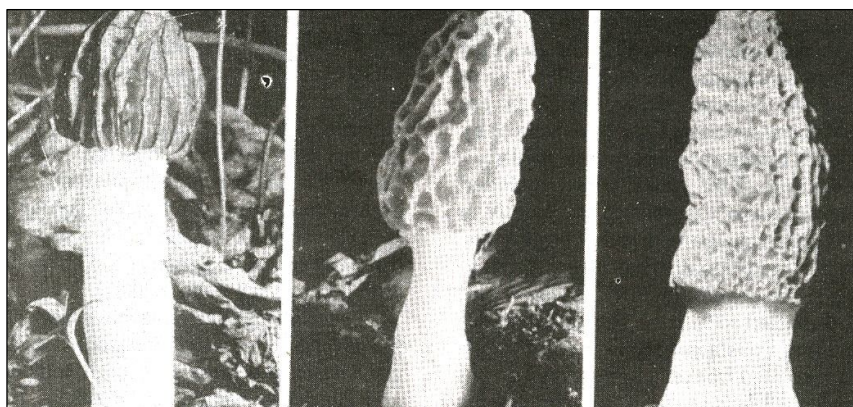
Оила: Пиронематацеа (*Pyronemataceae*). Силлиқ қобиқли, гиалин аскоспоралари редукция қилинган (эксипуллари ҳужайраларнинг фақат бир неча қатламидан ташкил топган). Бу ва кейинги (*Ascodesmidaceae*) оилалар учун умумий бўлган белгилари (аскокарплари фақат аскогонлардан эмас, балки антеридий билан жуфтлашган аскогонлар дасталаридан эу- ёки парагимногимениал типда ривожланиши, септа пораларининг гумбаз шаклли тикинлари мавжудлиги ва б.) уларни *Pezizales* тартибининг бошқа оилаларидан ажратиб туради. Бу оила *Ascodesmidaceae* оиласидан гиалин ва силлиқ қобиқли аскоспоралари ҳамда кўп қатли эксипули билан фарқланади. Бу оилага Пиронема ва Копротус (*Pyronema*, *Coprotus*) туркумлари киради.

Анъанага кўра *Pyronema* туркуми турлари асқлар ривожланиши жараёнини талабаларга ўргатишда намуна сифатида ишлатилади (6.1-расм). Номидан кўриниб турганидай (лотинчадан *pyro* – олов, *nema* – чувалчанг) уни ёнғин замбуруғи дейишади. *Coprotus* туркуми турлари копротроф замбуруғлардир ва уларнинг 8 та ёки кўп спорали асклари мавжуд.

Оила: Аскодесмидицеа (*Ascodesmidaceae*). Антеридий билан жуфтлашган аскогонлар дасталаридан эугимногимениал типда ривожланувчи кичик апотецийлари редукция қилинган, асклари ва септа пораларининг белгилари *Pyronemataceae* оиласиники билан бир хил. Оилага Аскодесмус (*Ascodesmis*) (копротрофлар) ва Элеутераскус (*Eleutherascus*) (тупроқда ва чириётган кўзикоринларда сапротрофлар) туркумлари мансуб. *Eleutherascus* туркумининг апотецийлари йўқ.

Оила: Моршеллацеа (*Morchellaceae*). Бу оила турларининг апотецийлари йирик, оёқчали, бош қисмлари одатда ғовак (губкасимон) (*Моршелла* – *Morchella* туркуми), кўнғироқ (*Верпа* – *Verpa*) ёки бокал, ликопча (*Дисциотис* – *Disciotis*) шаклли. *Pezizales* тартибининг бошқа оилаларидан фарқли белгилари – аскоспоралари доим кўп (ҳар бирида 15-60 та) ядроли, ёш, эллипсоид шаклли аскоспоралар ичида, қутб тарафларида кичик мой томчилари мавжуд (*Helvellaceae* оиласи турларида мавжуд бўладиган катта липид томчилари йўқ).

Туркум: Моршелла (*Morchella*). Булар ҳақиқий сморчок замбуруғлар бўлиб, ушбу туркумга қора (*M. angusticeps*), гибрид (*M. semilibera*), тансиқ (*M. deliciosa*) ва оддий (*M. esculenta*) сморчок замбуруғлари мансуб. Барча турлар апотецийларининг оёқчалари семиз, ғовак бошларида ўйикчалари ёки қобирғачалари мавжуд (9.7-расм). Апотецийларининг туси, замбуруғ тури ва яшаш муддати билан боғлиқ ҳолда, ифлос-кулрангдан тўқ-кўнғиргача, узунлиги 2-14 см..



9.7-расм. *Morchella* туркуми турларининг апотецийлари: чапда – *Morchella semilibera*, ўртада – *Morchella esculenta*, ўнгда – *Morchella* sp. (S. F. Flegler расми, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)

Бу туркумнинг характерли белгиси – гимениал қатламлари бошчаларнинг фақат ўйикларида бўлиб, қирраларида бўлмаслигидир. Оперкулят асқлари узун, цилиндр шаклли, 8 спорали, узунчоқ парафизалари асқлар ораларида жойлашган. Аскоспоралари йирик, рангсиз, овоид шаклли, етилган пайтда кўп ядроли. Бир неча турларининг *Константинелла* (*Constantinella*) туркумига мансуб бўлган анаморфалари бор.

Эҳтимол Европа трюфелларини ҳисобга олмаганда сморчок кўзикаринларидан энг хушбўй таъмли тансиқ таомларни тайёрлаш мумкинлиги ва Шимолий Америкада *Morchella esculenta* улардан энг аълоси ҳисобланади. Аммо яна шуни айтиш керакки, ҳатто бундай кенг оммага маълум бўлган *Morchella angusticeps* кўзикарини, айниқса спиртли ичимликларнинг катта миқдори билан бирга истеъмол қилинса, ошқозон-ичак системасида айрим нохушликларга сабаб бўлиши мумкин; сморчокларни фақат қайнатиб олгандан кейин пишириб ёки қовуриб ейиш мумкин. Сморчок кўзикарини Ўзбекистонда ҳам эрта баҳорда учраб туради, аммо у *Morchella* туркумининг қайси биологик турига мансублиги номаълум.

Туркум: Верпа (*Verpa*). Бу туркум турлари кўнғироқ шаклли сморчоклар дейилади. Апотецийларининг узун, семизроқ, оқ тусли, бироз яссилашган оёқчалари бор, бошчаси кўнғироқ шаклли, кичик. Гименийлари силлиқ ёки узунасига жойлашган чизиқчали бошчасининг ташқи қисмларида жойлашган. *Verpa bogemica* турининг ҳар бир аскида иккита катта аскоспораси бўлади. Ҳақиқий сморчоклар каби, кўнғироқ шаклли сморчоклар ҳам истеъмол қилинади ва улар ҳам жуда хушбўй таъмли. Аммо баъзи инсонлар уларни кўп истеъмол қилганида мускуллар координациясини йўқотиши кузатилиши мумкин.

Оила: Гелвеллацеа (*Helvellaceae*). Аскокарплари йирик, оёқчали, қалпоқчалари бокал, эгар ёки буралган ёхуд буришган шаклли. Аскоспоралари мунтазам тўрт ядроли ва ва ичида бир неча кўзга яхши ташланадиган мой томчилари бор. *Morchellaceae*

оиласидаги каби, бу оила турларида ҳам Воронин таначалари узунчоқ шаклли. Бу оила турлари эгар шаклли ёки сохта сморчоклар дейилади ёхуд умуман бир неча бошқа номлар билан аталади. Бу оилага *Helvella*, *Wynnella*, *Rhizina* ва *Gyromitra* туркумлари киради.

Туркум: Гелвелла (*Helvella*). Аскокарпларининг бошчалари эгар ва нотўғри шаклли, оёқчаларининг узунасига жойлашган қирралари бор. Энг кўп учрайдиган тури – *Helvella crispa*, бошчаси нотўғри шаклли паллалардан ташкил топган ва аскокарплари ушбу туркум турлари орасида энг йирик бўлгани – *Helvella underwoodii*; бу турнинг аскокарплари баҳорда, *Helvella infula* туриники эса ёзда пайдо бўлади. Бу замбуруғлар ҳам сохта сморчоклар, ёки строчоклар, деб аталади ва истеъмол қилинади.

Туркум: Гиromитра (*Gyromitra*). Бу туркум турлари ҳам сохта сморчоклар, ёки строчоклар, деб аталади. Апотецийлари анча йирик, одатда кўп паллали, эгар шаклига нисбатан кўпроқ мия шаклли (буралган-буришган), аммо ушбу туркумни *Helvella* туркумидан аниқ ажратиш жуда қийин. Бу туркумга аскокарплари оёқчасиз ва бокал шаклли бўлган турлар ҳам киритилади. Ушбу туркум турлари орасида аскокарплари энг катта бўлганлари *Gyromitra esculenta* ва *G. gigas* турлари бўлиб, ўлчами 12 см гача келади.

Строчокларни баъзи инсонлар истеъмол қилганида лаззат олади, бошқалари истеъмол қилганида эса – ўлади. Бунинг сабаби аскокарплар таркибида гиromитрин токсини мавжудлигидир. Гиromитрин сувда эрувчан, шу сабабдан кўзикоринни сувда икки марта қайнатиб олиб, сувларини тўкиб ташлаш тавсия қилинган. Аммо бу усул аскокарпларнинг хавфини ҳар доим тўла йўқотмаслиги хабар қилинган.

Муҳокама учун саволлар

1. Дискомицетлар тартиблар гуруҳи турлари бошқа гифали замбуруғлардан қандай ўзига хос, характерли белгилари билан ажралиб туради?
2. Дискомицет замбуруғларнинг тузилишини тавсифлаб беринг. Гимений, парафиза, эпитеций, гипотеций ва эксипул терминларини тавсифлаб беринг.
3. Апотеций қандай уч типда ривожланиши мумкин?
4. Апотеций ривожланишининг клейстогимениал, эугимениал ва парагимениал типларини тавсифлаб беринг.
5. Оперкулят ва иноперкулят асқлар қандай белгилари билан фаркланади?
6. Дискомицетлар тартиблар гуруҳига неча ва қайси тартиблар киради?
7. Лишайникларнинг тузилишини гапириб беринг. Микобионт ва фотобионт терминларини тавсифлаб беринг.
8. Лишайник ҳосил қилувчи дискомицетлар асосан қайси тартибда жамлаштирилган?
9. Фитопатоген замбуруғлар сони дискомицетларнинг қайси тартибига энг кўп?
10. Игнабаргли дарахтларнинг шютте касалликларини дискомицетларнинг қайси туркум ва турлари кўзғатади?
11. Дискомицетларга мансуб бўлган *Rhytisma* туркуми турлари дарахтларда қандай касалликларни кўзғатади?
12. *Sclerotinia sclerotinia* тури дискомицет замбуруғларнинг қайси тартибига мансуб ва бу замбуруғ қандай ўсимлик турларини зарарлайди ҳамда қайси касалликларни кўзғатади?

ЮКСАК ЗАМБУРУҒЛАР. ЛОКУЛОАСКОМИЦЕТЛАР – ЛОКУЛОАСКОМИЦЕТЕС (*LOCULOASCOMYCETES*) ТАРТИБЛАР ГУРУҒИ

Локулоаскомицетлар – Локулоаскомицетес (*Loculoascomycetes*) тартиблар гуруҳи. Аскострома, локул, псевдотеций. Фитопатоген локулоаскомицетлар, эндофитлар, инсонлар ва ҳайвонларнинг патогенлари.

Локулоаскомицетларнинг классификацияси: *Corineliales*, *Dothideales*, *Myriangiales*, *Arthoniales*, *Asterinales*, *Capnodiales*, *Chaetothyriales*, *Patellariales*, *Pleosporales* ва *Melanommatales* тартиблари. *Mycosphaerella*, *Elsinoë*, «қора дрозжалар», *Pleospora*, *Stemphylium*, *Cochliobolus*, *Pyrenophora*, *Setosphaeria*, *Lewia*, *Leptosphaeria*, *Venturia* ва *Guignardia*, туркумларининг тавсифлари.

Мавзу бўйича адабиётлар: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11.

Кириш. Бу гуруҳга мансуб турлар асklarини олдиндан ҳосил бўлган строма (аскострома) ларнинг махсус бўшлиқлари – *локулларда* – ҳосил қилади. Моҳиятига кўра аскострома – бу аскокарпидир. Асklarи битуникат типиди, уларнинг қобиғининг иккита бир-биридан ажрала оладиган қатлари бор ва улар асklar чатнаб очилишида қатнашади (6.2, F- ва 9.2, а-расмлар). Ундан ташқари, аск асосида оёқча ёки туёқ деб аталадиган шиш шаклли тузилмаси бор.

Аскогон сохта паренхиматик строма ичида ривожланади. Бу локулоаскомицетлар ривожланиши жараёнининг бошқа барча аскомицетлар ривожланишидан фундаментал фарқи ҳисобланади, чунки бунда ичида асklar ҳосил бўладиган тузилма асklarнинг ўзлари ҳосил бўлишидан олдин мавжуд бўлади (перитецийлари мавжуд бўлган пиреномицетларда бунинг акси кузатилади, яъни уларнинг аскокарплари асklar атрофида ҳосил бўлади).

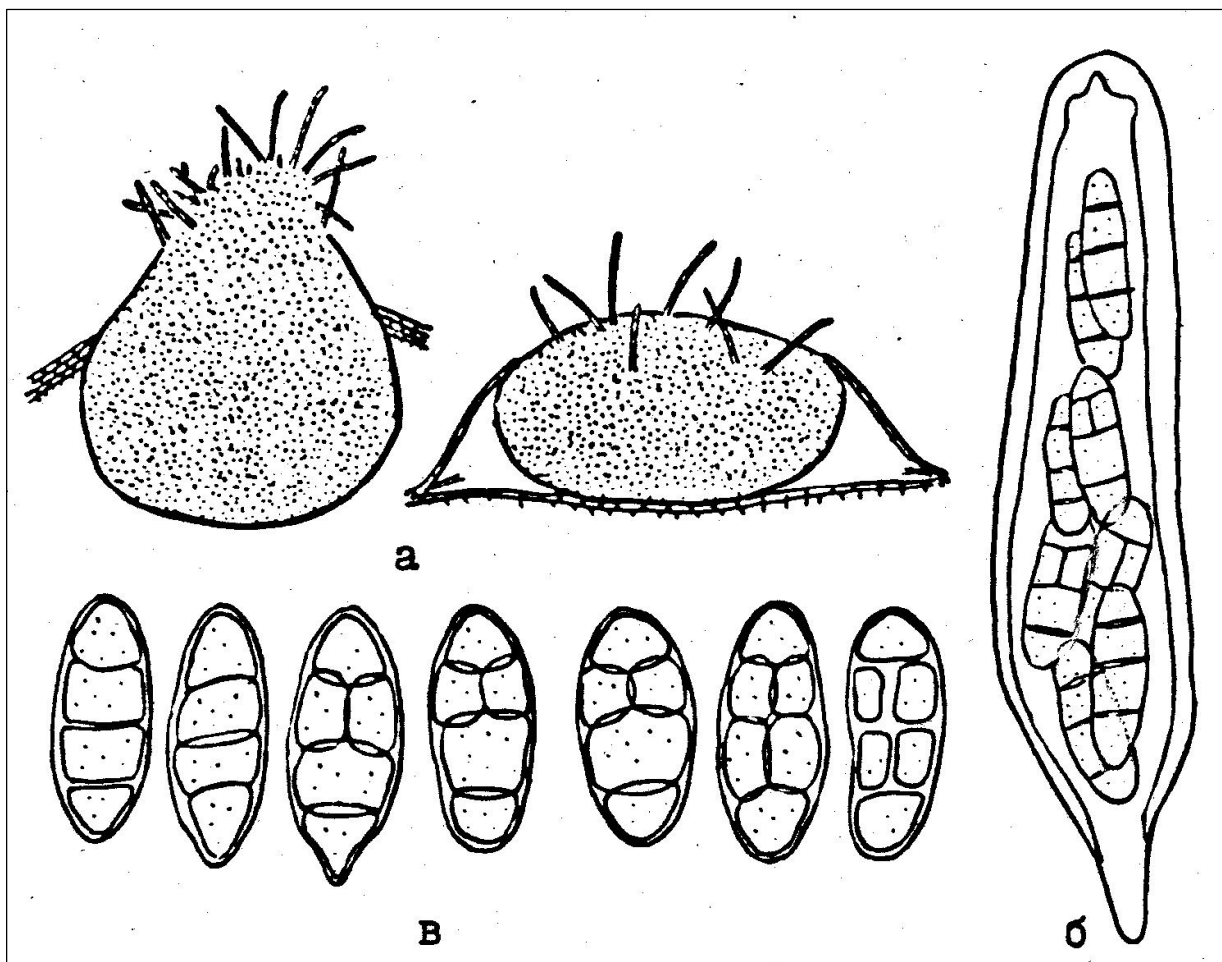
Строма ичида плазмोगамия юз бергач, строма ичининг бир қисми парчаланиб, емирилиб («эриб») кетади ва натижада *локул* (бўшлиқ) ҳосил бўлади ва шаклланаётган асklar ҳамда барча гаматеций тўқималари ушбу локул ичида жойлашади. Локулнинг, мисол учун, *Xylaria* туркуми турларининг стромалари ичидаги перитеций деворчаси каби қобиғи йўқ. Ундан ташқари, локулоаскомицет замбуруғларда строматик бўлмаган тўқималардан ўсиб чикувчи парафизалар мавжуд эмас, аммо стерил гаматециал тузилмаларнинг бошқа турлари ҳосил бўлиши мумкин. Бундай тузилмаларга псевдопарафизалар ва перифизоидлар киради. Айрим турларнинг локулларида ҳеч қандай стерил тузилмалари мавжуд бўлмайди, аммо стромаларнинг узунлашган қолдиқлари гаматециал тўқималарни эслатиши мумкин.

Локулоаскомицетларнинг аскостромалари хилма-хил бўлиб, уларнинг ичида битта ёки кўп локуллари бўлиши мумкин. Бир локулли аскострома *псевдотеций* деб аталади (10.1, а-расм). Ривожланиш жараёни ўрганилмаса, бир локулли аскостромани перитецийдан ажратиш ўта қийин. Одатда псевдотецийларнинг ичи перифизалар билан қопланган устыцалари мавжуд бўлади.

Аскострома ва у билан боғлиқ бўлган структуралар локулоаскомицетларни тартибларга бўлишда муҳим белгилар ҳисобланади. Уларнинг уч типи мавжуд: 1) Шарсимон асklar строма тўқимаси ичида – унинг фертил қисмларида гуруҳларда, ёки тарқоқ жойлашган. Гаматециал тўқималари йўқ, асklar ташқарига строма тўқимасини ёриб чиқади (*Myriangiales* тартибида *Elsinoë*-типи). 2) *Dothidea*-типи, бунда асklarнинг базал дастаси строманинг кўп локулларининг бирининг ичида ҳосил бўлади. Локул ичида гаматециал тўқималари йўқ, аммо строманинг ривожланаётган локуллари ораларидаги қолдиқлари узунлашиб, гаматеций элементларига ўхшаб кетиши мумкин. Локулларнинг устыцалари бўлиши мумкин ёки асklar строма тўқималари йиртилгандан кейин ташқарига чиқади. 3) *Pleospora*-типида, аскостромаси одатда псевдотеций бўлган мева таначаси ичида асklar ва псевдопарафизалар бир-бирларининг ораларида жойлашади.

Псевдопарафизалар строманинг гименийлари устидаги қисмларда ҳосил бўлади ва пастга қараб ўсади, асклар ораларидан ўтиб, локулнинг базал қисми билан қўшилади, баъзан уларнинг устки қисмлари эркин ҳолатга келади.

Барча ривожланиш типларининг кўп ўзгарган вариантлари бор. Масалан, *Chaetothyriales* тартибида перифизоидлар ҳосил бўлишида калта гифалар пастга қараб ўсади, аммо локулнинг базал қисмигача етиб келмайди.



10.1-расм. *Pyrenophora tritici-repentis*: **а** – псевдотеций; **б** – аск (апикал қисмида цитоплазма эндотуникага бўртиқ ҳосил қилиб, бўртиб чиқишига диққат қилинг); **в** – аскоспоралар (Хасанов, 1992).

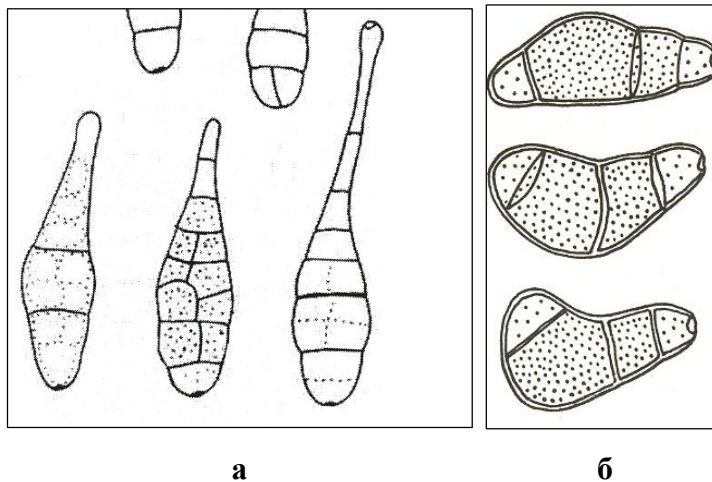
Локулоаскомицетлар аскларининг тузилиши ҳар хил бўлиб, улар ҳам таксономик аҳамиятга эга. «Битуникат» аскларнинг умумий таснифи – деворча қобиғи яққол икки қатли бўлишидир. Аммо бу кенг категория бўлиб, унинг бир нечта муҳим типлари бор. **Фисситуникат** типда 1) нисбатан юпқа **эктотуника** (аск қобиғининг бирламчи ёки ташқи қатлами) ва қалинроқ **эндотуника** (аск қобиғининг иккиламчи ёки ички қатлами) мавжуд бўлади ҳамда улар аскоспоралар шакллангандан кейин аск шаклини ўзгартириши ва аскнинг апикал тузилмалари ҳосил бўлиши жараёнларида қатнашади; ҳар икки қатлам пластинка шаклли (lamellate) бўлиши мумкин; 2) бу типда споралар аскдан чиқиши жараёнида унинг ҳар икки қатлами бир-биридан тўла ажралади, эктотуника ёрилиб кетади ва емирилади, унинг ёрилган жойидан эластик эндотуника ташқарига чиқади ва аскоспоралар тарқалишини таъминловчи қувурча вазифасини бажаради; 3) аскнинг цитоплазмаси ва эндотуниканинг апикал қисмида модификация бўлади ва у ерда апикал камера ҳосил бўлади. Бу камера – эндотуника ичида цитоплазма ҳосил қилган бўртиқдир

(10.1, б-расм); 4) бу типда ҳам аск қобиғининг қатламлари бир-биридан тўла ажралади, эктотуникада ёриқ пайдо бўлади ва унинг ичидан эндотуниканинг кўп қисми чиқади ва ундан аскоспоралар босим билан итариб чиқарилади.

Баъзи локулоаскомицетлар аскларининг очилиши ярим фисситуникат ёки «қуш тумшуғи» (rostrate) типда бўлиши мумкин, бунда аск қобиғининг қатламлари тўла ажралмайди. Бошқа локулоаскомицетларда ё эндотуника, ёки эктотуника чатнаб очилиши мумкин. Бу жараёнларни аниқлаш анча қийин, чунки маълум вақтда аск қобиғининг ҳар икки қатлами ҳам емирилиб, йўқолиб кетиши кузатилади.

Яшаш тарзи бўйича локулоаскомицетларнинг кўп турлари ўсимлик субстратларида целлюлоза парчаловчи сапротрофлар, ҳашаротлар билан алоқага кирувчилар ёки лишайник ҳосил қилувчилар, бошқалари фитопатогенлар, микопаразитлар, айримлари инсонлар ва сутэмизувчи ҳайвонларнинг патогенларидир. Баъзи турлари гўнгда кўп учрайди, улар ошқозон-ичак системасидан ўтиб, ўсимликхўр сутэмизувчи ҳайвонлар воситасида тарқалади.

Кўп локулоаскомицетлар тўқ тусли, баъзан гифоподийлари мавжуд бўлган мицелийга ҳамда анча турлари **мурал** (ҳам узунасига, ҳам кўндаланг жойлашган септаларга эга бўлган) аскоспоралар ва конидияларга эга. Кўп локулоаскомицетларнинг турли хил конидиялари мавжуд бўлиб, пиреномицетлардаги каби, уларнинг жинсий босқичи ножинсий босқичига нисбатан кам учрайди; жинсий жараёни мавжуд бўлган ҳолларда бу жараён хўжайин ўсимлик нобуд бўлганидан кейин юз беради. Бу замбуруғлардан айримларининг анаморфалари шунчалик яхши маълумки, баъзи кенг тарқалган туркумлар (масалан, *Alternaria*, *Curvularia*) (10.2-расм) турларини осон аниқлайдиган баъзи микологлар уларнинг телеоморфа босқичларининг номларини айтиб бера олмайди.



10.2-расм. *Alternaria alternata* (а) ва *Curvularia lunata* (б) турларининг конидиялари (а - Интернет, б - Хасанов, 1990)

Лишайниклар. Олдинги бобда таърифланган кўп пиреномицет замбуруғлардан ташқари бир қатор локулоаскомицетлар, масалан, *Pleosporales* (*Arthopyrenulaceae* оиласи), *Melanommatales* (*Pyrenulaceae* ва *Trypetheliaceae* оилалари) ва *Arthoniales* (*Opegraphaceae* оиласи) тартибларининг айрим, кўпроқ ёки камроқ сонли турлари ҳам лишайник ҳосил қилувчилардир.

Фитопатоген локулоаскомицетлар. Буларнинг мисоллари сифатида кенг оммага маълум бўлган *Pleosporales* (*Cochliobolus*, *Pyrenophora*, *Guignardia*, *Venturia* туркумлари), *Dothideales* (*Mycosphaerella*, *Leprosphaerulina* ва б. туркумлар), *Myriangiales* (*Elsinoë*

туркуми) тартибларининг турларини кўрсатиш мумкин. Ушбу замбуруғлар бутун ўсув даврида ножинсий боскичида кўпаяди ва ривожланади, уларнинг жинсий жараёни маҳсули – аскоспоралар – хўжайин ўсимлик нобуд бўлганидан кейин, кўпинча замбуруғ қишлаганидан кейин баҳорда ҳосил бўлади.

Cochliobolus туркуми турларидан бири, *C. heterostrophus*, маккажўхорининг жанубий доғланиши ва чириши (эски номи жанубий «гельминтоспориоз») касаллигини кўзғатади (Ўзбекистонда карантин касаллик ҳисобланади). Кўпинча анаморфа боскичининг номи (*Bipolaris maydis*, синоними *Helminthosporium maydis*) билан маълум бўлган бу замбуруғ 1970 йилда АҚШ нинг жанубий ва марказий штатларида маккажўхори далаларинининг 80% га экилган, цитоплазматик оталик бенаслилигига эга бўлган гибрид навни зарарлаб, экинларни вайрон қилган ва миллиард долларлик зарар келтирган. Ушбу туркумнинг яна бир тури – *Cochliobolus miyabeanus* (анаморфаси *Bipolaris oryzae*, синоними *Helminthosporium oryzae*) Ҳиндистонда 1942 йилда шоли экинзорларини вайрон қилган, натижада 1943 йилда «Буюк Бенгал очарчилиги» юз берган ва тахминан 2 миллион одам очарчиликдан ўлган. *Cochliobolus* туркумининг яна бир тури – *C. sativus* (анаморфаси *Bipolaris sorokiniana*, синоними *Helminthosporium sativum*) дунёнинг кўп мамлакатларида буғдой, арпа (ҳамда бошқа ғалла экинлари ва бошоқли ўтлар) нинг майсалари, барглари, илдизлари, поялари ва донларини заралаб, дон ҳосилига катта зарар етказадиган турлардан биридир.

Локулоаскомицетларнинг иккиламчи метаболитлари. Локулоаскомицетлар ҳам кўп токсик метаболитларни синтез қилади. Масалан, ғалла экинларининг донларида «қора муртак» касаллигини ва бошқа кўп ўнлаб ўсимлик турларида турли хил касалликларни кўзғатувчи *Alternaria alternata* замбуруғи ҳар хил микотоксинларни, *Cochliobolus heterostrophus* маккажўхори ва сули ўсимликларига специфик токсинларни, *Preussia* туркумига кирувчи копрофил замбуруғларнинг айримлари антибактериал ва антифунгал фаолликка эга бўлган прессомаринларни синтез қилади ва локулоаскомицетларнинг кўп турлари томонидан янги токсинлар синтез қилиниши мунтазам равишда кашф қилинмоқда.

Эндофит локулоаскомицетлар. Булардан базилари, масалан, *Aureobasidium* ва *Hormonema* (*Dothideales* тартиби) туркумлари турлари ҳамда *Phyllosticta* (*Phyllosticta*) анаморф туркуми намояндалари (*Pleosporales* тартиби) игнабаргли дарахтларнинг эндофитларидир. Тропик иқлимли минтақаларда кўп янги эндофитлар мунтазам равишда кашф қилинади.

Инсонлар ва ҳайвонларнинг патогенлари. Пиедра (*Piedraea*) туркуми турлари улар учун қулай шароитлар мавжуд бўлганида приматларнинг сочларида ўсиб, улар мўрт бўлиб қолишига олиб келиши мумкин. *Herpotrichiellaceae* (*Chaetothyriales* тартиби) ва *Pleosporaceae* (*Pleosporales* тартиби) оилаларининг турлари инсонларда жиддий касалликлар кўзғатади. *Herpotrichiellaceae* оиласи турларининг «қора дрожжалар» деб аталадиган бир гуруҳи инсонларнинг шикастланган териларида хромобластомикоз кўзғатади, бунда теридаги яралар қалинлашади ва тери остида цисталар ҳосил бўлади. «Қора дрожжалар» кам тузли ёки шўр сувли ҳавзалар, дренаж қувурлари, хона намлигини оширишда ишлатиладиган механизм (увлажнитель) лар ҳамда қоялар, харсанг тошларнинг каваклари каби субстратларда кўп учрайди. *Cladosporium trichoides* ва *Exophiala dermatitidis* турлари инсонларни системали зарарлаб, инфекция мияда ва ўпкада тарқалиши мумкин. Бу айниқса иммунитетни пасайган инсонларда кўп учрайди.

Инсон ва ҳайвонлар патогенларининг яна бир муҳим гуруҳи *Pleosporales* тартибига мансуб бўлган ва кўпинча бошоқли ўсимликларни зарарлайдиган турлар бўлиб, *Bipolaris*, *Exserohilum*, *Drechslera*, *Alternaria* ва *Curvularia* анаморф туркумларининг турлари уларнинг мисоллари бўлиши мумкин. Улардан баъзилари тери, тирноқ касалликлари ва синуситларни кўзғатади. Айрим ҳолларда уларнинг турлари жиддий инфекция кўзғатиб, мияда яралар, энцефалит, менингит, ўпка касалликлари ва остиомиелит касалликларини кўзғатиши мумкин.

Айрим ҳолларда *Pleosporales* тартиби ва *Herpotrichiellaceae* оиласи турларини ажратишда (диагностик мақсадда) беномил фунгицидидан фойдаланилади; *Herpotrichiellaceae* оиласи турлари беномилга ўта чидамсиз, *Pleosporales* тартиби турлари (ҳамда зигомицетлар, бзидиомицетлар, ҳақиқий дрозжалар ва *Microascaceae* оиласи турлари) беномилга ўта чидамли.

Локулоаскомицетларнинг классификацияси. Бу замбуруғларнинг айрим тартиблари монофилетик эканлиги баъзи молекуляр-генетик таҳлилларда исботланган, аммо бутун локулоаскомицетлар тартиблар гуруҳи монофилетик эмаслиги таъкидланади. Локулоаскомицетларнинг айрим, яхши ўрганилган тартиблари ва оилаларининг таксономияси қуйида келтирилади. Аммо шуни эсда тутиш керакки, бу ерда таҳлил қилинадиган таксонлар, эҳтимол аскомицетларнинг энг катта гуруҳи бўлган локулоаскомицетларнинг фақат бир кичик қисмини тасвирлайди.

Тартиб: Коринелиалес (*Corinelliales*). Ушбу морфологик жиҳатдан ўзгача ва ўзига хос бўлган тартиб намояндалари дунёнинг фақат ва барча тропик иқлимли минтақаларида учрайди ва одатда ёпиқ уруғли *Podocarpus* туркуми турларини зарарлайди, аммо Ер куррасининг жанубий ярим шарида ўсадиган жануб корақайини (бук – *Nothofagus* sp.) ва *Drimys* туркуми турларида ҳам паразитлик қилади.

Коринелия, Трипоспора ва Фитцпатрикелла (*Corynelia*, *Tripodopora*, *Fitzpatrickella*) туркумларининг турлари баргларда йирик, кора-қўмир тусли стромаларни ҳосил қилади, аммо ўсимликларга катта зарар етказмайди. Лагенулопсис ва Калокопсис (*Lagenulopsis*, *Calocopsis*) туркумларининг турлари баргларни зарарлаб, пояларда яралар ва галлар ҳосил қилиб, ўсимликларга анча катта зарар етказиши мумкин.

Тартиб: Дотидиалес (*Dothideales*). Ушбу тартибнинг характерли белгилари – локуллари ичида гаматецийлари мавжуд эмас, локуллар апикал поралари билан очилади, фисситуникат типига асклари одатда базал дасталарда, овоид ёки цилиндр шаклли. Аскокарп ривожланиши *Dothidea*-типига мансуб. Аскоспораларининг туси рангсиздан қўнғиргача, улар бир ёки бир нечта хужайрали, баъзан мурал шаклли. Маълум бўлганида, анаморфалари гифомицетларга ёки целомицетларга мансуб. Тартибнинг кўп турлари тропикларда, баъзилари муътадил иқлимли минтақаларда кенг тарқалган. Ушбу тартибга 6 та оила киради, биз улардан учтаси билан танишамиз.

Оила: Дотидиалес (*Dothideaceae*). Оилага хос белгилар – псевдотецийлари перитециоид типли, устьицали, субстрат (паразит турларда хўжайин ўсимлик тўқималари) ичида жойлашади ёки субстрат устига апикал қисми билан ёриб чиқади, устьицаларининг ички томони перифизалар билан қопланган.

Туркум: Микосферелла (*Mycosphaerella*). Бу оиланинг энг катта туркуми бўлиб, унинг 1000 тадан кўп турлари баён қилинган. Ушбу туркум монофилетик эмаслиги таъкидланади. Туркум турларидан анчаси сапротрофлар, бир қанчаси иктисодий жиҳатдан муҳим ўсимликларнинг паразитларидир. Кулупнайда барг оқ доғланишини кўзгатувчи *M. fragariae* (конидиал босқичи *Ramularia tulasnei*), зиғирда анаморфа (*Septoria linicola*) босқичида пасмо (септориоз) касаллигини кўзгатувчи *M. linorum* (телеоморфа босқичи МДХ да топилмаган), церцис (*Cercis*) дарахтида барг доғланишини кўзгатувчи *M. cercidicola*, бананда сариқ доғланиш кўзгатувчи *M. musicola* ва ушбу экинда вайрон қилувчи кора доғланиш – Сигатока касаллигини – кўзгатувчи *M. fijiensis*, анаморфа (*Septoria tritici*, телеоморфа босқичи топилмаган) босқичида бугдойнинг Ўзбекистонда анча кенг тарқалган хавfli септориоз касаллигини кўзгатувчи *M. graminicola* турлари уларнинг мисолларидир.

Ушбу туркум турларининг псевдотецийлари кичик, якка-якка, одатда хўжайин ўсимликларнинг ўлик ёки қишлаб чиққан барг ва пояларининг тўқималари ичида жойлашган ва ташқарига апикал қисми билан чикувчи ва ёки устьицаси, ё пораси билан очилувчи. Аскоспораларининг туси рангсиздан оч-қўнғиргача, бир септали. Бу туркум турларининг анаморфалари ҳар хил. Айрим турларининг конидиялари пикнидаларда,

бошқалариники ложеларда, учинчилариники эса гифаларда эркин жойлашган конидиофораларда ҳосил бўлади, баъзи турларининг анаморфалари йўқ. Анаморфалари (*Cercospora*, *Septoria*, *Ramularia*, *Ovularia* ва б. туркумлар) асосида А. Сиванесан (Sivanesan, 1984) *Mycosphaerella* туркумини 19 та норасмий гуруҳга бўлган. Шу билан бирга, кўп ҳолларда турлар мавжудлиги учун хўжайин ўсимлик зарарланиши асос қилиб олинган, бу эса кўп хатоларга йўл қўйилишига сабаб бўлиши мумкин, чунки битта тур ҳар хил ўсимликларни зарарлаши мумкин. Бундай хатоларга йўл қўймаслик учун замбуруғларнинг изолятлари билан кенг миқёсда чапараста сунъий зарарлаш (перекрёстное заражение) тажрибаларини ўтказиш талаб этилади.

Mycosphaerella туркумининг кўп турларида плазмोगамия ва сперматизация жараёнлари тахминан бир вақтда юз бериши эҳтимол қилинади. Спермацийлари эканлиги тахмин қилинган хужайралар ушбу ва бир қатор бошқа туркумларнинг кўп турларида кузатилган ҳамда улар ҳақиқатан функционал эканлиги кўп марта исботланган. Масалан, *Mycosphaerella tulipiferae* турида спермацийлар трихогина учлари билан қўшилиши ҳамда трихогинанинг деворчасида спермацийларнинг бўш қобиклари қолиши ҳамда трихогина ичида спермацийнинг ядроси мавжудлиги кузатилган.

Mycosphaerella tulipiferae турининг ривожланиш цикли 10.3-расмда кўрсатилган. Аскокарп ичининг бир қисми эриб кетади ва унинг базал қисмида ривожланаётган асклар дастаси босим туфайли кавак – локул ҳосил бўлади (10.3, L-расм). Асклар мева таначаси ичида бу шаклда жойлашиши *Dothideales* тартиби учун типик ҳисобланади.

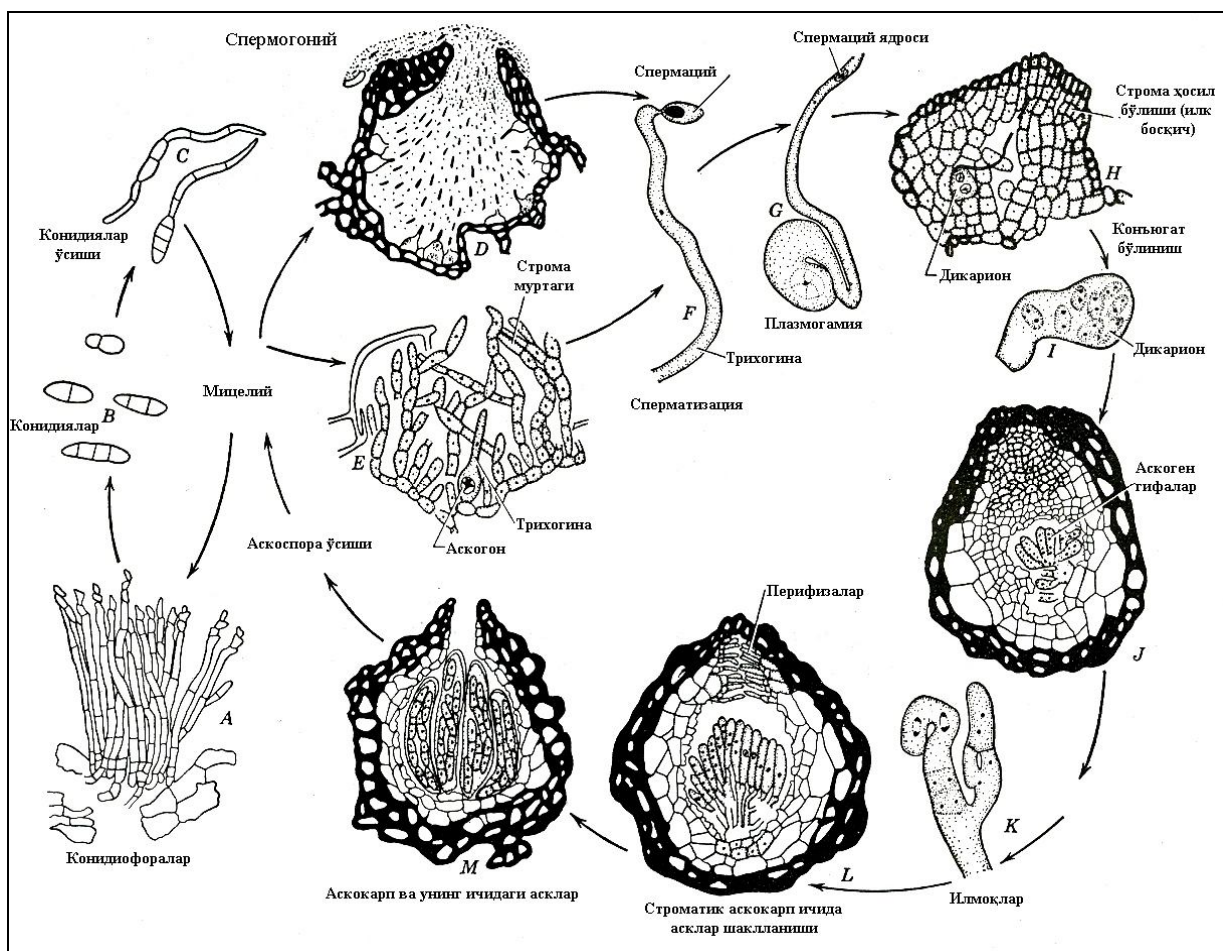
Оила: Псевдосфериацеа (*Pseudosphaeriaceae*). Бу кичик оила турларининг мева таначалари псевдотецийлар, локули ичида бир неча кенг овоид шакли асклари мавжуд. Асклар бир-биридан строма ички қисмининг ипсимон қолдиклари билан ажратилган бўлиши мумкин. Аскоспораларининг туси рангсиздан оч-қўнғиргача, баъзи турларнинг аскоспоралари мурал шаклли ва устки қисмида шилимшиқ қобиғи мавжуд. Кўпчилик турларининг анаморфалари топилмаган, Лептосферулина (*Leptosphaerulina*) туркумида бир турининг анаморфаси Питомицес (*Pithomyces*) туркумига мансуб. *Leptosphaerulina australis* ва *L. argentiniensis* турларининг ривожланиши *Mycosphaerella* турлариники билан бир хил. Бу туркум турлари ўтсимон ўсимликларда кўп учрайди. Ерёғоқ экиладиган деярли барча минтақаларда унинг барглари доғланиши ва куйишини қўзғатувчи *Leptosphaerulina crassiasca* тури ушбу туркум учун бироз ғайриоддий бўлиб, унинг мурал аскоспоралари тўқ туслидир.

Яйлов ўтларининг паразити бўлган ва кўпинча анаморфа номи (*Pithomyces chartarum*) билан кўрсатиладиган *Leptosphaerulina chartarum* тури иккита аминокислота – триптофан ва аланин – конденсация қилиниши натижасида ҳосил бўладиган споридесмин номли токсин синтез қилади. Бу токсин баъзи *Penicillium* турларининг қалтираш (tremor) чақирадиган токсинига ўхшаш ва у ҳайвонларда фотосенсибилизация қўзғатади. Бу Янги Зеландияда яйловда замбуруғ билан зарарланган ўтлардаги споридесмин токсинини истеъмол қилган молларда катта муаммо бўлган.

Оила: Микротириацеа (*Microthyriaceae*). Бу оила турлари асосан тропикларда, баъзилари муътадил иқлимли минтақаларда (масалан, Буюк Британияда) учрайди ва қалқонсимон аскостромалари мавжудлиги билан характерланади. Бундай аскостромаларни баъзан **тириотецийлар** деб аташади ва улар локулоаскомицетларнинг бошқа оилаларида ҳам учрайди. Трихотириум, Актинопелтис ва Микротириум (*Trichothyrium*, *Actinopeltis*, *Microthyrium*) туркумларининг тириотециал аскостромалари хужайраларнинг радиал жойлашган қаторларидан ташкил топган. Турлари ўсимлик паразитларидир.

Тартиб: Мириангиалес (*Myriangiales*). Фақат бу ҳамда *Arthoniales* тартибларига хос бўлган белги – аскостромалари ўсиши индетерминат эканлигидир. Аскостромалари йирик, локуллари устйцага эга эмас, улар строманинг фертил қисмида ёки тартибсиз жойлашган, гаматециал тўқималари йўқ. Локуллар чатнаб очилади ёки строманинг қобиғи

парчаланати. Ҳар бир локулда битта аск мавжуд бўлади. Асклари шар ёки кенг тўқмоқ шаклли, чатнаб очилиши фисситуникат типиди. Аскоспоралари оч ёки қизғиш тусли, бир ёки бир неча хужайрали ёхуд мурал шаклли, кўп ҳолларда ассимметрик тузилишга эга.



10.3-расм. *Mycosphaerella tulipiferae* турининг ривожланиш цикли
(Р. В. Higgins, 1936 расми, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган).

Анаморфалари целомицет (меланконий) ларга хос, конидиялари стромалардаги ложеларда ёки спородохийларда ҳосил бўлади. Псевдотецийлар қисман ўсимлик тўқимаси ичида ёки бутунлай тўқима устида жойлашади. Турлари ўсимлик баргларида доғлар, поя ва меваларида яралар ҳосил қилади, бошқалари қалқондорлар билан алоқада ҳамда ўсимлик қисмларида сапротрофлар ёки микопаразитлар сифатида яшайди.

Оила: Мириангиацеа (*Myriangiaceae*). Бу оила турларининг аксарияти тропик ёки субтропикларда тарқалган. Мириангиум (*Myriangium*) туркуми турлари ўсимликлар ва қалқондорлар билан алоқада яшайди. Стромалари нотўғри гумбаз шаклли, локуллари уларнинг устки қисмларида жойлашади. Стромаларининг остки қисмлари қаттиқ қатламдан ташкил топган. Локуллари қаттиқ, мўрт, ички қисми юмшоқроқ, ичида асклари тартибсиз жойлашади. Аскларининг апикал камералари ноаниқ, эндотуникаси учида брильянт кўк бўёғи билан бўяганда кўринадиган доирачаси мавжуд. Локуллар намланганида улар сувни шимиб, шилимшикланади, ичидаги асклар шишиб, ўлчами 2-3 марта ўсади ва уларнинг ичидаги мурал шаклли аскоспоралар куч билан отилади. Экин сифатида ўстириладиган бамбукни зарарловчи *Myriangium bambusae* тури оила намояндаларининг мисоли бўлиши мумкин.

Оила: Эльсиноацеа (*Elsinoaceae*). Бу оила турларининг ҳам аксарияти тропик ёки субтропикларда тарқалган бўлиб, улар ёпиқ уруғли ўсимликларнинг барглари ва пояларида локал шишлар ҳосил қилади. Бошқа турлари муътадил иқлимли минтақаларда экинларда паразитлик қилади. Уларнинг аскостромалари оддий ёки мураккаб тузилишга эга, асклари тартибсиз жойлашган, апикал камералари ноаниқ, эндотуникаси учидан брильянт кўк бўёғи билан бўяганда кўринадиган доирача мавжуд.

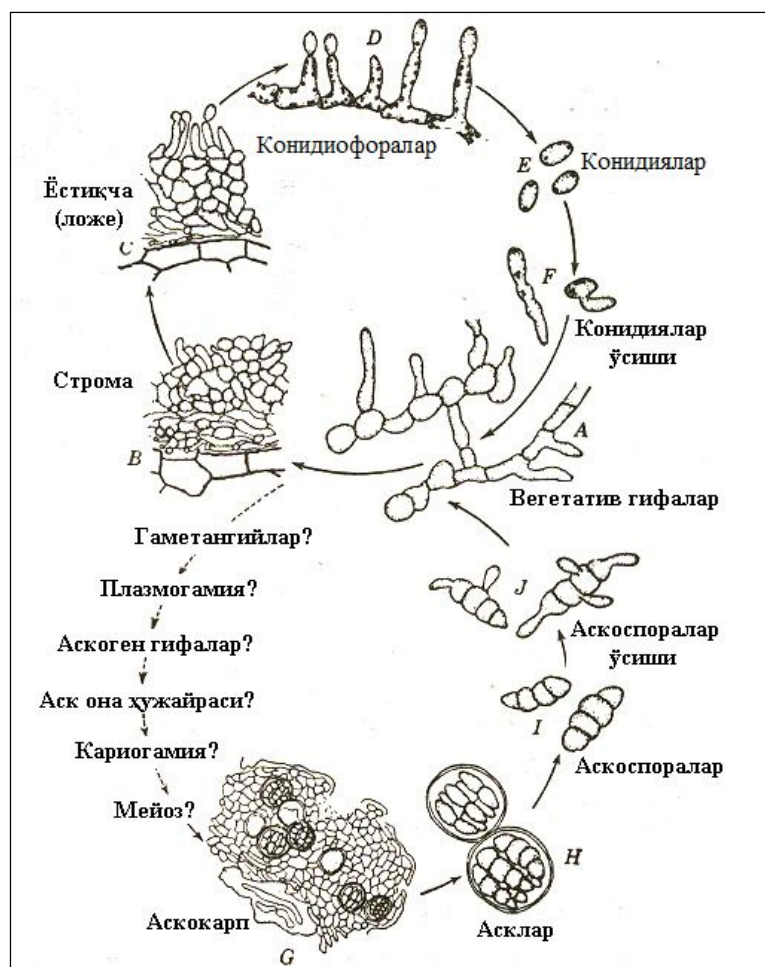
Туркум: Эльсиное (*Elsinoë*). Муҳим турлари қаторига токда конидиал босқичи (*Sphaceloma ampelinum*, син. *Gloeosporium ampelophagum*) да антракноз кўзгатувчи *E. ampelina*, цитрус экинларида конидиал босқичлари (*S. australis*, *S. fawcettii*) да калмараз кўзгатувчи *E. australis*, *E. fawcettii*, хўжағат (малина – *Rubus* spp.) да антракноз кўзгатувчи *E. veneta* ва б. турлар киради. *Elsinoë* туркумининг барча аниқланган анаморфалари Сфацелома (*Sphaceloma*) туркумига мансуб.

Тур: Эльсиное венета (*Elsinoë veneta*). Туркум мисоли сифатида *E. veneta* турининг ривожланиш циклини кўриб чиқамиз (10.4-расм). Аскостромаларнинг тартибсиз жойлашган кавакларидаги думалоқ шаклли асклар ичидан жойлашган тўрт хужайрали, рангсиз аскоспоралари кеч кузда ёки эрта баҳорда етилади. Аскостромаларнинг устки қисмлари емирилиб, асклари очилади, уларнинг эндотуникалари узайиб, эктотуникаларини ёриб чиқади ва аскоспоралар аск ичидан куч билан отилади. Аскоспоралар тарқалиб, хўжағат турларининг тўқималарига тушади ва уларга шилимшиқ қатлами билан ёпишади. Томчи шаклли намлик мавжудлигида аскоспоралар ўсиб стеригмалар ва уларнинг устида конидиялар ҳосил қилади. Конидиялар ўсиб, муртақ гифалари билан ўсимлик тўқималарига кириб, зарарлайди. Конидия муртагидан ўсиб чиққан мицелий кутикула остида кичик строма ва унда ложе ҳамда калта конидиофораларда конидияларни ҳосил қилади. Аскоспоралар каби, конидиялар устида ҳам шилимшиқ қатлами бор. Баҳор ва ёз давомида замбуруғнинг ножинсий босқичи бир неча авлод беради ва касаллик конидиялар воситасида касал ўсимликлардан соғломларига тарқалади. Куз охирида аскостромалар ҳосил бўлади ва улар қишлайди, замбуруғнинг бир мавсумдаги ривожланиш цикли якунланади. Замбуруғнинг жинсий жараёнида спермацийлар иштирок этиши тахмин қилинган.

Тур: Эльсиное ампелина (*Elsinoë ampelina*). Бу замбуруғ дунёнинг барча мамлакатларида учрайди, Ўзбекистонда токнинг энг зарарли касалликларидан бири бўлган антракноз касаллигини кўзгатади. Анаморфаси *Sphaeceloma ampelinum* (синоними *Gloeosporium ampelophagum*). Аскостромалари қора, кўмирсимон, қишлаган новдаларда ривожланади. Локуллар нок шаклли, 8-спорали. Аскоспоралари қизғиш-қора ёки қўнғир-қора тусли, 4 хужайрали, узунчоқ-овал шаклли. Анаморфа босқичида зарарланган тўқимада (эпидермис ёки кутикула хужайралари устида ёки эпидермис хужайралари ичидан) кичик, нуқта шаклли ва оч тусли ёстиқчалар ҳосил қилади. Ёстиқчалар кўп сонли, калта, цилиндр шаклли, зич жойлашган конидиофоралар ва уларда ривожланадиган конидиялардан иборат. Конидиялар бир хужайрали, овал, цилиндр ёки конус шаклли, рангсиз, шилимшиқ билан қопланган, қуриганда бироз нимранг ёки апельсин тусли пўстлоқ ҳосил қилади. Кузда новдалардаги яралар (ёстиқчалар) атрофида склероцийлар ҳосил бўлади. Замбуруғ асосан склероцийлар воситасида қишлайди.

Оила: Пиедраяцеа (*Piedraiaceae*). Бу оилага мансуб бўлган Пиедрая хорта (*Piedraia hortae*) тури дунёнинг сернам тропик иқлимли барча қисмларида приматларнинг ихтисослашган паразити бўлиб, у «black piedra» номли касаллик кўзгатади. Замбуруғ приматлар ва инсонларнинг соч толалари фолликулларининг устки қисмларидаги кутикуласига киради ва сочларда стромаларини ҳосил қилади. Бу туркум турларининг аскоспоралари узунчоқ, ҳар икки учига қараб ингичкалашган; *P. hortae* турида учки ўткирлашган қисми узун, ипсимон, Марказий Африкада айрим кенжа приматларда паразитлик қилувчи *P. quintanilhae* турида конидияларининг ипсимон узайган қисми бўлмайди.

Piedraia туркумининг аскостромалари кўп локулли. Локуллари устьицали, стромада битта нотўғри қатлам ҳосил қилади, ҳар бир локулда битта аск мавжуд бўлади. Асклари юпқа қобикли, шарсимон, деворчалари йўқолиб кетувчи.



10.4-расм. *Elsinoë veneta* турининг ривожланиш цикли
(Burkholder, 1917; Alexopoulos et al., 2007 дан олинган).

Тартиб: Артониалес (*Arthoniales*). Бу тартиб турларининг аскостромалари ўсиши, *Myriangiales* тартибидаги каби, индетерминант типига мансуб бўлиб, улардан апотецийларга ўхшаш ёки узунчоқ аскостромалари ва асклари ораларида узунчоқ шаклли, эркин жойлашган, шохланган ва тўқ тусли учки қисмлари билан бир-бирига чувалашиб кетган ва асклар устини қопловчи қатлам ҳосил қилувчи строма таркибининг қолдиқлари мавжудлиги билан фарқланади. Бу қопламни *псевдоэпитеций* деб аташади. Асклари ярим фисситуникат типига мансуб. Аскоспоралари гиалин ёки оч тусли. Бу тартиб турлари лишайник ҳосил қилувчилардир. Мухим туркумлари – Хиодектон, Опеграфа, Леканактис ва Роцелла (*Chiodecton*, *Opegrapha*, *Lecanactis*, *Rocella*).

Тартиб: Астериналес (*Asterinales*). Бу тартиб турларининг аскостромалари, *Microthyriaceae* оиласидаги каби, қалқон шаклли тириотецийлардир, перидийлари қалин қобикли тўқ тусли гифалардан ташкил топган. Асклари кенг, аск апекслари гумбаз шаклли, очилиши «куш тумшуғи» типига, бунда эктотуника ва эндотуника ажралмайди. Аскоспоралари кўнғир тусли, одатда икки ҳужайрали, улар аскострома қалқонларида ҳосил бўладиган радиал шаклли ёриқлардан чиқади. Ҳўжайин ўсимликлар баргларида тўқ тусли, гифоподийларга эга бўлган мицелий ғуборлар ёки тўрсимон қатламлар ҳосил қилади. Анаморфалари гифомицетларга ёки целомицетларга мансуб. Бу тартиб турлари, масалан Астерина (*Asterina*) туркуми намояндалари, тропик минтакаларда ўсимлик барглари устида доғланишлар ёки лишайниклар ҳосил қилади.

Asterina туркуми турлари барг кутикуласи остида тарқоқ ёки зич жойлашган аскокарплар ҳосил қилади, ўсимликларга зарари деярли йўқ. Ушбу тартибнинг примитив *Winteraceae* ва *Eupomataceae* оилаларининг турлари ўсимликларда Австралияда тарқалган, аммо жуда кам учрайди. *Winteraceae* оиласи турларининг бир хужайрали, *Eupomataceae* оиласи турларининг икки хужайрали гифоподийлари бор.

Тартиб: Капнодиалес (*Capnodiales*). Бу тартиб турлари «қора курум тусли моғор» замбуруғлари (сажистые грибы = sooty molds) деб аталади. Улар дарахт пояларини, масалан, Янги Зеландияда жануб қорақайини ўрмонларида, пояларни уч метргача баландликда қора тусли қалин қатлам билан ўраб олади ёки Шимолий Америкада ўрмон дарахтлари барглари қопловчи қатламлар ҳосил қилади. Бу тартибнинг гуруҳлари бири-бирига таксономик жиҳатдан яқин эмас. Аскокарплари тўқима устида, тўқ тусли гифалардан ташкил топган, яхши ривожланган субикулюмда ҳосил бўлади. Перифизалари йўқ, Гаматециал тузилмалари мавжудлиги хабар қилинган, аммо улар аскокарп ривожланишининг илк босқичларида йўқолиб кетади. Асклари овоид шаклли, базал дасталарда ҳосил бўлади. Аскоспоралари гиалин ёки тўқ тусли, кўпинча бир ёки бир неча септали. Кўп турларининг анаморфалари гифомицетларга ёки целомицетларга мансуб.

Оила: Капнодиacea (*Capnodiaceae*). Бу оила турларини ҳақиқий «қора курум моғор» замбуруғлари дейишади. Тўқ тусли эпифит гифалари қувур шаклли ва усти шилимшиқ қатлам билан қопланган. Псевдотецийлари овоид ёки узунчоқ шаклли, баъзан оёқчали ва устида қиллар шаклли ўсмалари бор, усти шилимшиқ қатлам билан қопланган. Культурада ўстирилган барча турлари анаморфа босқичининг пикнидаларини ва улар ичида макро- ёки микроконидияларни ҳосил қилиши аниқланган. Пикнидалари одатда псевдотециал стромаларда ҳосил бўлади. Оила турлари ҳар хил ўсимликларнинг барглари ва поялари устида эпифитлар бўлиб, у ерда қалин, баъзан ғовак қатламлар ҳосил қилади ва ўсимликлар қуёш нури билан таъминланишини камайтиради. Баъзи муаллифлар бу оилага 17 тагача туркум киритишган бўлса ҳам, ҳозирги даврда улардан учтаси (*Скориас*, *Фрагмокапниас* ва *Капнодиум* – *Scorias*, *Phragmocapnias*, *Capnodium*) қабул қилинган.

Оила: Антеннулариеллацеа (*Antennulariellaceae*). Бу ва *Euantennariaceae* оиласи *Capnodiaceae* оиласидан гифалари шилимшиқ билан қопланмаганлиги ҳамда аскокарплари думалоқроқ эканлиги билан фарқланади. Гифалари баъзан маржонсимон, хужайралари деярли шар шаклли. Анаморфалари гифомицетларга ёки целомицетларга мансуб. Турлари ўсимликларда эпифитлардир.

Оила: Эуантеннариацеа (*Euantennariaceae*). Гифа хужайралари кўпинча бочка шаклли, анаморфалари гифомицетлар бўлиб, аскокарплари ривожланиши *Dothidea*-типига мансуб.

Тартиб: Хетотриалес (*Chaetothyriales*). Бу тартибнинг аскостромалари ёки псевдотецийлари гуруҳларда ёки якка-якка бўлиб, баъзан субикулюмда жойлашади. Устьицаларининг ичи перифизалар билан қопланган ёки бўйинчалари фақат оддий ўсмалардан ташкил топган бўлади. Тартибни бошқа кўп тартиблардан ажратувчи белгиси – локулларининг ичида уларнинг тепа қисмидан ўсиб чиқувчи, аммо уларнинг остки қисмигача етиб келмайдиган гаматециал гифалари – перифизоидлари мавжудлигидир. Асклар етилиши даврида уларнинг атрофида шилимшиқ модда мавжуд бўлиши мумкин. Аскоспоралари икки хужайрали ёки мурал шаклли, ранги гиалиндан тўқ туслигача. Тартиб турлари сапротрофлар ёки ўсимлик паразитларидир. Баъзи оилалари (масалан, *Strigulaceae* оиласи) нинг барча турлари лишайник ҳосил қилувчилардир.

Оила: Хетотириацеа (*Chaetothyriaceae*). Псевдотецийлари сфера шаклли, юпка қобикли, устьицалари перифизали ва қўнғир тусли гифаларнинг юпка қатлами билан қопланган. Перифизоидлари бор. Асклари базал дасталарда. Қари аскларнинг қобиклари ва псевдотецийнинг ичидаги бошқа қисмлари шилимшиқланувчи. Аскоспоралари гиалин ёки оч тусли. Анаморфалари номаълум. Бу гуруҳ турларини ҳам «қора курум моғор»

замбуруғлари дейишган ва улар асосан тропикларда, жуда камлари муътадил иқлимли минтакаларда эпифитлардир. Хетотириум ва Требиомицес (*Chaetothyrium*, *Treubiomyces*) ушбу оила туркумларининг мисоллари бўлиши мумкин.

Оила: Херпотрихиэллацеа (*Herpotrichiellaceae*). Бу оиланинг характерли белгилари кичик, тўқ тусли ва усти қил шаклли ўсмалар билан қопланган аскостромалари ёки думалоқ шаклли псевдотецийлари, калта перифизоид шаклли гаматецийлари ва кенг асклари мавжудлигидир. Аск эндотуникасининг апикал қисми қалинлашган ва узунчоқ апикал камера ҳосил қилувчи. Аскоспоралари кўп хужайрали ёки мурал шаклли, гиалин ёки кулранг-кўнғир. Ушбу оилага мансуб бўлган «қора дрозжалар» инсонлар ва ҳайвонларда паразитлик қилиши ҳақида юқорида айтилган эди, аммо буларнинг аксарият турлари дарахт қисмлари ва тупроқда сапротрофлардир.

Бу оила яхши шаклланган ва унинг турларининг морфологик белгилари, телеоморфа-анаморфа алоқалари ҳамда ДНК сиквенслари бу оила монофилетик эканлигидан далолат беради. Масалан, Капрония (*Capronia*) туркумига мансуб бўлган телеоморфасининг Ринокладиелла, Экзофиала, Фонсека, Фиалофора ва Кладоспориум (*Rhinocladiella*, *Exophiala*, *Fonsecaea*, *Phialophora*, *Cladosporium*) туркумларига мансуб анаморфалари бор. *Cladosporium* ва *Phialophora* туркумлари полифилетик бўлиб, бу оилага уларнинг фақат инсонларда касаллик кўзгатувчи бир неча кам сонли турлари мансуб. Улардан *Cladosporium* га ўхшаш патоген турларни морфологик белгилари асосида аниқлаш усуллари аллақачон яратилган. Бу гуруҳнинг сутəмизувчиларни зарарловчи турларидан ташқари *Exophiala* туркумининг айрим турлари балиқларнинг паразитлари бўлиб, лосось балиқлари кўпайтириладиган фермаларга катта зарар етказганлиги хабар қилинган.

Оила: Метакапнодиацеа (*Metacapnodiaceae*). Буларнинг турлари «қора курум моғор» замбуруғлари деб аталадига яна бир оилани ташкил қилади. Псевдотецийлари шар шаклли, тўқ тусли гифаларнинг калта, кенг, септаларидан тортилган, маржон шаклли хужайралардан ташкил топган субикулюм ичида жойлашган. Псевдотецийлари *Pleospora*-типли. Анаморфалари турли гифомицетларга мансуб. *Capnoidiales* тартибидан пикнидалари йўқлиги ва псевдотецийларининг тузилиши билан фарқланади. Турлари ўсимликларда эпифитлар бўлиб, улар кўп ҳолларда ҳашаротлар танасидан чиқарадиган ширинроқ суюқликлар билан ҳам озиқланади.

Тартиб: Пателларiales (*Patellariales*). Бу тартибнинг апотециал аскостромалари ёки *густеротецийлари* бор. Асклари локул ичида псевдопарафизалар ораларида жойлашган. Псевдопарафизаларнинг учки қисмлари эркин жойлашиб, псевдоэпитеций ҳосил қилади. Бу гуруҳ полифилетик бўлиб, унинг систематикасида муаммолар мавжуд. Тартиб турларининг аксарияти сапротрофлардир.

Тартиб: Плеоспоралес (*Pleosporales*). Бу тартиб учун *Pleospora*-типли аскокарплари мавжуд бўлиши характерли. Асклар псевдопарафизалар ораларида ҳосил бўлади ва улар ораларида юқorigа қараб ўсади. Псевдопарафизалар аскокарпнинг тепа қисмида ҳосил бўлиб, пастга қараб ўсади ва аскокарп асосида бир-бирига қўшилиб кетади. Улар септаланган ва анча энли; уларни, *Melanommatales* тартибининг *трабекулят псевдопарафизалари* ёки парафизоидларидан фарқини кўрсатиш учун, баъзан *целлюлар* (септаланган) *псевдопарафизалар* деб аташади. *Pleosporales* тартибининг аскостромалари псевдотеций, кўп локулли, гумбаз шаклли строма, қалқонли тириотеций ёки, кам ҳолларда, клейстотецийга ўхшаш тузилмалардир. Асклар одатда базал дасталарда, аммо баъзан локул асосининг кўп қисмини эгаллаши мумкин. Аскоспоралари гиалин ёки тўқроқ тусли ва турли шаклли. Анаморфалари гифомицетларга ёки целомицетларга мансуб. Гуруҳ таркибида ўсимлик паразитлари, сапротрофлар ва лишайник ҳосил қилувчилар мавжуд. Анча турлари чучук ёки денгиз сувларида учрайди. Ушбу тартиб 22 та оилага бўлинган, биз улардан баъзилари билан танишамиз.

Кўп турлар билан ўтказилган молекуляр тадқиқотлар кўрсатишича, ушбу тартибнинг тўртта ёки бешта оиласи битта монофилетик гуруҳ ҳосил қилади.

Оила: Плеоспорацеа (*Pleosporaceae*). Бу оиланинг аскостромалари перитецийга ёки, кам ҳолларда, клейстотецийга ўхшаш ва субстрат ичида жойлашган. Аскоспоралари икки ҳужайралидан мурал шаклигача. Анаморфалари гифомицетлар бўлиб, улар муайян телеоморфа туркумлари билан корреляция ҳосил қилади. Бу оилага кўп ва муҳим ўсимлик ва ҳайвонларнинг паразитлари киради. Бир қатор турлари сапротрофлардир. Кўп турлари конидиал босқичида бутун ўсув даврида ривожланади ва уларнинг жинсий босқичи қишлагандан кейин ҳосил бўлади. Ушбу оила турлари, жинсий босқичларига кўра конидиал босқичларида кўпчиликлари маълум. Кўп турлари гетероталлик.

Туркум: Плеоспора (*Pleospora*). Буларнинг аскари тўқмоқ шакли, яққол кўринувчи оёқчали, аскоспоралари мурал шакли. Анаморфалари Стемфилиум (*Stemphylium*) туркумига мансуб (10.1-жадвал).

Кохлиоболус, Пиренофора, Сетосферия ва Левия (*Cochliobolus*, *Pyrenophora*, *Setosphaeria*, *Lewia*) туркумларининг кўп турлари иқтисодий жиҳатдан ўта муҳим бўлган ғалла экинлари ва ёввойи ҳолда ўсувчи бошоқли ўтларнинг паразитларидир. Уларнинг аскокарплари *Pleospora* туркуминиқига ўхшайди, аммо уларни ажратадиган морфологик белгилари бор; ундан ташқари, ушбу туркумларни ажратишда уларнинг конидиал босқичларининг белгилари қўлланилади (10.1-жадвал).

10.1-жадвал. *Pleosporaceae* оиласида телеоморфа-анаморфа алоқалари
(Alcorn, 1983; Alexopoulos et al., 2007)

Телеоморфа	Анаморфа
<i>Cochliobolus</i> (Кохлиоболус)	<i>Bipolaris</i> , <i>Curvularia</i> (Биполярис, Курвулярия)
<i>Pyrenophora</i> (Пиренофора)	<i>Drechslera</i> (Дрехслера)
<i>Setosphaeria</i> (Сетосферия)	<i>Exserohilum</i> (Экзерохилум)
<i>Lewia</i> (Левия)	<i>Alternaria</i> (Альтернария)
<i>Pleospora</i> (Плеоспора)	<i>Stemphylium</i> (Стемфилиум)

Туркум: Кохлиоболус (*Cochliobolus*). Анаморфалари *Bipolaris* ва *Curvularia* туркумларига мансуб. Энг муҳим турлари қаторига ғалла экинлари ва бошқа бошоқли ўсимликларда анаморфа босқичи (*Bipolaris sorokiniana*) да барглари тўқ-қўнғир доғланиши, илдизлари чириши, бошоқ ва донлари доғланиши касалликларини кўзғатувчи *C. sativus*, маккажўхорида анаморфа босқичи (*Bipolaris maydis*) да жанубий доғланиш кўзғатувчи *C. heterostophus* ва б. киради.

Туркум: Пиренофора (*Pyrenophora*). Барча турларининг анаморфалари *Drechslera* туркумига мансуб. Муҳим турлари қаторига буғдойда сариқ доғланиш кўзғатувчи *P. tritici-repentis* (анаморфаси *Drechslera tritici-repentis*), арпада тўрсимон (*P. teres*, анаморфаси *D. teres*) ва тасма шакли (*P. graminea*, анаморфаси *D. graminea*) доғланиш кўзғатувчи замбуруғлар киради.

Туркум: Сетосферия (*Setosphaeria*). Муҳим намоянчаси – маккажўхорида анаморфа босқичи (*Exserohilum turcicum*) да шимолий доғланиш кўзғатувчи *S. turcica* туридир.

Туркум: Криштейниотелия (*Krischsteiniothelia*). *Pleosporaceae* оиласининг баъзи турлари мунтазам равишда чучук ва денгиз сувлари муҳитида учрайди ва уларнинг аскари ва аскоспораларида акватик замбуруғлар учун типик бўлган модификациялари кузатилади. Шимолий Америкада сувга чўккан ёғочларда кенг тарқалган ва Чилида термал сувларда ҳам топилган Криштейниотелия элатераскус (*Krischsteiniothelia elaterascus*) тури уларнинг мисоли бўлиши мумкин.

Оила: Лептосфериацеа (*Leptosphaeriaceae*). Бу оила турларининг кўпчилигининг аскокарплари псевдотецийлар ва асклари кенг цилиндр шаклли. Аскоспораларининг туси гиалиндан кўнғиргача, бир хужайралидан мурал шаклигача. Баъзи турларининг аскоспоралари алоҳида фрагментларга бўлиниб кетувчи. Бу гуруҳ турлари *Pleosporaceae* оиласи турларидан аскларининг эни камроқ ва эндотуникаси торроқ эканлиги билан фаркланади. Ундан ташқари буларнинг анаморфалари (Фома, Септория ва Кониотириум – *Phoma*, *Septoria*, *Coniothyrium* туркумлари) целомицетларга мансуб. Оила турлари сапротрофлар ёки ўтсимон ўсимликлар ва кенгбаргли дарахтларда ҳамда игнабаргли дарахтларнинг поялари ва новдаларида паразитлардир.

Туркум: Лептосферия (*Leptosphaeria*). Бу мураккаб туркум бўлиб, айрим турлари баъзи қишлоқ хўжалиги экинларининг ва ёввойи ҳолда ўсувчи ўсимликларнинг муҳим паразитларидир. *Leptosphaeria maculans* тури (анаморфаси *Phoma lingam*) қарам ва б. бутгулдош ўсимликларнинг майсаларида қора сон касаллигини қўзғатади, *L. nodorum* ва *L. avenaria* турларининг анаморфа боскичлари (мутаносиб равишда, *Septoria nodorum* ва *S. avenae*) буғдой ва баъзи бошқа ғалла экинлари ҳамда бошокли ўтларда иқтисодий тарафдан ўта зарарли бўлган септориоз касалликларини қўзғатади.

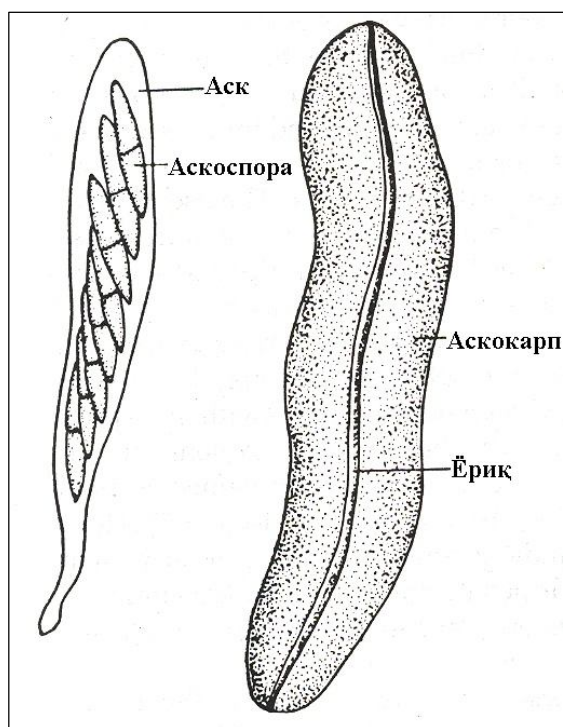
Leptosphaeria катта туркум бўлиб, таркибига 1600 тадан кўп тур киритилган, аммо у монофилетик эмаслиги таъкидланади ҳамда бир қатор турлари бошқа турларнинг синоними даражасига туширилган. Масалан, канадалик тадқиқотчилар (Shoemaker, Babcock, 1989) бир паллали ўсимликларда учрайдиган *Leptosphaeria* туркуми турларини алоҳида ва мустақил Феосферия (*Phaeosphaeria*) туркумига ажратишган.

Оила: Хистериацеа (*Hysteriaceae*). Бу оила турларининг аскостромалари *гистеротецийлар* деб аталади. Бу типли аскокарплар узунчоқ тузилма бўлиб, улар узунасига жойлашган ёриқ билан очилади (10.5-расм). Гистеротецийлар ҳақида *Patellariales* тартибини муҳокама қилганда ҳам айтилган эди, аммо уларнинг номи *Hysteriaceae* оиласининг номидан келиб чиққан. Ташқи кўринишидан гистеротецийлар баъзи дискомицетларнинг апотецийларига ҳам ўхшаб кетади. Асклари овоид ёки цилиндр шаклли, аскоспораларининг туси гиалиндан тўқ-кўнғиргача, икки хужайрали ёки мурал шаклли. Анаморфалари целомицетларга ёки гифомицетларга (жумладан, Септонема ва Споридесмиум – *Septonema*, *Sporidesmium* туркумларига ҳам) мансуб. Оила турларининг кўпчилиги дарахтларнинг ёғочлари ва қобиқларида сапротрофлар, бир неча турлари эса ўсимликларнинг паразитларидир. Глониум, Хистериум ва Хистерографиум (*Glonium*, *Hysterium*, *Hysterographium*) туркумлари ушбу оила туркумларининг мисоллари бўлиши мумкин.

Оила: Микропельтидацеа (*Micropeltidaceae*). Бу оиланинг характерли белгилари – аскостромалари қалқончали (тириотецийлар) ҳамда асқлар етилиши даврида эриб, йўқолиб кетувчи псевдопарафизалари бор. Асклари тўқмоқ шаклидан кенг цилиндр шаклигача, аскоспоралари гиалиндан оч-кўнғир туслигача, икки хужайрали ёки мурал шаклли. Аскоспоранинг бир хужайраси чўзинчоқ ва ўсимта шаклли бўлиши мумкин. Оила турлари ёпиқ уруғли ва игнабаргли дарахтларнинг шохлари, ғуддалари ва баргларида сапротрофлар ёки эпифитлардир.

Оила: Тубойфияцеа (*Tubeufiaceae*). Буларнинг кўп турлари серэт ва оч тусли аскостромаларга эга бўлганлиги учун, улар ғайриоддий локулоаскомицетлар ҳисобланади. Аскостромалари псевдотецийлар, сфера шаклли, думалоқ поралари билан очилувчи. Аскоспоралари бир ёки бир неча септали, гиалин, сарғиш, нимранг ёки оч-кўнғир тусли. Анаморфалари гифомицетларга мансуб ва кўпчилигининг конидиялари спираль шаклли буралган ёки радиал симметрияга эга; бундай конидиялар одатда сувдаги субстратларда яшайдиган замбуруғларга хос. Оила турлари орасида муътадил иқлимли минтақаларда учрайдиганлари ҳам бор, аммо улар асосан тропикларда тарқалган ва бошқа замбуруғлар ёки (*Podonectria* туркумининг *P. aurantii*, *P. tenuispora* ва б. турлари) қалқондорларда паразитлардир. Муътадил иқлимли минтақаларда нобуд бўлган дарахтларда мева

таначалари ёрқин сариқ бўлган *Tubeufia cerea* тури, *Helicosporium* туркумига мансуб анаморфаси билан бирга кўп учрайди.



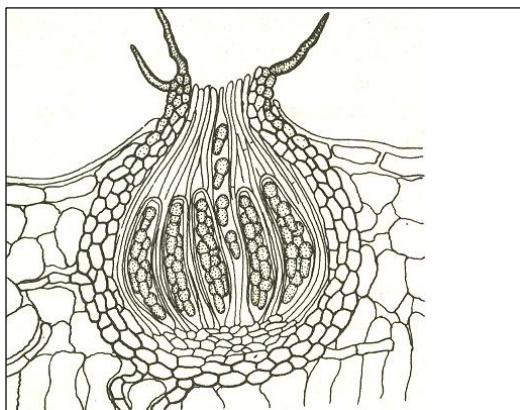
10.5-расм. *Glonium* sp. турининг аскокарпи (гистеротеций) (ўнгда) ва халтачаси (чапда) (Alexopoulos et al., 2007).

Оила: Феотрихацеа (*Phaeotrichaceae*). Бу оила турларининг думалок шаклли псевдотецийлари ёки клейстотецийга ўхшаш аскокарплари ҳамда базал дасталарда ҳосил бўладиган кенг ва узунчоқ ёки кенг цилиндр шаклли асклари бор. Аскокарпларининг калта бўйинчалари ичида перифизалари йўқ. Асклар етилиши даврида шилимшиқланувчи псевдопарафизалари бор. Бир неча септали аскоспоралари алоҳида фрагментларга бўлиниб кетиши мумкин. Улар шилимшиқ билан қопланган ва ўсиши пайтида ҳар бир хужайраси узунасига ёриқ ҳосил қилиши мумкин ёки терминал ўсув пўралари орқали ўсиши мумкин. Анаморфалари пикнидиал турлар бўлиб, уларнинг кичик конидиялари спермаций сифатида фаолият кўрсатади. Бу оила турларининг аксарияти гўнг, чириётган ўсимлик қолдиқлари, уруғлар ва тупроқда сапротрофлардир. Спорормия (*Sporormia*) туркуми уларнинг мисоли бўлиши мумкин.

Бошқа туркумларидаан клейстотециал аскокарпларга ҳамда алоҳида фрагментларга бўлиниб кетувчи аскларга эга бўлган (натижада ҳар бир аскида 8 тадан кўп спора мавжуд бўлувчи) Прессия (*Preussia*) туркумини кўрсатиш мумкин.

Оила: Вентуриацеа (*Venturiaceae*). Бу оила турлари думалок шаклли псевдотецийларга (10.6-расм) ёки бир неча локулли аскостромаларга эга. Аскокарплари каттиқ, остки қисми субстрат ичида ёки мева таначаси тўла субстрат устида жойлашган. Калта бўйинчасининг оғизчаси атрофида ўсмалари бўлиши мумкин. Псевдопарафизалари мавжуд, аммо улар баъзан асклар етилиши даврида емирилиб, йўқолиб кетади. Асклари овоид ёки кенг цилиндр шаклли. Аскоспоралари гиалин ёки зайтун-яшил оҳангли, баъзан тўқ-қўнғир тус олувчи. Аскоспора септаси унинг ўрта қисмида бўлиб, спорани катталиги бир хил бўлган икки хужайрага ажратиши мумкин, аммо кўпинча септа уларни иккита, ўлчами ҳар хил бўлган хужайрага ажратади (*Venturia inaequalis* турининг тур эпителии ҳам бунга акс эттиради). Анаморфалари конидиоген хужайралари симподиал ёки перкурраент

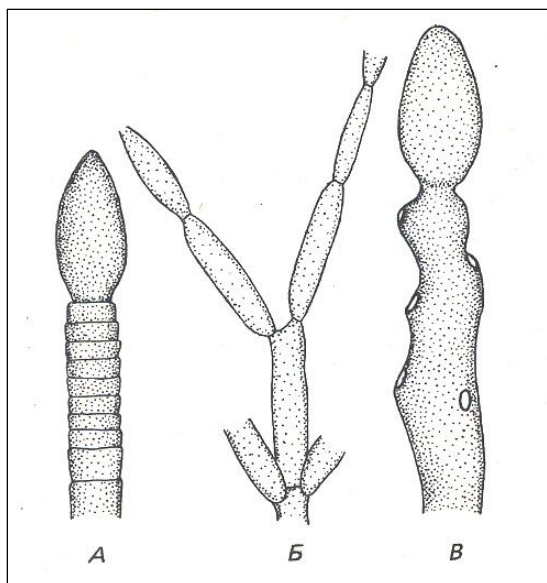
типта пролиферация қилувчи гифомицетларга мансуб. Оила турлари ўсимлик материалларида сапротрофлар ёки ўсимликларда паразитлардир.



10.6-расм. *Venturia inaequalis*.

Псевдотетцийнинг кесмасы; псевдотетций оғизчаси атрофидаги ўсмалари, псевдопарафизалари ва аскларини кўриш мумкин (Müller, von Arx, 1962 расми; Мюллер, Лёффлер, 1995 дан олинган).

Туркум: Вентурия (*Venturia*). Бу оиланинг энг катта туркуми бўлиб, унга олма (*V. inaequalis*), нок (*V. pirina*) ва бошқа ўсимликларда калмараз қўзғатувчи муҳим факультатив сапротроф турлар киради. Анаморфалари гифомицетларга мансуб бўлган Спироцеа, Каракулина ва Фузиклядиум туркумларига мансуб (10.7-расм). Лишайник ҳосил қилувчи замбуруғлардан ташқари бирорта замбуруғда топилмаган **концентрик таначалар** *V. inaequalis* тури гифаларининг цитоплазмаларида мавжудлиги аниқланган.



10.7-расм. *Venturia* туркуми турларининг анаморфалари:

А - *Spilocaea* (*V. inaequalis*): аннелид тип (конидиялар базипетал ҳосил бўлиши).

Б - *Karakulina* (*V. carpophila*): бластоконидияларнинг акропетал занжирчалари.

В - *Fusicladium* (*V. pirina*): ўсаётган конидиофорада конидиялар симподиал усулда ҳосил бўлиши

(М. F. Madelin, 1979; Мюллер, Лёффлер, 1995 дан олинган).

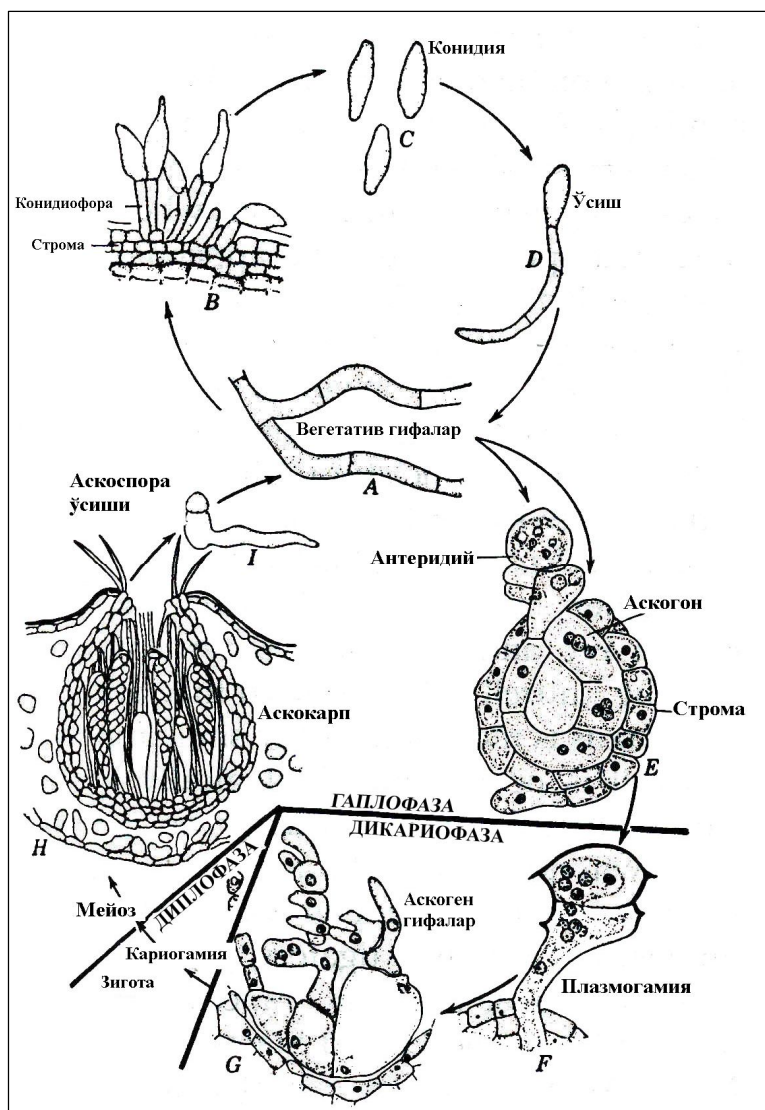
Тур: Вентурия инэкуалис (*Venturia inaequalis*). Бу замбуруғ маданий олмадан ташқари ёввойи тоғолма, дўлана, *Malus* туркумига мансуб бўлган ҳар хил манзарали ўсимликлар, четан, пираканта ва япон мушмуласини зарарлайди; нок зарарланмайди. Олманинг калмараз (қўтир, парша) касаллиги дунёнинг олма ўстириладиган барча мамлакатларида, жумладан Марказий Осиё давлатларида ва Ўзбекистоннинг барча вилоятларида тарқалган ва олманинг энг муҳим касалликларидан бири ҳисобланади. Калмараз билан олма дарахтларининг барглари, гулкосабарглари ва мевалари, барг ва мева бандлари, камроқ ҳолларда новда ва куртак тангачалари (қобиклари) зарарланади.

Касаллик натижасида мева ҳосилининг миқдори ва сифати бевосита (мевалар кам ҳосил бўлиши, тўкилиши, бозорбоплигини йўқотиши, омборхоналарда сақлаш пайтида чириб кетиши) ва бавосита (барглар тўкилиши, дарахтлар ривожланиши сусайиши, улар қиш совуғига чидамсиз бўлиб қолиши, мевадаги яралар орқали бошқа ҳашарот ва микроорганизмлар кириб олиши ва мевани чиритиши) камаяди. Баҳорда салқин ҳаво ва юқори намлик кузатилганда ҳосилнинг 70% ёки кўпроғи йўқотилиши мумкин; касаллик Ўзбекистонда ҳам муҳим иқтисодий аҳамиятга эга.

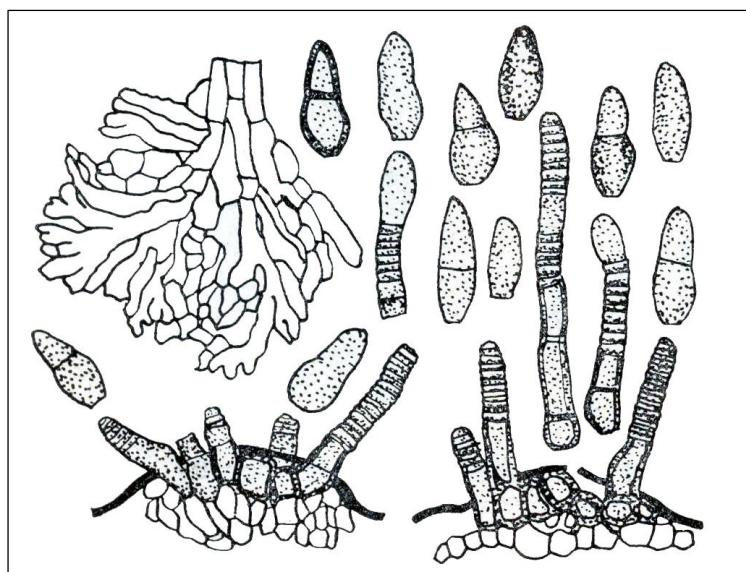
Замбуруғнинг ривожланиш цикли баҳорда олма дарахтларининг куртаклари очила бошлаган пайтда бошланади (10.8-расм). Бу пайтда ерга тўкилган барг ва меваларда қишлаб, етилган псевдотецийнинг учки қисмидаги оғизчасидан аскоспоралар куч билан отилади. Олма куртаклари очилиши учун қулай бўлган об-ҳаво шароитлари аскоспоралар ривожланиши учун ҳам қулай бўлади. Аскоспоралар туси сарғиш-зайтундан қизғиш-жигарранггача, икки хужайрали, септадан тортилган, устки хужайра пасткисидан калтарок ва кенгрок (кенг конус шаклли), пастки хужайра цилиндр шаклли. Улар шамол билан дарахтларда очилаётган гул куртаклари ва биринчи очилган баргларга тушади. Барг ва гул куртакларига тушган аскоспоралар томчи намлик мавжудлигида ўсади ва ўсимлик тўқималарига кириб, зарарлайди.

Аскоспоранинг муртак гифаси барг кутикуласига киргач, ундан тўқ тусли мицелий ўсиб, юпқа субкутикуляр строма ҳосил қилади. Бир неча кун ўтгач, замбуруғнинг калта конидиофоралари ва конидиялари кутикулани тешиб, ташқарига очилади; ҳар бир цилиндр шаклли, оч ёки тўқ зайтун-қўнғир тусли конидиофора учидан битта конидия мавжуд бўлади (10.8, В- ва 10.9-расмлар). Замбуруғнинг ушбу конидиал босқичи *Spilocaea pomi* деб аталади (синоними *Fusicladium dendriticum*). Конидиофора (конидиоген хужайра) дан конидия ажралгач, унинг ўрнида иккинчи ва кейингиларининг бир қанчаси ҳосил бўлади, конидиоген хужайра аста-секин узаяди, чунки унда ҳар бир конидиянинг думалок (халқа) шаклли чандиғи (annelation) қолади (10.7- ва 10.9-расмлар). Конидиялари тухум, ланцет, тескари нок ёки тескари тўқмоқ, баъзан ногўғри шаклли, усти силлик, одатда бир хужайрали, кейинчалик икки хужайрали бўлиши мумкин, пастки қисми кесилган, етилган конидиялар кулранг-қўнғир тусли. Бошқа баргларга ёки меваларга конидиялар ёмғир билан тарқалади. Улар ўсиб, аппрессорийларидан чиқадиган инфекциян гифалари билан олма тўқималарини зарарлайди. Бутун ўсув даврида замбуруғ ножинсий босқичида ривожланади ва конидияларининг бир неча авлодини беради.

Мавсум охирида тўкилган баргларда мицелий барг тўқимасига чуқур киради ва у ерда аскокарп шаклланиши бошланади. Олдин бир хужайрали гифаларнинг чувалашган қисмидан строма ривожланади. Ёш строма ичида икки хужайрали гифалар чувалашмаси – аскогон – муртаги ҳосил бўлади ва унинг трихогинаси строма деворчасини ёриб, унинг ташқарисига чиқади (10.8, Е-расм). Бу орада қарама-қарши жинсга мансуб бўлган гифадан антеридий ҳосил бўлади, антеридий ва трихогина орасида контакт кузатилади. Сўнгра антеридий ва аскогон орасида плазмогамия юз беради ҳамда антеридийнинг ядролари трихогина орқали аскогонга оқиб ўтади (10.8, G-расм). Жуфт ядролар аскогоннинг базал қисмидан ўсиб чиқувчи аскоген гифаларига ўтади. Асқлар ҳосил бўлиши одатда илмок усулида амалга ошади. Айни вақтларда строма ўсишини давом эттиради ва унинг ичида локул ҳосил бўлади (10.6, H-расм). Аскокарп, асқлар ва аскоспоралар ривожланиши жуда секин бўлиб, бу жараёнлар куз охири, қиш ва баҳорнинг бир қисмини эгаллайди. Бу жараёнларнинг тезлиги ҳарорат ва намлик каби об-ҳаво факторларига боғлиқ бўлади. Муайян минтақанинг иқлим шароитлари билан боғлиқ ҳолда аскоспоралар апрель ёки май ойларида етилади, юқори осмотик босим таъсирида псевдотеций оғизчасидан отилиб чиқади ва замбуруғнинг бир мавсумда ривожланиш цикли якунланади.



10.8-расм. *Venturia inaequalis* турининг ривожланиш цикли (С. Killian расми, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган).



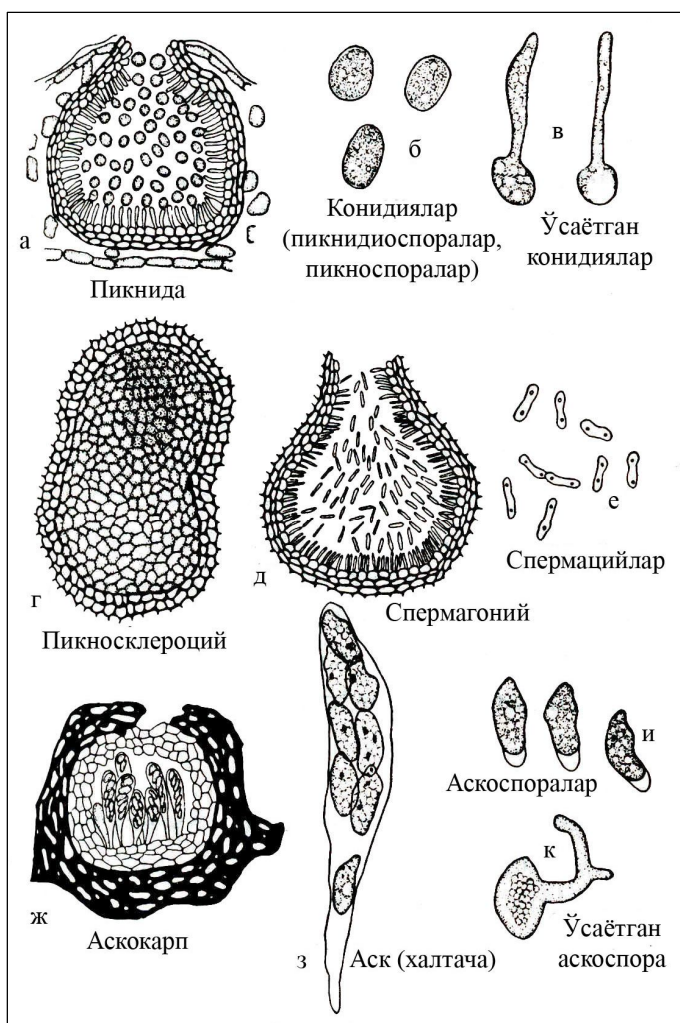
10.9-расм. *Venturia inaequalis* = *Spilocaea pomi* турининг стромаси, конидиофоралари ва конидиялари (Ellis, 1971).

Олма ва нокдан ташқари, ушбу туркумнинг бошқа турлари олча (*Venturia cerasi*), ўрик (*Venturia carpophila*), тол (*Venturia chlorospora*), оқ қайин (*Venturia ditricha*), шумтол (*Venturia fraxini*) ва бошқа ўсимликларда учраши хабар қилинган.

Туркум: Диботрион (*Dibotryon*). Ушбу туркумнинг олдин Апиоспорина (*Apiosporina*) туркумига киритилган *Dibotryon morbosum* тури Шимолий Американинг барча қисмларида олча дарахтларини зарарлаб, уларнинг майда новдаларидаги устьицалар асосида ҳам замбуруғ, ҳам хўжайин ўсимлик тўқималаридан ташкил топган қаттиқ, бўртиб турувчи конидиал стромаларни ва аскостромаларни ҳосил қилади.

Оила: Ботриосфериацеа (*Botryosphaeriaceae*). Бу оила турлари кўпинча псевдотецийларга ва баъзан кўп локулли аскостромаларга эга. Асклари тўқмоқ ёки тухум шаклли. Аскоспоралари гиалин, сарғиш ёки тўқ-қўнғир тусли, одатда бир хужайрали (локулоаскомицетлар учун ғайриоддий белги). Баъзи турлар спораларининг шилимшиқ қобиғи ва қалпоқчасимон ўсимталари бор. Анаморфалари целомицетларга мансуб. Оила турлари ўтсимоно ўсимликларда сапротрофлар ёки паразитлардир.

Туркум: Гигнардия (*Guignardia*) (синоними Дискохора – *Discochora*). Бу туркумга аскоспоралари ромбоид бўлган ва қалпоқча шаклли ўсимталари бўлган фитопатоген турлар мансуб. Яхши ўрганилган турлари тупроқда ўсувчи ўсимликларнинг паразитлари бўлса ҳам, бир неча турлари денгизда сув ўтларининг паразитларидир.



10.10-расм. *Guignardia bidwellii*
(D. Reddick, 1911 расми,
Alexopoulos et al., 2007 дан
олинган).

Тур: Гигнардия бидвелли (*Guignardia bidwellii*). Бу замбуруғ токнинг қора чириш (филлостиктоз) касаллигини кўзгатади. Касаллик Шимолий (ватани) ва Жанубий Америка, Европа ва МДХ да тарқалган, Марказий Осиёда Тожикистон, Туркменистон ва Ўзбекистонда (Тошкент вилоятида) қайд этилганлиги ҳақида хабарлар мавжуд. Замбуруғ мицелийси ток тўқималари орасида ўсиб, уларнинг хужайраларини ўлдиради ва баргларда некротик доғлар ҳосил қилади. Меваларида доғлар тез ўсиб, уларни бир неча кун ичида

мумиёга айлантиради. Зарарланган аъзоларда тезда замбуруғнинг пикнидалари доира шаклли гуруҳларда ҳосил бўлади (анаморфаси *Phyllosticta ampellicida*, тахмин қилинган синонимлари *Phoma uvicola* ва *Phyllosticta viticola*) (10.10, а-расм). Уларнинг ичида кўплаб йирик, бир ҳужайрали, рангсиз, тухум шаклли конидиялари ҳосил бўлади (10.10, б, в-расмлар). Улар ёмғир билан тарқалиб, ток аъзоларини зарарлайди. Пикнидаларидан ташқари, замбуруғ спермагонийлар (10.10, д-расм) ва уларнинг ичида майда, бацилла шаклли спермацийларни ҳосил қилади. Псевдотецийлар терисимон қобикли, тарқок жойлашган, кора тусли, думалоқ, оғизчаси ясси ёки ғуддача шаклли (10.10, ж-расм). Асклари дасталарда, цилиндр ёки тўқмоқ шаклли, тўғри ёки сал эгилган, 8 спорали (10.10, з-расм). Аскоспоралар рангсиз, овал ёки узунчоқ шаклли, аскларда кўпинча шилимшиқ ичида, икки қаторда жойлашган; аскоспоралар икки ҳужайрали, ҳужайраларнинг ўлчами ҳар хил – базал ҳужайра стерил ва ўсма шаклли (шу сабабдан кўп муаллифлар аскоспораларни бир ҳужайрали деб ҳисоблайди) (10.10, и, к-расмлар).

Ушбу тур Ўзбекистонда топилганлиги ҳақидаги хабар (Киргизбаева и др., 1997) шубҳали ва қайтадан исботланиши шарт, чунки узум мевасида қайд этилган замбуруғ *Phoma uvicola* номи билан келтирилган, турни идентификация қилиш эса, унинг телеоморфа босқичини аниқлашни ҳамда Кох постулатларини бажаришни талаб қилади.

Pleosporales тартибининг бошқа таксонлари. Ушбу тартибнинг бир қатор турлари кейинги даврларгача эътибордан четда қолган ёки улар фақат кейинги вақтларда топилган. Булардан денгизларда қизил сув ўтларининг паразити *Lautitia danica*, Амазония пальмасининг эндофити *Letendracopsis palmarum*, Шимолий Америкада қарағайларнинг «қор моғори» касаллигини кўзғатувчи *Neopeckia coulteri* (*Parodiellaceae* оиласи тури) турларини кўрсатиш мумкин.

Pleosporales тартибининг кўп бошқа турлари замбуруғлар, лишайниклар, сув ўтлари, папоротниклар ва қирқбўғинларнинг паразитларидир. *Vizellaceae* оиласига кирувчи замбуруғ турлари Ер қуруғининг жанубий ярим шарида *Proteaceae* оиласига мансуб ўсимликларни зарарлашга ихтисослашган. Ушбу турларни ўрганиш микологлар олдида турган вазифалардан биридир.

Тартиб: Меланомматалес (*Melanommatales*). Бу тартиб турларининг трабекулят псевдопарафизалари мавжуд. Булар асосан септаланмаган, ингичка, шилимшиқ модда ичида жойлашган ипларнинг қалин пардаси бўлиб, улар нур ўтказувчи (шаффоф) тузилишга эга. Аскокарпнинг базал қисми билан қўшилиб кетишидан ташқари, трабекулят псевдопарафизалар локулнинг устки қисмида анастомозлар воситасида у ерда псевдоэпитеций ҳосил қилади. Асклар нисбатан юпқа қобикли бўлиб, улар аскокарпнинг деворчалари ва базал қисмини қоплаб, жойлашади. Аскостромалари псевдотецийлар, гистеротецийлар ёки клейстотецийларга ўхшаш аскокарплардир. Анаморфалари целомицетларга ва кам ҳолларда гифомицетларга мансуб. Бу тартибга сапротрофлар, фитопатогенлар ва лишайник ҳосил қилувчи турлар киради.

Оила: Меланомматацеа (*Melanommataceae*). Буларнинг аскостромалари асоси билан субстрат ичига кирган, аммо устки қисми кенгайганлиги туфайли субстрат устида ҳосил бўлганга ўхшаб кўринади. Асклари цилиндр ёки тўқмоқ шаклли, аскоспоралари икки ҳужайралидан мурал шаклигача, туси гиалиндан тўқ-қўнғиргача. Маълум бўлган анаморфалари фиалидали целомицетларга мансуб. Оиланинг намояндалари (масалан, Меланомма – *Melanomma* туркуми турлари) ҳар хил ўсимликларда сапротрофлар, айрим туркумларнинг турлари бошқа замбуруғларнинг паразитларидир. *Melanomma* туркуми турларининг пикнидалари ташқи кўринишидан псевдотецийларга ўхшайди ва субикуломда жойлашади. Баъзи турлари ёғочли материалларда ўсганида уларга тўқ тус беради.

Оила: Дидимосфериацеа (*Didymosphaeriaceae*). Булар *Melanommataceae* оиласидан кичикроқ, қўнғир тусли аскоспоралари ва псевдотецийларининг устки қисмида пластинка (қалқонча) мавжудлиги билан фарқланади. Аскокарплари клейстотециоид бўлиши

мумкин. Анаморфалари целомицетлар бўлиб, уларнинг конидиялари бир ёки икки хужайрали. Оила турлари ўтсимон ўсимликларда, дарахт новдаларида ва гўнгда сапротрофлардир. Неотестуддина ва Спорормиелла (*Neotestuddina*, *Sporormiella*) туркумлари бу оила турларининг мисоллари бўлиши мумкин.

Оила: Массариацеа (*Massariaceae*). Оиланинг характерли белгиси – аскнинг апекс қисмида цитоплазмада, кўпинча халқа билан ўралган апикал камера мавжудлигидир. Аскоспоралари бир неча септали, туси гиалиндан қизғиш-қўнғиргача, ва уларнинг септалари **дистосепталар** бўлиши мумкин. Оила турлари ўсимликлар, дарахтларнинг пўстлари, илдизлари, мевалар ва ёнғоқларда сапротрофлардир. Намояндалари – клейстотециал типли, пластинкали аскокарплари бўлган Зофия (*Zophia*) (аскоспоралари ёшлигида дистосепталанган) ва тўрт хужайрали, яққол дистосепталанган аскоспоралари бўлган Массария (*Massaria*) туркумлари.

Оила: Пиренуляцеа (*Pyrenulaceae*). Оила турларининг аксарияти тропикларда дарахт пўстларида лишайник ҳосил қилувчилардир. Аскокарпларининг устки қисми пластинкали. Намояндалари – Пиренула (*Pyrenula*) туркуми турларидир.

Оила: Митилинидиацеа (*Mytiliniidiaceae*). Аскокарпларининг тузилиши икки қисмли моллюскаларнинг тузилишига, айниқса улар қиррали қисмидан узунасига ёрилиб очилишини ҳисобга олсак, жуда ўхшаш. Оиланинг Митилинидион ва Квазиконха (*Mytilinidion*, *Quasiconcha*) туркумларига уларнинг номларини ташқи кўриниши моллюскаларга ўхшашлиги учун берилган. Лофиум (*Lophium*) туркумининг аскокарплари ҳам чиғаноқ шаклли, Актидиум (*Actidium*) туркумини эса юлдуз шаклли. Анаморфалари одатда целомицетлар, фақат айримлари гифомицетлардир. Оила турларининг кўпчилиги очик уруғли дарахтларда сапротрофлар ёки баргларда ва гуддачаларда паразитлардир.

Оила: Платистомацеа (*Platystomaceae*). Бу оила *Melanommataceae* оиласидан псевдотетей перидийси яссилашган хужайралар қаторидан ташкил топиши билан фаркланади. Турлари тропик иқлимли минтақаларда сапротрофлардир. Псевдотрихия (*Pseudotrichia*) туркуми уларнинг мисоли бўлиши мумкин.

Муҳокама учун саволлар

1. Локулоаскомицетлар бошқа аскомицет замбуруғлардан қандай белгилари билан фаркланади?
2. Локул, аскострома, псевдотетей терминларини тавсифлаб беринг.
3. Перитетий ва псевдотетей ривожланишида ва тузилишида қандай фарқлари бор?
4. Аскостромаларнинг қандай уч типи мавжуд? *Elsinoë*-типли, *Dothidea*-типли ва *Pleospora*-типли аскостромаларнинг бир-биридан қандай фарқлари бор?
5. Локулоаскомицетларнинг қандай гаматециал органлари бор? Псевдопарафизалар ва перифизоидларни тавсифлаб беринг.
6. Маккажўхорининг жанубий доғланиши ва чириши (эски номи жанубий «гельминтоспориоз», Ўзбекистонда карантин объект) касаллигини локулоаскомицетларнинг қайси тури кўзгатади ва у АҚШ да экинларга қандай талафот етказган?
7. Локулоаскомицетлар ораларида инсонлар ва ҳайвонларнинг қандай патоген турлари учрайди ва улар қандай касалликларни кўзгатади?
8. Кўп кишлоқ хўжалик экинларини зарарловчи *Mycosphaerella* туркуми локулоаскомицетларнинг қайси тартиби ва қайси оиласига киради?
9. *Mycosphaerella tulipiferae* турининг ривожланиш циклини гапириб беринг.
10. *Elsinoë ampelina* тури Ўзбекистонда қайси кишлоқ хўжалик экинини зарарлайди ва у кўзгатадиган касалликнинг номи нима? Бу замбуруғнинг конидиал босқичининг номи нима?
11. *Cochliobolus*, *Pyrenophora*, *Setosphaeria* ва *Lewia* туркумларининг анаморфалари қайси туркумларга мансуб?
12. *Pyrenophora tritici-repentis* тури Ўзбекистонда қайси экинни зарарлайди ва у кўзгатадиган касалликнинг номи нима? Ушбу замбуруғнинг анаморфаси қайси турга мансуб?
13. *Pyrenophora graminea* тури Ўзбекистонда қайси экинни зарарлайди ва у кўзгатадиган касалликнинг номи нима? Ушбу замбуруғнинг анаморфаси қайси турга мансуб? Касалликнинг зарари нималардан иборат?
14. Ўзбекистонда олма ва нокнинг хавфли калмазараси касалликларини кўзгатуви замбуруғларнинг лотинча номлари нима? Улар локулоаскомицетларнинг қайси тартиби ва қайси оиласига мансуб?

11-БОБ

ГИФАЛИ АСКОМИЦЕТЛАРНИНГ ЭРИЗИФАЛЕС (*ERYSIPHALES*) ВА БОШҚА ТАРТИБЛАРИ

Гифали аскомицетларнинг Эризифалес (*Erysiphales*), Лабульбениалес (*Laboulbeniales*), Спатулоспоралес (*Spathulosporales*) тартиблари, уларнинг классификацияси, оилалари ва муҳим туркумлари. Гифали аскомицетларнинг классификация қилинмаган туркумлари.

Ун-шудринг замбуруғларининг туркумлари: Эризифе (*Erysiphe*), Блюмерия (*Blumeria*), Сферотека (*Sphaerotheca*), Левейюла (*Leveillula*), Подосфера (*Podosphaera*), Микросфера (*Microsphaera*), Унцинула (*Uncinula*), Филлактиния (*Phyllactinia*) ва б. Ун-шудринг замбуруғларининг кишлок ҳўжалик экинлари ва бошқа ўсимликларга катта зарар етказадиган турлари. Ун-шудринг замбуруғларининг кенг ва жуда тор ихтисослашган турлари. Ун-шудринг замбуруғларининг вегетатив тузилиши, экзоген ва эндоген мицелийлари.

Мавзу бўйича адабиётлар: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12.

Ушбу бобда муҳокама қилинадиган замбуруғларнинг кўпчиликлари маълум бўлган ёки кам ўрганилган гуруҳлари илгари клейстотецийлари ва перитецийлари бўлган аскомицетларнинг тартиблари ёки бошқа таксонлари ораларида жойлаштирилган эди. Буларнинг барчаси таксономик жиҳатдан муаммоли гуруҳлар бўлиб, улар аскомицетларнинг бирорта юксак таксони (синфи) га мансуб эмас. Молекуляр тадқиқотларнинг бирламчи натижалари кўрсатишича, ушбу аскомицет замбуруғлар олдин улар киритилган гуруҳларнинг биттаси билан ҳам таксономик жиҳатдан яқин эмас, аммо улар дискомицетлар (9-боб) ва локулоаскомицетлар (10-боб) нинг катта ва молекуляр белгилари етарли ўрганилмаган гуруҳининг бир қисми эканлиги таъкидланади. Бу ерда муҳокама қилинадиган замбуруғлар гуруҳларининг бир-бири билан ҳам таксономик жиҳатдан яқинлиги йўқ ва улар сунъий, филогенетик ўрни аниқланмаган гуруҳлар сифатида ушбу бобга кўшилган. Бу гуруҳлар *Erysiphales*, *Laboulbeniales*, *Spathulosporales* тартиблари ҳамда иккита классификация қилинмаган туркумлардир (Alexopoulos et al., 2007).

11.1. ЭРИЗИФАЛЕС (*ERYSIPHALES*) ТАРТИБИ

Қуриш. *Erysiphales* тартиби турлари ҳар хил оилаларга мансуб бўлган юксак ўсимликларда ун-шудринг касаллигини кўзғатувчи биотроф (облигат паразит) замбуруғлардир. Касалликка бундай ном берилишининг сабаби ўсимликларнинг зарарланган аъзолари (одатда барглари) оқ, ун кукунига ўхшаш ғубор билан қопланишидир (11.1-расм). Бу оқ қатлам жуда кўп сонли конидиофоралар ва конидиялардан ташкил топади. Конидиофора ва конидиялар кукунсимон бўлиб, улар ҳаво оқимлари билан ҳавога жуда осон кўтарилса ҳам, улар амалда нам ва шу сабабдан субстратга осон ёпишувчан.

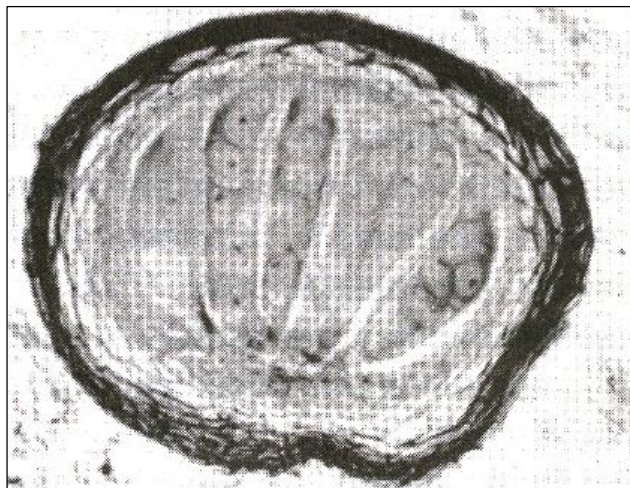
Ун-шудринг замбуруғларининг ривожланиш циклида – мавсум давомида – конидиал босқичи асосий ўрин эгалласа ҳам, улар жинсий босқичида аскоспоралар ёрдамида кўпаяди. Уларнинг аскоспоралари ўсув даврининг охирларида ривожланадиган кичик аскокарплар ичидаги аскларда ҳосил бўлади. Бу аскокарплар, клейстотецийлар каби, тўла ёпиқ, аммо асклар ичида нотартиб равишда жойлашадиган клейстотецийлардан фарқли ўлароқ, буларнинг асклари, перитецийлар ва псевдотецийлардаги каби, аскокарпнинг базал қисмида жойлашади (11.2-расм). Бу замбуруғларнинг асклари битуникат типли, аммо аскларнинг апикал қисмида уларнинг эндотуникалари яхши ривожланмаган.

Маълумотларга кўра, ун-шудринг замбуруғлари билан 40 тадан кўп тартибга мансуб бўлган юксак гулли ўсимликларнинг 40000 дан кўп тури зарарланади ва улардан тахминан

90% икки паллали ўсимликлардир (Hirata, 1986). Бу замбуруғларнинг иқтисодий жиҳатдан муҳим хўжайин ўсимликларидан ғалла экинлари, қовоқдошлар оиласи турлари, олма, ток, ўрмон дарахтлари ҳамда атиргул каби манзарали ўсимлик турларини кўрсатиш мумкин.



11.1-расм. Ун-шудринг билан зарарланган эман дарахти ниҳолининг барглари оқ гўбоб билан қопланиши ва бўжмайиб қолиши (Шевченко, Цилюрик, 1986)



11.2-расм. Ун-шудринг замбуруғи ёпиқ перитеционид аскокарпининг кесмаси. Асклар базал дастада жойлашган (С. W. Mims расми; Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)

Айрим ун-шудринг замбуруғлари экинларни вайрон қиладиган шаклда кучли зарарлаши, бошқаларининг ўсимликка зарари эса кам бўлиши мумкин. Бу замбуруғларнинг энг жиддий патоген турларидан *Uncinula necator*, токнинг ун-шудринг касаллигининг қўзғатувчиси, ривожланиши учун қулай шароит кузатилганида муайян минтақадаги барча тоқларни қуритиши мумкин; *Sphaerotheca mors-uvae* қыжовникда, *Sphaerotheca pannosa* шафтоли ва атиргулда, *Podosphaera leucotricha* олмада, *Erysiphe cichoracearum* ва *Leveillula taurica* қовоқдошлар ва кўп бошқа экин турларида, *Blumeria graminis* бугдой ва бошқа ғалла экинларида ўта муҳим паразитлардир. Айни пайтда, кўп бошқа ун-шудринг турлари ўсимликларни (масалан, *Microsphaera alni* наставин (сирень) бутасини, кўп бошқа турлари қайрағоч, шумтол ва бошқа дарахтларни) кам ёки жуда кам зарарлайди.

Бу ерда шуни айтиш керакки, *Blumeria graminis* тури илгари *Erysiphe graminis* номи билан кўпчиликка маълум эди ва баъзилар ушбу биномиални ҳозир ҳам қўллашади. Аммо, *Blumeria* туркуми *Erysiphe* туркумидан йирик аскокарплари, мицелийси икки хил бўлиши ҳамда бошқоқдошлар оиласи турларига ихтисослашиши билан ажралиб туради.

Ун-шудринг билан зарарланган ўсимликларда хилма-хил симптомлар ҳосил бўлади. Баъзи ўсимлик турларида касалликнинг ташқи белгилари деярли кўринмаслиги, бошқаларида эса барглари ва гуллари жуда кичик, новдалари калта бўлиб қолиши мумкин. Бир паллали ўсимликларнинг барглари хлоротик бўлиб, қуриб қолиши мумкин. Зарарланган ўсимликлар пакана бўлиб, дон ҳосилининг миқдори ва сифати пасаяди.

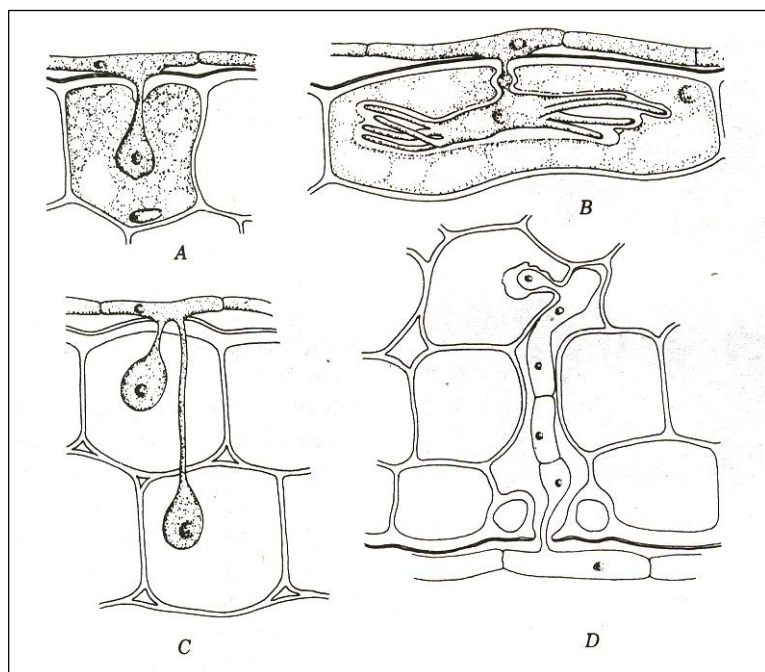
Паразитлик ихтисослашувида *Erysiphales* тартибининг айрим турларини ҳақиқий ҳаммахўрлар дейиш мумкин. Масалан, *Erysiphe polygoni* юксак ўсимликларнинг 352 та турини зарарлаши қайд этилган. Иккинчи томондан, ун-шудринг замбуруғларининг кўп турларининг ҳар бири фақат бир турга мансуб хўжайин ўсимликни зарарлайди. Булардан бир паллали ўсимликларни зарарлайдиган *Blumeria graminis* тури хўжайин ўсимликларга ўта юксак даражада ихтисослашгандир. Масалан, ушбу турнинг ҳар хил ихтисослашган

формалари (кўплик шакли *formae speciales*, бирлик шакли *forma specialis*, қисқартирилган шакли *f. sp.*) мавжуд – буғдойни *B. graminis* f. sp. *tritici*, арпани *B. graminis* f. sp. *hordei*, сулини *B. graminis* f. sp. *avenae* ва жавдарни *B. graminis* f. sp. *secalis* зарарлайди ва патогеннинг бошоқли ўтларга ихтисослашган кўп ўнлаб махсус формалари бор.

Ун-шудринг замбуруғларининг вегетатив тузилиши. Баъзи, кам сонли истиснолардан ташқари деярли барча ун-шудринг замбуруғларининг мицелийлари фақат хўжайин ўсимликларнинг устида ҳосил бўлади. Кўпинча мицелий баргларда, баъзан гулларда, новдаларда ёки ўтсимон ўсимликларнинг пояларида ўсиши мумкин. Мицелийнинг алоҳида гифалари шохланган ёки шохланмаган бўлиб, одатда ўсимлик аъзоларига зич ёпишади. Аммо баъзи турларининг мицелийларида юқорироққа кўтарилувчи, шохланган ёки шохланмаган ёхуд ҳатто чувалашган шаклли ўсмалар ҳосил бўлиши мумкин. Айрим турларда қалин қобиқли хламидоспоралар топилган.

Вегетатив гифалари юпқа қобиқли ва септаланган, одатда ҳар бир хужайра яхши кўринувчи битта ядрога эга. Гифалари хўжайин ўсимликка аппрессорийлари билан ёпишади. Аппрессорийлари паллалари мавжуд бўлмаган, оддий ёки тузилиши мураккаброк, кўп паллали бўлиши мумкин. Гифа хужайраларининг 20-50% аппрессорийга эга бўлиши мумкин. Мицелийси экзоген бўлган турларнинг ҳар бир аппрессорийсидан бир ёки бир неча гаусторий ўсиб чиқади ва эпидермал ва баъзан эпидермис ёнидаги мезофилл хужайраларга ҳам киради.

Юқорида таъкидланганидай, кам сонли ун-шудринг замбуруғларининг гифалари хўжайин ўсимлик тўқималари ичида ҳосил бўлади. Кўп экинларнинг жиддий патогени бўлган *Leveillula taurica* нинг гифалари баргларга устыца тешикларидан киради ва мезофилл хужайралар ораларида тарқалади. Бошқа, 100 тадан кўп ўсимликларни зарарловчи *Phyllactinia corylea* космополит турининг гифаларининг кўпчилиги экзоген бўлиб, озука сўриш учун замбуруғ гифаларининг махсус қисмлари устыца тешигидан мезофилл хужайраларига гаусторийларини киритади (**11.3, D-расм**).



11.3-расм. Ун-шудринг замбуруғлари ўсимликка кириши ва уларнинг гаусторийларининг типлари:

A – *Erysiphe polygoni* (ва *Erysiphe* туркумининг кўп бошқа турлари); **B** – *Blumeria graminis*; **C** – *Uncinula salicis*; **D** – *Phyllactinia corylea* (Yarwood, 1973; Alexopoulos et al., 2007 дан олинган).

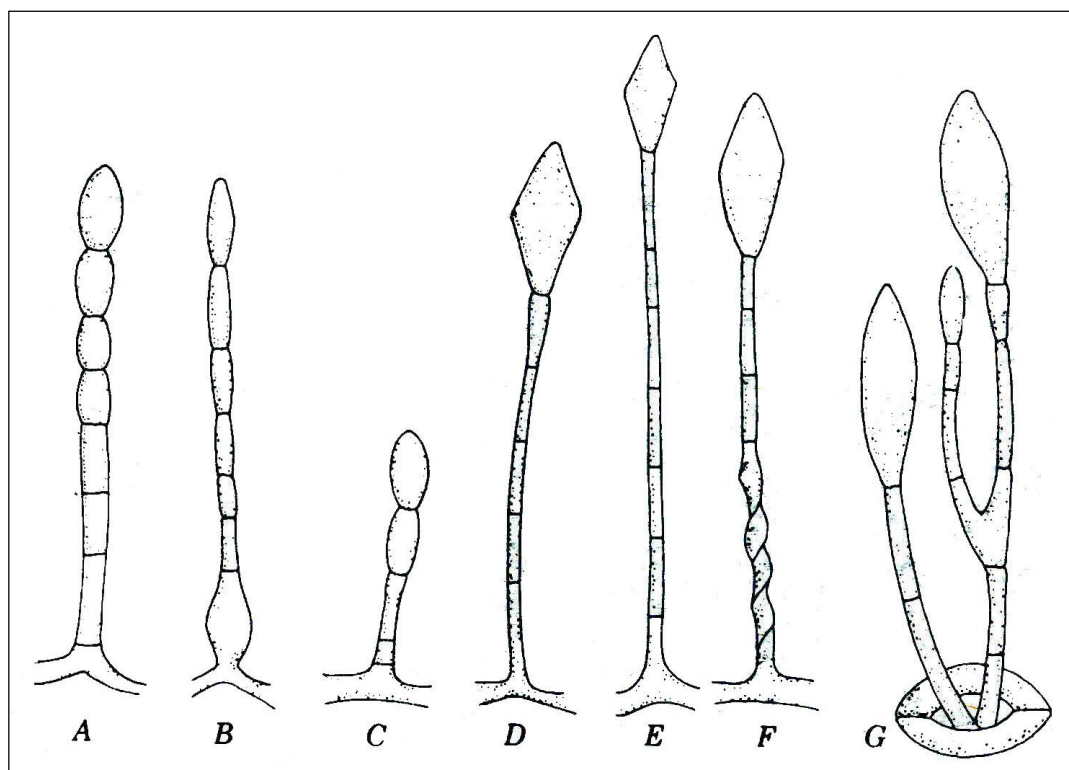
Ёруғлик микроскопида аниқланишича, ун-шудринг замбуруғларининг гаусторийлари бир неча хил бўлиши мумкин (**11.3-расм**), аммо уларнинг ультратузилиши кам сонли мисолларда текширилган. Барча гаусторийларнинг ингичка бўйинчаси ва шакли думалоқ, ноксимон ёки бошқа хил бўлган танаси мавжуд. *Blumeria graminis*

турининг гаусторийларининг тузилиши ўзига хос бўлиб, барча бошқа ун-шудринг замбуруғларидан фарқ қилади, яъни гаусторий танасидан кўп, бармоққа ўхшаш ўсмалар ўсиб чиққан (2.3, а- ва 11.3, В-расмлар). Икки паллали ўсимликлардан атиргулни зарарловчи *Sphaerotheca pannosa* ва ўриснўхат патогени бўлган *Erysiphe pisi* турларининг гаусторийлари 11.3, А-расмда кўрсатилганига жуда ўхшаш.

Ун-шудринг замбуруғларининг ножинсий кўпайиши. Ун-шудринг замбуруғи хўжайин ўсимлики зарарлаганидан кейин бир неча кун ўтгач вегетатив гифаларда тикка турувчи, гиалин конидиофораларининг катта миқдорлари ҳосил бўлади (11.4- ва 11.5-расмлар).

Эндоген *Leveillula taurica* туридан бошқа аксарият ун-шудринг замбуруғларининг конидиофоралари одатда шохланмаган ва кўпинча 1-3 хужайрадан ташкил топган; фақат баъзи турларда улар 6 та ёки кўпроқ хужайрадан иборат бўлиши мумкин. Буларда терминал хужайра конидиоген хужайра дейилади, аммо *Blumeria graminis* турининг конидиоген хужайраси – унинг яққол шишган базал хужайрасидир (11.4, В- ва 11.5-расмлар). *L. taurica* турининг конидиофоралари ҳам ғайриоддий, чунки улар хўжайин тўқимасидан устыца тешикларидан чиққан гифаларда ҳосил бўлади.

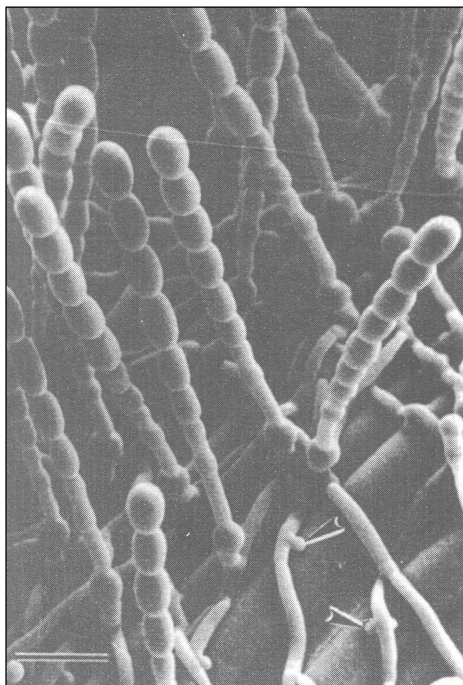
Ун-шудринг замбуруғларининг конидиялари биттадан ёки занжирчаларда ҳосил бўлади. Занжирчада ҳосил бўлган конидиялар бир-бирига яхши ёпишган бўлиб, бунда етилган конидиялар занжирчанинг дистал (учки), ёш, етилмаган конидиялар эса проксимал (остки) қисмида жойлашади (бу усул конидиялар базипетал ривожланиши дейилади). Биттадан ҳосил бўлган конидиялар ҳам бир-бирига ёпишиб, калта занжирча ҳосил қилиши мумкин ва бундай занжирчада барча конидиялар етилган бўлади. Конидиялар бир хужайрали ва гиалин, юпка қобикли, ҳар бир конидия битта ядрога эга ва кўп турларда кучли вакуоллашган.



11.4-расм. Ун-шудринг замбуруғларининг конидиофоралари ва конидиялари:

А - *Erysiphe cichoracearum*; В - *Blumeria graminis*; С - *Erysiphe polygoni*; D - *Phyllactinia suffulta*; E - *Phyllactinia rigida*; F - *Phyllactinia subspiralis*; G - *Leveillula taurica* (Blumer, 1933 расми; R. W. Schneetz қайта чизган; Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)

Аксарият ун-шудринг замбуруғларининг конидиялари овал ёки цилиндр шаклли, учки қисмлари ва ён томонлари думалоқлашган (силлик). Муайян турнинг муайян хўжайин ўсимлик ва муайян атроф-муҳит шароитида ҳосил бўлган конидияларининг ўлчами турғун, аммо хўжайин ўсимлик озикланиши билан боғлиқ ҳолда ўта ўзгарувчан бўлиши мумкин.



11.5-расм. *Blumeria graminis* замбуруғининг хўжайин ўсимлик баргларида ҳосил қилган конидияларининг сканер электрон микроскопида олинган микросурати.

Ҳар бир конидиофоранинг шишган базал хужайраси мавжуд. Замбуруғ гифаларида ҳосил бўладиган оддий аппрессорийлари (стрелка учлари билан кўрсатилган) ёрдамида баргга ёпишади. Чизик = 40 мкм
(C. Grabski ва R. Guggenheim расми, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган).

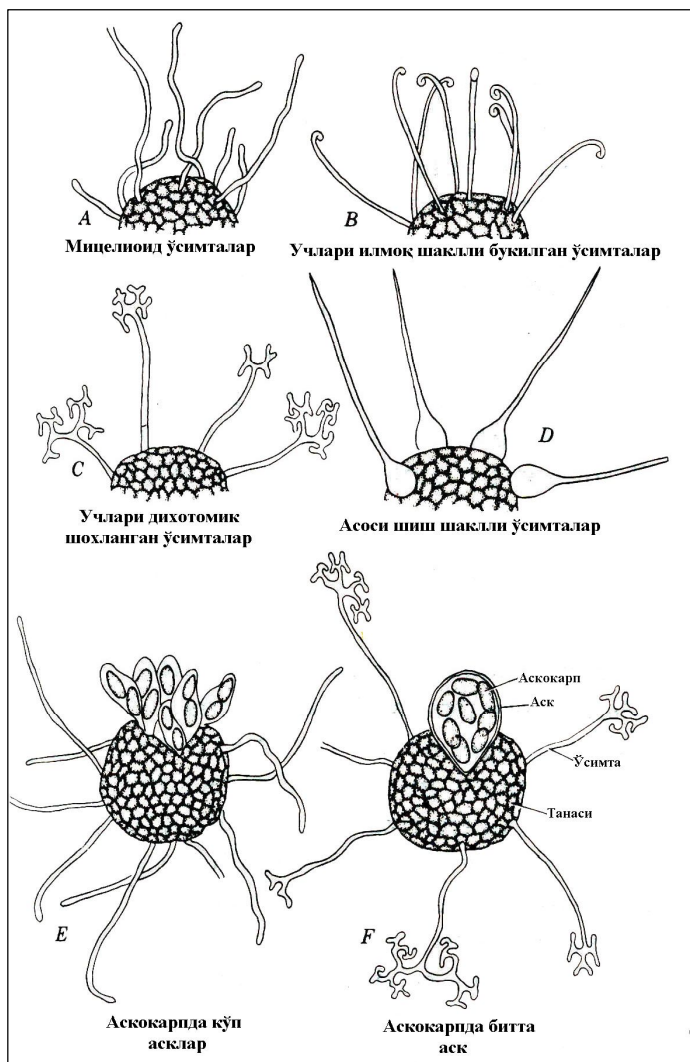
Ун-шудринг замбуруғларининг конидиялари ўсишига намлик таъсири ҳақида бирига зид маълумотлар мавжуд. Айрим муаллифлар конидиялар ўсиши учун жуда паст ХНН оптимал эканлигини хабар қилишган. Масалан, *E. polygoni* 0% дан 100% гача ХНН да ўстирилганида, 0% да ўсиши максимал бўлган. Аммо бошқа муаллифлар *Podosphaera leucotricha* (ва б. ун-шудринг замбуруғлар турлари) нинг конидиялари ўсиши учун оптимал намлик 100% эканлигини хабар қилишган. Бу замбуруғларнинг конидиялари билан ишлаганда ўта эҳтиёткорлик талаб қилинади, чунки ҳатто енгил механик ҳаракат (масалан, конидияларни тўплаш учун баргни пробиркага киритиб, енгил силкитганда) ҳам конидияларнинг аксарияти дарҳол нобуд бўлишига олиб келади.

Конидиофоралари ва конидияларининг белгилари асосида аксарият ун-шудринг замбуруғларининг анаморфалари Оидиум (*Oidium*) туркумига, бошқа анаморфалари Овуляриопсис, Стрептоподиум ва Оидиопсис (*Ovulariopsis*, *Streptopodium*, *Oidiopsis*) туркумларига мансуб.

Инфекцион жараён. Ун-шудринг замбуруғлари ўсимликларни ё аскоспоралари, ёки конидиялари билан зарарлаши мумкин. Аммо улар ўсув даврида далада баргдан баргга ёки ўсимликдан ўсимликка асосан конидиялари билан тарқалади. Инфекцион жараён асосан *Blumeria graminis* турида кўп тадқиқ қилинган ва қуйидаги маълумотлар ушбу замбуруғнинг арпа формасига тегишли. Патогеннинг конидиялари баргга тушганида уларнинг ҳар бири ўзидан махсус суюқлик чиқариб, унинг ёрдамида 20 минут ичида баргга ёпишади. Кейин конидия тезда эстераза ферментларини чиқариб, замбуруғ тагидаги тўқимага кирадиган жойининг кутикуласини емиради. Сўнгра 1-2 соат орасида конидиядан бирламчи ниш ўсимта ўсиб, кутикула ва унинг остидаги хужайраларга киради, аммо бошқа ривожланмаиди (бу бирламчи ниш ўсимталарининг функцияси аниқ маълум эмас). Яна 2-3 соат ўтгач конидиядан муртақ гифа чиқади, терминал аппрессорий ҳосил қилади ва одатда 10 соат ўтганида аппрессорийдан инфекцион гифа чиқиб,

кутикула ва эпидермис ҳужайраларига киради ҳамда гаусторий ҳосил қилади. Жараён бошланишидан 5-25 кун ўтганида баргда патогеннинг губори кўринади. Қулай шароитда замбуруғнинг баргдаги бир колонияси (муракил думалоқ шаклли губори) да 300000 та конидия ҳосил бўлиб, шамол билан тарқалиши мумкин.

Ун-шудринг замбуруғларининг жинсий кўпайиши. Ёз охирида конидиялар ҳосил бўлиши аста-секин камайиб, тўхтаган пайтида мицелийда ёш аскокарплар ҳосил бўла бошлайди. Улар олдин оқ тусли, кичик тугунча шаклида бўлиб, кейин апельсин, қизғиш-кўнғир ва охири, етилганида қора тусга киради.



11.6-расм. *Erysiphales* тартибининг таксономик белгилари:

A-D: аскокарплар ўсимталарининг типлари.
E, F: аскокарпда бир ёки бир неча аск мавжуд бўлиши (Alexopoulos et al., 2007).

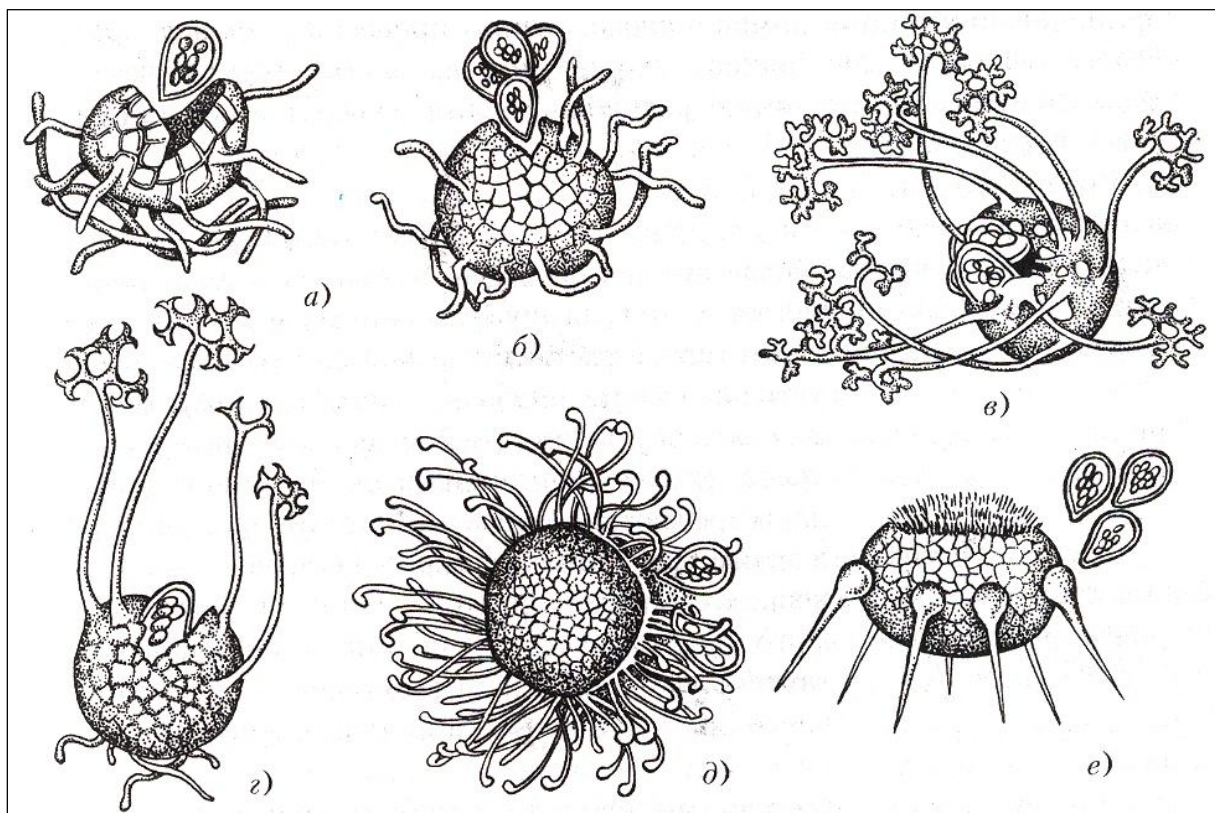
Erysiphales тартибида ҳам гомоталлик, ҳам гетероталлик турлар мавжуд, аммо уларнинг жинсий жараёни батафсил ўрганилмаган. Аскокарплар ривожланиши одатда кўп вақт олади ва улар кўпинча октябрь-ноябрь ойларида ёки ҳатто кейинги баҳорда етилиши мумкин. Токнинг оидиум касаллигини кўзғатувчи *Uncinula necator* замбуруғининг аскокарплари кузда етилади ва токнинг қовжираб, қисман очилган пўст қобиклари остида қишлайди. Айрим кўп йиллик ўсимликларда ун-шудринг замбуруғлари тиним давридаги куртакларда қишлаши аниқланган. Иқлими илиқ бўлган минтакаларда бу замбуруғларнинг мицелийси йил давомида ҳаётчанлигини сақлаши мумкин. Бундай кўп минтакаларда ун-шудринг замбуруғларининг жинсий босқичи умуман ривожланмайди ва улар фақат конидиялари ва баъзан хламидоспоралари воситасида ҳаётчанлигини сақлайди.

Юқорида *Erysiphales* тартибининг аскокарплари, клейстотецийлар каби ёпиқ эканлиги таъкидланган эди, аммо улардан фарқли ўлароқ, етилган аскокарплар ичидаги

асклар базал қатлам (даста) ларда ҳосил бўлади (кам сонли турларнинг мева таначаларида фақат битта аск бўлади). Етилган асклар ичида кўпинча биттадан 8 тагача аскоспора бўлади; улар шар ёки нок шаклли ва апикал қисмида махсус тузилмаларии йўқ. Аскоспоралар ташқарига чиқиши аскокарплар чатнаб очилиши ва чатновдан чиққан аскларнинг учки қисмлари ёрилиб очилишидан кейин юз беради.

Erysiphales тартибининг кўп намояндаларининг аскокарплари ўзига хос тузилишга эга бўлган ўсимталарига эга (11.6-расм.) бўлиб, бу белги ва аскокарпдаги асклар сони асосида ушбу тартиб туркумларга бўлинади.

Аскокарпларнинг ўсимталари асосан тўрт гуруҳга мансуб: 1) оддий, мицелий гифаларига ўхшаш (11.6, А, Е- ва 11.7, а, б-расмлар); бундай ўсимталар *Erysiphe*, *Blumeria*, *Sphaerotheca* ва *Leveillula* туркумларида мавжуд; 2) қаттиқ, найзасимон, асоси шиш шаклида кенгайган, учига қараб ўткирлашган ўсимталар *Phyllactinia* туркумига хос (11.6, D- ва 11.7, е-расмлар); 3) қаттиқ, учки қисмлари илмоқ шаклида букилган ўсимталар *Uncinula* (11.6, В- ва 11.7, д-расм), *Unciniella* ва *Pleochaeta* туркумларида учрайди; 4) қаттиқ, учки қисмлари дихотомик шаклда шохланувчи ўсимталар (11.6, С, F- ва 11.7, в, г-расмлар) *Podospaera* ва *Microspaera* туркумларида мавжуд. Уладан ташқари, *Phyllactinia* туркумининг аскокарпларининг учки қисмида калта, шилимшиқ чиқарувчи ва шохланган ўсимталари ҳам бор (11.7, е-расм). Аскокарпларнинг ўсимталари улар ўсимлик юзасига ёпишиши учун хизмат қилиши мумкин.



11.7-расм. Ун-шудринг замбуруғларининг ёпиқ перитециоид аскокарплари:

а - *Sphaerotheca*; б - *Erysiphe*; в - *Microspaera*; г - *Podospaera*; д - *Uncinula*;
е - *Phyllactinia* (Попкова и др., 2005).

Erysiphales тартибининг классификацияси ва унинг турларини аниқлаш. Юқорида таъкидланганидай, ушбу тартибни айрим муаллифлар илгари клейстотецийлари бўлган замбуруғлар гуруҳига киритишган, бошқалари пиреномицет ёки

локулоаскомицетларнинг тартиби сифатида жойлаштиришган эди. Унинг айрим турлари ДНК ларининг таҳлили кўрсатишича, *Erysiphales* тартиби бу таксонларнинг ҳеч бирига мансуб эмас, аммо битта турнинг молекуляр белгилари асосида ун-шудринг замбуруғлари дискомицетлар ва локулоаскомицетлар билан бирга умумий аجدоддан келиб чиқиши тахмин қилинади.

Erysiphales тартибига кирувчи туркумлар сони ҳақида микологларнинг фикри бир хил эмас. Уларнинг кўпчилиги тартибни 7 та (Yarwood, 1973), бошқалари 28 та (Hawksworth et al., 1983), яна бирлари 19 та (Zheng, 1985) туркумга ажратишган. Бу тартибнинг кўп микологлар тан оладиган туркумлари қуйидагилардир: **Блюмерия** (*Blumeria*), аскокарплари кўп халтачали, ўсмалари оддий, гифасимон, фақат бошокдошлар оиласига мансуб бўлган ўсимликларни зарарлашга ихтисослашган, гаусторийларининг тузилиши билан бошқа барча ун-шудринг замбуруғларидан фарқланади; **Сферотека** (*Sphaerotheca*), аскокарплари бир халтачали, ўсмалари оддий, гифасимон; **Эризифе** (*Erysiphe*), аскокарплари Сферотеканикига ўхшаш, аммо бир неча халтачали; **Подосфера** (*Podosphaera*), аскокарплари бир аскли, ўсмаларининг учки қисмлари дихотомик шохланган; *P. leucotricha* тури олма ва нокнинг хавfli ун-шудринг касаллигини кўзғатади; **Левейюла** (*Leveillula*), аскокарплари анча ясси шаклли, бир неча халтачали, ўсмалари оддий; **Микросфера** (*Microsphaera*), аскокарплари Подосфераникига ўхшаш, аммо бир неча халтачали. Эман дарахтига, айниқса кўчатзорлардаги ниҳолларига *M. alphitoides* катта зарар етказади; **Унцинула** (*Uncinula*), аскокарплари сал яссилашган, бир неча халтачали, ўсмалари оддий, аммо уларнинг учки қисми илмоққа ўхшаб ичига букилган. Бу туркумга токнинг энг ашаддий – ун-шудринг (оидиум, кул) касаллигини кўзғатувчи *U. necator* тури киради; **Филлактиния** (*Phyllactinia*) аскокарплари устида 2 хил ўсмалари мавжуд: тепа қисмида улар ингичка, шилимшиқ чиқарувчи шохланган гифалар қатламини ҳосил қилади, ўрта қисмларида эса пастки қисми шишган тикон шаклли. Мева таначасида бир неча аск мавжуд бўлади. Бу туркумга тут, ўрмон ёнғоғи, қайин ва бошқа дарахларда ун-шудринг кўзғатувчи *P. suffulta* тури мансуб. Бу ерда келтирилган бир неча мисоллардан ташқари ҳар хил туркумларга кирувчи ун-шудринг замбуруғлари билан бир неча ўнлаб ўтсимон, дарахтсимон экинлар, манзарали ўсимликлар, гуллар ва б. зарарланади.

Агар ун-шудринг замбуруғининг аскокарплари мавжуд бўлса, унинг қайси туркум ёки ҳатто турга мансублигини идентификация қилиш унча қийин эмас. Аммо аскокарплар мавжуд бўлмаса бу замбуруғларни аниқлаш жуда қийин ёки умуман мумкин бўлмайди. Муаммо шундаки, кўп турларнинг аскокарплари табиатда жуда кам ҳолларда, мавсум охирларида ҳосил бўлади, ёки умуман учрамайди. Шу сабабдан ун-шудринг замбуруғларини идентификация қилиш учун уларнинг мицелийлари, конидиофоралари ва конидияларининг белгилари асосида аниқлагичлар тузилган (Yarwood, 1973; Boesewinkel, 1980). Таксономик қийматга эга бўлган белгилар қаторига аппрессорийлар шакли, конидияларнинг ўлчамлари ва шакли, конидиофоралари ва конидияларида фиброзин таначалари мавжудлиги, конидиялар якка-якка ёки занжирчаларда ҳосил бўлиши, конидиофоралари неча ҳужайрадан иборат бўлиши, уларнинг базал ҳужайрасининг тузилиши ва баъзи бошқалар киради.

11.2. ЛАБУЛЬБЕНИАЛЕС (*LABOULBENIALES*) ТАРТИБИ

Ушбу перитециал, ихтисослашган аскомицетларнинг катта гуруҳининг кўп турлари мицелий ҳосил қилмайди. Уларнинг характерли белгилари – талломлари гиалин ёки тўқ тусли, аскокарпларининг базал қисмида жойлашадиган, йўқолиб кетувчи асклари биринкетин етилувчи, гаматециал тузилмалари йўқ, икки ҳужайрали аскоспораларининг бир учи субстратга ёпишишга ихтисослашган ва кўпинча тўқ тус олувчи бўлиб, улар бўғимоёклилар билан алоқада ҳаёт кечиришади. Бу замбуруғларнинг филогенияси ва таксономиясини аниқлашда уларнинг ривожланиш цикллари ва ДНК ларининг белгилари

ўрганилган. Бу тартиб оилалари икки филогенетик гуруҳга мансуб, биринчи гуруҳга тўртта (*Laboulbeniaceae*, *Ceratomycetaceae*, *Euceratomycetaceae* ва *Herpomycetaceae*), иккинчисига эса битта (*Puxidiophoraceae*) оила киради.

Оила: Пиксидиофорацеа (*Puxidiophoraceae*). Бу оила турларининг иккита, ҳар хил ривожланиш цикллари мавжуд. Чириётган органик материалларда ривожланадиган мицелиал боскичида булар бошқа замбуруғларда паразитлик қилади ва перитецийлар ҳосил қилади. Аскоспоралари ҳашаротлар ва айниқса каналар воситасида тарқалади. Улар бўғимоёклилар устига ёпишади, интегументига гаусторийларини киритиши мумкин, ва у ерда ўсганида ҳар бир аскоспорадан конидия ҳосил қилувчи анаморф таллом ривожланади. Бу оилага иккита туркум киради: клейстотециал Микоринхидиум (*Mycorhynchidium*) ва яхшироқ ўрганилгани – Пиксидиофора (*Puxidiophora*) туркумидир.

Мицелиал боскичида *Puxidiophora* туркуми турлари дискомицетлар, *Fusarium* туркуми турлари ва денгиз сув ўтлари билан алоқада бўлган замбуруғларда паразитлик қилади. Мева таначалари перитецийлар бўлиб, улар жуда узун (перитеций танасидан ҳам узун) бўйинчага эга. Асклари перитецийда базал дасталарда жойлашади ва улар етилган пайтида эриб (лизис) йўқолиб кетувчи. Ҳар битта аск ичида учта аскоспора ҳосил бўлади. Аскоспоралари икки хужайрали, субстратга ёпишадиган тарафининг учки қисми қорайган ва ёпишқоқ моддага эга. Ушбу учи билан аскоспора унинг ёнидан ўтиб кетаётган каналарга (эхтимол, бошқа кичик хайвонларга ҳам) ёпишади. Кана қобиғини тешиб кирувчи гаусторийси ҳосил бўлиши мумкин. Канага ёпишган аскоспора бир неча марта бўлиниб, таллом ҳосил қилади. Конидиал босқичи Такстериола (*Thaxteriola*), деб аталади. Одатда конидиялари бўлиниб, дрожжасимон хужайраларни ҳосил қилади. Ушбу хужайралар ўсганида мицелий ривожланади ва бу боскичида, юқорида таъкидланганидай, гўнг ва бошқа чириндиларда мавжуд бўладиган бошқа замбуруғларда паразитлик қилади.

Оилалар: Лабульбениацеа, Цератомицетацеа, Эуцератомицетацеа ва Ҳерпомицетацеа (*Laboulbeniaceae*, *Ceratomycetaceae*, *Euceratomycetaceae*, *Herpomycetaceae*). Бу оилаларнинг белгилари *Puxidiophoraceae* оиласининг белгиларидан бошқача. Талломлари мицелиал эмас, улар аскоспоралардан ривожланади. Ҳар бир талломдан бир ёки бир неча пона шаклли ўсма ёхуд септаланмаган, шохланган гаусторий ўсиб, бўғимоёкли хайвоннинг кутикуласини тешиб киради. Биринчи қарашда бу турлар *Puxidiophoraceae* оиласининг белгиларидан кескин фарқ қиладиганга ўхшаб кўринади; аммо асклар ривожланиши, етилган аскоспоралари ва уларнинг субстратга ёпишадиган тарафининг қорайган учки қисми уларда деярли бир хил. Бу оила турларининг бирортасида ҳам мицелийлари ва функционал конидиялари йўқ. Ҳерпомицес (*Herpomycetes*) туркумининг муайян турлари тараканларнинг муайян турларини зарарлашга ихтисослашган; улар (масалан, *Herpomycetes stylopae*) тараканларнинг антенналарига (баъзан танасининг бошқа жойларига) ёпишиб яшайди. Рахомицес (*Rachomyces*) туркуми турлари кавакларда яшайдиган кўнғизларни зарарлайди. Бу оилаларнинг айрим турлари бўғимоёклиларнинг битта жойда учрайдиган бир неча турларида паразитлик қилиши мумкин. Масалан, Лабульбения экитонис (*Laboulbenia ecitonis*) тури дайди чумолилар (*Eciton* туркуми) дан ташқари каналар ва кўнғизларни зарарлайди. Рикия ва Димеромицес (*Rickia*, *Dimeromyces*) туркумларининг турлари ҳам кўнғизларда, ҳам каналарда паразитлик қилади. Фанниомицес (*Fanniomycetes*) туркумининг *F. ceratophorus* ва Фанния (*Fannia*) туркумининг *F. canicularius* турлари пашшаларини зарарлайди.

Тартиб: Спатулоспоралес (*Spathulosporales*). Бу тартибга намояндалари қизил сув ўтларининг ҳар хил турларининг паразитлари бўлган *Spathulosporaceae* ва *Hispidicarpomycetaceae* оилалари киради. Аскокарплари перитецийлар. *Spathulospora phycophila* ва *Hispidicarpomyces galaxauria* буларнинг мисоллари бўлиши мумкин.

Классификация қилинмаган туркумлар. Булар перитецийлари жуда узун бўйинчаларга эга бўлган ва асклари етилиши пайтида йўқолиб кетувчи аскомицет замбуруғларнинг Катистес (*Kathistes*) ва Суббаромицес (*Subbaromyces*) туркумлари бўлиб,

улар юқорида (8-бобга қаранг) муҳокама қилинган перитеций ҳосил қилувчи аскомицетларнинг филогенетик гуруҳларига кирмайди. *Kathistes calyculata* гўнгда каналар билан алоқада яшайди ва у бошқа замбуруғларнинг паразити эканлиги тахмин қилинган; *Subbaromyces splendens* антибиотик заводининг чиқинди сувлари ва канализация сувларида топилган.

Laboulbeniales ва *Spathulosporales* тартиблари ҳамда кейинги иккита классификация қилинмаган туркумга кирувчи турларнинг морфологияси, экологияси, ривожланиш цикллари ва бошқа хусусиятлари ҳақидаги маълумотлар адабиётларда мавжуд (Alexopoulos et al., 2007 ва б.).

Муҳокама учун саволлар

1. Нима учун *Erysiphales* тартибига кирувчи замбуруғлар ун-шудринг замбуруғлари деб аталади?
2. Озиқланиш усули бўйича ун-шудринг замбуруғлари замбуруғларнинг қайси гуруҳига киради?
3. Ун-шудринг замбуруғларининг мева таначалари клейстотецийлардан қандай белгилари билан фарқ қилади?
4. *Uncinula necator* тури қайси ўсимлик турини зарарлайди ва бу замбуруғ кўзгатадиган касалликнинг кенг оммага маълум бўлган номи нима?
5. Ун-шудринг замбуруғларининг *Blumeria* туркуми *Erysiphe* туркумидан қандай белгилари билан фарқланади?
6. Ун-шудринг замбуруғларининг кенг ихтисослашган (хаммахўр) ва жуда тор ихтисослашган турларининг мисолларини келтиринг.
7. Эндоген мицелий ун-шудринг замбуруғларининг қайси турларида учрайди?
8. Ун-шудринг замбуруғларининг аппрессорийлари ва гаусторийларини таърифлаб беринг.
9. Ун-шудринг замбуруғларининг ножинсий кўпайиши қайси усулда ўтади?
10. Ун-шудринг замбуруғларининг туркумларини бир-биридан дифференция қилиш учун уларнинг қандай белгилари асос қилиб олинади?
11. Ун-шудринг замбуруғларининг туркумлари ва турларини идентификация қилишда (яъни, аниқлашда) дуч келинадиган энг катта қийинчилик нимадан иборат?
12. Ун-шудринг замбуруғларининг аскокарплари ўсув даврининг қайси пайтида ҳосил бўлади?
13. Ун-шудринг замбуруғларининг *Blumeria*, *Sphaerotheca*, *Erysiphe*, *Microsphaera*, *Podosphaera*, *Uncinula* ва *Phyllactinia* туркумлари бир-биридан қайси белгилари билан фарқланади?
14. Ун-шудринг замбуруғларининг қайси турлари қишлоқ хўжалик экинларининг қайси турларига катта иқтисодий зарар етказади?
15. *Laboulbeniales* тартибининг намояндалари бошқа замбуруғлардан қайси белгилари билан фарқланади?
16. *Laboulbeniales* тартиби турларининг яшаш тарзини гапириб беринг.
17. *Laboulbeniales* тартиби *Puxidiophora* туркумининг анаморфа босқичи қайси туркумга мансуб?

ЮКСАК ЗАМБУРУҒЛАР. ДЕЙТЕРОМИЦЕТЛАР (DEUTEROMYCETES) – НОЖИНСКИЙ УСУЛДА КЎПАЮВЧИ АСКОМИЦЕТЛАР ВА БОШҚА ЗАМБУРУҒЛАР ГУРУҲИ

Табиатда замбуруғларнинг жинсий кўпайиши йўқолишининг сабаблари. Дейтеромицет замбуруғларнинг яшаш муҳитлари, ножинсий кўпайиш аъзолари, ножинсий мева таначалари. Дейтеромицетларнинг макроциклик ва микроциклик конидиялаши. Дейтеромицетларнинг конидиоген хужайралари: фиалидалар ва аннелофорлар. Конидиялар онтогенези, улар ҳосил бўлишининг бластик ва таллик усуллари. Конидиялар занжирчаси ҳосил бўлишининг базипетал ва акропетал кетма-кетликлари. Конидиялар конидиоген хужайрадан ажралишининг шизолитик ва рексолитик усуллари. Дейтеромицетларнинг конидияларидан бошқа ножинсий пропугулалари.

Дейтеромицет замбуруғлар гуруҳининг замонавий классификацияси. Дейтеромицетларнинг яшаш тарзлари ва муҳитлари. Йирткич дейтеромицетлар. Бўғимоёқли ҳайвонлар билан алоқада яшовчи дейтеромицетларнинг гуруҳлари; некротроф ва биотроф паразитлар, ҳашаротларнинг эндосимбионтлари. Микангийлар. Зарарли ҳашаротларга қарши биологик курашда ишлатиладиган замбуруғ турлари. Тиббиёт соҳасида муҳим бўлган дейтеромицетлар. Қишлоқ хўжалик экинлари учун жиддий хавф туғдируви фитопатоген дейтеромицет замбуруғлар. Аэромикология. Ножинсий замбуруғларнинг таксономик гуруҳлар асосидаги намояндалари. Архиаскомицетлар синфи, Сахаромицеталес тартиби, клейстотецийли, перитецийли, апотецийли аскомицетлар, локулоаскомицетлар ва бошқа аскомицет замбуруғларнинг ҳамда базидиомицетларнинг анаморфалари.

Мавзу бўйича адабиётлар: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 20, 21, 24, 25, 26, 28, 29.

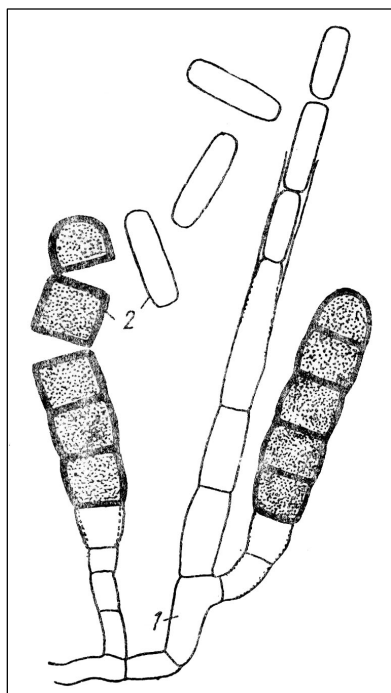
Қириш. Китобнинг бу бобида ножинсий усулда кўпайувчи аскомицет ҳамда баъзи базидиомицет замбуруғлар муҳокама қилинади. Буларни *дейтеромицетлар* (*Deuteromycetes*) ёки *такомиллашмаган замбуруғлар* (*Fungi imperfecti*) деб аталишининг сабаби улар «такомиллашган», яъни жинсий кўпайишга эга бўлган замбуруғларга нисбатан иккинчи (deutero- иккинчи) даражали, ёки «такомиллашмаган» (яъни жинсий босқичига эга бўлмаган) эканлигига урғу бериш учун уларни шундай номлар билан аташган. Кейинроқ бу замбуруғларни алоҳида *Deuteromycota* (ёки *Anamorphic Fungi*) номли филумга киритилган, аммо, уларнинг камроқ сунъий таксономик системалари фойдасига бу системаларнинг барчасидан воз кечишган. Ҳозирги даврда АҚШ нинг бир неча информацион марказларининг маълумотлар банклари каталогларида ножинсий замбуруғ турлари, норасмий бўлса ҳам, уларнинг жинсий жараёни маълум бўлган «қариндошлари» билан бирга жойлаштирилмоқда. Халқаро микология институти томонидан чоп этилган Dictionary of Fungi китобининг 8-нашрида аскомицет ва базидиомицетларнинг жинсий ва ножинсий босқичлари ораларидаги корреляциялар кўрсатилиши ҳам муҳим ҳисобланади (Hawksworth et al., 1995). Ундан ташқари, анаморфа босқичлари ва жинсий босқичлар ораларидаги алоқалар интернетда электрон маълумотлар банклари (AnaNet) да мавжуд ва улардан бу мавзуда электрон маълумотларни олиш учун [www. Mycology Home Page](http://www.MycologyHomePage) дан фойдаланиш мумкин.

Бир қатор дейтеромицет турлар (масалан, аскомицет босқичи кейинчалик топилган *Aspergillus*, *Penicillium*, *Fusarium* ва кўп бошқа туркумлар турлари) нинг халтачали, жуда кам ҳолларда базидиал босқичлари мавжудлиги аниқланган. Дейтеромицетларнинг аксарияти филогенезда аскомицетлар (ва фақат бир нечаси базидиомицетлар) билан боғлиқлиги сабабли, фитопатологлар ва микологлар замбуруғларнинг замонавий систематикаларида бу гуруҳни доим Аскомикота филуми билан ёнма-ён жойлаштиришади.

Айрим замбуруғ турлари жинсий кўпайишини бутунлай йўқотганлигини 1887 йилда хали Антон де Бари таъкидлаган эди. Шу билан бирга, кўп бошқа замбуруғларнинг жинсий жараёни тасодифий равишда кузатилади, масалан, жуда кўп фитопатоген турларнинг жинсий кўпайиши йилига бир марта – уларнинг хўжайин ўсимликлари нобуд

бўлганидан кейин – ҳосил бўлади. Шу сабабдан жинсий жараёнга эга бўлган аскомицет ва базидиомицет замбуруғларнинг кўп турларини одатда биз табиатда фақат ножинсий босқичида учратамиз. Шу билан бирга кўп замбуруғ турларининг ривожланиш цикллари ҳамда уларнинг жинсий ва ножинсий босқичлари ораларидаги алоқалари ҳали яхши ўрганилмаганлигини кўрсатиш лозим. Масалан, нематодаларни «овловчи» Артроботрис (*Arthrobotrys*) туркуми турининг аскомицетларнинг Орбилия (*Orbilia*) туркумига мансуб бўлган жинсий босқичи яқиндагина кашф этилган.

Замбуруғларнинг айрим турлари бир неча типга мансуб бўлган конидияларини ҳосил қилиши мумкин, масалан, ғўза, тамаки ва кўп бошқа экинларда қора илдиз чиришини кўзғатувчи *Thielaviopsis basicola* тури ривожланиш циклида икки хил спораларни – гиалин тусли эндоконидиялар ва тўқ тусли алевроконидиялар (баъзи муаллифлар уларни артроконидиялар ёки хламидоспоралар деб аташади) ҳосил қилади (12.1-расм).



12.1-расм. *Thielaviopsis basicola*.

1 – конидиофора; 2 – тўқ тусли, гифаларда ҳосил бўлган алевроконидиялари (артроконидиялари) ва фиалида ичида ҳосил бўлган гиалин тусли эндоконидиялари (V. Arx расми, Пидопличко, 1977-б дан олинган)

Дейтеромицетларнинг жинсий босқичи эволюция жараёнида йўқотилиши бир неча усуллар билан амалга ошган бўлиши мумкин. Бунинг сабаби мутациялар, турлараро гибридизация ва б. бўлиши мумкин. Гетероталлик турларнинг алоҳида жинсий белгига эга бўлган индивидлари йўқолиши бундай турларнинг жинсий жараёни йўқотилишига олиб келиши мумкин. Бундай ҳолда замбуруғнинг табиий популяцияси фақат бир жинсий типга мансуб бўлган индивидлардан ташкил топади, унда жинсий жараён кузатилмайди ва унинг индивидлари фақат ножинсий усулда – конидиялари воситасида – кўпаяди.

Дейтеромицетларнинг гифалари аксарият ҳолларда гетерокариотик, яъни таркибида ҳар хил, генетик жиҳатдан фарқланувчи ядролари мавжуд. Бундай мицелий унинг гифалари орасида анастомоз ҳосил бўлиши ёки алоҳида ядроларда мутация рўй бериши натижасида пайдо бўлиши мумкин. Парасексуал жараён (гетерокариотик ядролар қўшилиб, диплоид пайдо бўлиши ва кейин рекомбинация ўтиши) кўпинча гетерокариоз билан бирга учрайди. Гетерокариоз ва парасексуал жараён замбуруғларнинг ҳар хил бўлимлари (Оомикота, Зигомикота, Аскомикота) да учраса ҳам, дейтеромицетларда улар ўзгарувчанликнинг асосий механизмидир.

Дейтеромицетларнинг яшаш муҳитлари. Конидиал замбуруғлар табиатда жуда кенг тарқалган ва улар жинсий кўпайиши маълум бўлган қариндошлари билан бирга айна

муҳитларни эгаллайди, аксарияти ер устида, анчаси денгиз ва чучук сувларда тарқалган. Озиқланиш типига кўра дейтеромицетларнинг кўпчилиги сапротрофлар ёки ўсимликларнинг заиф паразитларидир. Кўп сапротроф турлар тупроқда органик моддалар парчаланишида қатнашади ҳамда улардан баъзилари антибиотик ва бошқа метаболитларни синтез қилиб, фитопатоген микроорганизмларга нисбатан антогонистик хусусият намоён қилади. Баъзи турлари сапротроф озиқланишига қўшимча равишда нематодаларни овлайди ва улар билан ҳам озиқланади. Айрим дейтеромицетлар лишайниклар, бошқалари ёпиқ уруғли ўсимликлар билан микоризалар ҳосил қилади. Бир неча дейтеромицет турлари бошқа замбуруғларда ёки лишайникларда паразитлик қилади.

Муҳим аҳамиятга эга бўлган конидиал замбуруғлар қаторига ўсимликларда хавфли касалликлар кўзғатувчи турлар ҳамда инсонлар ва ҳайвонларнинг патогенлари қиради.

Дейтеромицетлар кўзғатадиган асосий ўсимлик касалликлари қаторига илдиз, илдизмева, туганак ва мевалар чириши, ўсимлик ер усти аъзоларида доғлар, яралар ва антракноз ҳосил бўлиши ва ўсимликлар сўлиши қиради.

Дейтеромицетлар инсонлар учун муҳим бўлган ҳар хил кимёвий бирикмаларни синтез қилади ва уларнинг баъзи турлари бу бирикмаларни саноатда биосинтез ёрдамида ишлаб чиқаришда қўлланилади. Масалан, пенициллин антибиотигини ишлаб чиқаришда *Penicillium chrysogenum* тури қўлланилиши ҳақидаги маълумот 7-бобда келтирилган эди. Бошқа турлари озиқ-овқат саноатида ишлатилади. Айрим турлари ўзларининг токсинлари ва алкалоидлари билан озиқ-овқат маҳсулотларини ва ҳайвонларни заҳарлайди.

Дейтеромицетларнинг вегетатив тузилиши. Дейтеромицет замбуруғларнинг мицелилари, уларнинг жинсий жараёни мавжуд бўлган қариндошлариники каби, одатда яхши ривожланган, септаланган (кўп хужайрали) ва шохланган гифалардан иборат. Улар орасида ножинсий куртакланиб кўпаювчи дейтеромицет дрожжалар ҳам мавжуд. Дейтеромицетларнинг вегетатив белгилари (масалан, септа пораси тузилиши) уларнинг аскомицет ва базидиомицет қариндошлариники билан бир хил. Ундан ташқари, баъзи конидиал замбуруғлар аппрессорийлар, гаусторийлар, нематодаларни ушловчи гифалар ва лишайниклар таналарини ҳосил қилади.

Дейтеромицетларнинг ножинсий кўпайиш аъзолари конидиялар ва улар билан боғлиқ тузилмалардир. Уларнинг белгилари филогенетик ва таксономик аҳамиятга эга. Бу замбуруғлар билан ишлашни қулайлаштириш учун уларнинг конидияларини гуруҳларга ажратишган. Илк бор 1899 йилда итальян микологи П. А. Саккардо тузган конидиялар гуруҳлари ҳозиргача амалиётда (фақат замбуруғлар классификацияси билан боғлиқ бўлмаган ҳолларда) қўлланилади (12.2-расм) ва уларнинг тавсифлари 12.1-жадвалда келтирилган.

Конидиал замбуруғларнинг кейинги системаси ва унинг модификациялари, конидия морфологиясидан ташқари, унинг ривожланиши жараёни ва конидиоген хужайра тузилишига асосланган. Бу система(лар) нинг мақсади, аввало замбуруғлар туркумларини ажратувчи морфологик белгиларининг иложи борица кўпчилигини аниқлаш бўлса, иккинчиси, бу белгилар жинсий жараёни мавжуд бўлган турларнинг анаморфаларига тўғри келиши-келмаслигини аниқлашдир. Қуйида ушбу белгилар муҳокама қилинади.

Конидиялар ҳосил бўладиган тузилмалар. Дейтеромицетларнинг конидиялари кўп хужайрали, кам ҳолларда бир хужайрали конидия бандларида – конидиофораларда ривожланади. Аксарият ҳолларда улар бирикиб, махсус тузилмалар – коремия (синнема), ёстикча, спородохий ва пикнидаларни ҳосил қилади. Юқорида замбуруғларнинг конидиялари якка-якка ёки мева таначаларида ҳосил бўлиши ҳақида маълумотлар келтирилган эди (3-боб, 3.2-бўлим, 3.3-расм). Ҳозирги даврда ушбу белгилар дейтеромицетларни таксономик гуруҳларга бўлишда асосий белгилар сифатида қўлланилмаса ҳам, улар замбуруғ турларини аниқлашда фойдалидир.

Спородохий биров коремияга ўхшайди, аммо коремияда конидиофоралар («оёқча» қисми) узун, одатда субстратда тикка турувчи бўлса, спородохийлар, биринчидан гумбаз

шаклли, иккинчидан конидиофоралари калта. Спородохийларни (озуқа муҳитида ўсадиган турларида) ёстиқча (ложе) лар билан ҳам адаштириш мумкин, аммо ложелар гумбаз шаклли спородохийлардан ясси ёки ликопча шакли билан фарқланади; ундан ташқари ложелар табиий шароитда фақат зарарланган ўсимлик қисмларида учрайди ва озуқа муҳитида амалда ҳосил бўлмайди. Баъзи пикнидалар ташқи кўринишидан перитецийларга ўхшайди ва уларнинг табиатини аниқлашнинг ягона йўли – уларни эзиб, микроскоп остида кўриб, ичида асклар ва аскоспоралар мавжуд эмаслигини аниқлашдир. Пикнидалар ҳар хил (**12.3-расм**) – бутунлай ёпиқ ёки оғизча (устийца) ли бўлиши, оғизчалари кичик бўртиқ шаклида бўлиши ёки узун бўйинчанинг учки қисмида жойлашиши мумкин.

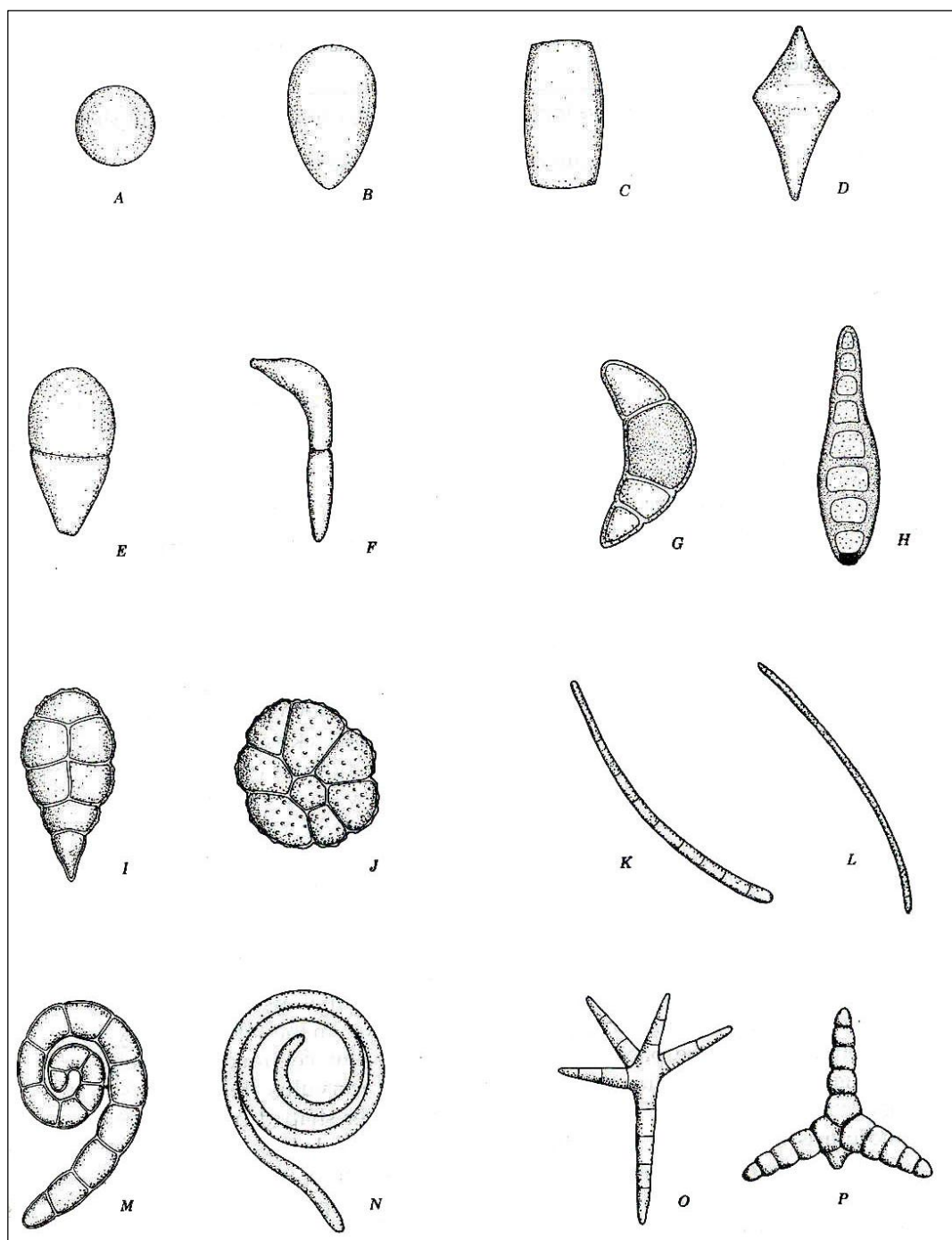
12.1-жадвал. Конидиялар тузилиши ва туси асосида тузилган конидиал замбуруғларнинг анъанавий сунъий гуруҳлари (12.2-расм**га қаранг)**
(Alexopoulos et al., 2007)

Гуруҳлар	Конидияларнинг белгилари
Amerosporae – Амероспора	Бир ҳужайрали, сфера, овоид ёки узунчоқ ёхуд калта цилиндр шаклли
Allantosporae – Аллантоспора	Эгилган (букилган) (аллантоид) шаклли, рангсиз ёки оч тусли
Hyalosporae – Гиаласпора	Рангсиз
Phaeosporae – Феоспора	Рангли
Didymosporae – Дидимоспора	Овоид ёки кенг узунчоқ шаклли, бир септали
Hyalodidymae – Гиалодидима	Рангсиз
Phaeodidymae – Феодидима	Рангли
Phragmosporae – Фрагмоспора	Овоид ёки кенг узунчоқ шаклли, икки ёки кўп (кўндаланг) септали
Hyalophragmiae – Гиалофрагмиа	Рангсиз
Phaeophragmiae – Феофрагмиа	Рангли
Dictyosporae – Диктиоспора	Овоид ёки кенг узунчоқ шаклли, мурал шаклли (септалари кўндаланг ва узунасига жойлашган)
Hyalodictyae – Гиалодикта	Рангсиз
Phaeodictyae – Феодикта	Рангли
Scolecosporeae – Сколекоспора	Ип ёки чувалчанг шаклли; бир ҳужайрали ёки септалари мавжуд; рангсиз ёки рангли
Staurosporeae – Ставроспора	Юлдуз шаклли (радиал паллачалари мавжуд); бир ҳужайрали ёки септалари мавжуд; рангсиз ёки рангли

Конидиал замбуруғларнинг, жумладан уларнинг конидиялари ҳосил бўладиган тузилмаларининг кўп белгилари ўзгарувчан ва улар атроф-муҳит шароитлари, жумладан намлик миқдори ҳамда субстрат таркиби билан боғлиқ ҳолда ўзгаради. Споралаш органлари белгиларининг кичик фарқлари, бор-йўғи уларнинг морфологиясига ҳўжайин ўсимлик физиологиясининг таъсири бўлиши мумкин, ҳолос, бу эса бирорта замбуруғ янги ҳўжайин ўсимлик турида қайд этилиши уни янги тур сифатида эълон қилиш учун асос бўла олмаслигини кўрсатади. Замбуруғ турини аниқлаш учун фақат ёки асосан ҳўжайин ўсимлик турини ҳисобга олиш амалиёти табиатда мавжуд бўлмаган юзлаб «турлар» «кашф» қилинишига олиб келган. Бундай «турлар» билан ҳар хил ҳўжайин ўсимлик турларини чапараста зарарлаш (cross-inoculation = перекрёстное заражение) тажрибалари ўтказилса бу «турлар» ҳақиқатда битта тур эканлиги исботланган бўлар эди.

Дейтеромицетларнинг конидиялари. Конидия – бу бир ёки кўп ҳужайрали, ҳаракатчан бўлмаган, ножинсий усулда конидиоген ҳужайра учиди ёки ён томонида ҳосил бўладиган таначадир. Спорангиоспоралардан фарқли ўларок, конидиялар цитоплазма қисмлари алоҳида ҳужайраларга бўлиниб кетиши усулида ҳосил бўлмайди. Конидиялар

табиатда осон ва тез тарқалиш хусусиятига эга, аммо улар ҳаётчанлигини жинсий жараёнда ҳосил бўладиган спораларниқидан камроқ муддатлар давомида сақлайди.

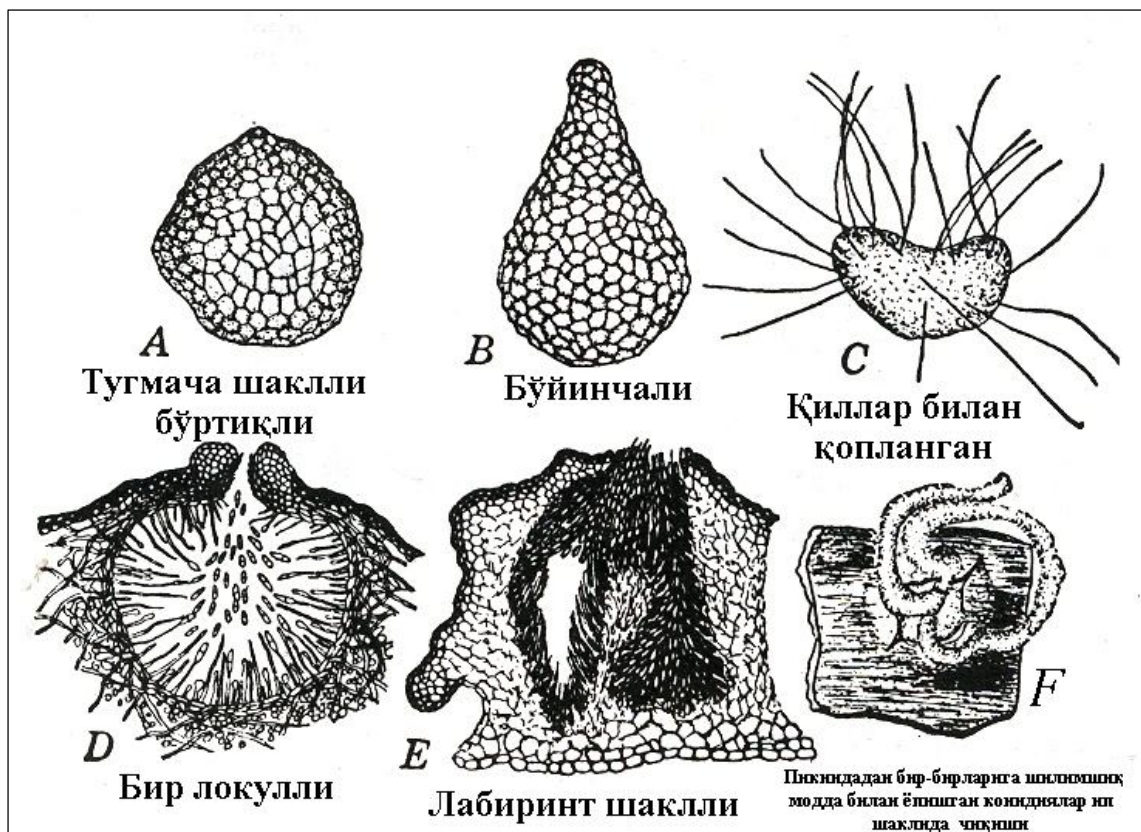


12.2-расм. Саккардо терминологияси бўйича конидияларнинг ҳар хил типлари:
A-D: амероспоралар; **E, F:** дидимоспоралар; **G, H:** фрагмоспоралар; **I, J:** диктиоспоралар;
K, L: сколекоспоралар; **M, N:** хеликоспоралар; **O, P:** ставроспоралар
 (R.W. Scheetz расми, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)

Конидияларнинг аксарияти муртак гифа ва ундан мицелий ҳосил қилиб ўсади ҳамда янги конидияларни ҳосил қилади. Бу жараён **макроциклик конидиялаш**, деб аталади. Баъзи бошқа замбуруғ турларининг конидиялари бевосита аскоспора ёки конидиядан ўсиб чиқиши мумкин. Булардан ташқари айрим замбуруғлар ривожланиши циклида бошқа конидиялардан морфологияси билан ажралиб турувчи дрожжассимон куртаклар ёки

микроконидиялар ҳосил қилиши мумкин. Бу жараёнлар **микроциклик конидиялаш**, деб аталади ва бунда улардан тезда янги конидиялар ҳосил бўлади.

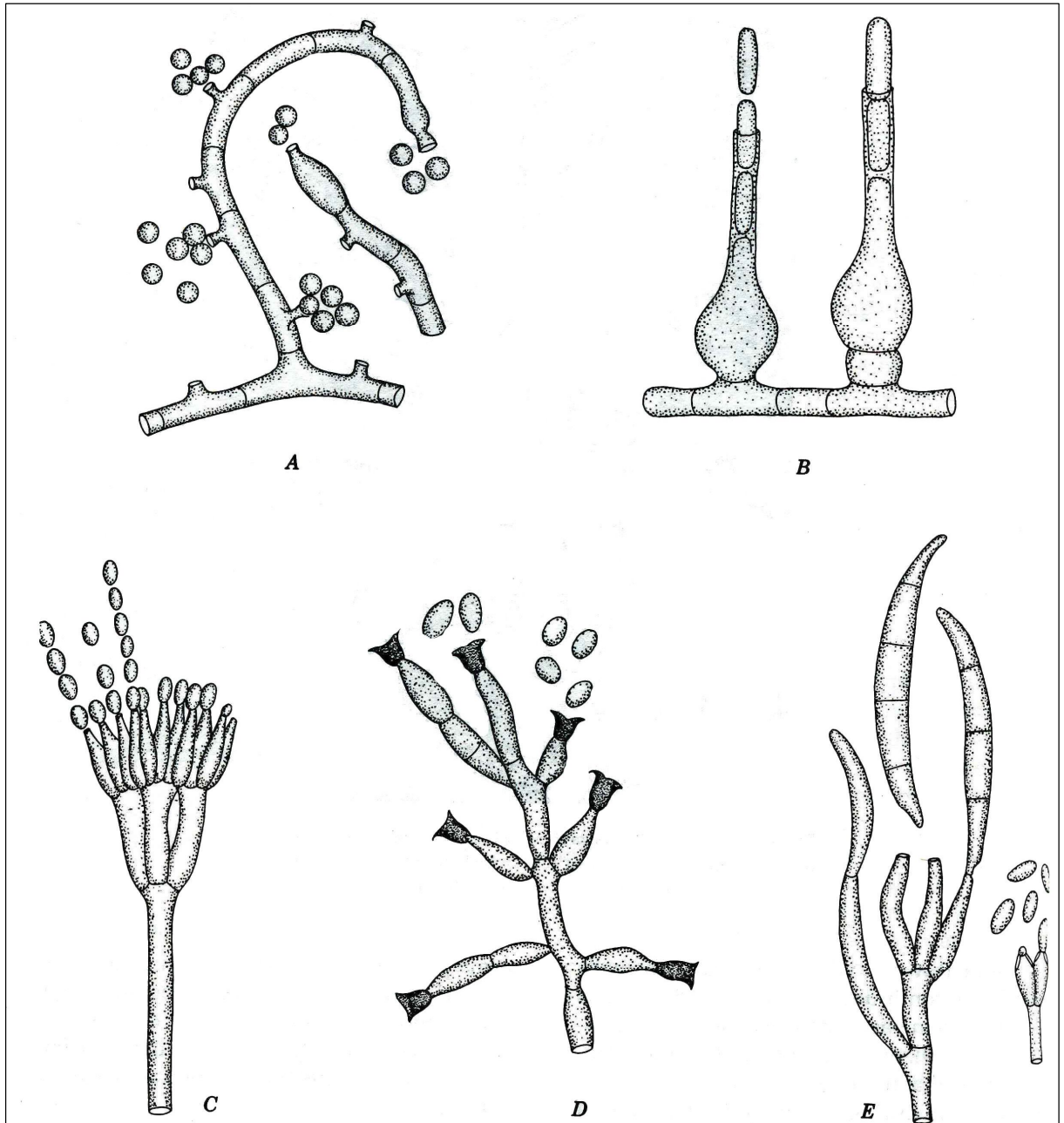
Баъзи дейтеромицетларнинг конидиялари суюқлик ичида ҳосил бўлади, улар ёмғир ва шамол билан тарқалади, бошқаларининг конидиялари эса куруқ кукун шаклида бўлиб, шамол билан жуда осон тарқалади. Кам сонли истиснолар (масалан, аскомицетларнинг Зигоспориум [*Zygosporium*] туркуми турлари) дан ташқари, дейтеромицетларнинг конидиялари пассив усулда тарқалади.



12.3-расм. Пикнидалар типлари:

A - *Zythia fragariae*; B - *Dendrophoma obscurans*; C - *Chaetomella atra*; D - *Diplodia zeae*; E - *Fusicoccum viticolum*; F - *Cryphonectria parasitica* (Alexopoulos, 1940, Burrill & Barrett, 1907, Reddick, 1909 расмлари, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган).

Дейтеромицетларнинг конидиялари думалоқ, овоид, кенг узунчоқ, эллипсоид, цилиндр, урчуқ ёки ип шакли, спиралсимон буралган ёки эгилган, букилган ёхуд шохланган бўлиши мумкин (12.2-расм). Улар бир ёки кўп хужайрали бўлиб, кўндаланг ёки мурал конидияларда ҳам кўндаланг, ҳам узунасига жойлашган септалари бўлиши мумкин. Конидиялар рангсиз (гиалин) бўлиши ёки сариқ, нимранг, яшил, кулранг, қўнғир рангларнинг ҳар хил оҳангларига эга бўлиши ёхуд қора тусли бўлиши мумкин. Юқорида таъкидланганидай, ушбу белгилар мажмуалари асосида Саккардо томонидан дейтеромицетларнинг классификация системаси тузилган эди. Масалан, *Phragmosporae* гуруҳига конидиялари кенг узунчоқ, икки ва кўпроқ кўндаланг септалари бўлган турлар киритилиб, улар яна тусига қараб гиалин конидияли *Hyalophragmia* ва рангли конидияли *Phaeophragmia* кенжа гуруҳларга бўлинган (12.1-жадвал).



12.4-расм. Фиалида типлари:

A - *Cladorhinum foecundissimum*. **B** - *Chalara jusidoides*. **C** - *Penicillium* sp.

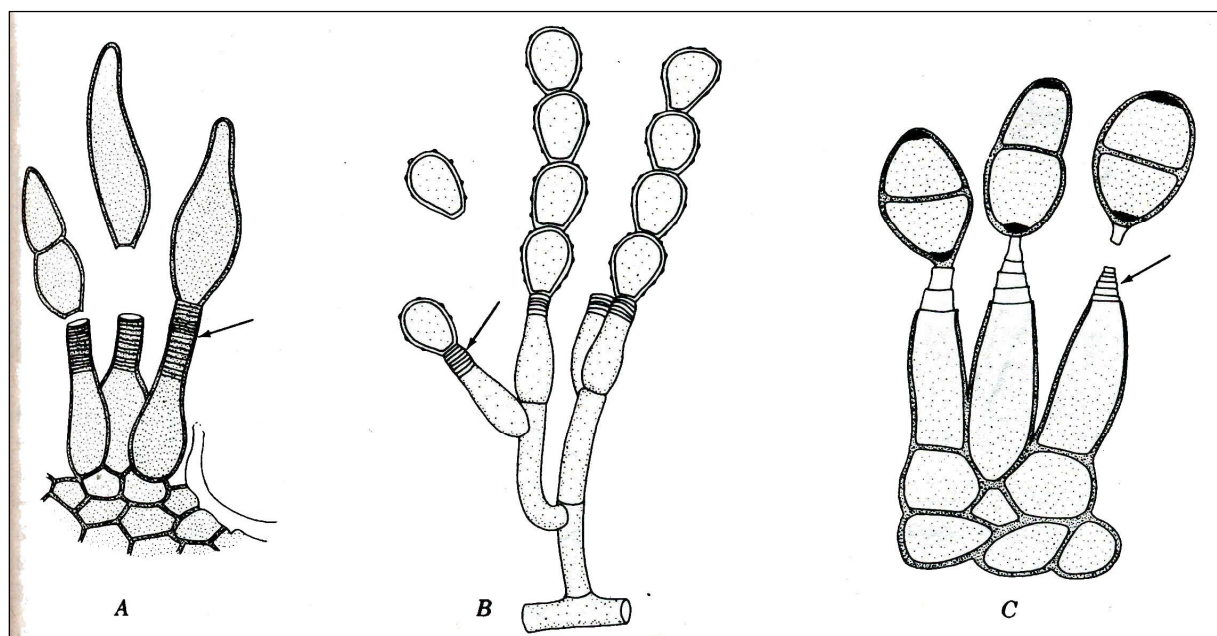
D - *Phialophora verrucosa*. **E** - *Fusarium* sp. (макро ва микроконидиялари)

(Kendrick, Carmichel, 1973 расми, R.E. Schneetz қайта чизган,
Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)

Дейтеромицетларнинг конидиоген ҳужайралари. Гифанинг устида ёки ичида конидия ҳосил бўладиган ҳужайраси **конидиоген ҳужайра**, деб аталади. Кўриниши бўйича конидиоген ҳужайралар вегетатив гифаларнинг ҳужайрасига ўхшаш бўлиши ёки улардан умуман бошқача бўлиши мумкин. Баъзи муаллифлар конидиофора билан конидиоген ҳужайранинг фарқига боришмайди, аммо конидиофора оддий ёки шохланган, махсус гифа бўлиб, унинг бир ёки бир неча конидиоген ҳужайраси бўлади ва бу ҳужайра(лар) дан конидиялар ўсиб чиқади. *Aspergillus* (7.2-расм) *Penicillium* (7.3-расм) туркумларининг конидиофораларида ҳосил бўладиган фиалидалари конидиоген ҳужайраларнинг мисоллари бўлиши мумкин. Фиалида ва аннелофор терминлари

конидиоген ҳужайраларнинг ҳар хил типларини ифодалайди. **Фиалида** – учки қисми очик конидиоген ҳужайра бўлиб, унинг ичида қобиғи янгидан шаклланган фиалоконидияларнинг базипетал занжирчаси ҳосил бўлади; бунда фиалиданинг узунлиги сезиларли даражада ўзгармайди. Фиалоконидиялар фиалида ичидан ташқарига «итариб» чиқарилади (12.4-расм). Биринчи конидия ҳосил бўлишида ҳужайра деворчасининг ҳар икки қатлами қатнашади, конидия ажралганидан кейин ташқи қатламининг қолдиғи «ёқача» (collarette - воротничок) ҳосил қилади. Ҳар бир етилган фиалоконидия конидиоген ҳужайрадан ажралиб кетиши мумкин ёки ажралиб кетмасдан, конидиялар занжирчасини ҳосил қилиши мумкин.

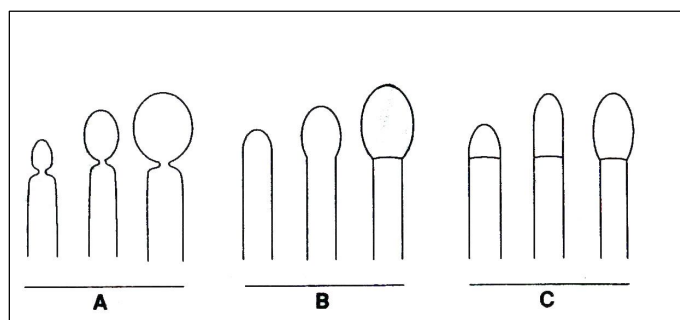
Аннелофор – шундай конидиоген ҳужайраки, конидиялар кўп марталаб, перкуррент пролиферация усулида, бирин-кетин унинг очик қисмидан чиқиб, занжирча ҳосил қилади ва бунда конидиялар чиққан жойларида «ёқача» ларнинг бир нечтаси халқа шаклида қолади (12.5-расм). Бунда ҳосил бўлган конидиялар алевроконидиялар деб аталади. Биринчи конидия ҳосил бўлгач, конидиофора спора чандиғи ичидан ўсиб, иккинчи конидияни ва шу усулда кейинги конидияларни ҳосил қилади, натижада аннелофорнинг узунлиги ошади. Фиалида ва аннелофор терминлари кўп ишлатилади ва конидиоген ҳужайраларнинг аниқ тавсифлари қуйида «Конидия онтогенези» бўлимида келтирилади.



12.5-расм. Аннелофор типлари:

A - *Spilocaea pomi*; B - *Scopulariopsis brevicaulis*; C - *Oedothea vismiae*.

Аннелофорлардаги халқача шаклли «ёқачалар» стрелкалар билан кўрсатилган (Kendrick, Carmichel, 1973 расми, R. E. Schneetz қайта чизган, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган).



12.6-расм. Конидия ҳосил бўлиши ва онтогенези:

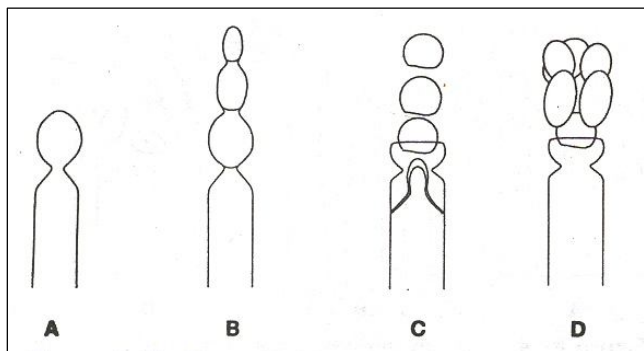
A-бластик усул; B-таллобластик усул; C-таллик усул (Hennebert, Sutton, 1994, расми, L. M. Barona қайта чизган, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган).

Конидия онтогенези. Конидиялар конидиоген хужайрада бир неча усулда ҳосил бўлади (12.6-расм). **Бластик** онтогенезида бластоконидиялар конидиоген хужайранинг учки қисми узайиши, кенгайиши ва септа билан ажралиши натижасида ҳосил бўлади (12.6, А-расм); бунда конидия одатда конидиоген хужайранинг жуда торайган қисмидан ўсиб чиқади. Бу усулнинг модификацияси **таллобластик** усул бўлиб, бунда ҳам конидиоген хужайранинг учки қисми узаяди, кенгаяди ва септа билан ажралади, аммо конидия конидиоген хужайранинг тораймаган (эни конидиоген хужайранинг энига тенг бўлган) қисмидан ўсиб чиқади (12.6, В-расм).

Таллик конидиогенез усулида конидия конидиоген хужайранинг кенгаймаган учи септа билан ажралиши натижасида ҳосил бўлади ва конидия эни ундан кейин кенгаяди (12.6, С-расм). **Артроконидиялар** таллик конидияларнинг бир хили бўлиб, занжирчаларда ҳосил бўлиши ва дарҳол алоҳида конидияларга бўлиниб кетиши билан таърифланади.

Конидия хужайраларининг деворчалари уч усулда ҳосил бўлиши мумкин. **Хологен** усулда конидия ҳосил бўлишида конидиоген хужайра қобиғининг ҳар икки қати, **энтероген** усулда унинг фақат ички қобиғи иштирок этади; **эндоген** конидиялар қобиғининг ҳар икки қати конидиоген хужайра ичида янгидан ҳосил бўлади. Конидияларнинг онтогенези билан боғлиқ ҳолда бу усулларни яна холобластик, холоталлик, энтеробластик ва энтероталлик усулларга бўлишади.

Конидиялар локусларда жойлашиши. Конидиялар локусларда биттадан (12.7, А-расм) ёки гуруҳларда (12.7, В, С, D-расмлар) ҳосил бўлиши мумкин. Гуруҳларда ҳосил бўладиган конидиялар **оддий** (ҳақиқий - 12.7, В-расм) ёки **сохта занжирчада** (12.7, С-расм) жойлашиши мумкин. Сохта занжирчада конидиялар бир-бири билан септа ламеллалари (12.7, С-расм) ёки суюқлик воситасида бирга жойлашади; кейинги ҳолда спора бошчаси ҳосил бўлади (12.7, D-расм).



12.7-расм. Конидиялар жойлашиши:

А - якка конидия; В, С, D - конидиялар бирин-кетин ҳосил бўлиши:

В - занжирчада; С - сохта занжирчада; D - бошчада (Hennebert, Sutton, 1994, расми, L. M. Barona қайта чизган, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)

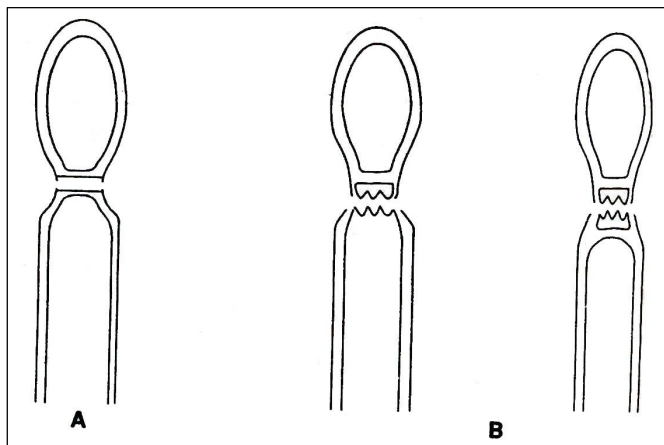
Конидиялар занжирчаси икки усулда ҳосил бўлиши мумкин: энг етилган конидия занжирчанинг учида ва энг ёши базал қисмида (**базипетал** кетма-кетлик) ёки энг ёш конидия занжирча учида (**акропетал** кетма-кетлик - 12.7, В-расм).

Конидиялар конидиоген хужайрадан ажралиши. Конидиоген хужайрадан ажратиб турувчи септага нисбатан конидия ажралиши икки усулда юз беради (12.8-расм). Шизолитик ажралишда (12.8, А-расм) септанинг икки қати бир-биридан ажралиб кетади; аксарият аскомицетлар, масалан, *Penicillium* туркуми турларининг конидиялари ушбу усулда ажралади. Рексолитик усулда (12.8, В-расм) конидия септанинг тўла қисми билан бирга ажралади, кўп ҳолларда унинг тагидаги хужайранинг устки қисми йиртилиб кетади.

Рексолитик усул шизолитик усулган нисбатан жуда кам учрайди; *Onygena* тартиби (7-боб) турларининг аксариятида конидиялар ушбу усулда ажралади.

Конидиоген хужайра ва конидияларнинг чандиқлари. Конидиялар ажралганидан кейин конидиоген хужайра ёки конидиялар қолдиқларидан ташкил топган **тишчалар** ёки

бўртиқлар шакли чандиқлар (scars - рубчики) қолади. Чандиқларнинг бошқа шакллари ҳам мавжуд бўлиб, булар конидиоген ҳужайра ташқи қобиғининг қолдиғидан ҳосил бўлувчи, юқорида тилга олинган ёқачалар (12.9, А-расм) ва аслида бирин-кетин жойлашган ёқачалардан ташкил топган аннелофорлардир (12.9, В-расм). Чандиқнинг тузилиши ясси (конидиоген ҳужайра деворчасидан бўртмаган, силлик) (12.10, а-расм) ёки бўртиб чиққан (12.10, в-расм) бўлиши мумкин.

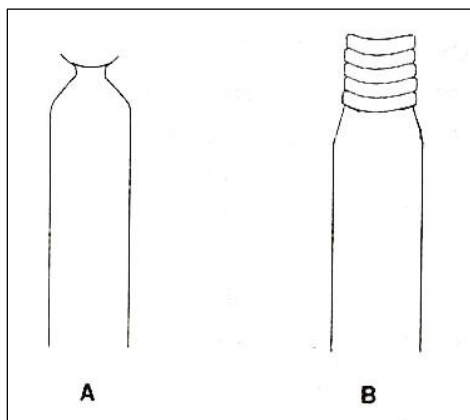


12.8-расм). Конидиялар ажралиши:

А – шизолитик тип;

В – рексолитик тип

(Hennebert, Sutton, 1994, расми, L. M. Barona қайта чизган, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)



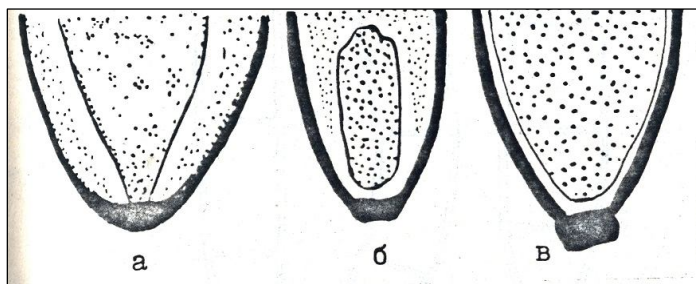
12.9-расм. Конидиялар ажралишидан кейин

конидиоген ҳужайрада қолган чандиқлар

типлари: **А** - ҳужайра деворчаси қобиғи ташқи қатининг қолдиқларидан ҳосил бўлган «ёқача»;

В - конидиоген локус ривожланиши жараёнида бирин-кетин ҳосил бўлган ёқачалардан ташкил топган аннелофор

(Hennebert, Sutton, 1994, расми, L. M. Barona қайта чизган, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)



12.10-расм. Drechslera, Bipolaris

ва Exserohilum туркумлари тип турларида конидиялар

чандиқларининг тузилиши:

а - *D. tritici-repentis*, **б** - *B. maydis*,

в - *E. turcicum* (Alcorn, 1983).

Конидиялар базал ҳужайралари чандиқларининг тузилиши баъзи дейтеромицет замбуруғларни туркумларга ажратишда муҳим белгилар ҳисобланади. Масалан, *Helminthosporium* s. l. туркумидан *Drechslera*, *Bipolaris* ва *Exserohilum* туркумлари мустақил туркумлар сифатида ажратиб чиқарилиши учун, бир қатор бошқа белгилар билан бирга, уларнинг конидиялари базал ҳужайраларидаги чандиқларининг тузилиши ҳам асос қилиб олинган (12.10-расм). *Drechslera* туркуми конидиялари базал

хужайраларининг чандиклари хужайра қобиғидан бўртиб чиқмаган, *Bipolaris* туркумида сал бўртиб чиққан ва кесилган, *Exserohilum* туркумида эса кучли бўртиб чиққан.

Дейтеромицетларни тадқиқ қилишда уларнинг 20 тадан кўп белгилари ўрганилиши лозим бўлади. Юқорида келтирилган маълумотлар уларнинг фақат бир қисми ҳақида бўлиб, батафсил маълумотлар адабиётларда мавжуд (Hennebert, Sutton, 1994 ва б.).

Дейтеромицетларнинг бошқа ножинсий пропагулалари. Айрим замбуруғ турларининг склероцийлари, стромалари, аркончалари ва баъзи б. тузилмалари (2-боб, 2.2-бўлим) ҳамда хламидоспоралари (3-боб, 3.1-бўлим) ҳақидаги маълумотлар олдинги бобларда келтирилган эди. **Хламидоспоралар** гифанинг бир хужайрасидан ҳосил бўлади ва одатда гифанинг бошқа типик хужайраларидан кўпроқ ёки камроқ даражада думалоқ шакли, сариқ ёки оч-қўнғир туси билан ажралиб туради. Улар гифаларда терминал ёки интеркаляр жойлашиши мумкин. **Тугунчалар** (bubils) ички қисми дифференциялашмаган псевдопаренхима тўплами бўлиб, одатда гиалин тусли бўлади. **Склероцийлар** хужайраларнинг зич тўплами бўлиб, улар қаттиқ, думалоқ шакли, қобиғи мавжуд: улар хўжайин тўқималари ичида ёки устида ҳосил бўлади. Склероцийлар таркибига хўжайин ўсимлик тўқималари кириши ёки кирмаслиги мумкин; улар ўсганида ҳеч қачон споралар ҳосил бўлмайди. Ўлчами кичик (қуролланмаган кўзга деярли кўринмайдиган) склероцийлар **микросклероцийлар** деб аталади. **Стромалар**, склероцийлар каби хужайраларнинг зичлашган тўпламидан ҳосил бўлган қаттиқ тузилмалардир, уларнинг таркибига хўжайин ўсимлик тўқималари кириши мумкин, аммо улар, склероцийлардан фарқли ўлароқ, думалоқ эмас ва нотўғри шаклларга эга, ҳамда, энг катта фарқи – қишлаган стромаларда одатда замбуруғларнинг жинсий ёки ножинсий споралари ҳосил бўлади.

Бу ерда **спермацийлар** ҳақида ҳам тўхталиш керак. Функциясига кўра буларни оталик жинсий хужайраларига тенглаштиришади. Умуман олганда спермацийларнинг ўлчами конидияларникидан кичик ва улар гифа ҳосил қилиб ўсмайди. Аммо, айрим чалкашликлар мавжуд, чунки спермацийларнинг ҳосил бўлиши конидияларникига ўхшайди ва улар конидиялар жойлашадиган тузилмалар (конидиофора, конидиялар бошчалари ва ҳ.) га ўхшаш тузилмаларда жойлашади. Ундан ташқари, баъзи конидиялар ҳам спермаций, ҳам диаспора функциясини бажариши кўп марта исботланган. Муайян замбуруғ турларининг ривожланиш цикллариини ўрганмасдан спермацийлар ва конидиялар орасидаги фарқларни аниқлай олмаслик мумкин.

Конидия ривожланишини тадқиқ қилиш анча қийин ва кўп вақт ҳамда махсус реактивлар ва тадқиқот усуллариини қўллашни талаб қиладиган вазифа бўлиб, бунинг учун ёрқин майдонли (bright-field microscopy), фазали (phase microscopy), флуоресцент (fluorescence microscopy), трансмиссион (transmission electron microscopy) ва сканер (scanning electron microscopy) электрон микроскопларининг айримлари ёки бир қанчаси билан тадқиқотлар ўтказиш талаб қилиниши мумкин. Конидия ривожланишининг айрим хусусиятларини аниқлаш учун бир неча соатлар давомида ёки бу вақт орасида муайян муддатларда автоматик суратга олиш усулини қўллаш талаб қилиниши мумкин. Молекуляр-генетик усуллар билан бир қаторда, конидиялар ҳосил бўлиши ва ривожланиши (конидиогенез) ни тадқиқ қилиш дейтеромицетларнинг классификациясини тузишда муҳим роль ўйнайди. Конидиялар ривожланишининг босқичлари, конидиоген хужайра куртакланиши (пролиферация қилиши), конидиофоранинг акроауксик, базауксик ўсиш усуллари, конидияларнинг базипетал, акропетал занжирчалари ва симподиал бошчалари ҳосил бўлиши, конидиялар септалари ҳосил бўлишининг *эусептат* ва *дистосептат* усуллари, конидия турлари (таллик, бластик, поро-, фиалоконидиялар ва аннелидларда ҳосил бўладиган конидиялар) ҳақидаги маълумотлар адабиётларда мавжуд (Gams et al., 1987; Мюллер, Лёффлер, 1995; Alexopoulos et al., 2007; Ҳамраев, Ҳасанов ва б., 2009).

Телеоморфа-анаморфа алоқаларини аниқлаш учун замбуруғларнинг якка конидияларидан олинган изолятларини махсус озуқа муҳитларида соф культурода ўстириб, чатиштириш (гибридизация) усули қўлланилади. Гетероталлик турлар билан ишлаганда изолятларнинг бири битта («оналик»), иккинчиси бошқа («оталик») жинсга тегишли бўлиши лозим. Бунда муайян анаморф турнинг споралашига эга бўлган турдан олинган иккита изолят чатиштирилиши натижасида жинсий жараён махсули ҳосил бўлиши ушбу иккита морфа бир голоморфага мансуб эканлигидан далолат беради. Агар морфаларнинг ҳар иккаласини ҳам культурода ўстириб, кузатишнинг иложи бўлмаса, унда аскоспора ёки базидиоспорани ўстирганда улар анаморфа босқичини ҳосил қилиши (ёки, камроқ даражада аксинча – анаморфа босқичи ўсганида жинсий босқичини ҳосил қилиши ҳам) тажрибадаги иккита морфа бир голоморфага мансуб эканлигидан далолат беради. Ҳозирги даврда қўлланилаётган ДНК кетма-кетликларини тадқиқ қилиш усули телеоморфа-анаморфа алоқаларни аниқлашда кенг фойдаланиладиган ва ишончли усулга айланди.

Дейтеромицетларнинг номенклатураси ва классификацияси. Бу гуруҳга фанга маълум бўлган замбуруғларнинг тахминан 30 000, бошқа маълумотларга кўра 20 000 дан кўпроқ тури киради. Бунча турларни жинсий жараёни маълум бўлган яқин аскомицет ва базидиомицет «қариндошлари» билан бирга жойлаштириш қийин вазифа бўлса ҳам, уни амалга ошириш мумкин ва дунёнинг микология ҳамда медицина микологиясига алоқадор бўлган етакчи марказларида бу вазифани бажаришга аллақачон киришилган ва маълум муддат ўтгач, барча ножинсий замбуруғлар яқин қариндошлари билан бирга классификация қилиниши муқаррар эканлиги таъкидланади.

Узоқ вақт давомида қўлланилган П.А. Саккардо классификацияда Дейтеромицетлар синфига 4 та – Гифомицетлар, Меланконийлар, Сферопсидлар ва Стерил мицелийлар тартиблари – киритилган эди. Кейинги системада Анаморф замбуруғлар гуруҳига Гифомицетлар, Целомицетлар ва Агономицетлар (Стерил мицелийлар – *Agonomycetes*) синфлари киритилди. Ҳозирги даврда дейтеромицетларнинг юксак таксонлари эски системада классификация қилинмаса ҳам, уларнинг ушбу системадаги таксонларининг номлари норасмий равишда ишлатилиши ҳали ҳам давом этмокда. Булар гифомицетлар (*Hyphomycetes*) синфининг тўқ тусли ва оч тусли гифомицетлар (мутаносиб равишда *Dematiaceae* ва *Moniliaceae*) ва коремия ҳосил қилувчи турлар (*Tubercilaceaea* ёки *Stilbaceae*) оилалари ҳамда целомицетлар (*Coelomycetes*) синфининг пикнидали (*Sphaeropsidales*) ва ёстикчали (*Melanconiales*) намояндаларининг тартибларидир (12.2-жадвал).

12.2-жадвал. Замбуруғларнинг сунъий гуруҳларининг анъанавий номлари
(Alexopoulos et al., 2007)

Гуруҳлар	Белгилари	Асосий адабиётлар
Целомицетлар – <i>Coelomycetes</i> :	Конидиялари пикнидаларда ёки ёстикчаларда ҳосил бўлади	Sutton, 1980; Nag Raj, 1981
Пикнидали – <i>Sphaeropsidales</i>	Конидиялари пикнидаларда	
Ёстикчали – <i>Melanconiales</i>	Конидиялари ёстикча (ложе) ларда	
Гифомицетлар – <i>Hyphomycetes</i> :	Конидиялари гифаларда	Barron, 1968; Carmichael et al., 1980; Morris, 1963
Оч тусли – <i>Moniliaceae</i>	Гифалари ва конидиялари гиалин ёки оч тусли	
Тўқ тусли – <i>Dematiaceae</i>	Гифалари ва/ёки конидиялари тўқ тусли	Ellis, 1970, 1976
Коремияли / спородохийли – <i>Tubercilaceaea</i> ёки <i>Stilbaceae</i>)	Конидиялари коремия ва спородохийларда	Morris, 1963
Стерил мицелийлар – <i>Mycelia Sterilia</i> ёки <i>Agonomycetes</i>	Конидиялари йўқ	–

Куйида ҳар хил субстратларда яшашга ихтисослашган конидиал замбуруғлар ҳақида маълумотларни келтирамиз. Кейин ушбу замбуруғлар жинсий кўпайиши маълум бўлган аскомицет ва базидиомицет замбуруғларнинг «қариндошлари» сифатида муҳокама қилинади.

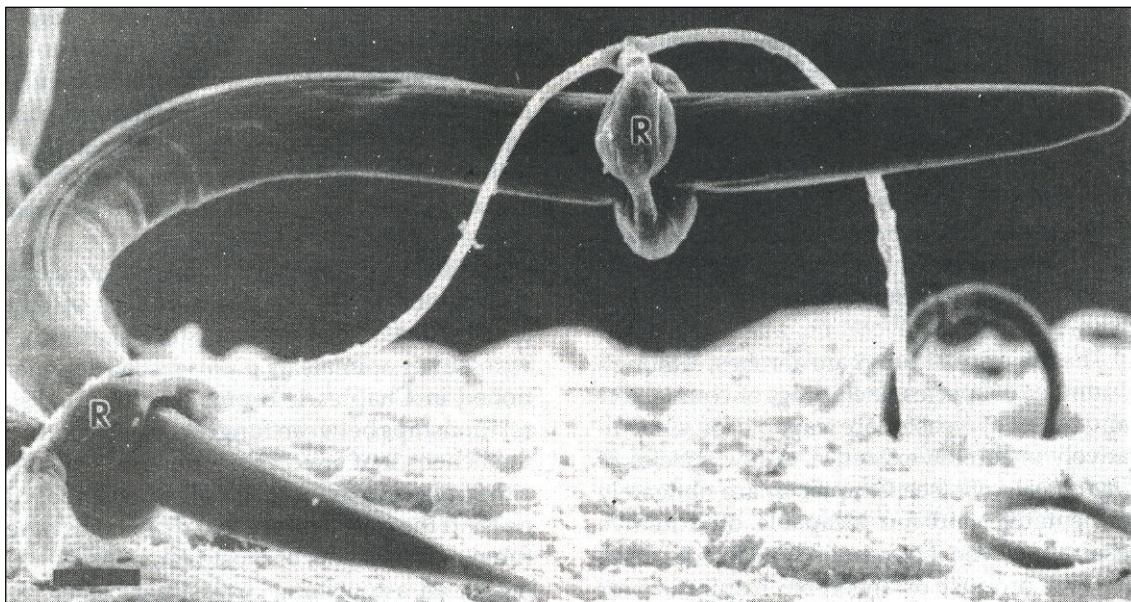
Сув билан алоқада яшовчи гифомицетлар. Бу замбуруғларнинг яшаш тарзи сув билан боғлиқ бўлса ҳам, уларнинг айримлари қуруқлик ерларда ҳам учрайди; баъзи турлар денгиз сувларида ҳам қайд этилган. Мева таначалари мавжуд эмас, конидиялари бевосита мицелий гифаларида конидиоген ҳужайралардан ўсиб чиқади. Булар иккита – **Ингольд турлари** ва **аэроакватик** турлар гуруҳларига – бўлинади. Биринчи гуруҳнинг номи ушбу гуруҳга мансуб бўлган замбуруғларни кўп тадқиқ қилган инглиз микологи (С. Т. Ingold, 1942, 1975) билан боғлиқ. Ингольд турлари сувга чўккан ёки мунтазам намланадиган, тўкилган барглар, шох-шабба ва дарахтларда, яхши аэрацияга эга бўлган сув ҳавзаларида тарқалган. Уларнинг конидиялари сув остида ҳосил бўлади, конидиоген ҳужайрадан ажралгач, сув устига чиқиб, сув кўпикларлари билан тарқалади. Кўп Ингольд турларининг конидиялари шохланган, тўрт ёки кўп, учига қараб ингичкалашган паллали ставроконидиялардир (**12.2, О, Р-расмлар**). Буларнинг телеоморфалари аниқланган сонлари мунтазам равишда кўпаймоқда ва улар пиреномицетлар (Нектрия – *Nectria*), дискомицетлар (Ҳименосиохус – *Hymenoscyohus*) ва локулоаскомицетлар (Массарина – *Massarina*) га мансуб. Баъзи базидиомицетлар ҳам тўрт паллали конидиялар ва базидиоспораларга эга. Тўрт паллали конидиялар энтомофторалар тартиби турлари (масалан, Эриния [*Erynia*] туркуми) да ҳам учрайди. Конидияларнинг паллалари замбуруғлар тарқалиши ва субстратга ёпишишига катта имкон яратади. Кузда сувга тўкиладиган баргларда Ингольд турлари кўплаб учрайди.

Иккинчи – **аэроакватик** ёки хеликоспорали турлар гуруҳи турлари оқмайдиган ва ботқоклашган ҳамда баъзан денгиз сувларидаги субстратларда ҳамда кўп турлари қуруқликда ҳам учрайди. Конидиялари кўпинча спираль ёки кўп ҳужайрали «сават» (sage) га ўхшайди. Қуруқликда бу замбуруғлар тупроқда ўсимликларни чиритувчилар ёки баъзилари ўсимлик паразитларидир. Маълум бўлган телеоморфалари пиреномицетлар (Лулвортия – *Lulworthia*), дискомицетлар (*Hymenoscyohus*) ва локулоаскомицетлар (Тубойфия – *Tubeufia*) га мансуб. Уларнинг яна бир – Хеликоон (*Helicoon*) – туркуми дискомицетларнинг анаморфа босқичида нематода овловчи *Orbilia* туркумининг яна бир анаморфаси эканлиги аниқланган.

Йиртқич турлар ва кам азотли субстратларда яшовчи дейтеромицетлар. Кўп замбуруғлар ўзлари яшайдиган субстратлардаги минглаб кичик ҳайвонларни ўлдиради. Одатда улар таркибида азот кам, целлюлоза ва лигнин кўп бўлган субстратларни ўзлаштиради. Айрим зигомицетлар гифаларидаги ёпишқоқ шохчалари ёрдамида амёба ва нематодаларга ёпишиб, уларни зарарлаши ҳақида маълумот 5-бобда (5.3.2-бўлим) келтирилган эди. Баъзи аскомицет ва базидиомицетлар ҳам шундай тузилмаларга эга ва бу замбуруғларнинг асосан конидиал босқичлари маълум. Эволюция жараёнида бу замбуруғларнинг баъзи турлари нематодаларнинг облигат йиртқичларига айланиб, улар билан озиқланиши ва целлюлолитик хусусиятларини йўқотганлиги тахмин қилинган. Нематодалардан ташқари бу замбуруғлар бактериялар, эшқакоёкли қисқичбақасимонлар (*Copepoda*), ногохвосткалар (*Collembola*), амёбалар ва бошқа замбуруғларда йиртқичлик қилиб, улар билан озиқланади. Улардан нематодаларга ҳужум қилувчи турлар анча яхши ўрганилган.

Ушбу йиртқич замбуруғларнинг айримлари нематодаларнинг оғиз қисмига ёпишиб, ўсади ва унинг ичига киради, ёки замбуруғ конидиясини нематода ютади ва конидия унинг ичагида ўсганида ҳосил бўладиган мицелий нематодани ўлдиради. Бундай замбуруғларни эндопаразитлар дейишади. Нематоданинг устки қисмларида замбуруғнинг конидиофора ва конидиялари ҳосил бўлади, аммо мицелий кўп бўлмайди. Нематодалар конидияларини ютганида уларни зарарловчи эндопаразитик турларнинг мисоллари *Verticillium* spp. ва *Harposporium anguillulae* турларидир.

Бошқа йиртқич дейтеромицетлар кичик хайвонларни мицелийларида ҳосил бўладиган, қисиб қўювчи ёки қисмайдиган гифа халқалари, гифаларининг ёпишқоқ шохлари, турлари ва бўртмалари ёрдамида овлайди. Бу замбуруғлар кичик хайвонларни жалб қилувчи лектинлар ва феромонларни ҳамда токсинларни ҳосил қилиши эҳтимол қилинади. Замбуруғ кичик хайвонни тутиб олгач, гифалари билан унинг ичига киради ва таркибини ҳазм қилади. Гифаларининг қисиб олувчи халқалари (12.11-расм) мавжуд бўлган турларнинг мисоли сифатида *Dactylella bembicoides*, *Dactylaria bronchopaga* ва *Arthrobotrys dactyloides* турларини кўрсатиш мумкин. Кичик хайвонларни овлаш учун тузоқларни, бошқа замбуруғлар билан бир қаторда, *Arthrobotrys* туркумининг кўп турлари ҳам ҳосил қилади. *Arthrobotrys oligospora* тури ёпишқоқ гифалардан ташкил топган мураккаб тўр ҳосил қилади. *Arthrobotrys* туркуми айрим турларининг телеоморфалари *Orbilia* туркумига мансуб. Уларнинг баъзи турларининг гифаларига ёнидан ўтаётган нематода тегса, гифаларининг махсус хужайралари дарҳол шишади ва нематодани ушлаб олади ва нематода ичига гифалари билан кириб, уни ҳазм қилади. *Dactylaria candida* тури нематодаларни ҳам қисмайдиган гифа халқалари, ҳам ёпишқоқ бўртмалари ёрдамида овлайди. Бошқаларидан *Dactylella tylopaga*, *Pagidospora amoebophila* ва *Nematoctonis* туркуми турларининг ёпишқоқ бўртмалари бор; септаларида тўқалар (2.5-расм) мавжудлиги ва септа пораларининг тузилиши бу замбуруғларнинг барчаси базидиомицетлар эканлигидан далолат беради. *Dactylella* туркуми монофилетик эмаслиги аниқланган, чунки унинг таркибига ҳам базидиомицет, ҳам аскомицет турларни киритишган эди. Бу ҳодиса таксономик ўрни ҳар хил бўлган, аммо ҳаммаси нематодаларни овлайдиган замбуруғлардаги конвергенциянинг яққол мисолидир. *Dactylella tylopaga* базидиомицетларнинг *Tulasnellales* тартибига мансуб бўлиши ва *Nematoctonis* туркуми қўзқоринларнинг *Hohenbuehlia* туркумининг анаморфаси бўлиши мумкин. Жинсий жараёни мавжуд бўлган базидиомицетлардан *Hyphoderma*, *Pleurotus*, *Stigmatolema* ва *Resupinatus* туркумларининг турлари ҳам нематодаларни овлаб, улар билан озиқланади.



12.11-расм. Гифаларида ҳосил бўлган иккита қисиб олувчи халқалари (R) ёрдамида йиртқич замбуруғ нематодани ушлаб олиши. Чизик – 10 мкм. Сканер электрон микроскопида олинган сурат (G. L. Barron расми, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган).

Нематодаларни ва уларни овлайдиган замбуруғларни гўнг, чириётган ёғоч, қўзқоринлар, мох ёки тупроқ намуналарини агар-агарли Петри идишларига қўйиб,

ажратиб олиш ва замбуруғлар нематодаларни овлашини микроскоп остида тамоша қилиш мумкин. Кўп йиртқич замбуруғларнинг соф культуралари микроорганизмлар коллекцияларида ҳам мавжуд.

Бўғимоёқли ҳайвонлар билан алоқада яшовчи дейтеромицетлар. Конидиал замбуруғларнинг кўп турлари бўғимоёқлилар, асосан ҳашаротлар билан алоқада яшайди (12.3-жадвал). Ушбу хилма-хил алоқалар тасодифий спора тарқатиш ва облигат мутуализмдан то некротроф паразитизмгача бўлиши мумкин. Некротроф паразитлардан *Beauveria bassiana* (Боверия бассиана) ипак қуртининг оқ мускардина номли касаллигини кўзғатиши минг йил олдин маълум бўлган. Бошқа некротроф паразитлар қаторига *Nomuraea*, *Raecilomyces*, *Metarrhizium*, *Aspergillus* туркумлари турлари ҳамда *Hypocreales* тартибининг бир неча туркумлари (*Hirsutella*, *Gibellula*, *Aschersonia*, *Fusarium*, *Verticillium*) нинг намояндалари ва локулоаскомицетларга мансуб бўлган *Podonectria* туркуми турлари киради.

12.3-жадвал. Ҳашаротлар билан алоқада яшовчи дейтеромицетлар ва уларга боғлиқ бўлган аскомицетлар гуруҳларининг табиатда кенг тарқалган намояндалари
(Alexopoulos et al., 2007)

Некротроф паразитлар

Eurotiales – Эуроциалес тартиби

Aspergillus – Аспергилл

Ascosphaera – Аскосфера

Hypocreales – Ҳипокреалес тартиби

Raecilomyces – Песиломицес

Nomuraea – Номура

Aschersonia – Ашерсония

Fusarium – Фузариум

Verticillium – Вертицилл

Hypocrella – Ҳипокрелла

Acremonium – Акремониум

Gibellula – Гибеллула

Pleosporales – Плеоспоралес тартиби

Tetracrium – Тетракрий

Классификация қилинмаган некротроф паразитлар

Beauveria – Боверия

Metarrhizium – Метаризиум

Биотроф эктопаразитлар

Termitaria – Термитария

Coreomycetopsis – Кореомицетопсис

Antennopsis – Антеннопсис

Muiaria – Муярия

Thaxteriola – Такстериола (*Puxidiophora* – Пиксидиофора)

Эндосимбионтлар

Symbiotaphrina – Симбиотафрина (дискомицетлар – локулоаскомицетлар гуруҳи)

Ambrosiella – Амброзиэлла (*Microascales* – Микроаскалес ва *Ophiostomatales* – Офиостоматалес тартиблари)

Raffaelea – Рафаэлия (*Ophiostomatales* – Офиостоматалес тартиби)

Цикадалар ва б. ҳашаротларнинг симбионтлари бўлган, ном берилмаган дрожжасимон замбуруғлар

Asexual *Lepiotaceae* – Лепиотацеа оиласининг анаморфа босқичлари

Asexual *Tricholomataceae* – Трихоломатацеа оиласининг анаморфа босқичлари (базидиомицетлар)

Биологик курашда яхши натижа бериши мумкинлиги туфайли *Metarrhizium* ва *Beauveria* туркумлари олимларнинг диққат марказида туради. Ҳар икки туркум турлари тупроқда сақланадиган жуда кўп ҳашарот турларини осонлик билан зарарлайди, аммо ушбу замбуруғлар хўжайинлариги нисбатан ихтисослашув ҳам намоён қилади ва уларнинг айрим штаммлари бир-биридан вирулентлиги даражалари билан фарқланади. Ҳар икки туркум турлари иккиламчи метаболитлари бўлган, **деструксинлар** деб аталувчи микотоксинларни синтез қилади. *M. anisopliae* синтез қиладиган деструксинлар муҳим янги авлод инсектицидлари ҳисобланади. Ушбу туркумларнинг хўжайинлари қаторига кўп оилаларга мансуб бўлган қўнғизлар, пардақанотлилар, қандалалар, арилар, пашшалар, цикадалар ва чумолилар киради. Ҳашаротларнинг оқсилли бирикмалардан ташкил топган кутикулалари кўп замбуруғлар учун енгиб бўлмас тўсиқ бўлса ҳам, *Metarrhizium* ва *Beauveria* туркумлари ўзларининг экстрацеллюлар протеолитик ферментлари мажмуаси ёрдамида ҳашаротлар қобиғини парчалай олади.

Metarrhizium ва *Beauveria* туркумлари турларининг конидиялари ҳашаротларнинг одатда тикка турадиган мурдаларининг ҳар хил жойларидан ўсиб чиқадиган коремияларида ҳосил бўлади ва коремиялар бу шаклда жойлашиши конидиялар атрофга осон тарқалишига имкон яратади.

Кўп энтомопатоген замбуруғларнинг ривожланиш цикларида сапротроф ва паразитик босқичлар галланиб туради. Уларнинг бу хусусияти хўжайинлари табиатда тарқоқ жойлашган энтомопатогенлар ҳаётчанлигини сақлаш имкониятини оширади. Улар тупроқда конидиялари ёки склероцийга ўхшаш тузилмалари билан сақланиши мумкин. Уларнинг ҳаёт муддатлари муайян штаммларига ва тупроқдаги шароитларга боғлиқ. Энтомопатогенларни ажратиш учун Петри идишларига ўлик ҳашаротларни қўйиб, тупроқ заррачаларини экиш усулини қўллаш мумкин. АҚШ да (Нью-Йорк штатининг Итака шаҳрида) энтомопатоген замбуруғларнинг ихтисослашган тирик культураларининг коллекцияси мавжуд.

Конидиал замбуруғлар ораларида бир неча гуруҳга мансуб ҳашаротларнинг эндосимбионтлари бор. Улар одатда ҳашаротларнинг ичакларида ёки мицетоме деб аталувчи махсус хужайраларида яшайди. Масалан, локулоаскомицетлар ёки дискомицетларга мансуб бўлган дрожжасимон *Symbiotaphrina* ва ҳақиқий дрожжалардан *Candida* туркуми турлари қўнғизлар (anobiid beetles) нинг ичакларида яшайди. Ғалла (хлебный точильщик) ва сигарета қўнғизлари (cigarette beetles) озикларини заҳарсизлантириш учун симбионт замбуруғларнинг ферментларидан фойдаланади. Айрим дрожжа шаклли эндосимбионтлар ихнеумонид арилар, қўнғизлар (cerambiid beetles) ва цикадаларда қайд этилган. Озикларни заҳарсизлантиришдан ташқари *Symbiotaphrina* ва бошқа эндосимбионтлар хўжайинларини витаминлар, стероллар ва аминокислоталар билан таъминлайди.

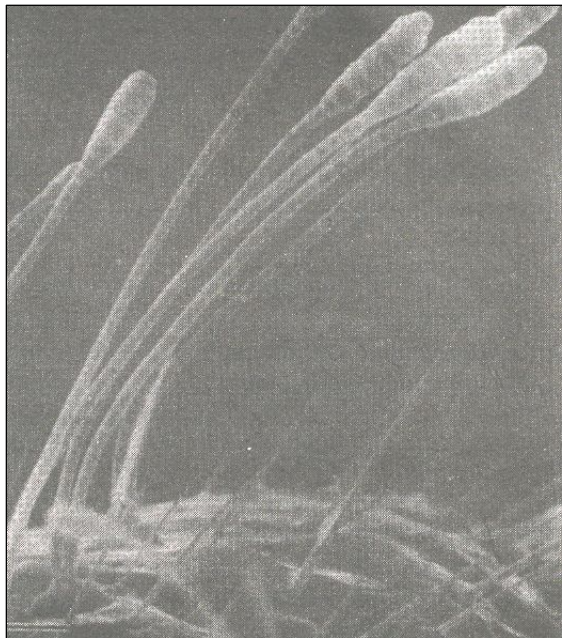
Ножинсий мицелиал замбуруғлар ҳам ҳашаротлар билан яқин алоқада яшаши мумкин. *Ambrosiella* ва *Raffaelea* туркумларининг турлари баъзи қўнғизлар (scolytid and platypodid beetles) нинг микангийларида яшовчи симбионтларидир. Бу қўнғизлар қуриган ёки қуриётган дарахтлар танасини кавлаб, йўллар ҳосил қилади ва уларнинг урғочи зотлари ушбу дарахт кавакларига замбуруғларни «экади». Озуқа манбаи сифатида қўнғизларнинг етук зотлари ҳам, личинкалари ҳам ушбу замбуруғларга ёки замбуруғлар билан ёғоч қисмларига муҳтож. *Ambrosiella* туркуми турлари полифилетик бўлиб, уларнинг бир гуруҳи *Ophiostoma*, бошқаси *Ceratocystis* туркуми билан боғлиқ. *Raffaelea* туркуми турлари *Leptographium* ва *Ophiostoma* туркумларининг анаморфаларидир. Ниҳоят, ушбу қўнғизларнинг айримлари *Fusarium* турлари билан алоқада яшайди. Бу замбуруғлар ва уларнинг жинсий босқичга эга бўлган қариндош туркумлари ҳақидаги маълумотлар юқорида 8-бобда муҳокама қилинган эди.

Баъзи пашша турларининг ҳам микангийлари бор. Масалан, галлица пашшалари (*Itonididae* ёки *Cecidomyidae*) *Botryosphaeria* туркуми турларининг *Macrophoma* туркумидаги анаморфалари билан алоқада яшайди. Пашшаларнинг урғочи зотлари

замбуруғларни дарахт қисмларига «экади» ва замбуруғ ўсимликларда ҳосил бўлган галлар ичида ривожланиб, пашшаларни озуқа билан таъминлайди. Пашшаларнинг бир неча гуруҳларида замбуруғлар билан алоқада яшаши хусусияти бир-бирига боғлиқ бўлмаган ҳолда, мустақил равишда ҳосил бўлган.

Тропикларда тарқалган баргхўр чумолилар ҳам озуқа манбаи сифатида ишлатиладиган замбуруғлар билан облигат алоқада яшайди. Чумоли инида улар қирқиб тўплаган баргларда замбуруғни ўстиришади. Чумолиларнинг 200 тадан кўп турлари замбуруғларни кўпайтиради, аммо бу замбуруғлар кейинги пайтларгача идентификация қилинмаган эди, чунки улар ҳеч қачон жинсий босқичини ҳосил қилмаган. Кейинчалик, уларнинг баъзи турлари мицелийларининг гифаларида тўқалар (2.5-расм) топилиши ва уларнинг ДНК ларининг сиквенслари асосида бу замбуруғлар эркин ҳаёт кечирувчи *Lepiotaceae* (*Basidiomycota*) оиласи турларига яқин қариндош эканлиги аниқланган. Аммо чумолиларнинг баъзи примитив турлари замбуруғларнинг бошқа – *Tricholomataceae* – оиласи турлари билан алоқада яшайди. Баъзи олимларнинг фикрига кўра чумолиларнинг айрим гуруҳлари билан замбуруғларнинг бу шаклдаги алоқалари 20-30 миллион йиллардан бери мавжуддир.

Кўп замбуруғларнинг конидияларини ҳашаротлар тарқатади. Бу конидиялар шилимшиқ модда билан бириккан бошчаларда ёки занжирчаларда ёхуд якка-якка ҳосил бўладиган ёпишқоқ конидиялар шаклида бўлади. *Acremonium* ва *Verticillium* туркумлари турлари бундай замбуруғлар мисоли бўлиши мумкин. Ундан ташқари жуда кўп микромицетларнинг бутун ҳаёти ҳашаротларнинг биотроф паразитлари сифатида ўтади. Бундай замбуруғлар, эҳтимол, табиатда кенг тарқалгандир, аммо улар яхши ўрганилмаган; бундай замбуруғлар қаторига, масалан, кўп микологларга номаълум бўлган *Termitaria*, *Coreomycetopsis*, *Antennopsis* (12.12-расм) ва *Mutaria* туркумларининг турлари киради. Улардан фақат ҳашаротлар ва каналар устида яшовчи *Thaxteriola* туркумининг бир неча турлари *Laboulbeniales* тартиби, *Puxidiophora* туркуми турларининг анаморфалари эканлиги кўрсатилган (8-бобга қаранг).



12.12-расм. *Antennopsis* sp. турининг термит танасидан ўсиб чиққан конидиофоралари ва конидиялари (М. Blackwell расми, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган).

Тиббиёт соҳасида муҳим бўлган дейтеромицетлар. Ҳайвонлар ва инсонларнинг патогенлари бўлган кўп замбуруғлар, ҳатто уларнинг жинсий босқичи бўлса ҳам, беморларда фақат конидиал босқичида қайд қилинган, жинсий босқичи мавжуд бўлган айрим турлар эса ушбу бобнинг кейинги бўлимларида муҳокама қилинади. Аскомицетларнинг асосий юксак таксонлари (дискомицетлар истисно) ва баъзи

базидиомицетлар ҳайвонларда касаллик кўзғатади. Асосий диққат сутэмизувчиларнинг касалликларига қаратилса ҳам, бошқа умуртқали ҳайвонлар, жумладан балиқлар ва рептилиялар ҳам касалланиши маълум. Касалликлар оёқ териси ва бармоқлар зарарланишидаги каби енгил ёки барча ички муҳим органларни қамраб олувчи ва ўлимга олиб келадиган даражада оғир бўлиши мумкин. Замбуруғлар организмларга уларнинг химоя кучлари пасайган пайтда, яъни иммун системаси самарали ишламаётган вақтда ҳужум қилади. Ҳайвонларни зарарлайдиган замбуруғларнинг яна бир ўзига хос белгиси – улар диморфик бўлишидир: патоген ҳўжайин организми ичида дрожжа шаклида, ташқарисида мицелий шаклида ўсади. Кейинги бўлимларда муҳокама қилинадиган ва ҳайвонларнинг муҳим патогенлари бўлган турлар рўйхати **12.4-жадвалда** келтирилган.

Ўсимликларни зарарловчи дейтеромицетлар. Ҳайвонларни зарарлайдиган турлар каби ўсимликларни зарарловчи дейтеромицетлар ҳам одатда тирик ҳўжайин ўсимликда жинсий усул билан кўпаймайди. Бу замбуруғлар ўсув даврида ножинсий босқичининг кўп авлодларини беради, аммо унинг жинсий босқичи фақат бир марта (бир авлодда) намоён бўлади. Уларнинг ножинсий пропaгулалари ўсув даврида муайян территорияда патоген тез тарқалишини таъминлайди. Бу замбуруғларнинг баъзилари склероцийлари ва стромалари билан тупроқда қишлайди. Кўп ҳолларда замбуруғнинг ҳам конидиялари, ҳам склероцийлари мавжуд бўлиб, склероцийлари тупроқда кўп йиллар давомида сақланиши мумкин.

Базидиомицетлардан занг замбуруғлари ҳам ножинсий спораларни, баъзи ҳолларда бир замбуруғ тури ушбу спораларнинг бир неча хилини ҳосил қилади (**13-бобга қаранг**). Баъзи занг замбуруғлари жинсий босқичини умуман ҳосил қилмайди. Аммо уларнинг морфологияси ва ўсимликларда ҳосил қиладиган симптомлари шу даражада ўзига хоски, улар занг замбуруғлари эканлиги ҳеч қачон шубҳа уйғотмаган ва шу сабабдан улар ўзларининг жинсий жараёни мавжуд бўлган қариндошлари билан бир гуруҳда жойлаштирилган ва дейтеромицетларнинг сунъий гуруҳига киритилмаган.

12.4-жадвал. Тиббиёт соҳасида муҳим бўлган дейтеромицетларнинг табиатда кенг тарқалган намояндалари (Alexopoulos et al., 2007)

Архиаскомицетлар синфи <i>Pneumocystis</i>	Перитецийли аскомицетлар гуруҳи <i>Microascales</i> тартиби
<i>Saccharomycetales</i> тартиби <i>Candida</i> <i>Geotrichum (Dipodascus)</i>	<i>Sporothrix</i> <i>Scedosporium (Pseudallescheria)</i> <i>Scopulariopsis (Microascus)</i>
Клейстотетцийли аскомицетлар гуруҳи <i>Onygenales</i> тартиби <i>Histoplasma (Ajellomyces)</i> <i>Blastomyces (Ajellomyces)</i> <i>Coccidioides</i> <i>Trichophyton (Arthroderma)</i> <i>Microsporium (Arthroderma)</i>	Локулоаскомицетлар гуруҳи <i>Pleosporales</i> тартиби <i>Bipolaris (Cochliobolus)</i> <i>Alternaria (Lewia)</i> <i>Chaetothyriales</i> тартиби <i>Exophiala</i> <i>Cladosporium</i> -симон турлар
<i>Eurotiales</i> тартиби <i>Aspergillus (Eurotium, Emericella)</i> <i>Penicillium</i>	Базидиомицетлар филуми <i>Cryptococcus (Filobasidiella)</i>

Изоҳ: Қавс ичида дейтеромицетларнинг телеоморфа босқичлари кўрсатилган.

Фитопатоген турларнинг кўп ножинсий пропaгулалари шамол ва/ёки сув (ёмғир) томчилари билан, аммо баъзилари ҳайвонлар, жумладан қушлар ва ҳашаротлар воситасида тарқалади. Ҳашаротлар айрим гетероталлик замбуруғ турларининг мицелийлари оталаниши жараёнида ҳам муҳим бўлиши мумкин. Бир нарсга эътибор бериш керакки, шамол билан тарқаладиган ўсимлик гулларининг чанги каби, замбуруғларнинг шамол воситасида тарқаладиган диаспоралари ҳам, инфекция юз бериши

учун, кўзланган нишонга, яъни, хўжайин ўсимликка аниқ бир муддатда бориб тушиши керак. Табiiй-ки, бу нишоннинг ўлчами қанча катта бўлса, споралар касаллик кўзғатишининг эҳтимоли шунчалик юқори бўлади; бунинг қишлоқ хўжалигидаги мисоли муайян экин тури ёки ҳатто навининг битта ёки кўп далалардаги якка ҳокимлигидир. Аммо табиатда бундай эмаслиги жуда муҳим, чунки патогенларга нишон бўлган ўсимлик турлари табиий ландшафтларда тарқоқ ёки ўта тарқоқ ҳолда жойлашади. Масалан, шамол билан тарқалувчи пропагулаларга нисбатан ёмғир томчилари билан тарқалувчи споралар одатда фақат яқин атрофига тушади ва шу сабабдан қишлоқ хўжалиги билан боғлиқ бўлмаган ҳолларда улар юқори самара билан тарқалмайди. Фитопатоген ва бир қатор микопаразит ҳамда лишайникларнинг паразитлари бўлган турлар ушбу бобнинг кейинги бўлимларида муҳокама қилинади.

Аэромикология. Кўп аскомицетлар ва базидиомицетларнинг диаспоралари кўпинча ҳаво орқали тарқалади. Диаспораларнинг кўпчилиги конидиялар бўлиб, биз нафас олаётган ҳаво кам ҳолларда улардан холи бўлади. Фитопатоген ва аллерген замбуруғларнинг ушбу тарқалиш усулининг аҳамияти катта бўлиши туфайли **аэромикология** деб номланган фан соҳаси яратилган. Аэромикологияда ишлатиладиган «ушлагичлар» (traps) ёрдамида ҳаводаги энг кичик спораларни ҳам тўплаш мумкин. Баъзи ушлагичлар спораларни ўлчами ва тўпланган вақтига қараб саралай олади. Улар ёрдамида олинган маълумотлар ва бу жараёнларни моделлаштиришда яратилган математик формулалар ҳар хил об-ҳаво шароитларида споралар ҳавога кўтарилиши ва кейин қандай қилиб ва тахминан қаерларда ерга тушишини башорат қилишга имкон беради. Спора бирор субстратга тушиши унинг радиусининг квадрат илдизининг функциясига, яъни терминал тезлигига боғлиқ.

Ҳаводаги спораларни Петри идишларига тушириб, тўплаш мумкин. Микология ва фитопатология лабораторияларининг ҳавосида споралар кўп бўлади. Терминал тезлиги юқори бўлган споралар ҳаводан субстратга тезроқ тушади, Петри идишида биринчи навбатда ушбу тезлиги юқори бўлган споралар тўпланади. Петри идишида колониялари ўсиб чиққан замбуруғлар таркиби муайян даражада ишлатилган озука муҳитига ҳам боғлиқ бўлади. Кўпинча секин ўсувчи замбуруғ турларининг изолятлари тез ўсувчи турларники билан рақобат қила олмайди ва улар кейингиларнинг колониялари остида аниқланмасдан қолади. Ундан ташқари, ҳаводаги баъзи ҳаётчанлигини йўқотган ёки културада ўсмайдиган спораларни бу усул ёрдамида аниқлаш мумкин бўлмайди. Културада ўстирилган замбуруғларнинг турларини аниқлаш мумкин, аммо фақат споралар мавжуд бўлганида замбуруғларни кўпинча идентификация қилиш мумкин бўлмайди.

Ҳавода конидиялари энг кўп учрайдиган замбуруғлар қаторига *Cladosporium*, *Alternaria*, *Stemphylium*, *Curvularia*, *Aspergillus*, *Penicillium* (7.2, 7.3 ва 10.2-расмлар), *Acremonium*, *Fusarium*, *Nigrospora*, *Zygosporium*, *Aureobasidium* ва *Pithomyces* туркумлари қиради. Ҳаводаги споралар сони об-ҳавога боғлиқ. Ёмғирдан кейин дарҳол уларнинг ҳаводаги сони кескин камаёди, аскоспоралар сони эса, аксинча, кўпаяди. Ҳаводаги споралар сони кун вақтига (эрта саҳар, кундуз ёки кечқурун эканлиги), ҳароратга ва споралар тўпланадиган жойга боғлиқ. Аллергияси бўлган беморлар учун бино ичидаги ва ташқарисидаги ҳавода мавжуд бўлган споралар аҳамиятли бўлиши мумкин. Масалан, *Alternaria* ва *Cladosporium* турларининг конидиялари очиқ жойларда кўп, бинолар ичида анча кам бўлади. Хонадонлар ва ишхона бинолари ичидаги ва ташқарисидаги моғорлаган манзарали ўсимликлар ва гуллар, гилам ва бошқа кийим-кечак, озиқ-овқат қолдиқлари ва зах деворлар аллергенларнинг потенциал манбаалари бўлиши мумкин.

Замбуруғлар инсонларнинг нафас олиш аъзоларига таъсир қилади, жумладан, улар кўп алларгенларга мойиллиги (берилувчанлиги) бўлган шахсларда аллергик ринит ва астма касалликларини кўзғатади. Бундай инсонларда аллергия мавжудлигини аниқлаш учун уларда махсус Е-иммуноглобулин (IgE) антителолари ҳосил бўлиши терида тест ўтказиш орқали аниқланади. Ўпкада газ алмашинувига таъсир қиладиган

гиперсезувчанлик зотилжам (пневмония) касаллиги беморларда алларгенларга мойиллик мавжудлиги билан эмас, балки ўлчами кичик бўлган спораларнинг катта (кўпинча 1 м³ ҳавода уларнинг концентрацияси 10⁶ дан кўп) миқдорларига қайта-қайта экспозиция қилиниши натижасида сенсibiliзация ривожланиши билан боғлиқ бўлади. Бу реакциялар ҳам IgE антителолари иштирокида ўтади. Ғарб мамлакатларида кузатиладиган «фермер ўпкаси» касаллиги бунинг мисоли бўлиб, унда кузатиладиган ўткир симптомлар каторига бадан увишиши, иситмалаб қалтираш ва йўталиш киради. Спораларга такроран экспозиция қилиниши сурункали касаллик белгилари – нафас олиш қийинлашиши, озиш ва ўпка мунтазам шикастланиши – ривожланишига сабаб бўлиши мумкин.

НОЖИНСИЙ ЗАМБУРУҒЛАРНИНГ ТАКСОНОМИК ГУРУҲЛАР АСОСИДАГИ НАМОЯНДАЛАРИ

Бу бўлимда фақат ёки асосан ножинсий босқичида учрайдиган замбуруғлар муҳокама қилинади. Уларнинг кўпчилиги аскомицетлар ва кам қисми базидиомицетларга мансуб.

12.1. АРХИАСКОМИЦЕТЛАР (*ARCHIASCOMYCETES*) СИНФИНИНГ АНАМОРФАЛАРИ

Буларга мансуб бўлган туркумлар (*Taphrina*, *Protomyces*, *Saitoella*, *Pneumocystis* ва *Schizosaccharomyces*) дан фақат *Saitoella* бутун ривожланиш даврида ножинсий эканлиги тахмин қилинади. Барча туркумларнинг дрожжасимон босқичлари бўлиб, ушбу босқичда улар куртакланиб кўпаяди. Ўсимликларни зарарловчи *Taphrina* ва *Protomyces* туркумларининг турлари дрожжа босқичида сапротроф шаклда озикланади ва кейин паразитик босқичга ўтиб, хўжайин ўсимликларни зарарлайди. Уларнинг ножинсий босқичларини ҳам ўз ичига олган ривожланиш цикллари 6-боб, 6.2-бўлимда муҳокама қилинган.

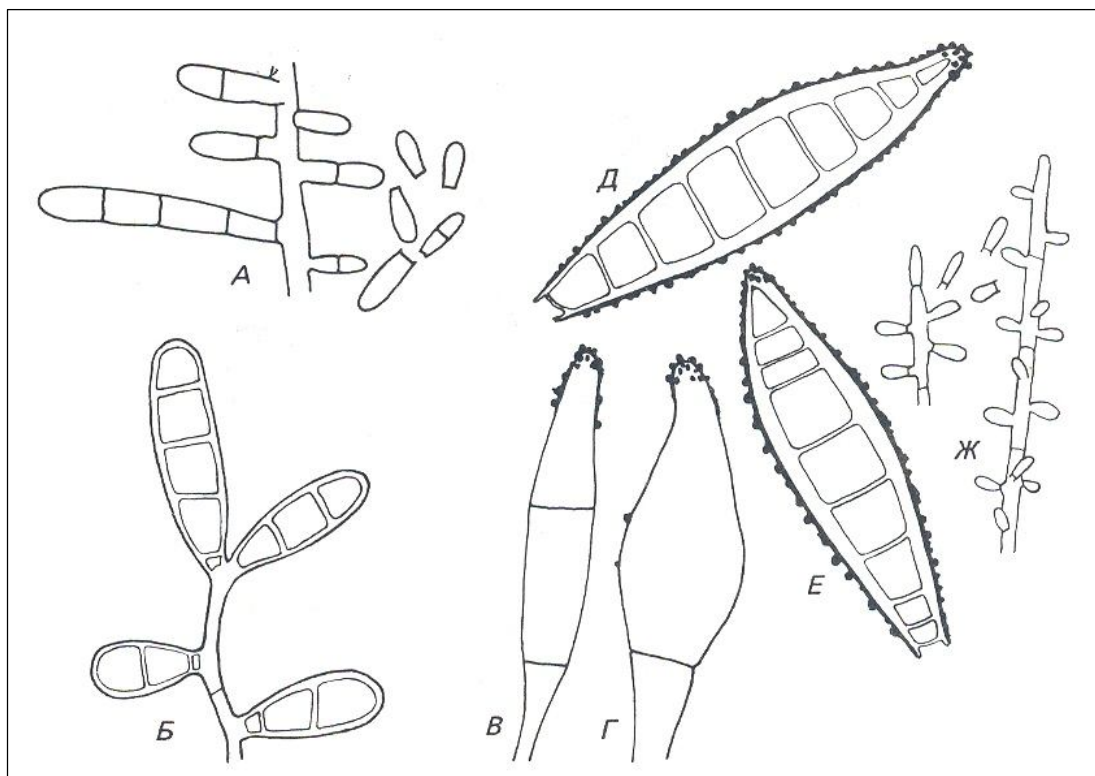
12.2. САХАРОМИЦЕТАЛЕС (*SACCHAROMYCETALES*) ТАРТИБИНИНГ АНАМОРФАЛАРИ

Ҳақиқий дрожжаларнинг кўп турлари ҳам жинсий, ҳам ножинсий усулда кўпаяди ва баъзи турларининг ножинсий куртакланиши уларнинг ягона кўпайиш усулидир. Ушбу турларнинг бири инсонлар ва ҳайвонларнинг муҳим патогени бўлган *Candida albicans* туридир. Тартибнинг айрим турлари конидиялар ҳам ҳосил қилади. *Cephaloascaceae* оиласи турлари *Sporothrix* туруниқига ўхшаш ножинсий босқичининг конидиал локуслари симподиал шохланган. *Dipodascus* туркумининг аноморфаси *Geotrichum* туркумига мансуб ва улар артроспоралар номи билан юритиладиган таллик конидиялар ҳосил қилади. Бу замбуруғлар ҳақида батафсил маълумотлар 6-бобнинг 6.2-бўлимида баён қилинган.

12.3. КЛЕЙСТОТЕЦИЙЛИ АСКОМИЦЕТЛАРНИНГ АНАМОРФАЛАРИ

Клейстотецийларга эга бўлган турлар ва уларнинг ножинсий қариндошларининг конидиал босқичлари жуда яхши ўрганилган ва улар ҳақидаги маълумотлар юқорида 7-бобда келтирилган. *Eurotiales* тартибига кўп турлар киради ва уларнинг конидиоген хужайралари фиалидалардир, булар *Penicillium* (7.3-расм), *Aspergillus* (7.2-расм) ва *Raecilomyces* туркумларига мансуб. Конидиялари бластоконидиялар, базипетал жойлашган (энг ёш конидия занжирча асосида), конидия деворчаси энтероген усулда ҳосил бўлади (конидия ҳосил бўлишида конидиоген хужайранинг фақат ички қатлами қатнашади). Конидиялари жуда катта миқдорларда ҳосил бўлади ва улар ҳаво билан жуда осон тарқалади. Баъзи турлари конидиялардан ташқари склероцийлар ҳосил қилади. Уларнинг склероцийлари катта салбий роль ўйнайди, чунки склероцийлар ёрдамида

Aspergillus туркумининг микотоксин ҳосил қилувчи турлари ҳар хил қишлоқ хўжалиги маҳсулотларида сақланади.



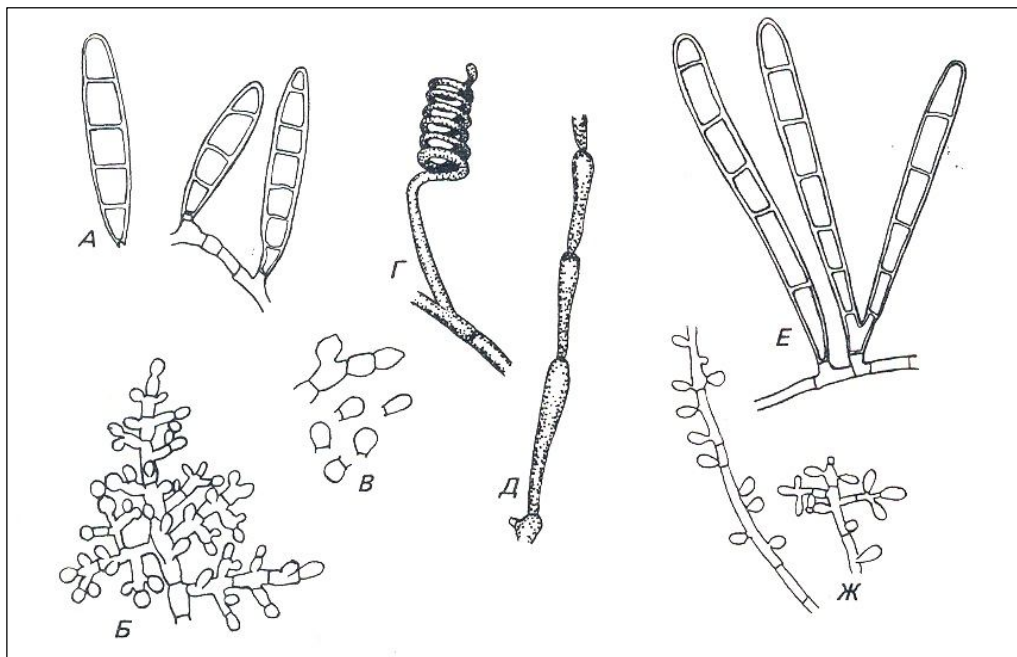
12.13-расм. Дерматофитларнинг ножинсий споралаш органлари. А - *Trichophyton terrestre*; Б - *Epidermophyton floccosum*; В-Ж - *Microsporium canis*: В, Г- макроконидиялар ривожланиши босқичлари; Д, Е - етук макроконидиялар; Ж - микроконидиялар (тахминан 1000^х) (Мюллер, Лёфлер, 1995)

Туркум: Пеницилл (*Penicillium*). Конидиофоралари панжа шаклида шохланган, конидиялари занжирчаларда жойлашади. Фитопатоген турларига мева (айникса олма) ва сабзавотларда (*P. expansum*, *P. glaucum*), цитрус меваларида (*P. digitatum*, *P. italicum*) чириш (моғор) қўзғатувчи ва б. турлар киради.

Туркум: Аспергилл (*Aspergillus*). Конидиофораларининг учи шар шаклида шишган, конидиялари занжирчаларда жойлашади. Фитопатоген турларидан мева ва сабзавотларда қора моғор қўзғатувчи *A. niger* туруни кўрсатиш мумкин.

Клейстотецийли аскомицетларнинг *Onygenales* тартиби турлари интеркаляр жойлашган артроконидиялар занжирчаларини ҳосил қилади, конидиялар конидиоген хужайралардан рексолитик усулда ажралади (12.8, В-расм). Баъзи туркумлар (*Malbranchia* ва *Sporendonema*) турларида конидиялар ораларида махсус хужайралар мавжуд бўлиб, конидия ажралиши жараёнида улар лизисга учрайди. Айрим турларининг йирик, кўпинча қалин қобикли, терминал макроконидиялари бор ва улар ҳам рексолитик усулда ажралади. Бу конидияларни баъзан алевроконидиялар деб аташади ва улар атроф-муҳитнинг ноқулай шароитларига чидамлидир.

Onygenales тартибининг дерматофит турлари ҳақида маълумотлар 7-бобда келтирилган эди. *Arthroderma* туркуми билан боғлиқ бўлган анаморфалар – *Microsporium*, *Trichophyton* ҳамда аскомицет босқичи номаълум бўлган *Epidermophyton* туркумларининг споралаш органлари 12.13- ва 12.14-расмларда кўрсатилган.



12.14-расм. Дерматофитларнинг ножинсий споралаш органлари. А-В: *Trichophyton mentagrophytes*; А - макроконидиялари («урчуклари»); Б - шохланган конидиофорадаги микроконидиялари («узун шингиллари»); В - алоҳида микроконидиялари; Г- баъзи дерматофитларда учрайдиган спираль ўсимта; Д - дерматофитлар ва *Gymnoascaceae* оиласи (*Eurotiales* тартиби) га мансуб аскомицетларда кўп учрайдиган гифаларнинг тўқмоқ шаклли ҳужайралари; Е, Ж - *Trichophyton rubrum*: Е - макроконидиялар; Ж - микроконидиялар (А, Б, Г-Ж: тахминан $1000\times$, В: тахминан $1500\times$) (Мюллер, Лёффлер, 1995)

12.4. ПЕРИТЕЦИЙЛИ АСКОМИЦЕТЛАРНИНГ АНАМОРФАЛАРИ

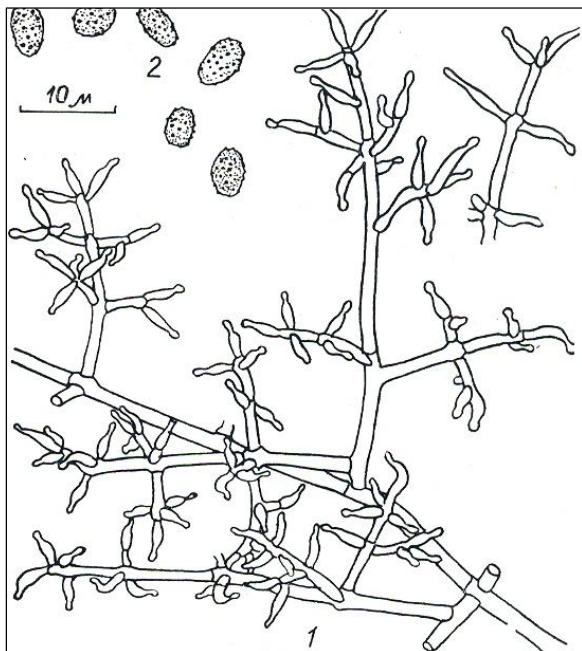
Аскомицетларнинг ушбу гуруҳига уларнинг кўп анаморфалари ҳамда бошқа конидиал турлари мансуб. Конидиялари холобластик ёки энтеробластик усулда ҳосил бўладиган бластоконидиялардир. Баъзи тартиблар ва оилалар турларининг конидиялари ривожланиши фақат бир типга мансуб. Масалан, *Sordariales* ва *Diaporthales* тартиблари ва *Hypocreaceae* оиласи конидияларининг асосий ёки ягона типи фиалоконидиялардир. *Xylariaceae*, *Diatrypaceae* ва *Clavicipitaceae* оилаларида аксинча – фиалидалари мавжуд эмас ва конидияларининг пролиферацияси симподиал ёки нотўғри типда амалга ошади.

Баъзи перитецийли аскомицетларнинг анаморфалари яхши ўрганилган. Улардан *Hypocreales* тартиби турларининг конидиялари 25 хил бўлиши мумкин. Баъзиларининг анаморфалари гифомицетларнинг *Verticillium* ва *Trichoderma* туркумларига мансуб.

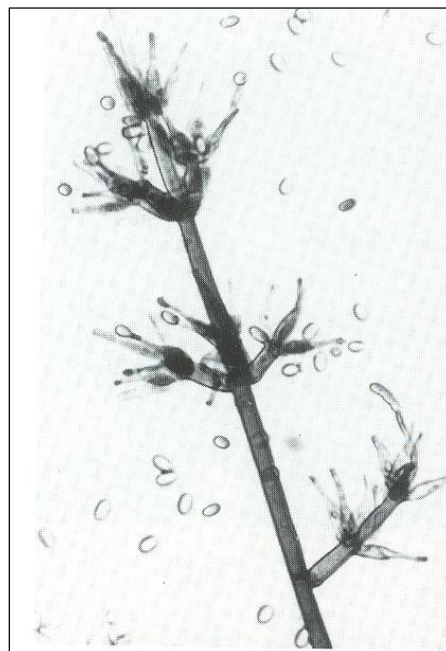
Туркум: Триходерма (*Trichoderma*). *Hypocrea* туркумининг анаморфалари бўлган *Trichoderma* туркуми турлари тупроқда барча жойларда учрайди, озука муҳитида колониялари оқ, сарғиш ёки яшил тусли; улар дарахт қисмларида ҳам кўп учрайди. *T. viride* (синоними *T. lignorum*) (12.15-расм), *T. harzianum*, *T. kőningii* ва б. турлари ўсимлик касалликларига қарши биологик курашда қўлланилади. Ундан ташқари, *T. viride* саноатда целлюлаза ферментини биосинтез қилишда ишлатилади. Конидиофоралари кучли шохланган, фиалидалари якка-якка ёки гуруҳларда. Конидиялари шар шаклли, фиалидаларда шилимшиқ билан бириккан бошчалар ҳосил қилади.

Туркум: Вертицилл (*Verticillium*). Булар тупроқда кенг тарқалган. Баъзи турлари ҳар хил ўсимликларда сўлиш (вилт) касаллигини қўзғатади. Конидиофоралари ингичка,

фиалидалари ғужжа бўлиб (мутовка шаклида) жойлашган, конидиялари кичик, гиалин, бир хужайрали (12.16-расм). Баъзи турлари микросклероцийлар ҳосил қилади. Ғўза, картошка, кунгабоқар ва ўнлаб бошқа ўсимлик турларида сўлиш касаллигини кўзғатувчи *Verticillium dahliae* тури ушбу туркумнинг мисоли бўлиши мумкин.



12.15-расм. *Trichoderma viride* турининг конидиофоралари (1) ва конидиялари (2) (Rifai, 1969, расми, Пидопличко, 1977-б дан олинган)



12.16-расм. *Verticillium albo-atrum* турининг конидиофораси ва конидиялари (.....)

Тур: Вертициллиум дали (*Verticillium dahliae*). Колониялари озуқа муҳитларида олдин оқ тусли, кейин қораювчи. Конидиофоралари рангсиз, фиалидалари конидиофора шохчаларининг бир нечта жойларида гуруҳларда (ғужжа бўлиб) чиқувчи, уларнинг учларида конидиялар шилимшиқ модда ёрдамида, думалоқ бошча шаклида ёпишган. Конидиялари бир хужайрали, рангсиз, тухум ёки эллипсоид шакли. Микросклероцийларининг шакли ўзгарувчан, диаметри 30-60 мкм, баъзан 225 мкм гача, тўқ-қўнғир ёки қорамтир тусли.

Hypocreales тартибининг айрим турлари спородохий (ва пионнот) ҳосил қилади (12.17-расм), буларга *Tubercularia*, *Volutella* ва *Fusarium* туркумлари мансуб. Уларнинг конидиялари фиалидаларда, кўпинча шилимшиқ модда ичида ҳосил бўлади.

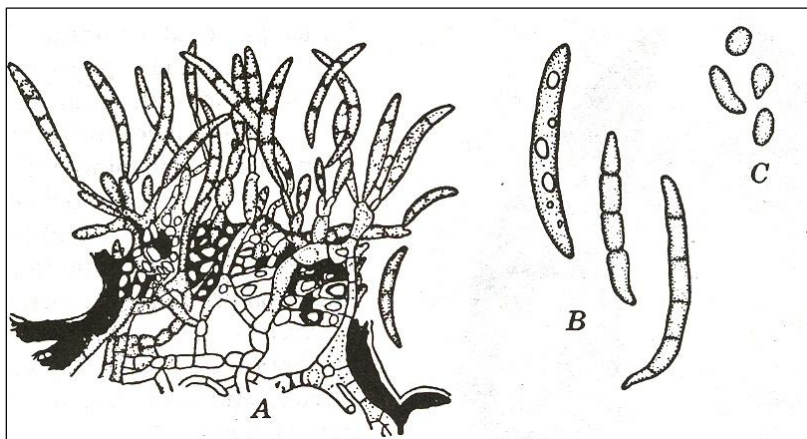
Туркум: Туберкулярия (*Tubercularia*). Буларнинг спородохийлари одатда ёрқин тусли ва тузилишидан бироз калта оёқчали кўзиқоринга ўхшайди. Турларининг аксарияти дарахт қисмларида сапротрофлар, аммо бир тури – *T. vulgaris* – дарахтларда рак касаллигини кўзғатувчи *Nectria cinnabarina* аскомицет турининг анаморфасидир.

Туркум: Волютелла (*Volutella*). Булар учун спородохийларининг устки қисмлари қаттиқ, қилсимон ўсимталар билан тарқоқ ҳолда қопланиши характерлидир. *V. fructi* тури олма меваларида курук чириш кўзғатади.

Туркум: Фузариум (*Fusarium*). Бу туркум турлари *Nectriaceae* оиласининг асосан Гибберелла (*Gibberella*), баъзилари эса Альбонектрия ва Хематонектрия (*Albonectria*, *Haematonectria*) туркумлари турларининг анаморфаларидир. Бир қатор турларининг телеоморфа босқичи топилмаган. Ўроқ, ёй шаклида эгилган ёки деярли тўғри, рангсиз макро- ва микроконидиялари бор. Мицелийлари кўпинча оқ, оқиш-нимранг, пушти,

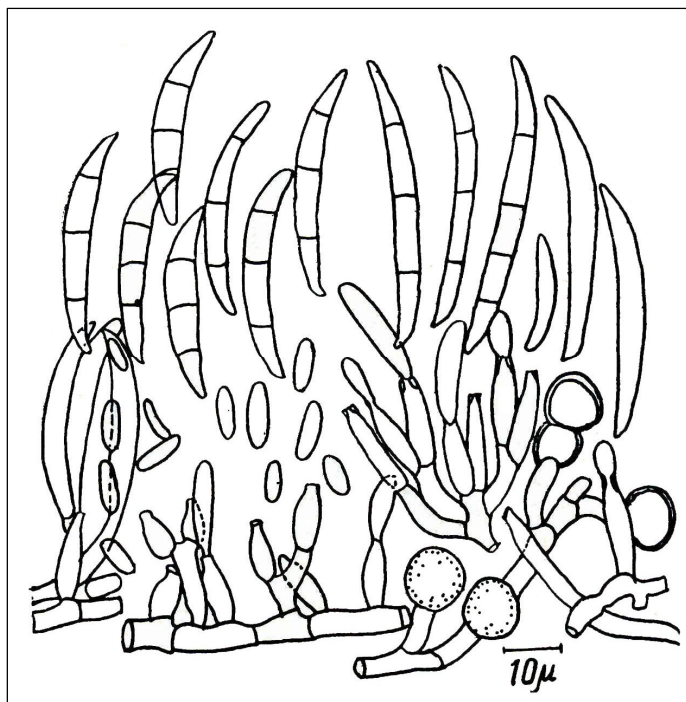
пушти-бинафша, кўнғир ва б. тусли. Баъзи турлари хламидоспоралар ҳосил қилади. Энг кенг тарқалган турлардан бири – *Fusarium oxysporum* – кўп экинларда фузариоз сўлиш ва майсалар чиришини кўзғатади. Замбуруғ мицелийси билан ўсимликларнинг ўтказувчи тўқималарига кириб, ўсади ва мицелий ҳамда конидиялари билан уларни тўлдириб, сув ўтмайдиган қилиб қўяди. Агар тўқималарнинг кўпчилиги мицелий ва конидиялар билан тикилиб қолса, ўсимлик сўлиб қолади. Ўсимлик сўлишига замбуруғ ҳосил қиладиган, хужайра мембраналарининг ўтказувчанлигини ва хужайра метаболизмини бузувчи токсинлар ҳам ўз ҳиссасини қўшади.

Тур: Фузариум оксиспорум (*Fusarium oxysporum*). Озуқа муҳитларида вегетатив мицелий, макро- ва микроконидиялар ҳамда хламидоспоралардан (12.18-расм) ташкил топган колониялар ҳосил қилади. Озуқа муҳитининг таркиби, ҳарорат ва намлик билан боғлиқ ҳолда колониялар бароқ ёки юпка парда шаклли бўлиши мумкин, туси кўпинча оч-нимранг ёки пушти, баъзан оч-сарик. Агар-агар муҳитида чиннигул баргларининг сегментларида апельсин тусли спородохийлари кўплаб ҳосил бўлади. Микроконидиялари спородохийларда шохланган конидиофоралардаги ва камроқ микдорда гифалардаги монофиалидаларда ҳосил бўлади.



12.17-расм. *Fusarium* sp.:

А - спородохий;
В - макроконидиялари;
С - микроконидиялари
(Bolley, 1901, расми,
Alexopoulos et al., 2007 дан
олинган).



12.18-расм. *Fusarium oxysporum*

турининг конидиоген
хужайралари, фиалидалари,
макроконидиялари,
микроконидиялари ва
хламидоспоралари
(Booth, 1971, расми,
Пидопличко, 1977-б дан олинган)

Изолятларининг кўпчилиги (айниқса тупроқда яшовчи сапротроф формалари) агар-агар устидаги гифаларида кўплаб хламидоспоралар ҳосил қилади. КДА озуқа муҳитида колониялари оқ туслидан оч-бинафшагача. Баъзи изолятлари колония марказида

макроконидияларининг оч-апельсин тусли тўдасини ҳосил қилади. Айрим изолятлари кўп сонли, кичик, кўнғир, кўк ёки кўкиш-қорамтир ёхуд бинафша тусли склероцийлар ҳосил қилади. Кўпинча агар-агарга тўқ-бинафша ёки тўқ-қизил пигмент ажралиб чиқади, аммо баъзи изолятлари пигмент синтез қилмайди. Ушбу озуқа муҳитида замбуруғ колониялари тезда мутацияга учраб, «пионнот» ёки ясси шакл, кўриниши нам бўлган сариқ ёки апельсин тусли ранг олади.

Конидиофоралари шохланган, филидалари бутилка шаклли, оч-сариқ ёки оч-нимранг, мицелийда ёки камроқ ҳолларда спородохийларда шилимшиқ қатламда ҳосил бўлади. Хламидоспоралари кўплаб ҳосил бўлувчи, интеркаляр ёки терминал, одатда якка-якка, баъзан занжирчаларда, қобиғи силлиқ ёки сал ғадир-будир, рангсиз, бир ёки икки ҳужайрали. Макроконидиялари кам сонли, одатда 3, баъзан 4 ёки 5 септали, рангсиз, тор-урчук ёки эллипсоидал шаклли, деярли тўғри ёки сал ўроқ шаклида эгилган. Микроконидиялари доим жуда кўп сонли, ҳаво мицелийсида калта монофилидаларда, кўпинча шилимшиқ модда билан бириккан сохта бошчаларда ёки бевосита гифаларда тўдачаларда, бир, баъзан икки ёки уч ҳужайрали, эллипсоид ёки буйрак шаклли, рангсиз.

Табиатда (тупрокда) *Fusarium oxysporum* турининг ҳар хил популяциялари мавжуд бўлиб, уларнинг конидиофоралари, макро- ва микроконидиялари, хламидоспоралари ва ҳ. ларнинг морфологик белгилари бир хил, аммо уларнинг яшаш тарзи ҳар хил. Бу популяцияларнинг баъзилари ҳақиқий сапротрофлар бўлиб, ўсимлик ва бошқа организмларнинг қолдиқлари билан озиқланади. Бошқалари ўсимликларнинг кўпроқ ёки камроқ даражада ихтисослашган факультатив паразитлари бўлиб, одатда ҳўжайин ўсимликларида сўлиш (вилт) касаллигини кўзғатади. Фитопатоген популяциялари бир ёки бир неча ўсимликларни зарарлашга ихтисослашган бўлиб, уларни шу белгиси асосида ихтисослашган форма (*forma speciales*, қисқача *f. sp.*) ларга бўлишади. Тўла бўлмаган маълумотларга кўра замбуруғнинг 70 тадан кўпроқ ихтисослашган формалари аниқланган (Билай, 1977). Ғўзани зарарловчи форма *Fusarium oxysporum f. sp. vasinfectum* номини олган. Бу замбуруғ дунёнинг кўп мамлакатларида (масалан, АҚШ, Австралия ва б.) ғўзани зарарлаб, кўп ҳосил йўқотилишига сабаб бўлади. Кейинги йилларда Ўзбекистонда Бухоро вилоятида ҳам кенг тарқалиб, ғўза ўсимликлари асосан ниҳол пайтида кўплаб нобуд бўлиши кузатилмоқда.

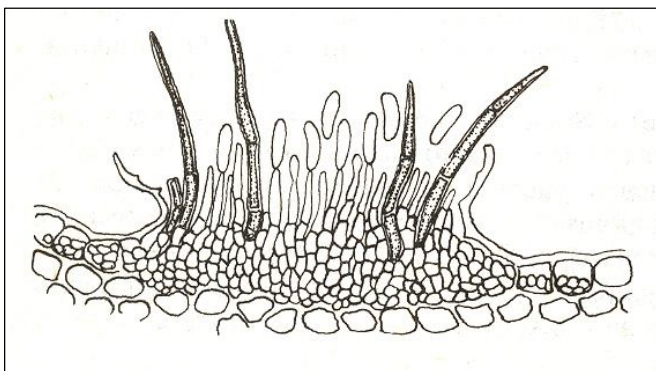
Ўзбекистонда (ва б. мамлакатларда) ушбу турнинг бошқа формалари, жумладан *F. oxysporum f. sp. melonis* қовунда ва *F. oxysporum f. sp. lycopersici* помидор экинларида вилт кўзғатиб, бу экинларнинг ҳосилига катта иқтисодий зарар етказувчи асосий патогенлари ҳисобланади. Замбуруғнинг бошқа муайян ихтисослашган формалари бодринг, тарвуз, қовоқ, пиёз, нўхат, картошка, исмалоқ, соя, банан дарахтлари, батат, манзарали дарахтлар, гуллар ва бошқа экинлар ҳамда ёввойи ҳолда ўсувчи ўсимликларни зарарлаб, уларнинг ҳосилини камайтиради. Замбуруғнинг Панама формаси Марказий Америкада минглаб гектар майдонларда банан дарахтларини вайрон қилган.

Fusarium туркуми ўсимликлардан ташқари кўп умуртқали ҳайвонларни ҳам зарарлайди, жумладан балиқлар ва сунъий кўпайтириладиган креветка (майда қискичбақа) ларнинг муҳим патогенлари ҳисобланади.

Xylariales тартиби турларининг ҳам анаморфалари билан алоқалари яхши ўрганилган ва уларнинг айрим турларининг конидиал боскичлари аскоспораларини ўстирганида ҳосил бўлган. Уларнинг айрим турларининг анаморфалари кўп ҳолларда ёш, етилмаган стромаларида ҳосил бўлади, бошқаларида (масалан, Ипоксилон [*Hypoxylon*] туркумида) эса анаморфа ва телеоморфа боскичлари бир стромада ҳеч қачон ривожланмайди. Буларнинг анаморфа боскичларининг мисоллари сифатида, ҳар бири бир неча аскомицет боскичи билан алоқада бўлган Нодулиспориум (*Nodulisporium*) ва Геникулоспориум (*Geniculosporium*) туркумларини кўрсатиш мумкин. Ундан ташқари, уларнинг баъзи телеоморфалари ҳам бир неча анаморфага эга бўлиши мумкин.

Баъзи перитецийли аскомицетлар конидиофоралари ва конидияларини ёстикча ёки бўртма, диск ва б. (ложе – *ascervuli*) ларда ҳосил қилади ва ўсимликларда антракнозлар, деб аталувчи касалликларни қўзғатади. Бу ёстикчалар ўсимлик тўқимаси ичида жойлашиб, шилимшиқ модда билан ўралган ва устки қисми тўқима қобиғи (кутикула, эпидермис ёки перидерма) билан қопланган бўлади. Конидиялар етилган пайтида ўсимлик тўқимаси ёрилади ва улар ёстикчаларда шилимшиқ томчилари ичида ташқарига чиқади. Натижада зарарланган ўсимлик баргларида доғланишлар, мева, поя ва новдаларида тўқимага чуқур кирган яра (*антракноз*) лар ҳосил бўлади. Бу поя ва новдалар синиб кетиши мумкин. Булардан *Colletotrichum* туркуми кенг тарқалган.

Туркум: Коллетотрихум (*Colletotrichum*). Конидиофоралари калта, дасталарда, ёстикча четларида тўқ, деярли қора тусли қил (ўсимта, щетинка) лари мавжуд (баъзан табиатда ва айниқса културада бўлмаслиги мумкин) (**12.19-расм**). Турларининг типик конидиялари фиалидаларда ҳосил бўлади, улар бир хужайрали, рангсиз, тухум ёки узунчоқ шаклли, учлари ингичкалашган ёки думалоқлашган. Конидиялар ёстикчаларда шилимшиқ томчисига ҳосил бўлади. Маккажўхорида (ва баъзи б. бошоқли ўсимликларда) антракноз касаллигини қўзғатувчи *C. graminicola* турининг ёстикчаларидаги шилимшиқ модда замбуруғ конидияларини қуриб қолишдан ҳамда хўжайин ўсимлик ҳосил қиладиган токсик полифеноллардан ҳимоя қилиши аниқланган. *Colletotrichum gloeosporioides* тури кўп ва ҳар хил ўсимликларда антракноз қўзғатувчи пиреномицет *Glomerella singulata* турининг анаморфасидир. Бошқа турлари ловия, мош, нўхатда (*C. lindemuthianum*), мандаринда, кам ҳолларда б. цитрус экинларида (*C. gloeosporioides*), анжирда (*C. caricae*) ва б. ўсимликларда антракноз қўзғатади.



12.19-расм. *Colletotrichum gloeosporioides* турининг ёстикчасининг кесмаси
(тўқ тусли қиллари, калта конидиофоралари ва узунчоқ шаклли конидиялари кўрсатилган)
(Von Arx, 1957, расми, Мюллер, Лёффлер, 1995 дан олинган).

Туркум: Марсонина (*Marssonina*). Ўзбекистон (ва б. қўшни мамлакатлар) да ёнғоқда антракноз (қўнғир доғланиш) касаллигини *M. juglandis* (телеоморфаси пиреномицет *Gnomonia leptostyla*) қўзғатади. Конидиал споралаш органлари ёстикчаларда ривожланади. Ёстикчалар кичик, деярли қора тусли, ясси ёки сал бўртган, олдин эпидермис остида, кейинчалик ёриб чиқади. Конидиялари рангсиз, улар икки хил: макроконидиялари икки хужайрали, ўроқ шаклли, учлари ёки бир учи ўткирлашган, баъзан устки учи сал букилган, септаси баъзан ноаниқ (яхши кўринмайди); микроконидиялари таёқча шаклли ёки сал букилган, макроконидиялар билан бирга ёки алоҳида ёстикчаларда ҳосил бўлади.

Ушбу бўлимда фақат айрим перитецийли замбуруғларнинг анаморфалари уларнинг хилма-хиллигини кўрсатиш учун мисоллар сифатида муҳокама қилинган. Пиреномицетлар ва уларнинг конидиал босқичлари ҳақидаги бошқа маълумотлар юқорида 8-бобда келтирилган.

Туркум: Фомопсис (*Phomopsis*). Телеоморфалари пиреномицетларнинг *Diaporthales* тартибининг Диапорте (*Diaporthe*) туркумига мансуб. Конидиялари пикнидалардан шилимшиқ ичида чиқади. Улар икки хил: α -конидиялари эллипс-урчۇқ шаклли, бир ёки ҳар икки учи ўткирлашган ёки аксинча, тўмтоқлашган; β -конидиялари

ипсимон, эгилган ёки илмоқсимон букилган. Турлари қаторига анжирда фоомписис рак қўзғатувчи *P. cinerescens* ва тоқда доғланиш қўзғатувчи *P. viticola* киради.

Туркумлар: Цитоспора (*Cytospora*), Леукоцитоспора (*Leucocytophora*). Бу туркумларнинг турлари (*C. sacculus*, *L. cincta*) *Valsa* ва *Leucostoma* туркумларига мансуб бўлган пиреномицетлар (*V. ceratosperma*, *L. cincta*) нинг анаморфалари бўлиб, улар кўп меваги дарахтларда цитоспороз – инфекциян куриш касаллигининг қўзғатувчиларидир. Конидиялари пикнидаларда ҳосил бўлади.

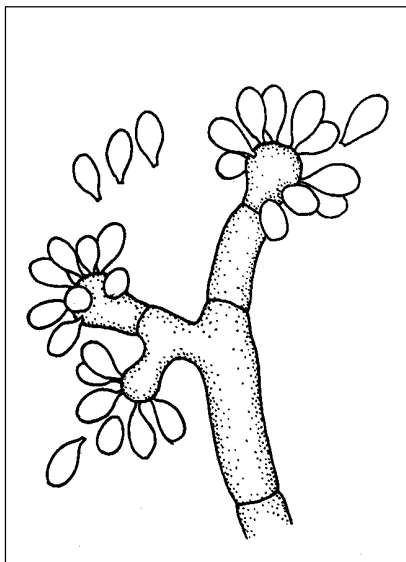
12.5. АПОТЕЦИЙЛИ АСКОМИЦЕТЛАРНИНГ АНАМОРФАЛАРИ

Кўп апотецийли замбуруғларнинг конидиоген хужайралари йирик ва ампула шаклли, баъзан дихотомик шохланган. Кўпинча уларнинг ҳар хил локусларида синхрон шаклда ривожланувчи кўп конидиялар мавжуд бўлади. Дискомицетларнинг бошқа хил конидиал босқичлари ҳам бор.

Иноперкулят дискомицетларнинг анаморфалари. Таркибига кўпчиликка маълум бўлган фитопатогенлар кирадиган *Sclerotiniaceae* оиласи турларининг конидиал босқичларининг белгилари таксономик критерий сифатида қўлланилган. Буларда битта телеоморфа билан битта анаморфа босқичлари ораларида корреляция кузатилади. *Botrytis* ва *Monilia* туркумлари уларнинг мисоли бўлиши мумкин.

Туркум: Ботритис (*Botrytis*). Бу туркум турлари *Botryotinia* туркумига мансуб дискомицетларнинг анаморфаларидир. Намояндалари: *B. cinerea* (12.20-расм) узум, мева ва сабзавотларнинг кулранг чиришини, *B. allii*, *B. squamosa* ва *B. byssoidea* – пиёз ва саримсоқ бошларининг бўғзи чиришини қўзғатади (12.21-расм).

Тур: Ботритис цинереа (*Botrytis cinerea*). Картошка-декстрозали агар муҳитида замбуруғ колониялари олдин оқ, кейинчалик кулранг тусли. Гифалари рангсиз ёки кулранг-зайтун тусли Конидиофоралари узун, 0,3-3 мм, тўғри, кўп хужайрали, устки қисми шохланган, базал хужайраси оч-кулранг тусли, юқоридаги хужайралари рангсиз, конидияларнинг сувда осон ва тез эрувчан шилимшиқ ёрдамида бириккан бошчалари билан қопланган. Конидиялар шохланган конидиофоралар учларида бошларда ҳосил бўлади, улар бир хужайрали, эллипсоид, тухум, овал шаклли ёки думалоқ, рангсиз ёки оч-кулранг, кўп бўлганида қора тусли.



12.20-расм. *Botrytis cinerea* турининг конидиофоралари ва конидиялари (Интернетдан олинган)



12.21-расм. *Botrytis* sp. тури қўзғатган пиёз бўғзи ботритиоз чириши (MacNab et al., 1983).

Склероцийлари думалоқ диск ёки нотўғри шаклли, кулранг-оқ, кейин қора тус олувчи, диаметри 1-15 мм. Тиним даврини ўтган склероцийлар оптимал ҳароратда (19-

27°C) ўсганда конидиофора ва конидияларни, паст ҳароратда (2-13°C) эса дискомицет босқичи (*Botryotinia fuckeliana*) нинг апотеций, халтача ва аскоспораларини пайдо қилади. Баъзан айни вақтда ҳам апотеций, ҳам конидиялар ривожланади. Апотецийлари олдин қадах, сўнгра ликопча шаклли, ноаниқ кўнғир тусли, эни 1,5-7 мм, оёқчаси ноаниқ кўнғир тусли, пастга қараб қораювчи, энг остки қисми кора, 3-10(15)х0,5-1,5 мм; халтачалари рангсиз, цилиндр шаклли, 8 спорали; аскоспоралар рангсиз, бир хужайрали, эллипсоид-тухум шаклли, бир қаторда жойлашган. Микроконидия (спермаций) лари бир хужайрали, шар шаклли, рангсиз, диаметри 2-3 мкм, занжирларда шилимшиқ ичида, мицелийда фиалидалар ичида ҳосил бўлади. Микроконидиялар склероцийларни сперматизация қилишда (ва улардан апотецийлар ривожланишида) иштирок этади. Ўсимликларни зарарлашда замбуруғ аскомицет босқичининг аҳамияти йўқ ёки кам. Токда замбуруғ анаморфа босқичида ривожланади.

Туркум: Монилия (*Monilia*). Анаморфалари *Monilinia* туркумига мансуб. Олма ва нокни ушбу туркумнинг бир неча турлари зарарлайди ва улардан кенг тарқалганларидан бири *Monilia fructigena* тури ҳисобланади (телеоморфаси *Monilinia fructigena*). Мицелийси эндоген, тўқима ичида ривожланади, ташқарига фақат зич жойлашган, рангсиз гифа, конидиофора ва конидиялардан ташкил топган ёстиқчалари чиқади; улар ярим шар шаклли, бир-бирига кўшилиб кетувчи, концентрик доиралар шаклида жойлашган, олдин оқиш, сўнгра сариқ ва охири кўнғир тусли. Конидиялари тухум ёки эллипс шаклли, оддий ёки шохланган занжирлар ҳосил қилади. Дизъюнкторлари йўқ. Гифаларнинг калта ўсмаларида функционал бўлмаган (стерил) микроконидиялари ривожланади (**9.5-расм**). Монилиоз Ўзбекистонда учраши ҳақидаги хабарлар тасдиқланмаган, чунки улар микологик таҳлиллар билан исботланмаган.

Иноперкулят дискомицетлардан *Orbilia* туркуми диққатга сазовор, чунки унинг бир неча ва ҳар хил – *Arthrobotrys*, *Dactylella*, *Monacrosporium*, *Helicoon* ва *Angullispora* туркумларига мансуб бўлган анаморфа босқичлари мавжуд. Улар эволюция жараёнида ҳосил бўлган конидиал босқичлари бўлиб, бир анаморфаси чириётган ёғочлардаги нематодаларни овлашга ихтисослашган бўлса, бошқаси замбуруғ сув орқали тарқалишини таъминлайди.

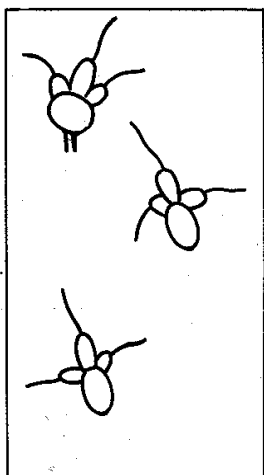
Иноперкулят *Helotiales* тартибининг бошқа анаморфалари қаторига фиалидали ҳамда локулоаскомицетларнинг *Aureobasidium* туркуминикига ўхшаш дрозжасимон конидиялари бўлган турлар киради. Улар орасида ўсимликларнинг муҳим паразитлари ва эндофитлар мавжуд, ва бу замбуруғлар ҳақидаги маълумотлар юқорида 9-бобда келтирилган.

Оперкулят дискомицетларнинг анаморфалари. Буларнинг баъзиларининг конидиал аппарати *Botrytis* туркуми турлариникига ўхшайди. Улардан *Chromelosporium ollare* («йўсун моғори», телеоморфаси *Peziza ostracoderma*) иссиқхоналар тупроғида кўп учрайди. Оперкулят дискомицетларнинг бир неча бошқа анаморфаларининг ўзига хослиги – улар ташқи кўринишидан базидиомицетлар – кичик дождевик (шар шаклли) кўзикоринларига ўхшашлигидир. *Ostracoderma* ва *Glischroderma* туркумларининг кораллсимон ёки дихотомик шохланган конидиофоралари ҳам йўсун моғориникига ўхшайди. Кейинроқ ҳар икки туркумнинг конидиофоралари чувалашган ва зичлашган гифалардан ташкил топган силлиқ ва мўрт перидий билан қопланади. *Sclerotiniaceae* оиласидан фарқли ўлароқ, оперкулятларнинг *Pezizales* тартиби турларининг анаморфалари одатда, таксономик аҳамиятга эга бўлган, биттадан кўп телеоморфа туркумлари билан боғлиқ.

Бошқа апотецийли аскомицетларнинг анаморфалари қаторига ёстиқча (ложе) лар ҳосил қилувчи *Marssonina*, *Entomosporium*, *Cylindrosporium* ва *Melanconium* туркумлари киради. *Cylindrosporium* туркумининг конидиялари ипсимон, рангсиз. *C. hiemale* данакли мевали дарахтларда коккомикоз кўзғатади, телеоморфаси дискомицет *Coccomyces hiemalis*. *Melanconium fuligineum* узумда аччиқ чириш кўзғатади. *Marssonina* катта туркум

бўлиб, турларининг конидиялари икки хужайрали ва рангсиз. Улардан *Marssonina populi* теракларнинг барглари ва новдалари чиришини, *Marssonina rosae* (телеоморфаси *Diplocarpon rosae*) эса атиргулларнинг хавфли ва кенг тарқалган қора доғланиш касаллигини кўзғатади. *Diplocarpon* туркумининг бошқа турларининг *Entomosporium* туркумига мансуб бўлган анаморфаси ҳам бор. Унинг ҳар бир кўп хужайрали конидиясининг гиалин ўсмалари бор, шу сабабдан бу конидиялар ҳашаротларга ўхшаб кетади. Ушбу туркумнинг бошқа тури – *Entomosporium maculatum* (анаморфаси дискомицет *Fabraea maculata*) нок ва беҳининг фабреоз (энтомоспориоз) касаллигини кўзғатади.

Тур: Энтомоспориум макулатум (*Entomosporium maculatum*). Барглардаги доғларда қора тусли, юпка, ялтироқ қобик билан қопланган, кейинчалик ёрилиб, кутикула устида очилувчи ёстиқчалари пайдо бўлади. Конидиофоралари цилиндр шаклли. Ҳар бир конидияси бут шаклида жойлашган тўртта хужайра ва иккита ўсимтадан иборат, юқоридаги хужайра узунчоқ-тухум ёки думалоқ шаклли ва пастки узунчоқ хужайрадан кенгроқ, ён хужайралари устки ва пасткиларидан анча кичик (**12.22-расм**). Баъзан микроконидиялари учрайди. Озуқа муҳитида бироз шилимшиқ, сариқ тусли, секин ўсувчи колониялар ривожланади; бир неча ой давомида ўсган колонияларнинг бўйи муҳит сатҳидан 3-4 ммга кўтарилади. 40-45 кунлик колониялар устида замбуруғ конидияларининг оқиш-сарғиш тусли массалари пайдо бўлади. Телеоморфаси *Fabraea maculata*. Апотецийлари баҳор ва ёз бошида қишлаган баргларда ривожланади, улар ликопча шаклли. Ҳар бири 8 та спорали халтачалари етилган даврида барг кутикуласи устига бироз кўтарилган шаклда чиқади. Аскоспоралари тўқмоқ шаклли, рангсиз, икки хужайрали.

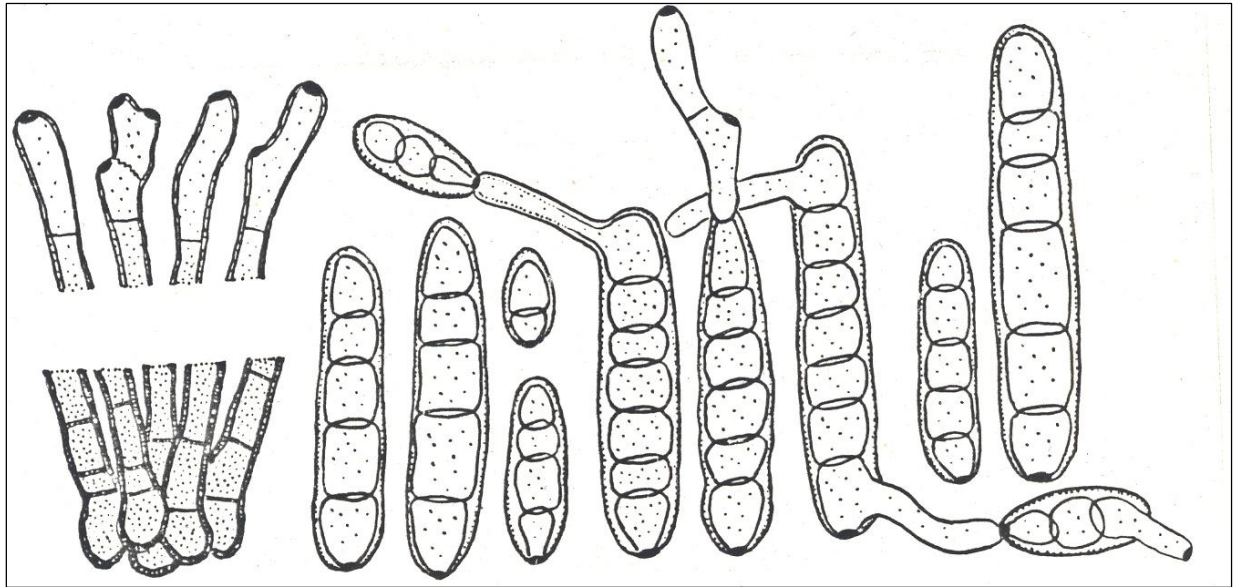


12.22-расм. *Entomosporium maculatum*
турининг конидиялари
(Интернетдан олинган)

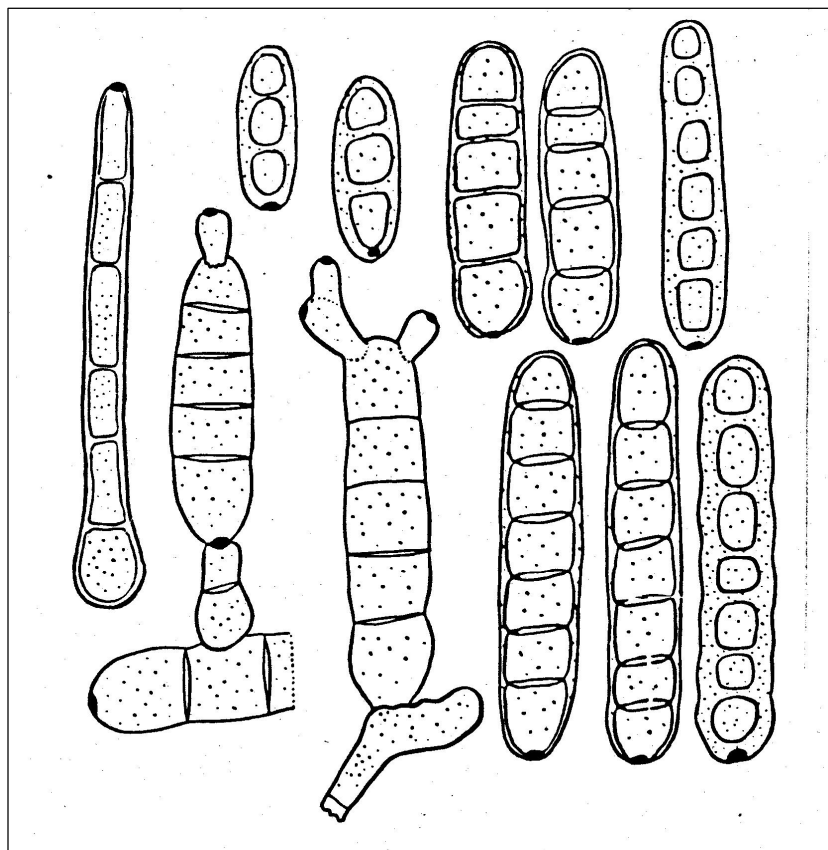
12.6. ЛОКУЛОАСКОМИЦЕТЛАРНИНГ АНАМОРФАЛАРИ

Буларнинг гифомицетлар ва целомицетлар типдаги хилма-хил анаморфалари мавжуд. Конидиялари ҳам бластик, ҳам таллик, кўпинча энтероген усулда ҳосил бўлади, конидиоган хужайраларининг пролиферацияси перкуррент ёки симподиал типда. Конидиофораларда баъзи конидиялар якка-якка, бошқалари битта конидиоган хужайранинг кўп локусларда бирданига ривожланади. Бир неча гуруҳларининг конидиялари фиалидаларда ҳосил бўлади. Кўп турларининг гифалари тўқ тусли, конидиялари кўп хужайрали ва мурал шаклли.

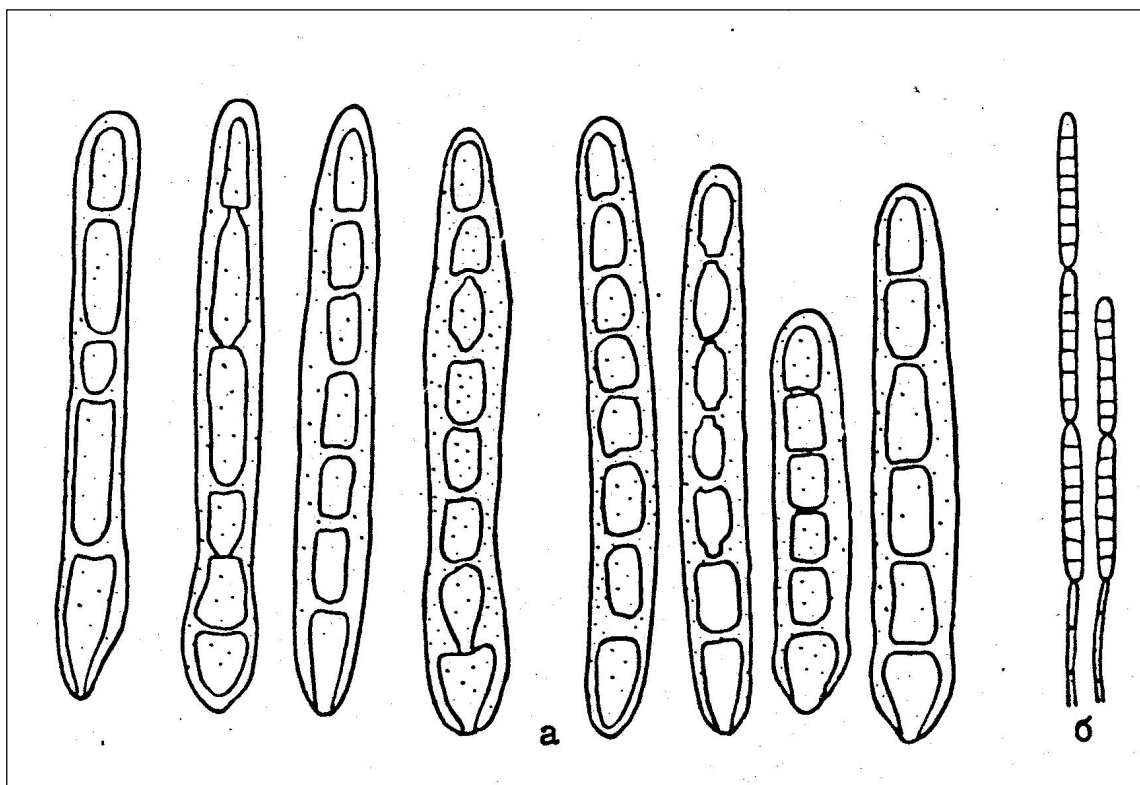
Баъзи локулоаскомицетлар битта телеоморфасининг кўп анаморфалари мавжудлиги билан характерланади. Масалан, *Mycosphaerella* туркуми билан анаморф замбуруғларнинг 27 та туркумининг ва *Guignardia* туркуми билан эса 14 конидиал туркумларнинг алоқаси мавжуд эканлиги аниқланган.



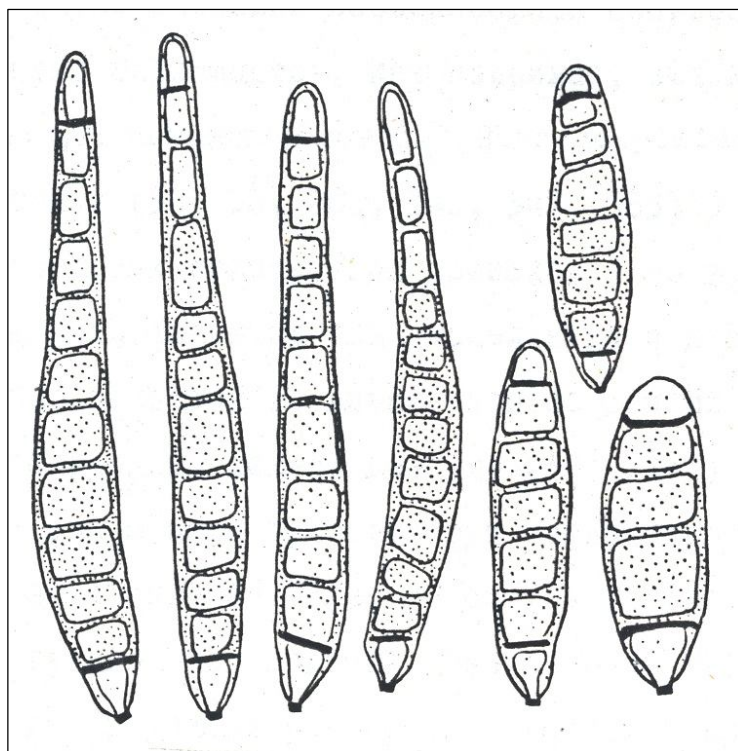
12.23-рasm. *Drechlera* (=Pyrenophora) *graminea* турининг конидиофоралари ва пòроконидиялари (Хасанов, 1992).



12.24-рasm. *Drechlera* (=Pyrenophora) *teres* турининг конидиофораси ва пòроконидиялари (Хасанов, 1992).



12.25-расм. *Drechlera* (=Pyrenophora) *tritici-repentis* турининг пòроконидиялари (а) конидиофоралари ва конидиялари занжирчалари (б) (Хасанов, 1992).



12.26-расм. *Exserohilum rostratum* (=Setosphaeria rostrata) турининг пòроконидиялари (Хасанов, 1992).

Бу ҳолат ушбу телеоморфаларнинг таксономиясини ҳали яхши билмаслигимиздан дарак беради. Буларнинг акси бир қатор фитопатоген турларда, жумладан, *Pleosporales* тартибида биттадан телеоморфа босқичлари бўлган *Alternaria*, *Stemphylium*, *Bipolaris*, *Drechslera*, *Curvularia* ва *Exserohilum* туркумларида кузатилади (10.2-, 12.23-12.26-расмлар); ушбу анаморфалар ва уларнинг телеоморфалари орасидаги алоқалар юқорида 10-бобда муҳокама қилинган эди (10.1-жадвал). Бу замбуруғларнинг конидиялари ривожланиши анча ўзига хос бўлиб, биринчи конидиялари бластик усулда ҳосил бўлади, занжирчадаги кейинги конидиялар эса биринчи конидиянинг ташқи қобиғидаги порасидан чиқади. Бу усулда ҳосил бўлган конидияларни *третик*, ёки *пороконидиялар* деб аташади. Ушбу анаморфаларнинг конидиялари ҳаво орқали тарқалади.

Баъзи бошқа локулоаскомицетлар, масалан, *Hormonema* ва *Aureobasidium* турларининг анаморфалари дрожжасимон бўлиб, улар ораларида сапротрофлар, ўсимлик патогенлари ва эндофитлар мавжуд. *Chaetothyriales* тартибининг бир қатор турлари, жумладан конидиялари *Cladosporium* никига ўхшаш турлар, *Exophiala* ва *Rhinocladiella* туркумларининг намояндалари ҳайвонларнинг паразитларидир.

Cercospora, *Cladosporium*, *Septoria* ва *Pithomyces* туркумларининг турлари фитопатогенлар ва микотоксин продуцентлари сифатида маълум. *Septoria* туркуми турлари конидияларини пикнидаларда ҳосил қилади, конидиялари таёкча ёки ипсимон шаклли, ингичка, бир ёки кўп септали, тўғри ёки ҳар хил даражада эгилган, доим рангсиз ёки бироз яшил оҳангли. Туркумнинг муҳим турларидан бири – *Septoria tritici* – буғдойда септориоз касаллигини кўзғатади. Унинг телеоморфаси *Mycosphaerella graminicola* туридир. *Septoria apii* сельдер чиришини, кўп бошқа турлари хризантема, помидор, нок ва ҳар хил маймунжон турларида барг доғланиши касалликларини кўзғатади. *Mycosphaerella* туркумининг ёстикча (ложе) ҳосил қилувчи *Cylindrosporium* туркумига мансуб анаморфалари бор, аммо бу анаморфаларнинг барчаси ушбу телеоморфага тегишли эмас. Уларнинг намояндаларидан олмани *Cylindrosporium pomi*, хризантемани *C. chrysanthemum* ва қулмоқни *C. humuli* турлари зарарлайди. Локулоаскомицетларнинг *Septoria* туркумидан бошқа ҳам пикнидали анаморфалари мавжуд бўлиб, улардан бири олма баргларида доғланиш ва меваларида қора чириш кўзғатувчи *Sphaeropsis malorum* туридир. Сферопсис (*Sphaeropsis*) туркуми турлари дарахтлар нобуд бўлиши ва рак касалликларини ҳам кўзғатади. *Coniothyrium fuckelii* тури (телеоморфаси *Leptosphaeria coniothyrium*) атиргул ва қорағат (малина) нинг паразитидир. *Diplodia natalensis* тури тропик ва субтропикларда цитрус ва кўп бошқа экинларнинг вайрон қилувчи паразитидир.

Қуйида локулоаскомицетларнинг юқорида муҳокама қилинган ва баъзи бошқа туркумлари ҳақида қўшимча маълумотлар келтирилади.

Туркумлар: Биполярис, Дрехслера, Экзетрохилум (*Bipolaris*, *Drechslera*, *Exserohilum*) (12.23-12.26-расмлар). Телеоморфалари локулоаскомицетлар гуруҳи, *Pleosporales* тартиби, *Pleosporaceae* оиласининг, мутаносиб равишда, *Cochliobolus*, *Pyrenophora* ва *Setosphaeria* туркумларига мансуб. Булар ораларида буғдой, арпа, маккажўхори, шоли, бошқа ғалла экинлари ҳамда бошокли ўтларнинг муҳим некротроф паразитлари мавжуд бўлиб, уларнинг айрим турлари дунёнинг муайян минтақаларида ғалла ҳосилига катта зарар етказади.

Туркум: Альтернария (*Alternaria*). Ушбу туркум турларининг аниқланган телеоморфаларининг барчаси *Pleosporales* тартиби, *Pleosporaceae* оиласига мансуб бўлган *Lewia* туркумига киради. Конидиялари тескари тўқмоқ, тухум ва б. шаклли, зайтун-қўнғир, оч-қўнғир ва бошқа тусли, энига, бўйига ёки қийшиқ жойлашган септалари мавжуд, баъзи турларда занжирчаларда. Паразит турлари қаторига ғўзада (*A. macrospora*, *A. alternata*), қарамда (*A. brassicae*), картошка, помидорда (*A. solani*) ва б. кўп ўсимликларда альтернариоз кўзғатувчи турлар киради.

Туркум: Стемфиллум (*Stemphylium*). Телеоморфалари *Pleosporales* тартиби, *Pleosporaceae* оиласининг *Pleospora* туркумига мансуб. Конидиялари кўпинча думалок, баъзан тухум ёки б. шаклли, энига, бўйига ва қийшиқ жойлашган септалари бор, бинафша,

оч-кулранг-кўнғир, сарик-кўнғир, зайтун-кўнғир ва б. тусли. Намояндалари – пиёз ва саримсоқни зарарловчи *S. allii* ва *S. botryosum* турларидир.

Туркум: Фома (*Phoma*). Телеоморфалари локулоаскомицетлар гуруҳи, *Pleosporales* тартиби, *Leptosphaeriaceae* оиласининг *Leptosphaeria* туркумига мансуб. Конидиялари бир хужайрали, рангсиз. Паразит турлари кўп, ҳар хил ўтсимон ва дарахтсимон ўсимликларнинг ҳар хил аъзоларини (мева, туганак ва б.) зарарлайди. Масалан, *P. exigua* 46 оилага мансуб турларда фомоз, жумладан картошкада гангрена қўзғатади, сабзини *P. rostrupii*, лавлагини *P. betae* зарарлайди ва ҳ.

Туркум: Фузикладнум (*Fusicladium*). Телеоморфалари локулоаскомицетларнинг *Pleosporales* тартиби, *Venturiaceae* оиласининг *Venturia* туркумига мансуб. Намояндаси – нокда калмараз қўзғатувчи *F. pyrorum* (телеоморфаси *V. pirina*). Конидиялари (кенг) урчук шаклли, 1 (2) хужайрали, зайтун-кўнғир тусли.

Туркум: Спироцеа (*Spilocaea*). Телеоморфалари локулоаскомицетларнинг *Pleosporales* тартиби, *Venturiaceae* оиласининг *Venturia* туркумига мансуб. Намояндаси – олмада калмараз қўзғатувчи *S. pomi* (телеоморфаси *V. inaequalis*). Конидиялари тухум, ланцет, тескари нок ёки тескари тўқмоқ ва б. шаклли, 1 (3) хужайрали, зайтун тусли.

Туркум: Сферопсис (*Sphaeropsis*). Телеоморфалари локулоаскомицетлар гуруҳи, *Pleosporales* тартиби, *Botryosphaeriaceae* оиласининг *Botryosphaeria* туркумига мансуб (бу туркумнинг бошқа анаморфалари ҳам, масалан, *Macrophoma* туркуми, мавжуд). Конидиялари пикнидаларда ҳосил бўлади, улар тухум шаклли, тўқ тусли. Энг зарарли турлар қаторига олмада қора рак қўзғатувчи *S. malorum* киради (телеоморфаси *B. stevensii*); у кўп бошқа мевали дарахтларни ва ёнғоқни ҳам зарарлаши мумкин.

Туркум: Сфацелома (*Sphaceloma*). Телеоморфалари локулоаскомицетлар гуруҳи, *Myriangiales* тартиби, *Elsinoaceae* оиласининг *Elsinoë* туркумига мансуб. Конидиялари бир хужайрали, овал, цилиндр ёки конус шаклли, рангсиз, шилимшиқ билан қопланган. Турлари токда (*S. ampelinum*), анорда (*S. punicae*) антракноз, цитрус экинларида калмараз (*S. australis*, *S. fawcettii*) қўзғатади.

Туркум: Рамулярия (*Ramularia*). Телеоморфалари локулоаскомицетлар гуруҳи, *Dothideales* тартиби, *Dothideaceae* оиласининг *Mycosphaerella* туркумига мансуб. Конидиофоралари баргнинг остки томонида устицалардан дасталарда чиқади, улар оддий, калта; конидиялари 1-3 септали, цилиндр ёки овал шаклли, рангсиз. *R. tulasnei* тури (телеоморфаси *M. fragariae*) қулупнай баргларида оқ доғланиш қўзғатади.

Туркум: Церкоспора (*Cercospora*). Айрим турларининг телеоморфалари локулоаскомицетлар гуруҳи, *Dothideales* тартиби, *Dothideaceae* оиласининг *Mycosphaerella* туркумига мансуб эканлиги хабар қилинган. Конидиялари оч тусли, баъзан рангсиз, узун, урчук шаклли, кўп хужайрали. Намояндаси – канд ва ҳўраки лавлагида церкоспороз қўзғатувчи *C. beticola*.

Туркум: Кладоспориум (*Cladosporium*). Айрим турларининг телеоморфалари локулоаскомицетлар эканлиги хабар қилинган. Конидиялари икки (баъзилари 1-5) хужайрали, тухум шаклли, оч-кўнғир тусли. Фитопатоген турларидан помидор (*C. fulvum*) ва полиз (*C. cucumerinum*) экинларида кладоспориоз қўзғатувчиларини кўрсатиш мумкин.

Туркум: Трихотециум (*Trichothecium*). Телеоморфа босқичи номаълум, аммо ушбу тур филогентик жиҳатдан аскомицетларга яқин эканлиги таъкидланади (Мюллер, Лёффлер, 1995). Конидиялари икки хужайрали, рангсиз. Намояндаси – *T. roseum*, сапротроф, баъзан меваларда нимранг моғор қўзғатади.

Туркум: Аскохита (*Ascochyta*). Телеоморфалари локулоаскомицетларнинг *Didymella* туркумига мансуб. Конидиялари пикнидаларда ҳосил бўлади, улар икки хужайрали, рангсиз. Турлари кўп хил экинларда доғланиш (аскохитоз) лар қўзғатади. Жумладан, аскохитозларни нўхатда *A. rabiei*, ловия ва мошда *A. boltschauseri* ва *A. phaseolorum*, ўриснўхатда *A. pisi*, ҳар хил полиз экинларида *A. cucumis* (= *A. cucumeris*) қўзғатади (телеоморфаси *D. bryoniae* ёки *D. melonis*).

Туркум: Диплодия (*Diplodia*). Телеоморфалари локулоаскомицетларнинг *Physalospora* туркумига мансуб. Конидиялари пикнидаларда ҳосил бўлади, улар икки хужайрали, рангли. *D. zeae* қўзғатадиган диплодиоз маккажўхорининг энг хавфли касалликларидан биридир.

Туркум: Септория (*Septoria*). Конидиялари пикнидаларда ҳосил бўлади, улар таёқча, цилиндр ёки ип шаклли, икки ёки кўп хужайрали. Турлари буғдойда (*S. tritici*, *S. nodorum*), помидорда (*S. lycopersici*) ва б. ўсимликларда септориоз қўзғатади. *S. tritici* турининг телеоморфаси *Mycosphaerella*, *S. nodorum* туриники эса *Leptosphaeria* туркумига мансуб.

Дейтеромицетларнинг бошқа пикнидали туркумларидан Плендомус (*Plendomus*) (телеоморфаси аскомицетларнинг *Scleroderris* туркумига мансуб), Филлостикта (*Phyllosticta*) (баъзи турларининг телеоморфалари *Mycosphaerella*), Полистигмина (*Polystigmina*) (телеоморфаси пиреномицетлар *Phyllachorales* тартибининг *Polystigma* туркумига мансуб), Дотиорелла (*Dothiorella*) (телеоморфалари *Dothidella* ва *Diaporthe* аскомицет туркумларига мансуб эканлиги хабар қилинган), Дарлюка (*Darluka*) (телеоморфаси аскомицетларнинг *Eudarluca* туркумига мансуб) ва Ампеломицес (*Ampelomyces*) туркумларини кўрсатиш мумкин.

12.7. БОШҚА АСКОМИЦЕТ ЗАМБУРУҒЛАРНИНГ АНАМОРФАЛАРИ

Аскомицетларнинг 11-бобда муҳокама қилинган гуруҳлари ўзига хос белгилари билан жинсий кўпайиши мавжуд бўлган бошқа халтачали замбуруғлардан фарқ қилади. *Erysiphales* тартибининг анаморфалари умумий белгиларга эга ва шу сабабдан улар тартибни чегаралашга кўмак беради. Улар ун-шудринг замбуруғлари деб аталишининг сабаби хўжайин ўсимликларнинг тўқимаси устида кўп микдорларда конидияларининг оқ тусли тўдаларини ҳосил қилишидир. Уларнинг *Oidium* туркумига мансуб анаморфаси хологен усулда ҳосил бўлувчи конидияларининг базипетал занжирчаларини ҳосил қилади. Мисол сифатида токда ун-шудринг қўзғатувчи *Uncinula necator* турининг анаморфаси *Oidium tuckeri* ни кўрсатиш мумкин. Баъзи бошқа намояндаларининг конидиофораларида конидиялар биттадан ҳам ҳосил бўлиши мумкин.

Laboulbeniales тартибининг *Puxidiophora* туркуми турларининг фиалидик (*Chalara*-типли), симподиал (*Graphium*-типли) ва перкуррент типда пролиферация қилувчи конидиоген хужайралари мавжуд. Айрим турларининг етилган конидияларининг ҳар икки учида мўйловсимон ўсимталари бор ва конидиялар улар ёрдамида бир-бирига бирикиб, занжирчалар пайдо қилади. Ундан ташқари, *Puxidiophora* туркуми турларининг аскоспоралари ўсганида, яшаш тарзи фақат бўғимоёқлилар билан боғлиқ бўлган, *Thaxteriola* туркумидаги анаморфасини ҳосил қилади.

Бу гуруҳга мансуб бўлган бошқа аскомицет туркумларининг анаморфаларига ном берилмаган. *Kathistes* туркумининг аскоспоралари ўсганида (масалан, агар-агарли озуқа мухитларида) гифа ва мицелий эмас, балки дрожжасимон хужайралар ҳосил қилади. Ушбу туркумнинг учта турининг замбуруғларнинг бошқа бирорта турида ҳам учрамайдиган ғалати белгиси – табиий субстратларда функцияси номаълум бўлган споридиолалар ҳосил қилишидир; бу тузилмалар хужайраларнинг бир қатламидан ташкил топган деворча ҳосил қилади ва унинг ичида кичик хужайрачалар ривожланиб, деворча хужайраларининг бирининг узайиб ҳосил қилган бўйинчаси орқали ташқарига чиқади. *Subbaromyces* туркумининг йирик бластоконидиялари мавжуд.

12.8. БАЗИДИОМИЦЕТЛАРНИНГ АНАМОРФАЛАРИ

Анаморфалар аскомицетларда анча яхши ўрганилган, аммо кўп базидиомицетлар ҳам конидиялар, склероцийлар, тугунчалар (bubils) ва функцияси номаълум бўлган бошқа хил тузилмаларни ҳосил қилади. Бу анаморфаларнинг кўпчилигига ном берилмаган ва улардан яхшироқ ўрганилганлари ўсимлик ва ҳайвонларнинг патогенларига тегишли.

Агарикалес (*Agaricales* тартиби). Бу кўзқоринларнинг артроконидиялари кўп туркумлар, жумладан Коллибия, Фолиота, Псатирелла ва Копринус (*Collybia*, *Pholiota*, *Psathyrella*, *Coprinus*) туркумларида ҳосил бўлади. Айрим кўзқорин турлари якка-якка жойлашадиган ёки симподиал пролиферация қилувчи бластоконидиялар ҳосил қилади. Плеуротус (*Pleurotus*) туркумига қирувчи вешенка кўзқоринларининг бир неча турлари қоремияларда кўп миқдорларда бластоконидиялар ҳосил қилади ва бунинг натижасида қоремиянинг устки қисми қорамтир тус олишига сабаб бўлади. *Collybia racemosa* турининг қоремиялари кўзқорин оёқчаси устида ҳосил бўлади. Яна бир кўзқорин – Астерофора (*Asterophora*) – Никталис (*Nyctalis*) туркумига мансуб анаморфасининг қалин қобикли интеркаляр хламидоспораларини ҳосил қилади; бу замбуруғ бошқа кўзқоринларнинг паразитидир. *Coprinus* туркумига мансуб бўлган «сиёҳ» кўзқоринлари (масалан, *C. papagoensis*) кўп миқдорларда микросклероцийлар ҳосил қилади. *Collybia* ва *Pleurotus* туркумларининг склероцийлари йирикрок.

Афиллофоралес (*Aphyllophorales*) тартиби. Буларнинг ёғоч парчаловчи турлари ҳар хил анаморфаларни, жумладан артроконидияларни ҳосил қилади. Ушбу характерли анаморфалари ва вегетатив органлари мавжудлиги уларнинг турларини озуқа муҳитларидаги культураларида идентификация қилишга имкон беради. Аммо уларнинг замбуруғлар ҳаётидаги роли ва аҳамияти номаълум. Ёғоч парчаловчиларнинг яна бири – Ботриобазидиум (*Botryobasidium*), Хаплотрихум (*Haplotrichum*) туркумига мансуб бўлган анаморфага эга ва унинг йирик, шар шаклли конидиялари конидиоген хужайраларидаги тишчаларда ҳосил бўлади. *Ganoderma colossum* турининг қалин қобикли, шарсимон ва нақшли ўсмалари бўлган хламидоспоралари ёки базидиокарп ретикулюмида ёхуд культурода мицелийда ҳосил бўлиши мумкин. *Aphyllophorales* тартибида, жумладан Иноотус ва Олигоспорус (*Inonotus*, *Oligosporus*) туркумларида Птихогастер (*Ptychogaster*) туркумига мансуб анаморфалари мавжуд. Буларда базидиокарп одатдагидай ривожлана бошлайди, аммо базидиоспоралари ҳосил бўлмайди ёки кам миқдорда ҳосил бўлиб, уларнинг ўрнига кўп миқдорда хламидоспоралар ривожланади. *Heterobasidion annosum* турининг анаморфаси Спинигер (*Spiniger*) туркумига мансуб. Унинг йирик, шишган конидиоген хужайрасида конидиялар синхрон равишда ҳосил бўлади. Бу анаморфа биринчи марта топилган пайтида уни янглишиб зигомицетларнинг Каннинггамелла (*Cunninghamella*) туркумига мансуб, деб ўйлашган. Бу типдаги анаморфа *Aphyllophorales* тартибининг бошқа туркумларида ҳам мавжуд. Бу тартибнинг айрим намояндалари, жумладан, *Wolfiporia cocos* ва Полипорус (*Polyporus*) туркумининг бир неча турларининг йирик склероцийлари бор. Ушбу замбуруғлар учрайдиган минтақаларда уларнинг склероцийларини инсонлар истеъмол қилишади.

Sclerotium ва *Rhizoctonia* туркумларининг турлари конидиялар ҳосил қилмайди, бироқ склероцийлари бор, ва улар илгари дейтеромицетларнинг Стерил Мицелийлар (*Mycelia Sterilia*) гуруҳига, кейинроқ эса Агономицетес (*Agonomycetes*) синфига киритилган эди.

Туркум: Склероциум (*Sclerotium*). Мицелийлари шохланган, одатда оқ тусли, склероцийлари майда, думалоқ, дифференцияланган (уч хил тўқималардан иборат). *Sclerotium rolfii* кенг тарқалган фитопатоген бўлиб, ҳар хил, жумладан, ловия, ерғоқ, помидор ва кўп бошқа дуккакдош, бутгулдош экинлар ва бошоқли ўтлар каби муҳим хўжайин ўсимликларни зарарлаб, уларда жанубий склероциал чириш кўзғатади. Бу турнинг телеоморфаси *Aphyllophorales* тартибига мансуб бўлган *Athelia rolfii* тури эканлиги нисбатан яқинларда аниқланган. *Sclerotium* туркумининг кўп бошқа турларининг телеоморфалари ҳам базидиомицетлар бўлиб, улар *Athelia* туркуми билан яқиндан боғлиқ эмас. *Sclerotium* туркумининг номи аскомицетларнинг баъзи склероций ҳосил қилувчи анаморфалари учун ҳам ишлатилган. Маккажўхори поялари, лавлаги илдизмевалари ва кўп бошқа ўсимликларнинг ҳар хил аъзоларида чириш кўзғатувчи *S. bataticola* турининг пикнидали босқичи (*Macrophomina phaseoli*) топилган. Бу туркумга қирувчи яна бир тур –

пиёз ва саримсоқда оқ чириш кўзгатувчи *S. cepivorum* турининг споралари ҳозиргача топилмаган.

Туркум: Ризоктония (*Rhizoctonia*). Турпоқ базидиомицетлари анаморфаларининг яна бири *Rhizoctonia* туркуми бўлиб, унинг турлари кўп хил экинларни зарарлайди. Бу туркумни ҳам илгари ҳам дискомицетлар, ҳам базидиомицетлар билан боғлашган. Аммо унинг муҳим ўсимлик патогенлари бўлган турлари базидиомицетлардир. Мицелийлари шохланган, туси сарғиш ва оч-қўнғирдан тўқ-қўнғиргача. Склероцийларининг таркиби дифференцияланмаган (бир хил тузилишга эга). Ҳозирги пайтларда бу туркум турларининг замонавий систематикаси яратилмоқда. Уларни иккита катта гуруҳга бўлишади. Биринчи гуруҳга гифа хужайраларида одатда ўртача иккита ядроси бўлган тахминан 5-6 та тур, иккинчи гуруҳга хужайраларида кўп ядролари бўлган 10 тадан кўпроқ турлар киритилади. Яна тахминан 10 та турнинг гифаларининг хужайраларидаги ядролари сони ҳали аниқланмаган.

Бу турларнинг кўпчилигининг базидиал босқичлари топилган. Хужайралари икки ядроли турларнинг телеоморфалари Цератобазидиум (*Ceratobasidium*), кўп ядроли турларники эса Танатефорус ва Уэйтея (*Thanatephorus*, *Waitea*) туркумларига мансуб эканлиги аниқланган. Ундан ташқари турлар уларнинг гифалари бир-бири билан анастомоз қилиш хусусияти мавжудлиги ёки йўқлиги асосида ҳам бир қанча гуруҳларга бўлинади.

Rhizoctonia туркумига мансуб турлардан экинларга энг катта зарар етказадигани *R. solani* бўлиб, у ғўза, сабзавот, полиз, ғалла, картошка, қанд ва хўраки лавлаги, доривор, манзарали (гуллар), баъзи дарахтлар ва б. экинлар майсалари, ниҳоллари, илдизи, поялари ва мевалари чиришини кўзгатади. Анастомоз гуруҳлари, серологик хусусиятлари, гифа хужайралари таркибидаги мой кислоталарининг турлари ва миқдори, оксил электрофорези, нуклеин кислоталарининг характеристикалари, муайян хўжайин ўсимликларга нисбатан патогенлиги мавжудлиги ва б. белгиларни тадқиқ қилиш асосида *R. solani* тури тахминан 25 тадан кўпроқ мустақил турга ажратилиши кутилмоқда. Ушбу тур мицелийсининг хужайралари кўп ядроли. Телеоморфаси *Thanatephorus cucumeris* туридир. Фитопатоген турлардан ташқари *Rhizoctonia* туркумининг бир қанча турлари орхидеялар билан микориза ҳосил қилувчилардир.

Rhizoctonia туркумини классификация қилишда ҳозирги даврда ишлатиладиган асосий усул – замбуруғнинг муайян изолятлари қайси **анастомоз гуруҳига** мансублигини аниқлашдир. Гифаларининг учлари қўшиладиган изолятлари айни анастомоз гуруҳига киради, деб ҳисобланади.

Туркум: Филобазидиелла (*Filobasidiella*). *Tremellales* тартибига мансуб бўлган ушбу телеоморфа туркумининг бир турининг анаморфаси *Cryptococcus neoformans* бўлиб, бу тур сут эмизувчилар, жумладан инсонларда кўзгатадиган энг оғир касаллиги менингитдир. Кўп йиллар давомида ушбу замбуруғнинг фақат анаморфа босқичи маълум бўлган, ва бу замбуруғ **13-бобда**, базидиомицет дрожжалар бўлимида муҳокама қилинади.

Бошқа базидиомицетлар. Илгари «қалтироқ замбуруғлар» (Дрожалковые грибы – Jelly fungi) номи остида ҳар хил тартиблар тўпламига қўшилган замбуруғларнинг ҳам анаморфалари мавжуд. Уларнинг артроконидиялари, биттадан ҳосил бўладиган бластоконидиялари, фиалоконидиялари ва анелофорларда ҳосил бўладиган конидиялари бор. Қалтироқ замбуруғлар ва бошқа дрожжа шаклли базидиомицетларнинг куч билан отиладиган конидиялари мавжуд. Булар ҳамда занг ва қоракуя замбуруғлари ҳақида батафсил маълумотлар 13-бобда келтирилади.

Муҳокама учун саволлар

1. Нима учун дейтеромицетларни такомиллашмаган замбуруғлари деб аташган? Нима учун дейтеромицетлар гуруҳи тузилиши филогенетик бўлмаган сунъий гуруҳ деб ҳисобланади?
2. Келиб чиқиши бўйича дейтеромицетларнинг аксарияти қайси замбуруғларга яқин «қариндош»?
3. Табиатда замбуруғларнинг жинсий кўпайиши йўқолишининг қандай сабаблари бор?
4. Озиқланиш типига кўра дейтеромицетлар замбуруғларнинг қайси гуруҳларига киради?
5. Дейтеромицетларнинг конидиялари, конидиофоралари, коремия (синнема) лари, ёстикча (ложе) лари, спородохийлари ва пикнидаларини тавсифлаб беринг.
6. Макроциклик ва микроциклик конидиялаш жараёнлари тавсифлаб беринг. Бу икки тип бир-биридан нималари билан фарқ қилади?
7. Дейтеромицетларнинг қандай конидиоген хужайралари мавжуд? Фиалидалар ва аннелофорлар бир-биридан қайси белгилари билан фарқланади?
8. Конидиялар ҳосил бўлишининг бластик ва таллик усуллари бир-биридан қайси белгилари билан фарқланади?
9. Конидияларнинг базипетал ва акропетал занжирчалари бир-биридан қайси белгилари билан фарқланади?
10. Конидиялар конидиоген хужайрадан ажралишининг шизолитик ва рексолитик усуллари гапириб беринг.
11. Дейтеромицетларнинг конидияларидан бошқа ножинсий пропaгулаларига нималар киради?
12. Нима учун дейтеромицет замбуруғлар гуруҳининг замонавий классификациясида Саккардо ситемасидан воз кечишган? Саккардо системасида Такомиллашмаган замбуруғлар гуруҳига нечта ва қайси тартиблар киритилган эди?
13. Дейтеромицетларга мансуб бўлган йиртқич замбуруғлардан қайсиларини биласиз?
14. Бўғимоёқли ҳайвонлар билан алоқада яшовчи дейтеромицетларнинг қандай гуруҳларини биласиз? Улардан некротроф ва биотроф паразитларнинг мисолларини келтиринг.
15. Дейтеромицетларнинг қайси турлари зарарли ҳашаротларга қарши биологик курашда ишлатилади?
16. Дейтеромицетларнинг қайси турлари хўжалик экинлари учун жиддий хавф туғдируви фитопатоген турлар ҳисобланади?
17. Аэромикология соҳасининг тавсифини келтиринг.
18. Архиаскомицетлар синфи турларининг анаморфалари ҳақида маълумот келтиринг.
19. Сахаромицеталес тартиби турларининг анаморфалари ҳақида маълумот келтиринг.
20. Клейстотецийли аскомицет турларининг анаморфалари ҳақида маълумот келтиринг.
21. Перитецийли аскомицет турларининг анаморфалари ҳақида маълумот келтиринг.
22. Апоотецийли аскомицет турларининг анаморфалари ҳақида маълумот келтиринг.
23. Локулоаскомицетларнинг анаморфалари ҳақида маълумот келтиринг.
24. Базидиомицетларнинг анаморфалари ҳақида маълумот келтиринг.

ЮКСАК ЗАМБУРУҒЛАР. БАЗИДОМИКОТА (BASIDOMYCOTA) ФИЛУМИ

Базидиомицетларнинг тарқалиши ва аҳамияти. Базидиомицетларнинг вегетатив тузилиши. гетероталлик базидиомицетлар мицелийси ривожланишининг уч босқичи. Бирламчи, иккиламчи ва учламчи мицелий. Долипор септа тузилиши. Базидиокарплар тузилиши ва уларнинг типлари. Базидиялар ва уларнинг типлари: холобазидия, гетеробазидия, фрагмобазидия. Базидияда базидиоспоралар ҳосил бўлиши жараёнининг босқичлари. Базидиомицетларнинг ножинсий кўпайиши. Базидиомицетларнинг жинсий кўпайиши ва жинсий мослиги. Биполяри ва тетраполяр гетероталлизм.

Базидиомицетларнинг таксономияси ва фараз қилинган эволюцион гуруҳлари: Гименомицетлар (*Agaricales*, *Gasteromycetes*, *Aphyllorphorales*, *Auriculariales*, *Dacrymycetales*, *Ceratobasidiales*, *Tulasnellales* ва *Tremellales* тартиблари), Устилягомицетес ва Урединиомицетес гуруҳлари. *Aphyllorphorales* тартибининг оилалари.

Базидиокарплар ривожланишининг гимнокарп, псевдоангиокарп ва гемиангиокарп усуллари. Истеъмол қилинадиган, заҳарли ва галлюциноген қалпоқчали замбуруғлар турлари. Саноат масштабида кенг ўстириладиган истеъмол қилинадиган замбуруғлар. Афиллофоралес тартибининг дарахтлар илдизлари ва ёғочларни чиритувчи турлари. Ёғоч оқ ва қўғир чиритиши. Бўқоқ замбуруғлари. Базидомикота филумининг қишлоқ хўжалик экинлари учун жиддий хавф туғдируви турларининг намояндалари.

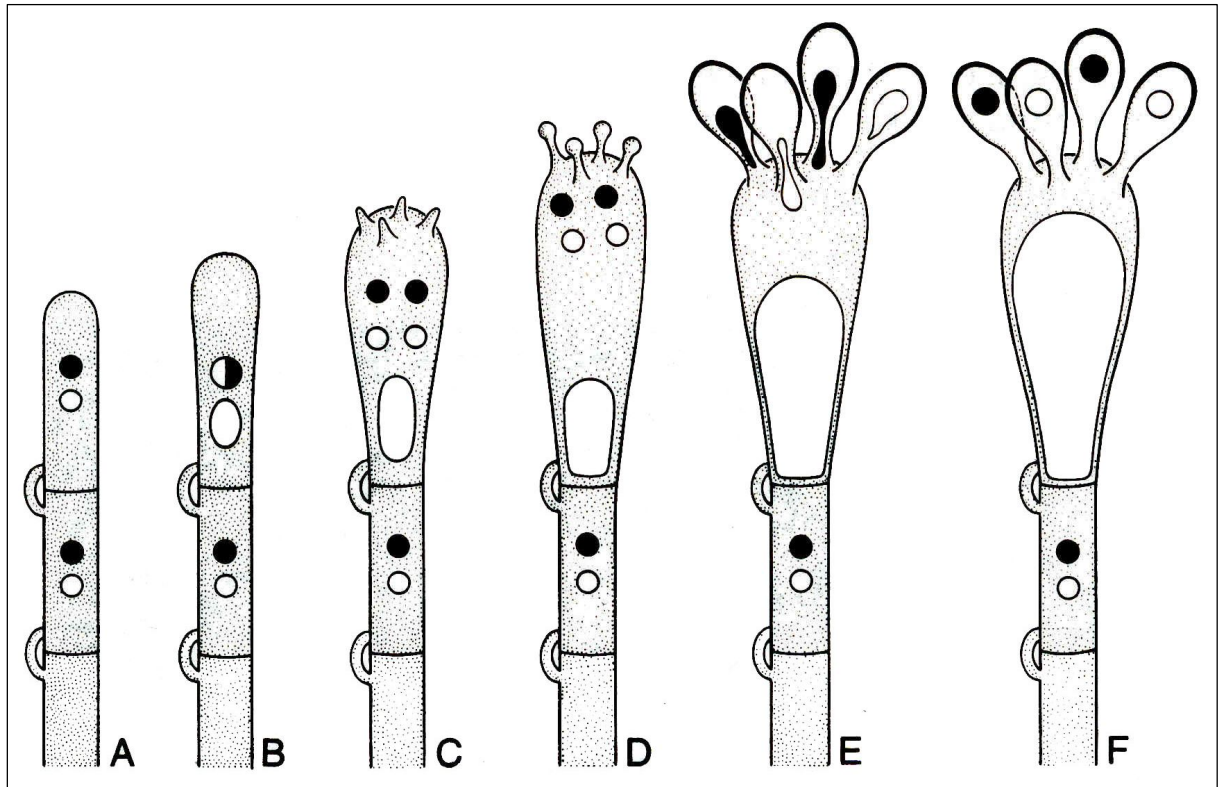
Мавзу бўйича адабиётлар: 1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 15, 16, 17, 18, 19, 22, 23, 27, 30.

Базидомикота (*Basidiomycota*) филумига тахминан 25 000 та тур киради. Уларнинг асосий характерли белгиси – **базидия** деб аталадиган махсус, микроскопик, спора ҳосил қилувчи органларининг устида (ташқарисида – экзоген усулда) **базидиоспоралар** деб аталадиган жинсий споралар ҳосил қилишидир (**13.1-расм**). Кўп турларнинг базидиоспоралари баллистоспоралар бўлиб, улар базидиядан куч билан отилади. Аскоспоралар каби базидиоспоралар ҳам плазмोगамия, кариогамия ва мейоз бўлинишидан кейин ҳосил бўлади. Кейинги икки жараён базидия ичида ўтади ва одатда битта базидияда тўртта, аммо баъзи турларда ёки ҳолларда 2 та ёки 8 та базидиоспора ҳосил бўлади.

Базидиомицетларнинг тарқалиши ва аҳамияти. Булар фойдали ёки зарарли бўлиши мумкин. Қорақуя ва занг замбуруғлари қишлоқ хўжалик экинлари ҳосилига энг катта зарар етказадиган турлар қаторига киради. Базидиомицетларнинг бошқа турлари, масалан, *Armillaria* туркуми турлари ўрмон ва манзарарли дарахтларни зарарлайди. Кўп турлар таркибида ёғоч бўлган ҳар хил тузилмаларни, жумладан қурилишда ишлатиладиган ёғоч ва тахталарни, ёғочдан қурилган уйларни, темир йўл шпалаларини, столбаларни ва ҳоказоларни чиритади. Шу билан бирга, ўрмон экосистемаларида базидиомицетлар целлюлоза ва лигнинни парчалаб, қуриган ва йиқилган дарахтларни емирадиган асосий организмлардир. Улардан баъзилари саноатда қоғоз ишлаб чиқаришда қўлланилади. Айрим базидиомицетлар ўрмон дарахтлари билан микориза ҳосил қилувчилардир. Базидиомицетларга мансуб бўлган бир замбуруғ тури – *Filobasidiella neoformans* (*Cryptococcus neoformans*) инсонларнинг, айниқса ОИТС билан касалланган беморларнинг жиддий патогенидир.

Кўп базидиомицет қалпоқчали замбуруғларни инсонлар озиқ-овқат сифатида ишлатишади. Бунинг учун табиатда ёввойи ҳолда ўсадиган қалпоқчали замбуруғларни теришади ёки уларни махсус ўстиришади. Кейингилардан яйлов шампиньонлари (*Agaricus brunnescens* [синоними *A. bisporus*] ва *A. bitorquis*), вешенка (*Pleurotus* spp., *P. ostreatus*), шиитак (*Lentinula edodes*), эноки (энokitак) (*Flammulina velutipes*) ва бошқа турлар (*Volvariella volvacea* ва *V. diplasca*) кўп мамлакатларда саноат масштабида етиштирилади.

Базидиомицетларнинг вегетатив тузилиши. Айрим турлар дрожжа шаклида ўсиши мумкин, аммо базидиомицетларнинг кўпчилиги яхши ривожланган, септаланган, субстратдан озуқа моддаларни сўриб озиқланадиган мицелийга эга.



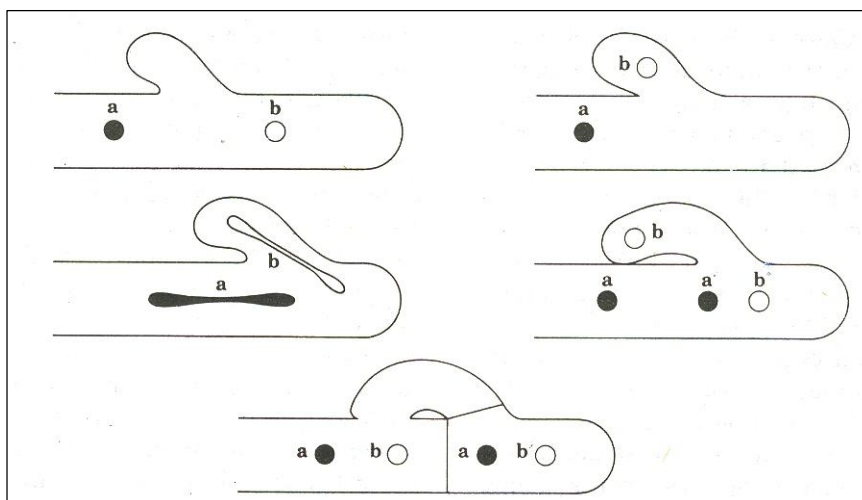
13.1-расм. Базидияда базидиоспоралар ҳосил бўлиши жараёнининг босқичлари: **A** - гифанинг икки ядроли учки қисми. **B** - Кариогамиядан сўнг ҳосил бўлган битта диплоид ядро. **C** - мейоз бўлинишидан кейин ичида тўртта ядро мавжуд бўлган базидия. **D** - стеригмаларда базидиоспораларнинг муртаклари ҳосил бўлиши ва ядролар уларга ўтишга тайёргарлик кўриши. **E** – ядролар базидиоспораларнинг муртакларига ўтиши. **F** - ичида катта вакуола ва устида тўртта ёш базидиоспоралари бўлган, етилаётган базидия (схема) (С. G. Hahn расми, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган).

Мицелийнинг алоҳида гифалари микроскопик, аммо улар кўп бўлганида (масалан ўрмонларда зах жойларда, дарахт қобиклари остида ва тўнкалар устида) қуролланмаган кўз билан ҳам кўриш мумкин. Кўпинча мицелий ёрқин (ок, равшан сариқ ёки апельсин) тусли. Айрим базидиомицетлар, айниқса микориза ҳосил қилувчи ва ёғочли материалларни парчаловчи турлар (масалан, *Armillaria* туркуми турлари) нинг ризоморфлари бор (2.4, е-расм). Ризоморфлар кўп гифалар бир-бирига параллел йўналишда жипс бирикиши натижасида ҳосил бўлади ва баъзан қобикқа эга бўлади. Баъзи турларда ризоморфнинг эни 4-5 мм бўлиши мумкин, аммо уларнинг кўпчилигининг диаметри 0,5-2 мм га тенг.

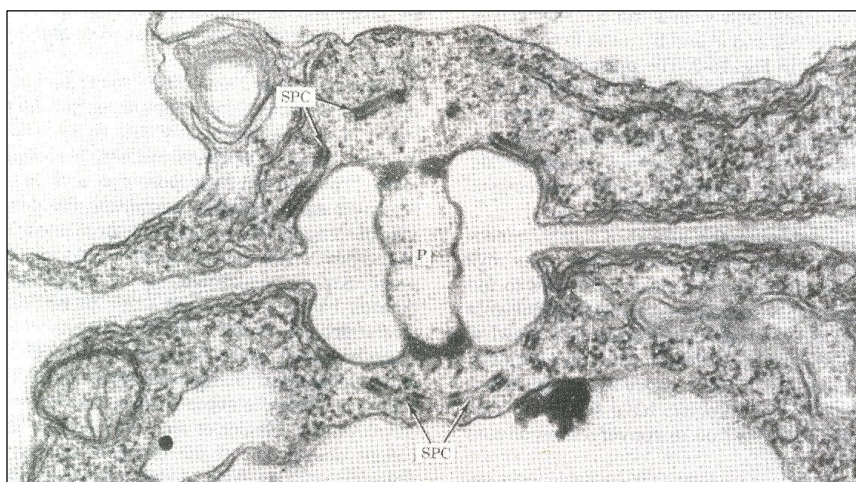
Аксарият гетероталлик базидиомицетлар мицелийсининг ривожланиши уч босқичдан ташкил топади. **Бирламчи мицелий**, ёки гомокарион (хужайрада битта ядро бўлганида монокарион ҳам дейилади), одатда базидиоспора ўсганида ҳосил бўлади. Унинг хужайралари олдин кўп ядроли бўлиши мумкин, аммо тезда септалар ривожланади ва битта гаплоид ядроси бўлган хужайралар ҳосил бўлади. Аммо баъзи хужайралари кўп ядроли ҳолатини сақлайдиган турлар ҳам мавжуд. Бирламчи мицелий кўп турларда анча узоқ вақт давомида ўсиши мумкин, аммо одатда ундан тез орада **иккиламчи мицелий**, ёки гетерокарион, ривожланади. Бунда олдин, сперматизация жараёни ёки кўпинча иккита қарама-қарши жинсга мансуб бўлган бир ядроли хужайралар қўшилиши натижасида гетерокариотик, одатда икки ядроли хужайра ҳосил бўлади. Иккиламчи мицелий ушбу хужайрадан икки усулда ҳосил бўлиши мумкин. Биринчи усулда икки ядроли хужайрадан

яна кўп икки ядроли хужайралар ва натижада яхши ривожланган дикариотик мицелий ҳосил бўлади. Иккинчи усул кўпроқ учрайди ва бунда икки ядроли хужайранинг ядролари бўлиниб, улардан мослари қарама-қаршли жинсли бирламчи мицелийга миграция қилади, яъни **a** ядро **b** мицелийга ва **b** ядро **a** мицелийга ўтади, натижада ҳар икки бирламчи мицелийларнинг барча монокариотик хужайралари иккиламчи мицелийнинг дикариотик хужайраларига айланади (бу жараён мицелий дикариотизацияси дейилади). Дикариотик мицелий узоқ яшаши мумкин, мисол учун қалпоқчали замбуруғлар ва дарахтларни зарарловчи бўқоқ замбуруғларнинг мицелийлари кўп йиллик.

Кўп базидиомицет замбуруғларда иккиламчи мицелийнинг ҳар бир янғидан ҳосил бўладиган хужайрасининг дикариотик ҳолатини сақлаб қолишга қаратилган механизми мавжуд бўлиб, бу – **тўқа** (пряжка – clamp connection) лар ҳосил бўлишидир (2.5- ва 13.2-расмлар). Бунда **a** ва **b** ядролар бўлинишга тайёр пайтида ўсаётган гифа учида илмоққа ўхшаш ўсимта, яъни тўқа, ўсиб чиқади ва ядроларнинг бири (**b** ядро) унга ўтади. Кейин ҳар икки ядро бир вақтда бўлинади; бу бўлиниш қийшиқ жойлашади, натижада ҳосил бўлган иккита **b** ядроларнинг бири тўқада, иккинчиси бўлинаётган хужайрада қолади. Иккинчи, яъни **a** ядро бўлиниши бўлинаётган хужайрада узунасига жойлашади, натижада ҳосил бўлган иккита **a** ядроларнинг бири хужайранинг учки қисмида қолади ва у ердаги **b** ядро билан жуфтлик (дикарион) ҳосил қилади. Бу орада тўқанинг учи субтерминал хужайрага бирикади ва у билан қўшилади, тўқа ичидаги **b** ядро субтерминал хужайрага миграция қилади. Бўлинаётган хужайрада ва тўқада септалар ривожланади ва охири ичида иккита (**a** ва **b**) дан ядролари мавжуд бўлган иккита дикариотик хужайра ҳосил бўлади (13.2-расм).



13.2-расм. Баъзи базидиомицет замбуруғларда хужайраларнинг дикариотик ҳолатини мунтазам таъминлаш учун тўқа ҳосил бўлиши жараёнида ядролар бўлиниши ва ҳаракатланиши (схема) (Alexopoulos et al., 2007).



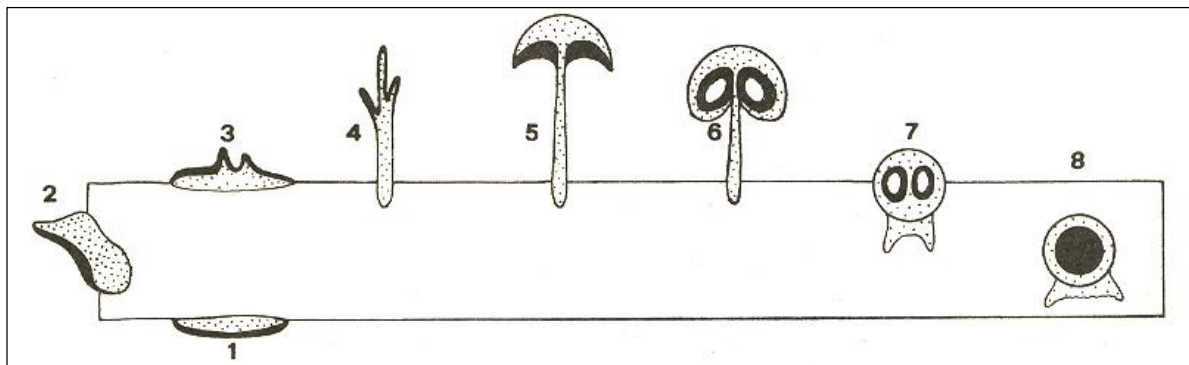
13.3-расм. Долипор септанинг узунасига кесмаси: P - марказий пор, SPC - септа порасининг қалпоқчаси (трансмиссив электрон микроскопда олинган расм) (Alexopoulos et al., 2007).

Базидиомицетлар септаларининг тузилиши ҳам таксономик аҳамиятга эга. Аксарият турларнинг септаларида битта тешикча (пòра) мавжуд. Баъзи турларда септа деворчалари ҳар икки томондан пòрага қараб аста-секин ингичкалашади, бошқаларида эса пòра ёнида септа деворчалари кучли даражада қалинлашиб, бублик ёки бочка шаклли шишларни ҳосил қилади (13.3-расм). Септанинг бундай типи *долиноп септа* деб аталади ҳамда баъзан унинг усти гумбаз шаклли қалпоқчалар билан ёпилади.

Базидиомицетларнинг *учламчи мицелийси* махсус тўқималардан тузилган бўлиб, улар бу замбуруғларнинг мева таначалари – базидиокарпларини ташкил қилади.

Базидиокарплар. Базидия (ва базидиоспора) лар бевосита мицелийда ҳосил бўлиши ёки кўп турларда шакли, катталиги, туси ва консистенцияси ҳар хил бўлган мева танача (*базидиокарп*) лар ичида ёки устида жойлашиши мумкин. Занг, қоракуя ва баъзи дрожжасимон турлардан бошқа базидиомицет замбуруғларнинг аксариятининг ҳар хил типли базидиокарплари бор. Уларнинг ўлчами кичик, микроскопик ёки катта, диаметри бир метрдан ва оғирлиги икки кг дан кўп бўлиши мумкин. Булардан кўпчиликка маълум бўлган ҳар хил қалпоқчали замбуруғларни кўрсатишимиз мумкин. Базидиокарплар очик ёки олдин ёпиқ бўлиб, кейин очиладиган бўлиши ёки доим ёпиқ ҳолда қолиши мумкин. Кейинги ҳолда споралар мева таначаси емирилганидан кейин ёки уларни ҳайвонлар (жумладан, ҳашаротлар ва кемирувчилар) еганидан кейин ташқарига чиқади.

Мева таначалари мавжуд бўлмаган базидиомицетларнинг базидиялари гифаларнинг алоҳида хужайраларидан ўсиб чиқиб, якка-якка ёки мицелийнинг ҳар хил жойларида дасталар шаклида жойлашади. *Кортициоид базидиокарп* субстрат (дарахт қолдиқлари, қуриган новдалар ёки тупроқ) юзасида гифалар ва базидияларнинг юпқа қопламидан ташкил топади (13.4, 1-расм). Агар бундай қатлам субстратнинг ён томонида бўлса, уни *консоль (стереоид)* шаклли (13.4, 2-расм), устида тишсимон ўсмалари бўлса, *одонтоид* базидиокарп, дейишади (13.4, 3-расм); агар мева таначасининг оёқчаси бўлса, унда базидиокарп *клавариоид* ёки *қалпоқчали (агарикоид)* шакл олади (13.4, 3 ва 4-расмлар). Бошқа ҳолларда гимений қобик билан ёпиқ ҳолатда қолади ва бундай мева таначани *секотиоид* ёки *гастроид* типли базидиокарп, деб аташади (13.4, 5-8-расмлар).



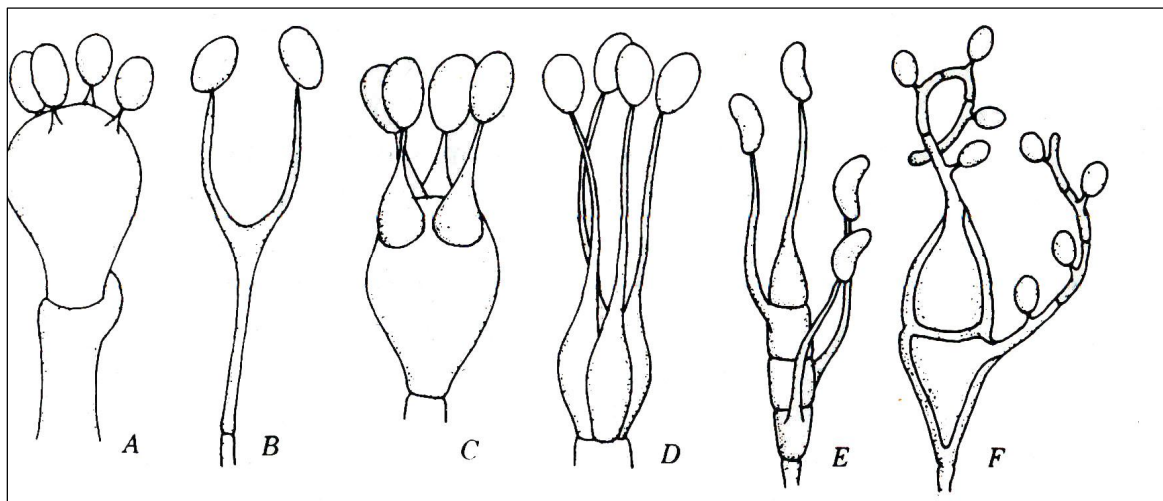
13.4-расм. Базидиокарп типлари (схема):

1 - кортициоид; 2 - стереоид; 3 - одонтоид; 4 - клавариоид; 5 - агарикоид; 6 - секотиоид; 7 ва 8- гастроид. Гимений қора рангда кўрсатилган (F. Oberwinkler in Frey W. et al., 1977, расми; Мюллер, Лёффлер, 1995 дан олинган).

Одатда мева таначада базидиялар *гимений* қатламида жойлашади. Гимений базидиялар ва стерил элементлар – ёш базидияларга ўхшаш *базидиолалар* ва калта, қалин, тикан шаклли *цистидиялар* дан ташкил топади.

Базидиялар (13.5-расм). Базидия бир хужайрадан иборат бўлса *холобазидия* (13.5, А-С-расмлар), икки ёки тўрт қисм (хужайра) дан ташкил топса, *гетеробазидия* (13.5, D-E-расмлар) дейилади. Агар базидия кўндаланг септалар воситасида тўртта хужайрага бўлиниб, уларнинг ҳар бирининг ён томонида стеригмаларда тўртта базидиоспора

ривожланса, у *фрагмобазидия* дейилади (13.5-F-расм). Умуман, бу терминлар тахминий, чунки базидия номлари охиригача унификация қилинмаган.



13.5-расм. Базидиомицетлар туркумларининг базидиялари: А - типик холобазидия; В - айри шаклли - *Dacrymyces*; С - *Tulasnella* (холобазидия); D – *Tremella* (гетеробазидия); E – *Auricularia* (гетеробазидия); F - *Puccinia* (фрагмообазидия); (R.W. Scheetz расми; Alexopoulos et al., 2007 дан олинган).

Мева таначалари морфологик жихатдан мураккаб бўлган базидиомицетларнинг оддий, тўқмоқ шакли холобазидияси ҳосил бўлиши жараёни 13.1-расмда кўрсатилган. Дикариотик мицелийда терминал хужайралар – базидиялар ҳосил бўлади; уларнинг иккита ядроси қўшилади (кариогамия), сўнгра мейоз бўлиниши натижасида тўртта ядро ҳосил бўлади. Базидиядан стеригмалар орқали тўртта базидиоспора муртагининг ҳар бирига биттадан ядро ўтади ва ҳар бир стеригма учидан биттадан базидиоспора ҳосил бўлади. Базидиоспоралар бунда битта гаплоид ядроли ҳолатида атрофга тарқалади. Баъзи турларда базидиоспорадаги ядро митоз усулида бўлинади ва спора икки ядроли ҳолда тарқалиши, ёки спора ажралишига қадар ҳар бир споранинг битта ядроси базидияга қайтиб ўтиши мумкин. Айрим ҳолларда базидияда тўртта эмас, балки иккита ёки тўрттадан кўп базидиоспора ҳосил бўлиши мумкин.

Цитологиясига қараб базидиялар икки хил бўлиши мумкин: ядро бўлиниши пайтида унинг урчуқлари (веретена) базидиянинг узунасига жойлашган ўқига нисбатан перпендикуляр ҳолатда бўлса, бундай базидия **хиастобазидия**, агар параллел жойлашса, **стихобазидия** дейилади. Одатда хиастобазидиялар кўпроқ тўқмоқ, стихобазидиялар кўпроқ цилиндр шаклига эга бўлади.

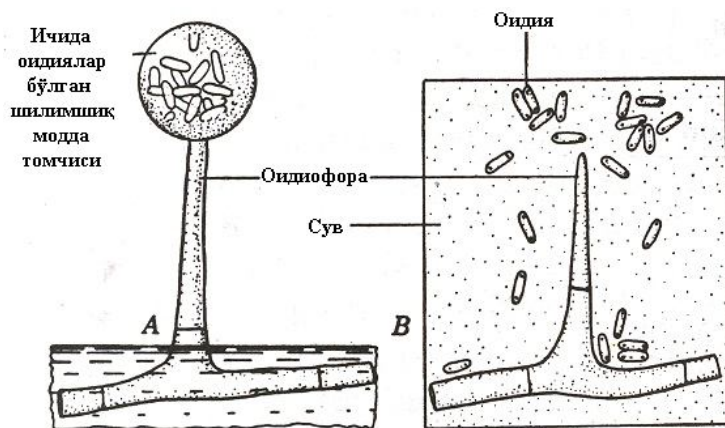
Базидиоспоралар одатда бир хужайрали гаплоид споралардир. Базидиядан базидиоспорага одатда битта, баъзан иккита ядро ўтади. Ундан ташқари, ядро митоз усулида бўлиниши натижасида ҳам базидиоспора икки ядроли ҳолатга ўтиши мумкин. Базидиоспоралар ўсганида одатда бирламчи мицелий ҳосил қилади, бу **бевосита ўсиш усули** деб аталади. Баъзи гуруҳларга мансуб бўлган турларнинг базидиоспоралари ўсганида иккиламчи спораларни, ёки куртакланиб, кўп сонли конидиялар ёхуд микроконидияларни ҳосил қилади. Бу иккиламчи споралар, конидиялар ёки микроконидиялар ўсганида ҳам бирламчи мицелий ҳосил бўлади. Бу ўсиш типи **бавосита ўсиш усули** дейилади.

Базидиоспораларнинг шакли думалоқ, овал, узунчоқ, сосискасимоон ёки серқирра бўлиши мумкин. Улар рангсиз ёки яшил, апельсин, сариқ, нимранг, бинафша-қўнғир ёки қора тусли бўлиши мумкин. Тўқ тусли базидиоспораларнинг рангини алоҳида спораларда

кўриш мумкин, аммо оч рангли алоҳида аскоспораларнинг тусини фақат уларнинг тўдачаларида ёки уларнинг микросуратларида аниқлаш мумкин.

Кўп турларнинг базидиоспоралари стеригмалардан куч билан отилади. Бир қатор турларда уларнинг отилиши **чандиқ аппендикси** (hilar appendix), деб аталадиган ва суюқлик томчисидан ташкил топган махсус тузилма воситасида амалга ошади. Бошқа кўп базидиомицетларнинг базидиоспоралари отилмайди ва пасив усулда тарқалади.

Базидиомицетларнинг ножинсий кўпайиши. Базидиомицетларнинг жинсиз кўпайиши мицелий куртакланиши ва фрагментацияси ёрдамида, конидиялар, артроконидиялар ва оидиялар воситасида амалга ошади. Қоракуя замбуруғларида кўп кузатиладиган конидиялар базидиоспоралар ёки мицелий куртакланиши натижасида ҳосил бўлади. Ҳосил бўлиши ва функциясига кўра занг замбуруғларининг ёзги споралари (урединиоспоралари) ҳам конидиялардир. Бошқа базидиомицетларнинг ҳам конидиялари маълум ва улар баъзан базидиокарп шаклланиши пайтида ҳосил бўлади. Баъзи базидиомицетларнинг гифалари алоҳида ҳужайраларга ажралиб кетиши натижасида ҳосил бўладиган артроконидиялари, она мицелийнинг ҳолати билан боғлиқ ҳолда, бир, икки ёки кўп ядроли бўлиши мумкин. Айрим турларнинг оидиялари гифанинг оидиофора деб аталадиган махсус новдасида ҳосил бўлади; бу новда учида бирин-кетин ажраладиган ҳужайралар оидиялардир (**13.6-расм**).



13.6-расм. *Coprinus lagopus* турининг оидиофораси ва оидиялари: А - ҳавода; В - сувга қўйилганда (А. Н. Buller расми, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган).

Кўп аскомицетлар каби баъзи базидиомицетларнинг ҳам (табиатда) жинсий кўпайиши ҳақида маълумотлар мавжуд эмас. Булар қаторига кўп дрожжалар ва баъзи мицелиал замбуруғлар мансуб. Ўсимликларнинг муҳим паразитлари бўлган *Rhizoctonia* туркуми турлари ва инсон патогени бўлган *Cryptococcus neoformans* одатда кўпчиликка ножинсий босқичларида маълум.

Базидиомицетларнинг жинсий кўпайиши. Базидиомицетларнинг жинсий жараёни гаплоид базидиоспоралари бўлган базидиялар ҳосил бўлиши билан якунланади. Ядролар қўшилиши (кариогамия) ва мейоз бўлиниши базидия ичида ўтади. Базидиомицет замбуруғларнинг ҳар хил гуруҳларидаги жинсий кўпайиши ҳақидаги маълумотлар кейинроқ, ушбу гуруҳлар муҳокама қилинадиган бўлимларда келтирилади. Қарама-қарши жинсларга мансуб бўлган ядролар (функциясига қараб уларни гаметалар, деб аташ мумкин) дикарионлар ҳосил қилиши, олдинроқ таъкидланганидай, қарама-қарши жинсларга мансуб бўлган мицелийлар қўшилиши (яъни, соматогамия) натижасида юзага келади. Баъзи базидиомицетлар оидияларни ҳосил қилади ва улар вегетатив гифа билан қўшилиб, гетерокариотик мицелий ҳосил қилади. Оидиялар одатда шилимшиқ томчиси ичида ҳосил бўлади (**13.6-расм**) ва улар қабул қилувчи орган вазифасини бажарувчи вегетатив гифаларга ҳашаротлар ёки сув орқали тушади. Гифанинг оидия билан контакт қилган жойи «эрийди» ва оидиянинг протоплазмаси гифа ҳужайрасига ўтади ва уни икки

ядроли ҳолатга келтиради. Жинсий жараённинг кейинги босқичлари соматогамиядан кейин кузатиладиганлари билан бир хил. Махсус жинсий органлар (спермацийлар ва қабул қилувчи гифалар) базидиомицетларнинг фақат бир гуруҳида – занг замбуруғларида мавжуд ва улар ҳақидаги маълумотлар кейинроқ, ушбу замбуруғлар муҳокама қилинадиган бўлимда келтирилади.

Базидиомицетларнинг жинсий мослиги (sexual compatibility). Тадқиқ қилинган базидиомицетларнинг айрим турлари гомоталлик, аммо аксарияти гетероталлик эканлиги аниқланган. Кейингиларнинг 20-25% нинг жинсий типни ягона генетик локусининг аллеллари билан белгиланади. Бу типни **бир факторли** ёки **биполяр гетероталлизм** деб аташади. Биполяр гетероталлизм занг замбуруғлари, қоракуя замбуруғларининг аксарияти, *Aphyllphorales* тартибининг баъзи турлари ва дроздасимон базидиомицетларнинг *Rhodosporidium toruloides* турида аниқланган. Кўп бошқа гетероталлик базидиомицетларнинг жинсий типлари мураккаб ва улар ҳар хил хромосомаларда жойлашган ва сони бир жуфтдан кўп бўлган генлар томонидан бошқарилади. Илгари бу типда генларнинг фақат икки жуфти қатнашиши тахмин қилинган эди ва шу сабабдан уни **икки факторли** ёки **тетраполяр гетероталлизм** деб аташган. Аммо баъзи турларда жинсий типларининг локуслари иккитадан кўп, масалан, ёғоч чиритувчи *Schizophyllum commune* замбуруғининг жинсий типни икки хромосомада жойлашган тўртта локус аллеллари томонидан бошқарилади. *Ustilago maydis* турининг икки локуси мавжуд ва уларнинг бири (**a** локус) да иккита, иккинчиси (**b** локусда) да эса 25 та аллель мавжуд.

Базидиомицетларнинг классификацияси ўта мураккаб бўлиб, ҳали яқунланмаган. Нисбатан кам сонли молекуляр тадқиқотлар натижалари бу замбуруғларни таксонларга бўлишда фойда бераёпти, аммо уларнинг юксак таксонлари устида тадқиқотлар ҳали ҳам охирига етмаган. Шу сабабдан ушбу филум, асосан уларнинг тартиблари асосида муҳокама қилинади, аммо баъзи анъанавий юксак таксонлар ҳам кўрсатилади.

13.1-жадвал. Базидиомицетларнинг фараз қилинган эволюцион гуруҳлари
(Alexopoulos et al., 2007).

Асосий гуруҳлар (Main lineages)	Тартиблар ёки гуруҳлар	Септа тузилиши	Ҳужайра деворчаси таркиби	ДНК
Гименомицетлар (<i>Hymenomycetes</i>)	<i>Agaricales</i> <i>Gasteromycetes</i> <i>Aphyllphorales</i> <i>Auriculariales</i> <i>Dacrymycetales</i> <i>Ceratobasidiales</i> <i>Tulasnellales</i>	Долипор септа, септа пӧраси қалпоқчали	ГЛЮКОЗА / манноза / ксилоза	5S rДНК сининг иккиламчи структуралари бир хил
	<i>Tremellales</i>	Долипор септа, септа пӧраси қалпоқчали ёки қалпоқчасиз		
Устилягономицетес (<i>Ustilaginomycetes</i>)	<i>Ustilaginales</i> <i>Exobasidiales</i>	Септа пӧрасининг четлари қалинлашган ёки қалинлашмаган, қалпоқчасиз	ГЛЮКОЗА / манноза / галактоза	
Урединиомицетес (<i>Urediniomycetes</i>)	<i>Uredinales</i> <i>Septobasidiales</i> <i>Sporidiales</i> <i>Eocronartium</i>	Септа пӧраси оддий, қалпоқчасиз	МАННОЗА / глюкоза / галактоза / фруктоза	–

Базидиомицет замбуруғлар аскомицетлардан келиб чиққан, деб ҳисобланади. Базидиомицетлар филуми ичида эса келиб чиқиши умумий бўлган учта асосий гуруҳ

ажратилади (13.1-жадвал). Улардан бирига *Ustilaginales* ва *Exobasidiales* тартиблари, иккинчисига *Uredinales* ва септаси занг замбуруғларникига ўхшаш бўлган иккита тартиб ва битта туркум, учинчисига эса гименомицетлар киради. Шу билан бирга, қоракуя замбуруғлари монофилетик гуруҳ эканлиги ёки йўқлиги, уларнинг септалари долипор септалар эканлиги ёки йўқлиги каби базидиомицетларнинг ҳали ечилмаган таксономик муаммолари мавжуд.

Гименомицетлар гуруҳига 12 000 дан кўпроқ тур киради. Уларнинг кўпчилиги шартли равишда 2 та – гименофорлари (мева таначасининг базидиялардан ташкил топган гимениал қатлами) пластинка (агарикоид) шаклли ва бошқа (силлиқ, бурушиқ, тиканчали ёки кувурсимон – афиллофороид) шаклли гуруҳларга бўлинади.

13.1. АГАРИКАЛЕС (AGARICALES) ТАРТИБИ

Бу тартибга қалпоқчали – қалпоқчалари ва оёқ қисми мавжуд бўлган замбуруғлар – мансуб. Гименофорлари яхши шаклланган, пластинка (ёки *Boletaceae* оиласида) кувур шаклли (трубчатые). Буларнинг жуда кўп турларини инсонлар ва кўп иссиққонли ҳайвонлар, масалан, буғулар истеъмол қилади (аммо улар орасида заҳарли турлари ҳам кўп). Аскомикота ва Зигомикота филумларига мансуб бўлган кўп замбуруғ турлари қалпоқчали замбуруғларнинг микопаразитларидир. Осиё ва Африкада термитлар *Termitomyces* туркумига мансуб қалпоқчали замбуруғни ўзларининг инлари («термитник») да ўстиришади; унинг мева таначалари фақат термит уяларидан ўсиб чиқади ва уларни инсонлар истеъмол қилади. Ҳар хил чумолилар ҳам қалпоқчали замбуруғларни ўстиришади, масалан, *Atta* туркуми турлари *Leucoagaricus gongylophorus* турини ўстиришади. Табиатда ушбу қалпоқчали замбуруғлар фақат термитлар ёки чумолиларнинг инларида учрайди. *Agaricales* тартибида фитопатоген замбуруғлар йўқ.

Истеъмол қилинадиган қалпоқчали замбуруғлар. Юкорида инсонлар истеъмол қилиш учун махсус ўстирадиган базидиомицетлар (шампиньон, вешенка ва б.) ҳақида айтилган эди, уларнинг барчаси *Agaricales* тартибига мансуб. Шампиньон ўстиришнинг 8 та босқичи мавжуд ва улар адабиётда батафсил баён этилган (Alexopoulos et al., 2007).

Истеъмол қилинадиган қалпоқчали замбуруғлар хушбўй таъмга ва баъзилари тиббиёт соҳасида аҳамиятга эга, масалан, улар Хитойда қувватни оширувчи, саратон ва ёки вирус касалликларига қарши самарали, бошқа турлари қонда холестерин миқдорини камайтирувчи маҳсулотлар ҳисобланади. Бошқа айрим қалпоқчали замбуруғ турлари инсон умрини узайтириши хабар қилинган. Аммо кўп бундай маълумотларнинг илмий исботи мавжуд эмас. Қалпоқчали замбуруғларни табиатда теришда эҳтиёт бўлиш лозим, чунки уларнинг заҳарли (масалан, *Amanita* туркуми) турлари мавжуд бўлиб, уларни истеъмол қилиш ичак-ошқозон касалликлари ривожланишига ва ҳатто ўлимга олиб келиши мумкин. Шимолий Америкада замбуруғларнинг инсон соғлиги учун хавфли бўлган заҳарли моддаларини, кимёвий таркиби ва касаллик симптомларига қараб тўртта категория ва еттита гуруҳга киритишган (13.2-жадвал). Ундан ташқари, табиатда қалпоқчали замбуруғлар танасида заҳарли моддаларни, жумладан, оғир ва радиоактив металлларни тўплайди.

Микориза ҳосил қилувчилар. Кейинги йиллар давомида табиатда замбуруғлар маданий ва ёввойи ҳолда ўсувчи ўсимликларнинг ҳаммаси билан бўлмаса ҳам, аксарияти билан микориза ҳосил қилиши аниқланган. Микориза мавжуд бўлмаганида кўп ўсимлик турлари умуман ўсмайди. Микориза ҳосил қилувчи замбуруғларнинг ўсимлик учун фойдали хусусиятлари қуйидагилардир: 1) илдиз системасининг физиологик фаол юзаси ошади; 2) ўсимлик тупроқдан сув ва озуқа моддаларини, масалан, калий ва кальцийни, ўзлаштириш қобилияти ортади; 3) ўсимликнинг қурғоқчиликка, тупроқдаги юқори хароратга ва олтингурут, марганец ва алюминий каби металллар туфайли ҳосил бўладиган тупроқ нордонлигига бардошлилиги ортади; 4) ўсимлик илдизларини муайян фитопатоген

замбуруғлар ва нематодалар билан зарарланишдан химоя қилади; 5) ўсимликнинг озиклантирувчи илдизлари узокроқ вақт давомида физиологик фаол бўлишини таъминловчи гормонал муносабатларини индукция қилади. Ўз навбатида, микориза замбуруғлари ўсимликдан карбонсувлар ва витаминларни олади. Кўп микориза ҳосил қилувчи замбуруғлар ўсимликларнинг облигат симбионтлари бўлиб, улар яшаши учун ушбу ўсимлик моддаларини олиши шарт. Юқорида 5.3.2-бўлимда везикуляр-арбускуляр микориза ҳақида ҳамда 9-бобда эктомикориза, эктэндомикориза, эндомикориза ва эрикоид микориза ҳақида маълумотлар келтирилган эди. Агарикалес тартибига мансуб бўлган кўп турлар ҳам микориза ҳосил қилувчилардир.

13.2-жадвал. Қалпоқчали замбуруғлар билан заҳарланиш категориялари ва токсин гуруҳлари (Lincoff, Mitchell, 1977; Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)

Категория А. Хужайралар емирилиши, жигар ҳамда буйрак шикастланиши ва бемор нобуд бўлишига олиб келувчи токсинлар; заҳарланишнинг илк симптомлари қалпоқчали замбуруғ истеъмол қилинганидан кейин 6 соатдан кўпроқ вақт, одатда 10 соат ўтганида намоён бўлади	
I-гуруҳ	Ўлимга олиб келувчи циклопептид (аманитин) токсини билан заҳарланиш; сабаб бўлувчи қалпоқчали замбуруғ туркумлари: <i>Amanita</i> ва <i>Galerina</i>
II-гуруҳ	Ўлимга олиб келувчи монометилгидразин (гиромитрин) токсини билан заҳарланиш; сабаб бўлувчи қалпоқчали замбуруғ туркуми: <i>Gyromitra</i> (= <i>Helvella</i>)
Категория В. Асосан вегетатив асаб системасини зарарловчи токсинлар; заҳарланишнинг илк симптомлари қалпоқчали замбуруғ истеъмол қилинганидан кейин 20 минутдан 2 соатгача ўтганида намоён бўлади	
III-гуруҳ	Коприн (антабузсимон токсин) билан заҳарланиш; сабаб бўлувчи қалпоқчали замбуруғ туркуми: <i>Coprinus</i>
IV-гуруҳ	Мускарин билан заҳарланиш (тер босиши); сабаб бўлувчи қалпоқчали замбуруғ туркумлари: <i>Clitocybe</i> ва <i>Inocybe</i>
Категория С. Асосан марказий асаб системасини зарарловчи токсинлар; заҳарланишнинг илк симптомлари қалпоқчали замбуруғ истеъмол қилинганидан кейин 20 минутдан 2 соатгача ўтганида намоён бўлади	
V-гуруҳ	Иботеник кислота-мусцимол токсинлари билан заҳарланиш (алаҳсираш); сабаб бўлувчи қалпоқчали замбуруғ туркуми: <i>Amanita</i>
VI-гуруҳ	Псилоцибин-псилоцин токсинлари билан заҳарланиш (галлюцинация); сабаб бўлувчи қалпоқчали замбуруғ туркумлари: <i>Psilocybe</i> ва <i>Panaeolus</i>
Категория Д. Асосан ошқозон-ичак системасининг функцияларини бузувчи токсинлар (ирритация); заҳарланишнинг илк симптомлари қалпоқчали замбуруғ истеъмол қилинганидан кейин 30 минутдан 3 соатгача ўтганида намоён бўлади	
VII-гуруҳ	Ошқозон-ичак системасининг функциялари бузилиши; сабаб бўлувчи қалпоқчали замбуруғ туркумлари: кўп туркумлар

Изоҳ: Жадвалда асосан Шимолий Америкада инсонлар заҳарланишини кўзгатувчи қалпоқчали замбуруғ туркумлари ва уларнинг токсинлари ҳақидаги маълумотлар келтирилган.

Микоризанинг иккита катта типи бўлиб, улар эндомикориза ва эктомикоризалардир. **Эндомикориза** замбуруғ гифалари ўсимликнинг хужайралараро бўшлиқларида ўсиши ва илдиз тукчалари ҳамда бошқа эпидермис ва қобиқ хужайраларга кириши билан таърифланади. Эндомикориза ҳақидаги маълумотлар юқорида 5-бобнинг 5.3.2-бўлимида келтирилган.

Эктомикориза замбуруғ гифалари ўсимликнинг хужайралараро бўшлиқларида ўсиши билан таърифланади. Одатда микоризага эга бўлган илдизнинг усти гифаларниг қалин қатлами (мантия) билан қопланади, бу қатлам бироз ғовак ёки паренхимасимон, зич бўлиши мумкин. Бу қатламдан ўсган, **Хартиг тўрини** ҳосил қилувчи, шохланган гифалар илдиз қобиғи (кортекс) нинг ташқи хужайраларига ва баъзан чуқурроқ жойлашган эндодерма хужайраларига киради. Мантиядан чиққан гифалар тупроқдан озуқа

моддаларини сўриб, уларни Хартиг тўри орқали ўсимлик илдизи ҳужайраларига етказиб беради. Эктомикоризага эга бўлган илдизлар калта ва кўпинча шохланган бўлиб, уларда илдиз тукчалари ривожланмайди (уларнинг функцияларини замбуруғ гифалари бажаради). Эктомикориза ҳам табиатда кенг тарқалган ва ҳисоб-китобларга кўра, Ер куррасида ўсувчи барча ўсимликларнинг 10% да кузатилади. Эктомикориза *Pinaceae*, *Betulaceae* ва *Fagaceae* оилалари турларининг аксариятида ҳамда *Ericaceae*, *Myrtaceae*, *Juglandaceae* ва *Salicaceae* оилаларнинг айрим турларида мавжуд бўлади. *Agaricales* тартибининг эктомикориза ҳосил қилувчи намояндалари қаторига *Suillus*, *Boletus*, *Gomphridis*, *Russula*, *Lactarius*, *Tricholoma*, *Hebeloma*, *Laccaria* ва *Amanita* туркумларининг турлари киради. *Aphylllophorales* тартибига мансуб *Thelephora terrestris* ҳамда гастеромицетларга мансуб *Pisolithus tinctorius*, *Scleroderma* ва *Rhizopogon* туркумлари турлари ҳам (айниқса қарағай дарахтлари билан) эктомикориза ҳосил қилувчилардир. Улардан *Pisolithus tinctorius* тури, кўчатлар тез ўсиши ва бақувват бўлишини таъминлаши туфайли, қарағай ниҳолларини ўстиришда кенг қўлланилади ва асосий жойига кўчириб экилган ниҳоллар осон тутиб кетишини таъминлайди. Аскомицетлар орасида *Cenococcium geophilium* ва *Tuberales* ҳамда *Pezizales* тартибларининг ҳар хил турлари ҳам эктомикориза ҳосил қилади.

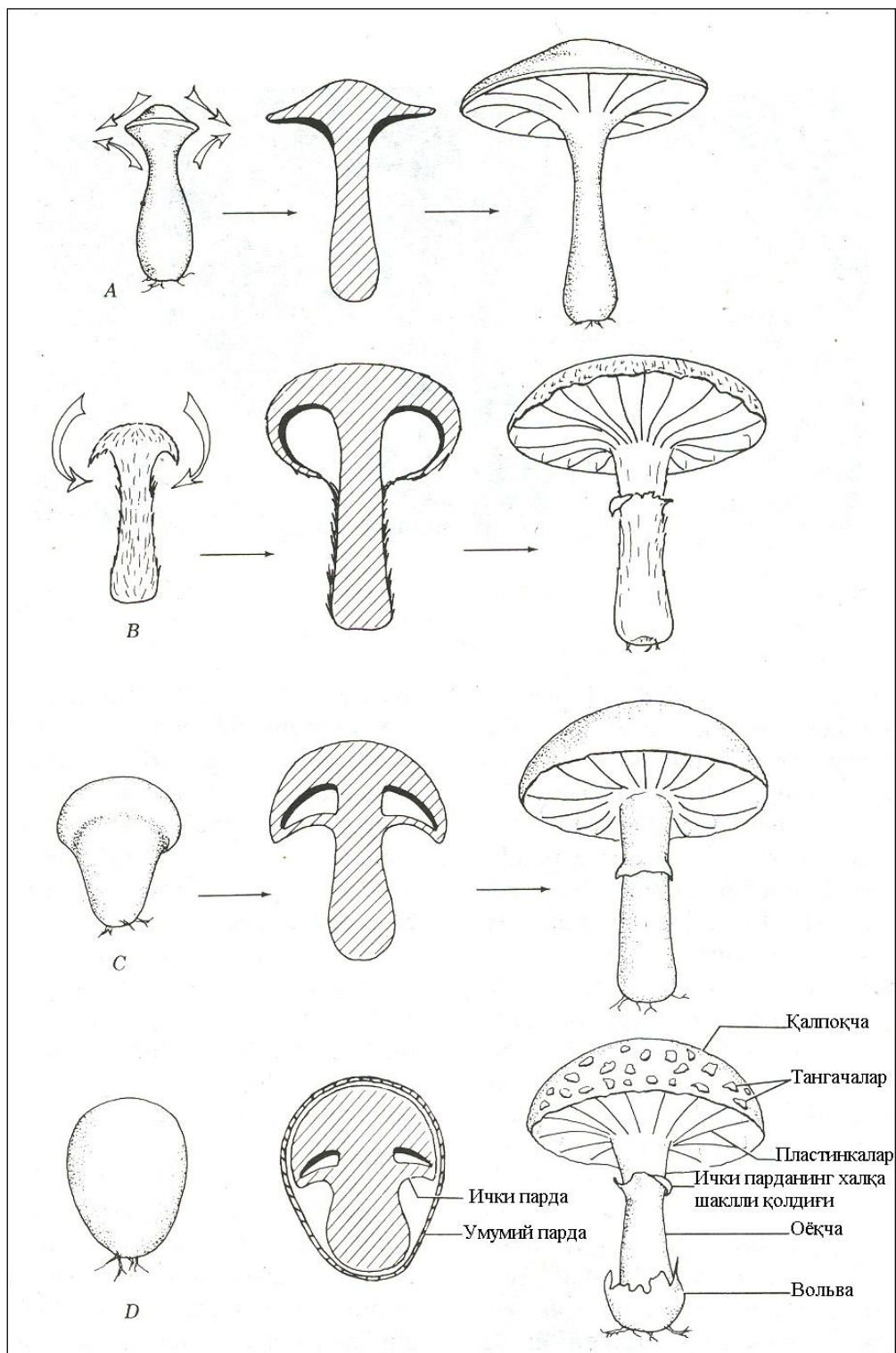
Баъзи истиснолар бўлса ҳам (буларга ВАМ замбуруғлари мансуб), микориза ҳосил қилувчи замбуруғларнинг кўп турлари муайян хўжайин ўсимлик турларига юқори даражада мослашган эмас. Хўжайин ўсимлик турлари ҳам ҳар хил замбуруғлар билан микориза ҳосил қилиши мумкин. Битта 20 ёшли қарағай (*Pinus taeda*) дарахти замбуруғларнинг 30 та ва майдони 2 га бўлган қарағайзордаги 20 ёшли дарахтлар жами 150 та замбуруғ тури билан эктомикориза ҳосил қилганлиги аниқланган.

Умуман олганда микориза тупроғида озуқа моддалари кам бўлган жойларда кўпроқ учрайди. ВАМ замбуруғларининг бирортаси ҳам шу пайтгача сунъий озуқа муҳитларида ўстирилмаган ва уларнинг соф культуралари олинмаган, аммо эктомикориза замбуруғларининг кўп турлари ўстирилган. Микориза замбуруғларини идентификация қилиш учун ДНК кетма-кетлигини аниқлаш усули қўлланилади.

Базидиокарплари. *Agaricales* тартиби турларининг базидиокарплари уч усулда ривожланади, булар гимнокарп, псевдоангиокарп ва гемиангиокарп усуллари (13.7-расм).

Гемиангиокарп усулида (13.7, С-расм) базидиокарпнинг гименийси ривожланиш даврида мева танасининг тўқималари билан ёпилган бўлади. Одатда замбуруғ қалпоқчасининг четлари унинг оёқчасига **ички парда** (inner veil) деб аталадиган мембрана воситасида бирикади ва гимениал пластинкаларни қоплаб туради. Қалпоқча ички пардасини йиртиб, тўла очилишига қадар гимений ёпиқ ҳолатида қолади. Бу базидиоспоралар етилиб бошлаши пайтига тўғри келади. Кўпинча базидиокарп оёқчасида ички парда қолдиғи халқа (annulus) шаклида ёпишиб қолади. *Agaricales* тартибининг бошқа (масалан, *Amanita* туркуми) турларида базидиокарп муртаги бутунлай **умумий (ташиқи) парда** (universal veil) ичида жойлашади (13.7, D-расм). Базидиокарп ўсиб, катталашганида умумий парда йиртилади ва унинг қолдиқлари қалпоқча қобиғининг устида «ямоқлар», оёқчада халқа ва оёқча асосида «кинча» (**вольва**) шаклида қолади. Аммо бу қолдиқлар тез йўқолиб кетиши мумкин.

Қолган икки усулда гимений базидиокарпнинг ташқарисида жойлашади. **Гимнокарп** усулида базидиокарпнинг пардалари йўқ (13.7, А-расм). **Гемиангиокарп** усулида кейинроқ қалпоқча четлари ичкарига букилиб, оёқчага ёпишиши туфайли гимений ёпилиб қолади (13.7, В-расм).



13.7-рәсм. Базидиокарп ривожланиши типлари (схема): А - гимнокарп усул;
 В - псевдоангиокарп усул С - гемиангиокарп усул (фақат ички парда мавжуд);
 D - гемиангиокарп усул (ички ва умумий парда парда мавжуд).

Чап томонда ёш базидиокарплар, ўртада уларнинг кесмалари (гименийлар қора тусда берилган) ва ўнг томонда етилган базидиокарплар кўрсатилган. Базидиокарп қисмларининг номлари D - қаторида кўрсатилган (R.W. Scheetz расми; Alexopoulos et al., 2007 дан олинган).

Agaricales тартибининг классификацияси. Ушбу тартиб турларининг ножинсий ва жинсий кўпайиши, базидиокарплари, базидиялари ва базидиоспораларининг тузилиши ҳақидаги батафсил маълумотлар адабиётларда мавжуд (Gams et al., 1987; Мюллер, Лёффлер, 1995; Alexopoulos et al., 2007).

Замонавий систематикада *Agaricales* тартибига 10 та оила, тахминан 300 та туркум ва 5000 та тур киради. Қуйида бу замбуруғларнинг айрим намояндалари ҳақида қисқа маълумотлар келтирилади.

Оила: Болетацеа (*Boletaceae*). Бу оилага тахминан 300 та тур киради. Турларининг аксариятининг гименофорлари найча шаклли, қалпоқчаларнинг пастки қисмидан бу яхши кўринади.

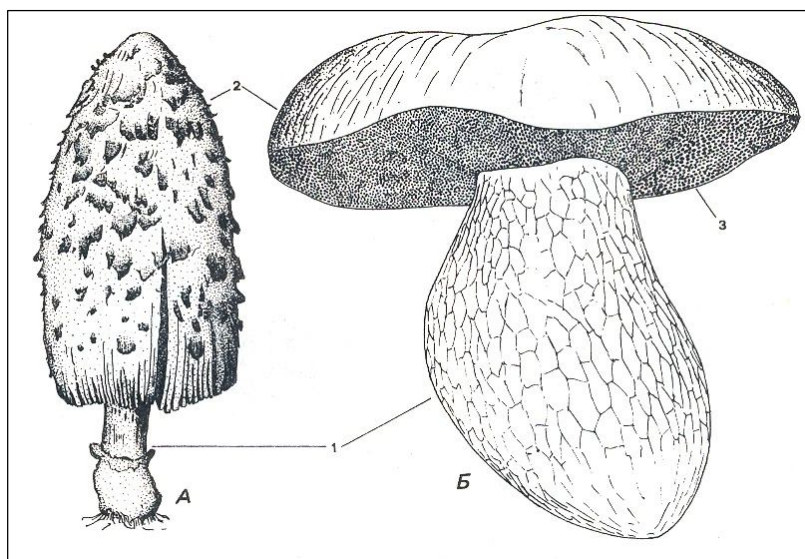
Гименофор тўқимаси қалпоқча тўқимасидан бошқача ва улардан осон ажралувчи. Базидиокарплари кўпинча ёрқин (кўнғир, сариқ, қизил) ёки қора тусли, серэт, гўштдай юмшоқ; бу белгилари билан ушбу оила *Aphyllophorales* тартибининг *Polyporaceae* оиласи турларидан ажралиб туради. Базидиоспоралари сарғиш-кўнғир тусли, урчқсимон шаклли, куч билан отилувчи. Захарли турларининг мева таначалари кўк тус олувчи ва гименофорлари найчаларининг «оғизчалари» қизил тусли.

Бу оила турлари дунёнинг серёмғир минтақаларида тарқалган. Уларнинг аксарияти истеъмол қилинадиган қалпоқчали замбуруғлардир. Энг хуштаъм намояндалари қаторига *Boletus edulis* (13.8, Б-расм), *B. scaber*, *B. aurantiacus* (подберёзовик ва подосиновиклар), *B. luteus*, *B. granulatus* (маслёноклар), *B. mirabilis* ва *Suillus cavipes* турлари мансуб. Моховиклар (*Boletus mentosus*, *B. chrysenteron*) ҳам истеъмол қилинади.

Оиланинг бир қатор турлари ҳар хил ўрмон дарахтлари (пихта, эман, қорақайин [бук], тоғтерак [осина] ва б.) билан эктомикориза ҳосил қилувчилардир.

Оила: Руссулацеа (*Russulaceae*). Оила турлари юпка пластинка шаклли гименофорларида думалоқ хужайралари (сфероцистлари) мавжудлиги билан характерланади. Базидиоспоралари рангсиз ёки сал сарғиш тусли. Кўп турлари ўсимликлар билан эктомикориза ҳосил қилади.

Туркум: Руссула (*Russula*). Мева таначалари, айниқса пластинка шаклли гименофорлари ўта мўрт. Оёқчалари калта ва йўғон, қалпоқчалари рангли. Бу туркумга мансуб қалпоқчали замбуруғлар («сыроежка, валуй» лар) нинг аксарияти истеъмол қилинади, аммо ораларида баъзи захарли турлари (*R. emetica*) ҳам мавжуд.



13.8-расм. Базидиокарп (мева танача) лар: А - *Coprinus comatus*; Б - *Boletus edulis*; 1 - оёқчаси, 2 - қалпоқчаси; 3 - қалпоқчанинг найчалари бўлган остки қисми (гименофор) (Poel, Jahn, 1963 расми; Мюллер, Лёффлер, 1995 дан олинган).

Туркум: Лактариус (*Lactarius*). Бу туркум турларининг янги терилган базидиокарплари кесилганида уларда сутдай оқ ёки крем, сариқ ёхуд қизил тусли суюқлик мавжуд эканлигини кўриш мумкин. Туркумга 120 тадан кўпроқ тур киради. Истеъмол қилинадиган турлари қаторига машҳур оқ ва сариқ груздь ҳамда рыжик қалпоқчали замбуруғлари (*Lactarius deliciosus*, *L. tomentosus*) киради. Бу қалпоқчали замбуруғларни теришда ҳам эҳтиёткорлик лозим, чунки улар ораларида ҳам заҳарлилари мавжуд.

Russulaceae оиласи турларининг базидиокарпларида кўп ҳолларда аскомицетларнинг *Hyromyces* туркуми турлари микопаразитлик қилади.

Оила: Гигрофорацеа (*Hygrophoraceae*). Мева таначалари серэт, пластинкалари саёз жойлашган, бурушиқлар шаклида. Базидиялари узун, цилиндр шакли, споралари рангсиз, юпка қобиқли. Яхши ўрганилган, катта *Hygrophorus* туркуми турлари сапротрофлар ёки эктомикориза ҳосил қилувчилардир.

Оила: Трихоломатацеа (*Tricholomataceae*). Базидиоспоралари рангсиз. Яхшироқ ўрганилган намояндалари қаторига *Termitomyces*, *Flammulina*, *Marasmius*, *Clitocybe*, *Tricholoma*, *Panellus*, *Laccaria*, *Omphalotus*, *Armillaria*, *Lentinula* ва *Pleurotus* туркумлари киради. *Hydnangium* ва *Podohydangium* туркумларига мансуб сохта трюфель замбуруғлари ҳам ушбу оилага киради. *Flammulina velutipes* (энокитаке) ва *Lentinula edodes* (шиитаке) истеъмол қилинадиган замбуруғ турлари Японияда жуда машҳур бўлиб, улар кенг миқёсда саноат масштабида ўстирилади. *Marasmius* туркуми турлари («саримсоқ қалпоқчали замбуруғлари») ўтлоқларда «жодугар доиралари» (ведьмины круги) ва ҳаво ризоморфлари ҳосил қилиши билан маълум. Улардан *Marasmius oreades* истеъмол қилинадиган хуштаъм қалпоқчали замбуруғ ҳисобланади. Инсонлар ейдиган қалпоқчали замбуруғлар қаторига *Tricholoma magnivelare* (қарағай қалпоқчали замбуруғи, ёки матсутаке) тури ҳам мансуб; бу замбуруғ АҚШ да кўплаб терилади ва Японияга экспорт қилинади. *Tricholoma* ва *Clitocybe* туркумларининг бир қатор турлари ҳам ейилади, аммо ушбу туркум турлари ораларида заҳарлилари ҳам бор. *Clitocybe dealbata* тури заҳарли ва уни истеъмол қилиш ўлимга олиб келиши хабар қилинган, унинг битта токсини (мускарин) аниқланган, аммо бошқа токсинлари ҳали ўрганилмаган. *Omphalotus olearius* ҳам заҳарли турдир.

Omphalina туркумининг лишайник ҳосил қилувчи турлари мавжуд.

Туркум: Армиллария (*Armillaria*). Ушбу туркум турларининг хужайралари диплоид (бошқа базидиомицетларнинг аксариятиники дикариотик). Иккиламчи мицелий хужайраларининг тезда йўқолиб кетувчи тўқалари бор. Бу туркумга дунёнинг ҳар хил мамлакатларида кенг тарқалган тахминан 30 та тур киради ва улар игна баргли ҳамда кенг баргли дарахтларда жиддий муаммо бўлган илдиз чириши касаллигини кўзғатади. Уларнинг намояндалари сифатида *Armillaria mellea*, *A. tabescens*, *A. ostoyae* ва *A. gallica* турларини кўрсатиш мумкин. Бу туркум турларининг ризоморфлари атроф-муҳит факторларига ўта чидамли бўлиб, улар узоқ давом этувчи қурғоқчилик ёки ёнғин кузатилганида ҳам ҳаётчанлигини йўқотмайди. Қулай шароит бўлганида улар учки қисмлари билан ўсиб, дарахт илдизларини зарарлайди.

Тур: Армиллария меллеа (*Armillaria mellea*). Базидиоспоралари асал тусли. Кўп турларининг ҳеч бўлмаса ёш базидиокарпларининг оёқчаларида халқалари (annuli) мавжуд. Базидиокарплари дарахт илдизларида ёки тўнкаларида дасталарда ҳосил бўлади. Улар истеъмол қилишга яроқли, аммо *Armillaria* туркумининг баъзи бошқа турларининг мева таначалари заҳарли бўлиши мумкин.

Туркум: Плеуротус (*Pleurotus*). Ушбу туркумга истеъмол қилинадиган қимматли қалпоқчали замбуруғ турлари киради. Базидиокарплари дасталарда ҳосил бўлади, оёқчалари йўқ ёки жуда калта ва латерал (ён томонида) жойлашган. Аммо мева таначалари йирик бўлган *Pleurotus ulmarius* турининг йўғон оёқчаси базидиокарпнинг ўртасида жойлашган.

Вешенка (*P. ostreatus*) нинг кизик томони шундаки, у субстратдаги ҳар хил кичик мавжудотларга ҳужум қилиб, улар билан озикланиши мумкин. Унинг гифаларида ҳосил бўладиган махсус суюқлик томчиси нематодаларни фалажлайди, кейин гифалари билан унинг ичига ўсиб киради ва таркибини сўриб, озикланади. Ундан ташқари, бу қалпоқчали замбуруғ бактериялар (жумладан, *Pseudomonas* ва *Agrobacterium* туркумлари турлари) нинг колонияларини лизис қилиб, уларнинг таркибини ўзлаштиради.

Оила: Аманитацеа (*Amanitaceae*). Споралари рангсиз, пластинкалари эркин, базидиокарп оёқчаларида халқалари ва вольвалари мавжуд (аммо улар барча намуналарда яққол кўринмайди). Булар кенг баргли ва игнабаргли дарахтлар ўрмонларида кўп учрайди. Кўп майда мева таначали турлари эктомикориза ҳосил қилувчилардир.

Туркум: Аманита (*Amanita*). Ушбу туркумга кирувчи 8 та турнинг ҳаётга хавф туғдирувчи циклопептидлар – аматоксин ва фаллотоксинлар гуруҳларига мансуб бўлган токсинлари бор. Ҳозиргача 9 та аматоксин ва 7 та фаллотоксин тавсифланган (*Amanita virosa* виротоксинларни ҳам синтез қилади). Ҳайвонлар ютганида фаллотоксинлар фаол эмас, одамлар заҳарланишини фақат аматоксинлар келтириб чиқаради. Улардан бири – секин таъсир қилувчи α -аматоксин – барча эукариот организмларда мавжуд бўладиган РНК-полимераза ферментининг специфик ингибиторидир. Токсиннинг айна шу хусусияти заҳарланган беморлар аста-секин нобуд бўлишига олиб келади. Заҳарланишнинг тўрт босқичи мавжуд. 1-босқич яширин давр бўлиб, истеъмоқ қилинган токсин миқдори, инсоннинг ёши, оғирлиги ва соғлиги билан боғлиқ ҳолда, 6-12 соат давом этади. 2-босқичда кучли ич кетиши, қусиш, қорин оғриши, гипогликемия ва баъзан ҳаёт учун ўта хавфли организм сувсизланиши кузатилади. Бу пайтда бемор докторга мурожаат қилиши шарт. 3-босқичда ошқозон-ичаклардаги кучли оғриқлар йўқолади, аммо токсин ўзининг қора ишини қилган ва кўп ички аъзолар зарарланган бўлади, жумладан жигарда яралар ҳосил бўлади, қон коагуляцияга учрайди, ички қон кетиши кузатилади. 4-босқичда жигар фаолияти бузилиши янада кучаяди ва бемор кўма ҳолатига тушади. Қалпоқчали замбуруғ истеъмоқ қилинганидан кейин энг кўпи билан 6-8 кун сўнгра жигар ва буйрак тўла ишдан чиқади ва бемор нобуд бўлади. Бу ерда *Lepiota* (*Agaricaceae* оиласи) ва *Galerina* (*Cortinariaceae* оиласи) туркумлари турларининг базидиокарпларида ҳам аманитин токсинлари мавжудлигини айтиб ўтиш зарур.

Европада ўлим билан тугайдиган заҳарланишларнинг 90-95% нинг сабаби битта қалпоқчали замбуруғ тури – *Amanita phalloides* (бледная поганка) – эканлиги аниқланган. Бу турнинг қалпоқчаси оч-зайтун-яшил тусли, диаметри 12 см гача, оёқчасининг узунлиги 10-15 см. Оёқчаси, халқаси (annulus) ва вольваси оқ. Вольваси кўпинча тупроқ остида бўлганлиги учун унча кўзга ташланмайди.

Amanita virosa турининг базидиоспоралари сутдай оқ. *A. caesarea* (Цезарь қалпоқчали замбуруғи) турининг базидиокарплари сариқ-апельсин тусли, *A. muscaria* (мухомор) туриники эса сариқ-апельсин ёки ёрқин қизил тусли, қалпоқчасининг устида оқиш тусли тангачалари бор. Мухомор таркибидаги бирикмалар галлюцинация кўзғатади ва уларни айрим Сибирда яшовчи аҳолиларнинг шаманлари ўз маросимларида истеъмоқ қилишади. *A. muscaria* турининг мускарин токсини кўз қорачиғи торайиши, кўриш қобиляти бузилиши, ёш оқиши, сўлак оқиши, тер босиши, юрак уриши тезлиги камайиши, қон босими пасайиши ва астма шаклли нафас олишга сабаб бўлади. Бу турнинг бошқа токсинлари (буфотенин, иботеник кислота ва унинг ҳосиласи мусцимол) ҳам бор.

Мухомор каби, *A. pantherina* турининг мева таначалари ҳам Японияда пашшаларга қарши курашда инсектицид сифатида ишлатилган.

Бу туркумнинг айрим турлари (масалан, *A. rubescens*) истеъмоқга яроқли, аммо ушбу туркумнинг ўта заҳарли турларидан ажратиш қийинлиги туфайли уни териш тавсия қилинмайди.

Оила: Агарикацеа (*Agaricaceae*). Бу катта оилага тахминан 25 та туркум киради. Кўпчиликка маълум бўлган *Agaricus* туркуми турлари базидиокарпларининг қалпоқчалари

оқ, кўнғир ёки кулранг-кўнғир тусли, пластинкалари эркин жойлашган, оёқчаларида халқалари мавжуд, аммо вольвалари йўқ, оёқчалари қалпоқчаларидан осон ажралувчи. Пластинкалари олдин оч – оқ ёки нимранг – тусли, аммо шоколад рангли споралар етилганида улар ҳам шу тусга киради. Булар кўп очик жойларда, айниқса яйловларда кўп учрайди. Улар микориза ҳосил қилиши аниқланмаган. Кўп истеъмом қилинадиган шампиньонлардан *Agaricus campestris*, *A. rodmani* ва *A. placomyces* турлари жуда мазали, аммо бу туркумнинг ошқозон-ичак системаси фаолиятини бузадиган турлари (масалан, *A. xanthodermus*) ҳам бор. Икки спорали шампиньон – *Agaricus brunnescens* (синоними *A. bisporus*) – барча мамлакатларда кўп ўстирилади ва саноат масштабида ўстириш учун унинг кўп махсус штаммлари яратилган.

Lepiota туркумининг ҳам хуштаъм мева таначали вакиллари бор, аммо ташқи кўриниши, рангсиз споралари, эркин пластинкалари ва оёқчаларидаги халқалари баъзи *Amanita* турлариникига ўхшашлиги туфайли уларни теришмайди. Аммо *Amanita* туркуми турларидан фарқли ўлароқ, буларнинг вольвалари йўқ. Туркумнинг кўп учрайдиган ва базидиокарплари катта бўлган тури «соябон қалпоқчали замбуруғ» (*Lepiota procera*) туридир.

Заҳарли *Chlorophyllum molybdites* тури соябон қалпоқчали замбуруғга ўхшаши (аммо споралари яшил) туфайли, АҚШда инсонлар у билан кўп заҳарланади. Беморлар одатда тез соғаяди, аммо баъзан қусиш ва ич кетиши тана кучли сувсизланишига ва анафилактик шок ривожланишига олиб келиши кузатилади. Бу қалпоқчали замбуруғ газонлар ва яйловларда катта «жодугар доиралари» ни ҳосил қилади.

Ушбу оиланинг *Leucocoprinus gongylophorus* турини чумолилар кўпайтиради.

Оила: Строфореа (*Strophariaceae*). Бу оилага тахминан 9 та туркум мансуб. Яхшироқ ўрганилган учта туркуми (*Stropharia*, *Naematoloma*, *Psilocybe*) турларининг пластинкалари ёпишган ва споралари қизғиш-кўнғир тусли. Булар орасида микориза ҳосил қилувчилари йўқ.

Туркум: Псилоцибе (*Psilocybe*). Базидиокарплари кичик, конус шаклли, оёқчалари анча узун, нозик. Етилган мева таначаларининг оёқчаларида халқалари бўлиши ёки бўлмаслиги мумкин. Ушбу туркумнинг фанга маълум бўлган 144 та туридан 81 тасининг галлюцинация чакирувчи хусусияти бор. Уларнинг мева танаси эзилганида ёки синдирилганида кўк тус олади; *Stropharia*, *Conocybe* ва *Gymnopilus* туркумларининг галлюциноген турларида ҳам базидиокарп кўк тус олиши кузатилади. *Psilocybe* туркуми турларини озуқа муҳитларида ўстириш ва мева таначаларини олиш мумкин. *Psilocybe cubensis* тури энг кўп ўстирилади. Туркумнинг бу ва бошқа галлюциноген турларини ўстириш АҚШ да таъқиқланган.

Psilocybe mexicana турини ва ушбу туркумнинг бир қатор бошқа турларини Мексикада «муқаддас, ёки илоҳий қалпоқчали замбуруғлар» деб аташади ва маҳаллий аҳоли уларни асрлар давомида ўз маросимларида истеъмом қилишган. Бу қалпоқчали замбуруғлар таркибида N-метилланган триптаминларга мансуб бўлган псилоцин ва псилоцибин номли галлюциноген бирикмалар мавжуд. Уларнинг таъсири ЛСД наркотик моддасиникига ўхшайди, истеъмом қилинганидан кейин 1-4 соатгача давом этади ва кўпинча ҳушдан кетиш билан якунланади.

Оила: Копринацеа (*Coprinaceae*). Бу оиланинг яхши ўрганилган туркумлари (*Coprinus*, *Psathyrella*, *Panaeolus*) нинг споралари қора, қизғиш-кўнғир ёки қизғиш-қора тусли. Турлари сапротрофлар ёки баъзилари *Agaricales* тартибининг бошқа турларида микопаразитлардир. *Coprinus* турларининг споралари қора тусли, пластинкалари «эриб», сиёҳ тусли суюқлик ҳосил қилади ва унинг томчилари емирилаётган қалпоқчадан оқиб туради. Шу сабабдан бу туркум турларини «сиёҳ замбуруғлари» дейишади. Туркумнинг *Coprinus comatus* (13.8, А-расм) турининг ёш базидиокарплари ва *C. atramentarius* турининг мева таначалари истеъмомга яроқли (кейинги тур спиртли ичимлик билан бирга

истеъмол қилинса ошқозон-ичак системасида муаммо пайдо бўлади). Сиёҳ замбуруғлари Ўзбекистонда ҳам тез-тез учрайди.

Panaeolus туркумининг деярли барча турлари заҳарли ва галлюциноген хусусиятли. Уларнинг баъзилари псилоцибин синтез қилади. Буларни истеъмол қилиш учун табиатда тўпланадиган «сиёҳ қалпоқчали замбуруғлари» билан адаштириш хавфи мавжуд.

Оила: Плутеацеа (*Pluteaceae*). Бу оила турлари дарахт қисмлари ва бошқа ҳар хил субстратларда сапротрофлардир, споралари нимранг тусли. *Pluteus* ва *Volvariella* туркумлари кўпчиликка маълум. *Pluteus cervinus* тури хуштаъм ва ёйишли. *Volvariella volvacea* (ва *V. diplasca*) тури саноат масштабида ўстириладиган қалпоқчали замбуруғлар қаторига киради.

Оила: Кортинариацеа (*Cortinariaceae*). Бу катта оилага мансуб турларнинг споралари қизғиш-қўнғир тусли, аммо *Strophoraceae* ва *Agaricaceae* оиласи споралариникидан анча очроқ.

Cortinarius туркуми турлари базидиокарпларининг қалпоқчасидан оёқчасига тушадиган ўргимчак инидай юпка умумий пардаси бор. Улар тупроқда ҳар хил ёғочли субстратларда ўсади. Кўп турлари эктомикориза ҳосил қилади, кўп бошқалари заҳарли. Истеъмол қилган инсонларни ўлимга олиб келувчи *Cortinarius orellanus* тури билан Польшада бирданига 102 одам заҳарланганлиги ва улардан 11 таси ўлганлиги хабар қилинган.

Pholiota туркумининг айрим хушбаъм турлари кўп учрайди ва истеъмол қилинади, улардан баъзиларини таркибида целлюлоза бўлган субстратларда сунъий кўпайтиришади.

Inocybe ва *Galerina* туркумларининг базидиокарплари майда, конус шаклли. Ҳар икки туркумнинг айрим турлари заҳарли ва уларнинг кейингиси аматоксинларни синтез қилади. Унинг базидиокарплари сарғиш-апельсин тусли.

13.2. ГАСТЕРОМИЦЕТЛАР (*GASTEROMYCETES*) ГУРУҲИ

Ушбу полифилетик гуруҳга мансуб бўлган базидиомицетларнинг базидиоспоралари базидиокарп ичида етилади ва улар пассив усулда тарқалади. Базидиокарпларининг **перидий**, деб аталувчи ташқи ёпинғичи бор. У бир, икки ёки уч қатламдан иборат бўлиши мумкин. Агар бир қатламдан ташкил топса, уни перидий дейишади, икки ёки уч қатлам мавжуд бўлса, ташқиси экзоперидий, ичкиси эндоперидий ва ўртадагиси мезоперидий дейилади. Перидий қоғоздай юпка ёки қалин, резинасимон ёхуд қаттиқ бўлиши, споралар етилганида табиий тешик ҳосил қилиб очилиши ёки доим ёпиқ ҳолда қолиши ва споралар у емирилганидан кейин чиқиши мумкин.

Базидиокарпнинг перидий билан ёпилган фертил қисми **глеба**, деб аталади. Тур билан боғлиқ ҳолда глеба тўқимаси юпка қобиқли генератив гифалардан ёки ҳам генератив, ҳам скелет гифаларидан ташкил топиши мумкин. Қалин қобиқли скелет гифалари **капиллиций**, деб аталади ва улар таксономик аҳамиятга эга.

Яхши риволанган гименийси бўлган ҳар қандай гастеромицет замбуруғда уни одатда базидиокарп ривожланишининг фақат илк босқичларида кўриш мумкин ва споралар тарқалиши пайтига келиб гимений йўқолиб кетади.

Гастеромицетларнинг базидиялари бир хужайрали холобазидиялар бўлиб, ҳар хил турларда уларнинг шакли ҳар хил – оддий гифа шакллилиаридан то овоид ёки шарсимонгача. Улар глебанинг кичик кавакчалари ёки локулларида фертил участкаларда ёки базидиокарпнинг махсус жойларида ёхуд перидиола, деб аталувчи кичик, думалоқ ёки линза шаклли таначаларда ҳосил бўлиши ёхуд глебанинг барча қисмларида равон тарқалган ҳолда жойлашиши мумкин.

Кўп гастеромицетларнинг ҳар бир базидиясида тўрттадан кўп спора ҳосил бўлади. Тур билан боғлиқ ҳолда споралари цилиндр, овоид ёки думалоқ шаклли, усти силлиқ ёки сўғаллар билан қопланган ёхуд тўрсимон ва сўғалчалар билан қопланган бўлиши мумкин.

Қобиклари кўпинча қалин ва кўп қатли. Кўп турларнинг спораларининг цитоплазмаси фақат битта ёки бир неча липид таначаларидан ташкил топади.

Кўп гастеромицетларнинг базидиокарплари ер устида, баъзилариники қисман ёки тўла ер остида ҳосил бўлади. Ер усти формаларининг базидиоспоралари базидиокарп емирила бошлаган пайтда шамол ва сув билан тарқалади. *Phallales* тартиби турларининг шилимшиқ модда билан қопланган споралари ҳашаротлар воситасида тарқалади. Ер ости формаларининг споралари уларни истеъмол қиладиган умуртқасиз ва сутэмизувчи ҳайвонлар ёрдамида тарқалади; улар ҳайвонларнинг ошқозон-ичак системасидан ўтганида ҳаётчанлигини йўқотмайди.

Гастеромицетларнинг аксарияти сапротрофлар, айримлари микориза ҳосил қилувчилар бўлиб, улар орасида фитопатоген турлари йўқ. Тахминан 200 та тури субтропикларда, бошқалари тропикларда тарқалган. *Nia* туркуми турлари денгиз шароитида дарахтларни чиритади. *Pisolithus tinctorius* қарағай дарахтлари билан эктомикориза ҳосил қилувчи муҳим тур сифатида кенг қўламли янги ўрмонзорларни барпо этишда ишлатилади. *Phallales* тартибининг *Dictyophora duplicata* турининг базидиокарплари Осиёнинг айрим минтақаларида маҳаллий аҳоли истеъмол қиладиган қимматли озуқа маҳсулоти ҳисобланади. Саноатда сунъий кўпайтирилмаса ҳам, дунёнинг ҳар хил мамлакатларида бир қатор «дождевик» замбуруғлар (*Clavatia cyathiformis*, *C. gigantea*) кўп истеъмол қилинади.

Айрим гастеромицетларнинг базидиоспоралари қон кетишини тўхтатади. *Phallales* тартибининг айрим турлари ветеринарияда ва тиббиётда афродизиак сифатида қўлланилган.

Гастеромицетлар классификацияси. Айрим муаллифлар гастеромицетларнинг 9 та тартибини қабул қилишган; қуйида уларнинг бешта тартиби (*Lycoperdales*, *Tulostomatales*, *Sclerodermatales*, *Phallales* ва *Nidulariales*) ва битта норасмий гуруҳининг қисқача таснифлари келтирилади.

Тартиб: Ликопердалес (*Lycoperdales*). Бу тартибга «дождевик» замбуруғлари ва «ер юлдузлари», деб аталадиган замбуруғлар мансуб. Глебалари кукунсимон, споралари одатда оч тусли, капиллицийлари яхши ривожланган; етилган глебалар 2-4 қатли перидий билан қопланган. улар мева таначалари етилгунигача сақланади. Баъзи муаллифлар бу тартибни 4-5 та оилага бўлишади.

Оила: Ликопердацеа (*Lycoperdaceae*). Бу оилага «дождевик» замбуруғлари киради. Булар таркибида ёғочли материал бўлган, чириётган субстратларда, газонларда, ўтлар орасида ва тупроқда кўп учрайди. Айрим турлари Ўзбекистонда ҳам тарқалган. Кўп «дождевик» лар ички қисми оқ тусли бўлганида истеъмолга яроқли, аммо баъзилари ичакларда муаммо туғдириши мумкин. Споралар ҳосил бўла бошлаганида мева танасининг маркази сариқ тус олади ва таъми бузила бошлайди.

Бу оила турларининг мева таначалари экзоперидий ва эндоперидий билан қопланган. *Clavatia* туркуми турларининг споралари базидиокарп бир неча жойларидан йиртилганида чиқади. *Clavatia gigantea* турининг базидиокарплари йирик, диаметри 70-80 см ва ундан ҳам катта бўлиб, ҳар бирининг ичида 7 триллион спора ҳосил бўлиши мумкин. *Clavatia cyanthiformis* турининг мева таначалари нок шаклли ва кичикроқ.

Lycoperdon туркумига кўп оддий «дождевик» турлари киради. Экзоперидийларининг усти сўғалчалар, тикончалар ёки гранулалар билан қопланган, тезда емирилиб кетади ва фақат эндоперидийси қолади. Базидиокарпга ҳар қандай механик таъсир бўлганида эндоперидийнинг кичик тешигидан споралар кукунга чиқади. *Bovista* туркуми *Lycoperdon* туркумига яқин бўлиб, ундан капиллицийларининг тузилиши билан фарқланади.

Оила: Геастрацеа (*Geastaceae*). Бу оилага «ер юлдузлари» киради. Улар тропикларда тарқалган, Узоқ Шарқ минтақасида ҳам учрайди. Мева таначалари майда, перидийси уч қатли. Экзоперидий ва мезоперидий бир-бири билан бириккан ва ажралмайди, улар намланганида 4-12 та юлдуз учлари каби бўлак ҳосил қилиб, бўлиниб

кетади. *Radigera* туркумида эндоперидий емирилиб кетади, *Geastrum* туркумида эса споралари устыцага ўхшаш тешик орқали чиқади.

Тартиб: Тулостоматалес (*Tulostomatales*). Бу тартибга «оёқчали дождевиклар» киради. Базидиокарплари одатда ер устида, аммо ривожланишининг илк боскичларида ер остида жойлашиши мумкин. Перидийлари икки қатли. Бу тартибга икки оила киради.

Оила: Калостоматацеа (*Calostomataceae*). Бу оилага битта – *Calostoma* – туркуми мансуб. Экзоперидийлари желатинасимон ва йўқолиб кетувчи. *Calostoma cinnabarina* турининг рангсиз экзоперидийси остидаги апельсин-қизил тусли эндоперидийси яхши кўринади.

Оила: Тулостоматацеа (*Tulostomataceae*). Бу оилага 8 та, жумладан *Tulostoma* ва *Battarea* туркумлари киради. *Tulostoma* туркуми турларининг базидиокарплари кичик, диаметри 1 см гача, оёқчаларининг узунлиги кўпинча 4-5 см. *Battarea* туркуми турларининг мева таначалари йирикрок, қалпоқчасининг кенглиги 2,5-5 см, оёқчасининг узунлиги 30 см гача.

Тартиб: Склеродерматалес (*Sclerodermatales*). Перидийлари қалин, глеблари тўқ тусли. Бу тартибга учта оила ва 6 та туркум киради. Қуйида уларнинг учта туркуми ҳақида қисқача маълумотлар келтирилади.

Туркум: Склеродерма (*Scleroderma*). Бу туркум турлари дунёнинг ҳар хил минтақаларида кенг тарқалган ва улар кўп буталар ва дарахтлар билан эктомикориза ҳосил қилади. Базидиокарплари кўпинча овал шакли, диаметри 5-6 см. Перидийлари жуда қалин, қаттиқ, турғун, етилганида устки қисми ёрилиб, очилади ва ичидан қорамтир тусли глебаси кўринади. Базидиоспоралари кичик, кўнғир-қизғиш тусли, ўриснўхат шакли, оқ гифалар тўплами билан қопланган ва **перидиолалар**, деб аталадиган таначалар ичида ҳосил бўлади. Перидийси очилганида унинг ичида қорамтир спораларининг кукун шакли тўплами чиқади.

Туркум: Астрейс (*Astaeus*). Бу туркум турлари ҳам кенг тарқалган ва эктомикориза ҳосил қилувчилардир. Нам шароитда уларнинг базидиокарплари юқорида баён этилган *Geastrum* туркуминикига ўхшаб кетади, шу сабабдан буларни «сохта ер юлдузлари» дейишади. Қуриганида экзоперидий паллалари ёрилиб, очилади ва эндоперидий билан қопланган базидиокарп кўринади.

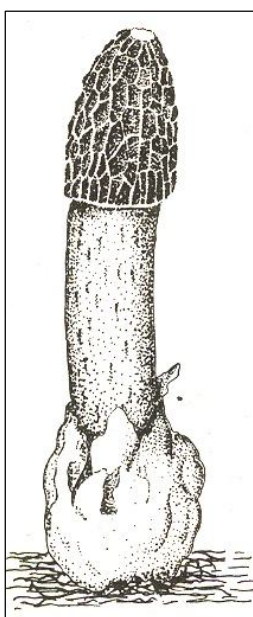
Туркум: Писолитус (*Pisolithus*). Бу туркумга битта – *P. tinctorius* – тури киради. Бу тур дунёдаги деярли барча дарахтлар, жумладан, *Pinus* туркуми турлари билан эктомикориза ҳосил қилиши мумкин. Базидиокарплари овал ёки тўқмоқ шакли, бўйи 18 см дан узун бўлиши мумкин. Бироз шилимшиқ билан қопланган ёш глебаларида сиёҳ тусли суюқлик ҳосил бўлади. Бу даврда глеба ичида (узунасига кесмасида) яққол кўринувчи, овоид ёки шар шакли перидиолаларни кўриш мумкин. Мева таначасидан базидиоспоралар кукун шаклида чиқади.

Бу замбуруғ қарағай кўчатларининг илдизларига юктирилганида ушбу кўчатлар ноқулай шароитларда (юқори тупроқ харорати, тупроқ унумдорлиги жуда паст ва тупроқ нордон бўлиши) осон тутиб кетиши аниқланган. Бу усул (қарағай кўчатлари илдизига *P. tinctorius* турини сунъий юктириш) 1980-йилларда АҚШ да кенг қўламда қўлланилган.

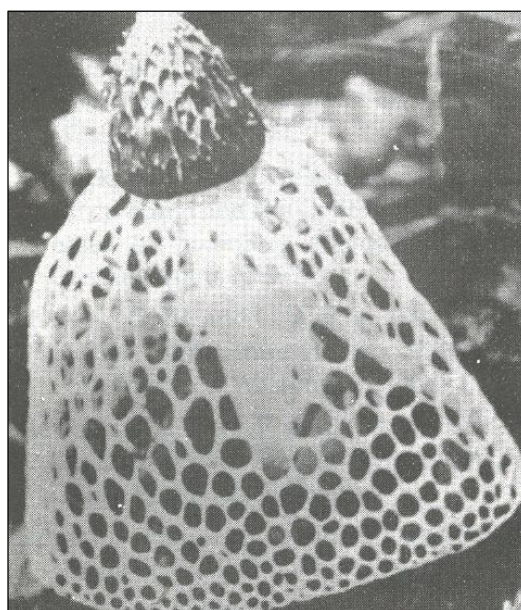
Молекуляр тадқиқотлар кўрсатишича *P. tinctorius* тури *Boletaceae* оиласининг *Gyrodon* туркумига яқин қариндош эканлиги аниқланган.

Тартиб: Фаллалес (*Phallales*). Бу тартибга тахминан 50 та, асосан топикларда учрайдиган турлар киради ва уларнинг аксарияти ажойиб шакли ва ёрқин тусли мева таначаларига эга. Буларнинг базидиокарпларининг ҳиди ўта бадбўй (*Protuber* туркуми истисно), шу сабабдан уларни ғарбда «сассиқ шохлар» (stinkhorns), деб аташади. Кўп турларнинг базидиокарплари олдин қисман ёки бутунлай ер остида ҳосил бўлади ва кейин, етилганида ер устига чиқади. Баъзи олимлар бу тартибни олти оилага бўлишган ва уларнинг учтасида (жумладан, *Protuber* туркуми турларида) ер ости базидиокарплар

ёрилиб очилмайди. Бу ерда биз ер усти мева таначаларига эга бўлган иккита *Phallaceae* ва *Clathraceae* оилалари ҳақида қисқача маълумот келтирамиз. Буларнинг базидиокарпларининг оёқча қисми **рецептакулум**, деб аталади ва унинг тузилиши таксономик аҳамиятга эга. Ёш базидиокарплари оқиш тусли, тухум шаклли, катталиги ҳам товук тухумидай келади (уни русча «жодугар тухуми – «ведьмино яйцо», деб аташади). Уларнинг остки қисмида субстратдан ўсиб чиққан ризоморфлари мавжуд. Замбуруғ мева танасининг барча қисмлари ушбу «тухум» ичида ҳосил бўлади. Перидийси уч қатли, ташки ва ички қатлари терисимон, мезоперидийси шилимшиқ моддадан иборат. Бир неча кун ривожланган тухумнинг перидийси ёрилади ва тахминан 5 соатда унинг ичидан рецептакулум ва глеба тўла ўсиб чиқади. Перидий қолдиқлари рецептакулум асосида вольва ҳосил қилади (**13.9-расм**). Эркин ҳолатга чиққан глеба ўз-ўзидан емирилади ва споралари сассиқ ҳидли, шилимшиқсимон яшил суюқлик ичида жойлашади. Бу хид хашаротларни жалб этади ва споралар уларнинг оғиз қисми ва бошқа аъзоларига ёпишиб ёки ютилганида уларнинг ичагидан ўтиб, тарқалади.



13.9-расм. *Phallus impudicus* турининг ташки кўриниши (Fischer, 1933, расми; Мюллер, Лёффлер, 1995 дан олинган)



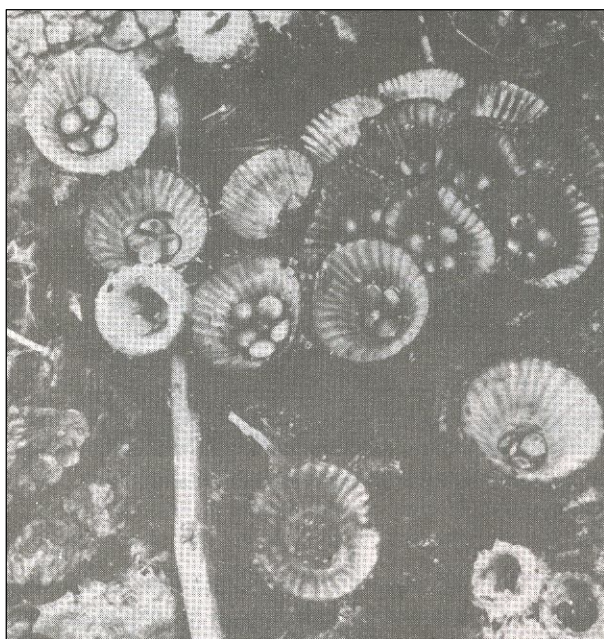
13.10-расм. *Dictyophora duplicata* турининг ташки кўриниши; юпқа ва майин индузийсига диққат қилинг (С. Shien расми; Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)

Оила: Фаллацеа (*Phallaceae*). *Phallus* туркуми турларининг рецептакулуми оддий, ғовак оёқча шаклли, глебалари қалпоқча қисмининг қобирғалари ёки ўйиқчалари ораларида жойлашади (**13.9-расм**). *Dictyophora* туркумининг базидиокарплари ҳам *Phallus* туркуминикига ўхшайди, аммо уларнинг кўп турларида (аммо барчасида эмас) **индузий**, деб аталадиган чиройли тўрсимон «кўйлаги» бор (**13.10-расм**). *D. duplicata* Осиёнинг айрим минтақаларида саноат масштабида ўстирилиши ҳақида юқорида айтилган эди. *Mutinus caninus* турининг рецептакулумининг уски қисми қизғиш, пастки қисми очроқ ва глебаси ифлос-яшил тусли.

Оила: Клатрацеа (*Clathraceae*). Рецептакулумлари ёки тўрсимон, думалок бош шаклли ёхуд 3-4 та учки қисмида бирикувчи колонналардан ташкил топади. *Pseudocolus* туркуми турларининг рецептакулуми калта оёқча устида жойлашган, *Linderia* туркуми турларининг рецептакулумларининг оёқчаси йўқ.

Тартиб: Нидулариалес (*Nidulariales*). Бу тартиб турлари тупроқда, гўнгда, барглари, дарахтлар қолдиқлари ва қуриган новдалари каби субстратларда сапротрофлардир. Бу тартибга иккита – *Nidulariaceae* ва *Sphaerobolaceae* – оилалари киради.

Оила: Нидулариалецеа (*Nidulariaceae*). Булар сапротроф целлюлоза парчаловчилар бўлиб, дарахларнинг тўкилган барглари, қуриган новдаларида, бир тури (*Cyathus stercores*) эса гўнгда учрайди. Базидиокарплари жуда кичик, диаметри 0,5-5 мм, косача шаклли, кўринишидан ичида тухумлари бўлган қуш уясига ўхшайди, шу сабабдан уларни «қуш уяси замбуруғлари – bird’s nest fungi», деб аташади (13.11-расм). Етилган мева таначаси ичида бир нечта линза ёки эллипс шаклли перидиолалар мавжуд бўлади. «Йўл-йўл косача» (*Cyathus striatus*) турида базидиокарп қопқоқ (эпифрагма) билан ёпилган бўлиб, етилганида у йиртилади ва ичидаги перидиолалари кўринади. Улар глебанинг мустақил камералари бўлиб, ўз қобиғига ва оёқчаларига эга. Оёқчаси ичида *фуникулус*, деб аталадиган, пружинага ўхшаб буралган иплари бор; мева таначасига ёмғир томчиси тушганида бу «пружина» тўғриланади, оёқча узилади ва перидиола ташқарига куч билан отилади. Фуникулус ёрдамида перидиола дарахт қисмларига ёпишиб олади.



13.11-расм. Қуш уяси замбуруғи
Cyathus striatus нинг
базидиокарплари. 5^х
(Н. J. Brodie расми, Alexopoulos et al.,
2007 дан олинган)

Nidulariaceae оиласига олтита – *Cyathus*, *Nidularia*, *Nidula*, *Nidulariopsis*, *Mycocalia* ва *Crucibulum* туркумлари киради. Улар базидиокарпларининг шакли, туси, фуникулуслари бор ёки йўқлиги билан фарқланади.

Оила: Сфероболацеа (*Sphaerobolaceae*). Бу оилага бир – *Sphaerobolus* – туркуми киради. Сфера шаклли етилган базидиокарплари кичик, диаметри 2,5 мм дан ошмайди. Перидийси олти қатли. Базидиокарпда фақат битта шар шаклли глеба (перидиола) мавжуд бўлиб, у базидиокарпдан куч билан (569 см гача масофага) отилади ва бу ҳатто инсон қулоғига «пинг», қилиб эшитилади.

Бошқа гастеромицетлар. Булар илгари Гименогастралес (*Hymenogastrales*) гуруҳига киритилар эди. Бу полифилетик гуруҳ турларининг базидиокарплари ер юзасида бўлганлари «*секотиоид*» типига (13.4, 6-расм), ер остида ҳосил бўладиганлари эса «сохта трюфелларга» мансуб. Секотиоид базидиокарплар, *Agaricales* тартибидаги қалпоқчали замбуруғлар каби, оёқчалар ва ўзига хос «қалпоқчалар» га эга. Рибосома ДНК лари анализлари асосида кўп секотиоид гастеромицетлар ва сохта трюфеллар агарикоид қалпоқчали замбуруғларга қариндош эканлиги аниқланган. Эволюцион нуқтаи назардан секотиоид формалар қалпоқчали замбуруғлар ва сохта трюфелларнинг оралик гуруҳи ҳақидаги гипотезанинг ҳам баъзи молекуляр далиллари олинган.

Elasmomyces, *Macowanites* ва *Endoptychum* туркумлари секотиоид турларнинг, *Hydnangium* ва *Pseudohydangium* туркумлари эса сохта трюфелларнинг мисоллари бўлиши мумкин. Гастеромицетлар орасида ўсимлик ва ҳайвонлар патогенлари мавжуд эмас ва улар сапротрофлар, баъзилари (*Rhizopogon* туркуми турлари) микориза ҳосил қилувчилардир.

13.3. АФИЛЛОФОРАЛЕС (APHYLLOPHORALES) ТАРТИБИ

Қириш. Бу гуруҳ ҳам полифилетик бўлиб, унинг таркибига тартибдаги систематик ўрни ҳали охиригача аниқланмаган тахминан 1200 та тур киради. Буларнинг мева таначалари қоғоздай юпқа ва кўзга ташланмайдиган қатламдан ташкил топиши ёки ўлчамлари катта, ҳар хил шаклларга эга бўлиши мумкин.

Умуман олганда *Aphyllorales* тартиби турларини холобазидиялари мавжуд бўлган, аммо пластинкалари бўлмаган гименомицетлар, деб аташ мумкин. Базидиокарплари гимнокарп усулида ҳосил бўлади (13.7-А-расм), яъни гименийлари споралари ҳали етилмаган даврдан бошлаб очик бўлади. Бу белгиси билан улар гименийлари споралар етилишигача ёпиқ бўладиган гастроид турларнинг ангиокарп усулида ривожланишидан фарқланади. Афиллофоид турларнинг гименийлари базидиокарпнинг бир тарафида жойлашиши (unilateral тип) ёки бутун юзасини қоплаб туриши (амфиген тип) мумкин. Гименофор ва унинг юзасидаги гимениал қатлам силлиқ, қобирғали, сўгаллар ёки тишчалар билан қопланган бўлиши, найчалар ёки пластинкалардан ташкил топиши мумкин. Базидиокарп танаси қоғозсимон, терисимон ёки ёғочдай қаттиқ бўлиши мумкин ва улар, қалпоқчали замбуруғлардан фарқли ўлароқ, чиришга чидамли.

Афиллофороид турларнинг аҳамияти уларнинг тупроқда тўкилган барглари, дарахтлар пўсти ва тирик дарахтларнинг ёғочлик қисмлари каби субстратларда сапротрофлар сифатидаги фаолияти, биринчи навбатда целлюлоза ва лигнин парчалаши билан боғлиқ; баъзи турлари дарахтлар ва бошқа ўсимликлар ҳамда бошқа замбуруғлар, жумладан лишайник ҳосил қилувчи замбуруғларнинг ҳақиқий паразитларидир. Булар орасида ўрмон дарахтлари билан микориза ҳосил қилувчи турлар ҳам мавжуд.

Кўп афиллофороид турлар илгаридан нобуд бўлган дарахтларнинг ёғочларини чиритади, аммо айрим, асосан *Polyporaceae*, *Hymenochaetaceae*, *Stereaceae* ва *Hericiaceae* оилаларига мансуб турлар дарахтлар танасига ҳар хил яралар орқали киришга ихтисослашган бўлиб, уларнинг ўзақлариги ўтади ва чиритади. Шу билан бирга кўп дарахтларнинг махсус ҳимоя механизми мавжуд бўлиб, улар танасида бу замбуруғлар тарқалишини чегаралаб ёки тўхтатиб қўйиши мумкин. Тартибнинг баъзи турлари дарахтлар танасида рақ яралари ҳосил бўлиши, дарахтнинг ўзаги ва бошқа ёғоч қисмлари чиришини ҳамда илдиз чиришини кўзғатади; улар билан томир тўқималари зарарланган дарахтлар нобуд бўлиши мумкин. Бундай замбуруғлардан *Heterobasidion annosum*, *Phellinus weirii* ва *Inonotus tomentosus* (ҳамда *Agaricales* тартибининг *Armillaria* туркуми) турлари дарахтларнинг нобуд бўлган илдиз системаларида мицелий шаклида **бир аспр давомида** ҳаётчанлигини сақлаши ва мицелий билан контакт ҳосил қилган барча ёш, соғлом дарахтларнинг илдизларини мунтазам равишда зарарлаб туриши мумкин.

Ёғоч ва тахта маҳсулотлари афиллофороид замбуруғлар кўзғатадиган чиришга чидамсиз. Бу замбуруғлар билан ёғочдан қурилган уйлар, столбалар, темир йўл шпалалари, шахта устунлари ва ҳ. чириши кенг тарқалган. Шу сабабдан инсонлар ҳаётида ишлатиладиган ёғоч ва тахта маҳсулотларини чиришдан асраш мақсадида бутун бир саноат соҳаси яратилган. Тахта-ёғоч қуруқ чиришини кўзғатувчи *Serpula lacrymans* ва баъзи б. афиллофороид турлар Европа қитъасидаги уйларга доимий таҳдид қилиб туради. Аммо бу замбуруғлар фақат ташқарисидан қуруқ бўлиб кўринади, ҳақиқатда улар ўзларининг ризоморфлари ва арқончалари ёрдамида намликни субстратдан узоқларда жойлашган жойлардан ҳам олиши ва танасини ушбу сув билан таъминлаши мумкин.

Agaricales тартибидаги каби, *Aphyllphorales* тартиби, *Polyporaceae*, *Corticaceae*, *Cantarellaceae* ва *Thelephoraceae* оилаларининг ўрмонларда тарқалган турлари ўрмон дарахтлари билан эктомикориза ҳосил қилиши хабар қилинган.

Ушбу тартибнинг *Corticaceae* ва *Lachnocladiaceae* оилаларининг кўп турлари тез қуриб қолувчи субстратларда (масалан, дарахт пўсти, дарахтда осилиб қолган қуриган новдаларда) учрайди ва улардан айримлари катагимений, деб аталган гимений ҳосил қилади. Катагименийда базидиялар чуқур жойлашган бўлиб, улар етилганида уларни химояловчи стерил тузилмалар ораларидан ўсиб чиқади. Бу замбуруғларнинг гименийлари кўп марталаб намланиши ва қуришидан кейин ҳам яна базидиоспоралар ҳосил қилиш қобилиятига эга.

Баъзи афиллофороид замбуруғлар ҳашаротлар билан алоқада бўлиши мумкин. Кўп ва ҳар хил оилаларга мансуб қўнғизлар замбуруғлар билан озикланади ва улар чиритган дарахт тўқималарида йўллар ҳосил қилади. Бошқа афиллофороид турлар дарахт арилари (*sigicoid*) ва термитлар билан алоқаларда бўлади; табиатда бу замбуруғлар мустақил учраши мумкин, аммо дарахт арилари фақат ушбу замбуруғлар билан бирга учрайди. Бу замбуруғлар ҳашаротлар учун озуқа бўлиши ва ферментлари билан ҳашаротларнинг бошқа озуқаларининг сифатини яхшилаши тахмин қилинади.

Aphyllphorales тартибининг кўп турларининг базидиокарплари тиббиётда аҳамиятга эга. *Ganoderma lucidum* турининг линг-чи ёки рейши, деб аталадиган мева таначалари хитойларнинг гиёҳ (шифобахш ўт-алаф) тиббиётида деярли барча касалликларга, жумладан таносил ва саратон касалликларига қарши дори сифатида ҳамда қон тозаловчи, қонда холестерин миқдорини камайтирувчи ва ҳаёт муддатини узайтирувчи восита сифатида реклама қилинади. *Phellinus* туркумининг 12 та тури хиндларнинг халқ тиббиётида қўлланилади. Баъзи афиллофороид турлардан, масалан, *Phlebia* туркуми турларидан антибиотиклар ажратиб олинган ва кўп бошқа турлари ҳам антибиотиклар синтез қилиши аниқланган.

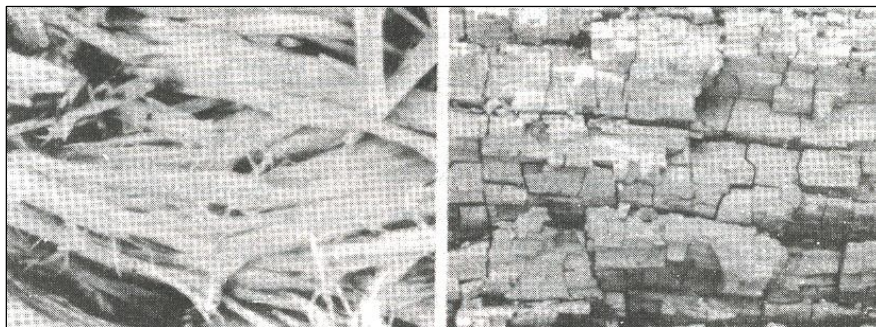
Бир қатор афиллофороид замбуруғлар гиёҳ тиббиётида кенг қўлланилган ва ҳозир ҳам қўлланилмоқда. Улар орасида *Fomitopsis officinalis* тури машҳур бўлиб, унинг базидиокарплари саноат масштабида сунъий кўпайтирилган – улардан олинадиган бирикма туберкулёз билан касалланган беморларни даволашда қўлланилган. Бу замбуруғнинг тиббиётда фойдасини ҳали қадимда Диоскорид кўрсатган, Шимолий Америка хиндулари унинг мицелийсини (моғорини) қон кетишини тўхтатиш учун ишлатишган. Унинг базидиокарпларидан олинган бирикмалар инсон танасидаги яралар ғайритабиий тезлик билан битиб кетишини таъминлаши хабар қилинган.

Айрим афиллофороид замбуруғларнинг базидиокарпларини инсонлар истеъмол қилишади. Булар қаторига «бифштекс замбуруғи» (*Fistulina hepatica* – мазаси ва кўриниши учун шундай ном берилган), *Sparassis crispa*, *Albatrellus* spp., *Grifola frondosa*, «айиққалла» замбуруғи (*Hericum erinaceum*), «олтингугурт замбуруғи» (*Laetiporus sulphureus*), *Wolfiporia cocos* турининг туганаксимон ер ости склероцийлари ва *Polyporus tuberaster* турининг склероцийлари киради.

Ёғоч чириши жараёни. Ёғоч микроорганизмлар томонидан чириши мураккаб жараён бўлиб, бу жараён чириш қўзғатувчи организм тури, ўсимлик тури ва субстрат ичидаги шароитлар билан боғлиқ ҳолда кечади. Чиришни одатда бактериялар ва муайян аскомицетлар бошлайди, ундан кейин ўта агрессив чириш қўзғатувчилари ишга киришади. Булар қаторига 1) юмшоқ чириш қўзғатувчи бошқа, жумладан конидияли аскомицетлар; 2) оқ чириш қўзғатувчи базидиомицетлар ва 3) қўнғир чириш қўзғатувчи, нисбатан кам сонли базидиомицетлар киради. Асосий ёғоч чиритувчилар афиллофороид турлар бўлса ҳам, баъзи агариклар, гастеромицетлар ҳамда *Auriculariales*, *Tremellales* ва *Dacrymycetales* тартиблари турлари ҳам муҳим ёғоч чиритувчилардир.

Базидиомицетлар қўзғатадиган ёғоч чиришларини оқ ва қўнғир чиришга бўлишади. Улардан оқ чириш кўп учрайди. **Оқ чиришни** қўзғатувчи замбуруғлар («оқ чиритувчилар») одатда хужайра деворчаси таркибидаги лигнин, гемицеллюлоза ва

целлюлозани айна бир вақт давомиди ва тахминан тенг пропорцияларда ўзлаштиради. Баъзи оқ чиритувчилар асосан лигнин ва гемицеллюлозани ва кам ҳажмда целлюлозани ўзлаштиради. Оқ чиришнинг бу икки хили бир-биридан кескин фарқ қилмаслиги тахмин қилинади, чунки баъзи афиллофороид турлар (масалан, *Poria medulla-panis*) кенг баргли дарахтларда ҳужайра деворчасининг лигнин қисмини, игнабаргли дарахтларда эса барча компонентларини ўзлаштиради. Оқ чиритувчилар билан зарарланган ёғочнинг толали тузилиши сақланиб қолади, аммо улар чиришнинг охириги босқичларида бир-биридан ипсимон қисмларга ажралиб кетади (емирилади) ва, зарарланмаган ёғочдан фарқли ўлароқ, оқ тус олади (13.12-расм).



13.12-расм. Ёғоч оқ (чапда) ва қўнғир чириши (ўнгда)
(R. Blanchette расми, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)

Кам сонли афиллофороид турлар ва бошқа базидиомицетлар ёғоч қўнғир чиришини кўзгатади («қўнғир чиритувчилар») ва улар кўпинча шимолдаги игнабаргли дарахтларда учрайди. Масалан, Шимолий Америкада барча ёғоч чиритувчи замбуруғларнинг тахминан 10% қўнғир чиритувчилар бўлиб, уларнинг тахминан 80% игнабаргли дарахтларни зарарлайди. Қўнғир чиритувчи билан зарарланган дарахтларнинг қолдиқлари куб шаклли бўлақларга осон уваланиб кетувчи бўлиб, улар асосан таркиби бироз ўзгарган лигнин моддасидан ташкил топади (13.12-расм).

Қўнғир чириш қолдиқлари «гумус» (чиринди) номи билан маълум ва улар тупроқда деярли 3000 йил сақланиши мумкин; улар игнабаргли дарахтлар экосистемаси янгилиниши учун ўта муҳимдир. Игнабаргли дарахтларнинг уруғлари ер танлаб, чириган катта игнабаргли дарахтларнинг қолдиқлари устида қатор бўлиб ўсади. Бунинг сабаби бу қолдиқлар тупроқ азрациясини яхшилаши, намликни яхши ушлаб туриши, эктомикориза ҳосил бўлиши ва азот фиксация қилувчи носимбиотик организмлар кўпайиши учун яхши шароит яратиши, ҳарорат ва тупроқ нордонлигини тартибга солиши ҳамда озуқа моддаларнинг катионлари алмашинувини кучайтиришидир.

Қўнғир чиритувчилар ёғоч ҳужайраларининг полисахаридларини – целлюлоза ва гемицеллюлозани – парчалайди ва жуда кам даражада лигнинни ўзлаштиради ёки унинг шаклини бироз ўзгартиради. Шуниси қизиқ-ки, ёғочдаги целлюлозани тез ўзлаштирадиган бу замбуруғлар ажратиб олинган тоза целлюлозани парчалай олмайди; бундан целлюлоза парчаланиши учун гемицеллюлоза ҳам мавжуд бўлиши лозим эканлигини хулоса қилиш мумкин.

Лигнин ва целлюлоза парчаланишининг биокимёси мураккабдир. Замбуруғларда эволюция жараёнида ўзига хос субстрат танлаш хусусиятлари ҳосил бўлган ва уларнинг айримлари ёғоч хилларига нисбатан ихтисослашган. Қуйида оқ ва қўнғир чиритувчиларнинг ёғоч ва лигнин парчалашининг биокимёси ҳақида қисқа маълумотлар келтирилади (13.3-жадвал).

Оқ чириш кўзгатувчи замбуруғларнинг уч синфга мансуб целлюлолитик ферментлари: 1) гидролитик ферментлари, жумладан синергетик таъсирга эга бўлган глюконазалари ва глюкозидазалари; 2) оксидловчи ферментлари; 3) оксидловчи-тикловчи ферментлари мавжуд. Буларнинг барчаси кучли оқ чиритувчи бўлган *Phanerochaete chrysosporium* турида мавжуд.

Оқ чиритувчилар томонидан лигнин парчаланиши камроқ ўрганилган. *Phanerochaete chrysosporium* ва бошқа оқ чиритувчилар томонидан лигнин парчаланиши жараёни

субстратда азот, олтингугурт ва карбонсувлар камайиши индукция қилади. Лигнин парчаланишида бир неча экстрацеллюлар фенолоксидазалар, жумладан, лакказа, лигнин пероксидаза ва марганец-пероксидазалар топилган. Бу жараён қисман ноферментатив бўлиши мумкин.

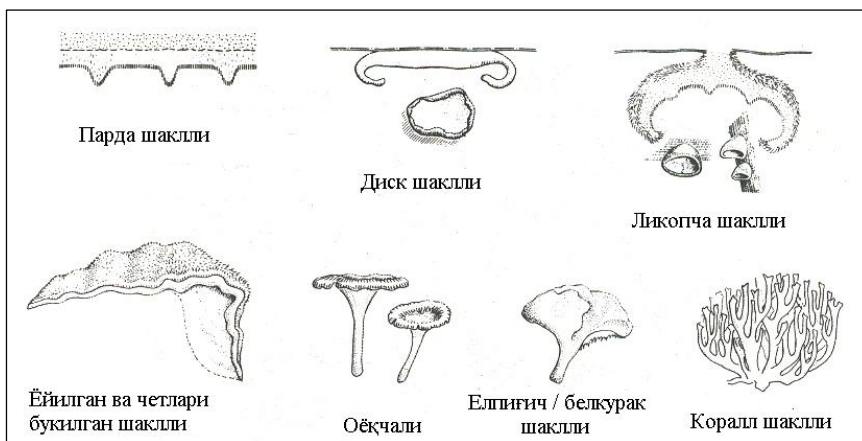
Қўнғир чиритувчилар целлюлоза ва гемицеллюлозани тез парчалашининг механизмлари охиригача аниқ эмас. Бу замбуруғларнинг баъзи ферментлари аниқланган, аммо тадқиқотларда олинган далиллар ёғоч қўнғир чириши жараёни тўла ферментатив эмаслигини кўрсатади.

13.3-жадвал. Ёғоч чириши биокимёси: ёғоч оқ ва қўнғир чиришини қўзғатувчи замбуруғлар целлюлоза ва лигнинни чиритишида ферментатив ва оксидлаш жараёнлари (Alexopoulos et al., 2007)

Замбуруғлар	Целлюлоза парчаланиши	Лигнин парчаланиши
Оқ чиритувчилар	Гидролитик ферментлар (эндо- ва экзоглюканазалар) Оксидловчи ферментлар (целлобиоза) Оксидловчи-тикловчи ферментлар (целлобиоза-хинон редуктаза)	Фенол оксидазалар Лакказа Лигнин пероксидаза Mn-пероксидаза
Қўнғир чиритувчилар	Оксидлаш деполимеризацияси Пероксидазалар Кислородсиз радикаллар Металлопротеинлар Гидролитик ферментлар Эндоглюканазадар Полипептид комплекслари	Деметиллаш жараёни

Жинсий мослик системалари. *Aphyllorphorales* тартибининг тадқиқ қилинган кўп турлари гетероталлик ва жинсий мослик системалари **икки факторли** (тетраполяр). Қўнғир чиритувчиларнинг кўп намояндалари (айниқса *Polyporaceae* оиласи турлари) нинг жуфтлашиш системалари **бир факторли** (биполяр). Афиллофороид турларнинг жуда камчилиги гомоталлик турлардир. Бу тартиб турларининг жинсий мослик системалари ҳақида батафсил маълумотлар адабиётларда мавжуд (Alexopoulos et al., 2007).

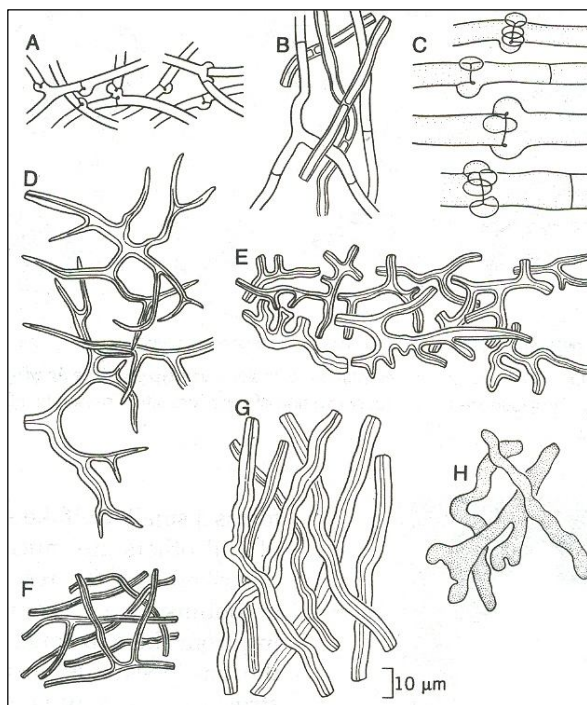
Базидиокарплар одатда иккиламчи гетерокариотик мицелийда ривожланади. Бошқа базидиомицетлардаги каби, кариогамия ва мейоз жараёнлари базидияда бўлади, натижада тўртта бир ядроли базидиоспора ҳосил бўлади, аммо баъзи турларда иккита ёки олтига спора ҳосил бўлиши ҳам маълум. Деярли ҳар доим базидиоспоралар базидиялардан куч билан отилади. Базидиоспоралар рангсиз ёки ҳар хил тусли, қобиғи силлиқ ёки ҳар хил нақшларга эга; баъзи базидиоспоралар нотўғри шаклли.



13.13-расм.
Aphyllorphorales
тартиби
турларида кўп
учрайдиган
базидиокарп
типлари (Eriksson расми [Hjorsten et al., 1987]; C. G. Hahn қайта чизган; Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)

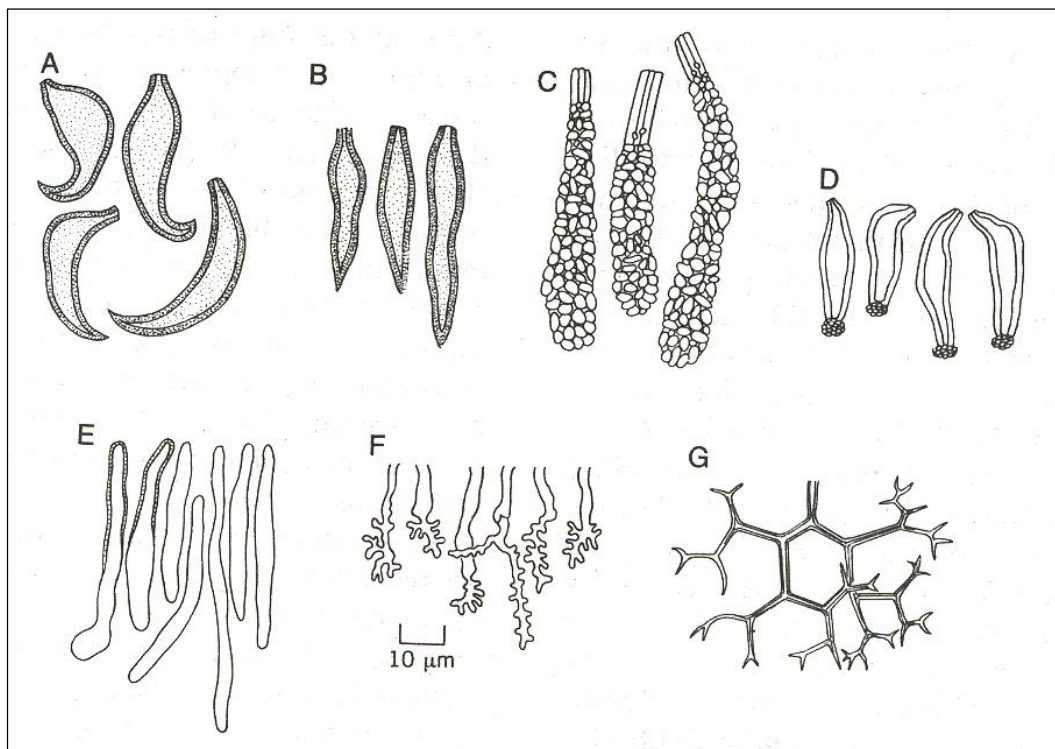
Афиллофороид турларнинг базидиокарплари ҳар хил (13.13-расм), баъзилари йирик ва кўзга яхши ташланувчи, бошқалари кичик ва кўзга ташланмайдиган бўлиши мумкин. Айрим турларнинг базидиокарплари дарахт новдаларида ва ерга тушган шохларида юпка қатлам шаклида бўлиб, улар юзасида базидиялари мавжуд бўлган гифалар қатламидан салгина қалинроқ; бошқалари субстратга ёпишган, анча қалинроқ ва қаттиқроқ ясси пўстлоқ шаклли бўлиши мумкин. Базидиокарплар субстратда ёйилган, ясси (парда шакли – *ресупинат* типли), лycopчa, диск, ёйилган ва четлари букилган, оёқчали, елпиғич-белкурак, воронка, соябон, тўқмоқ, тиш ёки коралл шаклли бўлиши мумкин. Гименийлари гименофор юзасида ҳосил бўлади ва улар силлиқ, қобирғали, тишчалар билан қопланган, найча ёки пластинка шаклли бўлиши мумкин. Найча шаклли гименийлари энг кўп учрайди ва найчалари ораларида тешикчалари (пòралари) мавжуд бўлади. *Agaricales* тартиби турларининг мева таначаларидан фарқли ўлароқ, афиллофороид турларнинг базидиокарплари кам ҳолларда юмшоқ ва чиришларга мойил.

Базидиокарпларнинг микроскопик белгилари, айниқса улардаги гифалар ҳамда гимений ва субгименийнинг стерил аъзоларининг тузилиши (13.14- ва 13.15-расмлар) ҳамда базидиялар ва базидиоспораларнинг морфологияси кўп турларни идентификация қилишда таксономик аҳамиятга эга.



13.14-расм. Афиллофороид замбуруғларнинг базидиокарпларида учрайдиган гифалар типлари. Юпка деворчали генератив гифалар: А - тўқали гифалар, В - тўқасиз гифалар, С - кўп тўқали гифалар; вегетатив гифалар: D, E - боғловчи (ёпишувчи) гифалар; F, G - скелет гифалар; H - глеоплерос гифалар (Gilbertson & Ryvarden [1986] расми; C. G. Hahn қайта чизган; Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)

Генератив гифалар (13.14, А-С-расмлар) барча базидиокарпларда мавжуд, улар септаланган, тўқалари бўлиши ёки бўлмаслиги мумкин, гифа деворчалари юпка (аммо баъзи турларида қалинлашган). Генератив гифалардан базидиялар ва вегетатив гифалар ўсиб чиқади. Вегетатив гифалар септаланмаган; улар боғловчи (13.14, D, E-расмлар), ёки скелет гифалари (13.14, F, G-расмлар) бўлиши мумкин. Боғловчи гифалар одатда шохланган ва буралиб, чувалашиб кетувчи, қобиғи юпка ёки қалин. Скелет гифалари одатда шохланмаган, қобиғи қалин ва қаттиқ, ўсиши индетерминант бўлади. Глеоплерос гифалар юпка қобиқли, таркибининг нур қайтариш қобилияти юқори бўлган гифалардир. Танаси фақат генератив гифалардан ташкил топган мева таначаси **мономайт базидиокарп**, генератив ва ё боғловчи, ёки скелет гифаларидан ташкил топса – **димайт базидиокарп**, генератив, боғловчи ва скелет гифаларидан ташкил топса – **тримайт базидиокарп**, деб аталади. *Agaricales* тартиби турларининг базидиокарплари одатда мономайт, афиллофороид замбуруғларники эса моно-, ди- ва тримайт тузилишга эга.



13.15-расм. Афиллофороид замбуруғларнинг гимений ва субгименийларида учрайдиган стерил элементлар типлари.

A, B - қиллар (щетинки) (*Hymenochaetaceae*); цистидиялар: **C** - ичида кальций оксалат кристаллари мавжуд бўлган; **D** - қалин қобикли, апикал қисми инкрустацияланган, **E** - юпқа қобикли, найча шаклли. **F** - дендофидиялар; **G** - дихогифидиялар (Gilbertson & Ryvarden [1986] расми; C. G. Hahn қайта чизган; Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)

Афиллофороид замбуруғларнинг гименийлари ёки субгименийларида бир неча хил стерил элементлар мавжуд бўлади (**13.15-расм**). Қиллар (щетинки - setae) мавжуд бўлиши *Hymenochaetaceae* оиласига хос. Улар қўнғир тусли, қалин қобикли ва учларига қараб ингичкалашган. Цистидиялар қилларга ўхшайди, аммо одатда узунроқ ва ингичкароқ бўлиб, гимений сатҳидан чиқиб туради; базиларининг ичи кальций оксалат тузининг кристаллари билан инкрустацияланган бўлади. Цистидиолалар етилмаган базидияларга ўхшайди, аммо улардан ингичкалашган учи билан фарқланади. Дендрогифидиялар гименийда учрайди ва улар секреция (суюқлик чиқариш) функциясини бажаради. Дихогифидиялар дендрогифидияларнинг бир хили бўлиб, улардан дихотомик шохланиши билан фарқланади.

Афиллофороид турларнинг ножинсий кўпайиши ва лабораторияда ўстирилиши.

Буларнинг ножинсий пропaгулалари базидиокарп шаклланиши пайтида мицелийда ялпи ҳосил бўлади ва конидиоген ҳужайралари оддий тузилишга эга. *Polyporaceae*, *Hymeromycetaceae* ва *Ganodermataceae* оилалари турлари конидиялардан ташқари хламидоспоралар ҳосил қилади. Хламидоспоралар базидиоспоралар шаклланиши даврида ҳосил бўлиши ёки, *Inonotus rickii* турининг *Ptychogaster* босқичидаги каби, бутунлай базидиоспоралар ўрнига ривожланиши мумкин. Буларнинг мицелийларида бошқа тузилмалар ҳам ҳосил бўлиши мумкин, жумладан, *Wolfiporia cocos* ва *Polyporus tuberaster* турлариининг йирик, истеъмол қилинадиган склероцийлари ҳақида юқорида айтилган эди.

Конидиялари, хламидоспоралари, бульбиллари, стефаноцистлари, гифаларнинг нақшлари ва шохланиш усуллари физиологик белгилари билан биргаликда, кўп

афиллофороид замбуруғларни лаборатория шароитида озуқа муҳитларда ўстириб, уларнинг турларини аниқлашга имкон беради. Уларнинг кўп турлари солод экстрактли агар (ёки сусло агар) каби оддий лаборатория озуқа муҳитларида осон, аммо секин ўсади.

***Aphyllophorales* тартибининг классификацияси.** Бу тартиб катта ва гетероген тузилишга эга бўлган полифилетик гуруҳдир; унинг филогенетик системаси тузилиши устидаги тадқиқотлар давом этмоқда ва охирига етмаган. Ишчи систематика сифатида ҳозир микологлар М.А. Донк (Donk, 1964, 1971a, b) классификациясини қўллашади ва унда ушбу тартибга 23 та оила киритилган (13.4-жадвал). Қуйида уларнинг баъзилари ҳақида маълумотлар келтирилади.

13.4-жадвал. *Aphyllophorales* тартиби оилалари
(Donk, 1971a, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)

<i>Auriscalpiaceae</i>	<i>Coniophoraceae</i>	<i>Hericiaceae</i>	<i>Schizophyllaceae</i>
<i>Bankeraceae</i>	<i>Corticaceae</i>	<i>Hydnaceae</i>	<i>Sparassidaceae</i>
<i>Bondarzewiaceae</i>	<i>Echinodontiaceae</i>	<i>Hymenochaetaceae</i>	<i>Stereaceae</i>
<i>Cantharellaceae</i>	<i>Fistulinaceae</i>	<i>Lachnocladiaceae</i>	<i>Thelephoraceae</i>
<i>Clavariaceae</i>	<i>Ganodermataceae</i>	<i>Polyporaceae</i>	<i>Tulasnellaceae</i>
<i>Clavulinaceae</i>	<i>Gomphaceae</i>	<i>Punctulariaceae</i>	

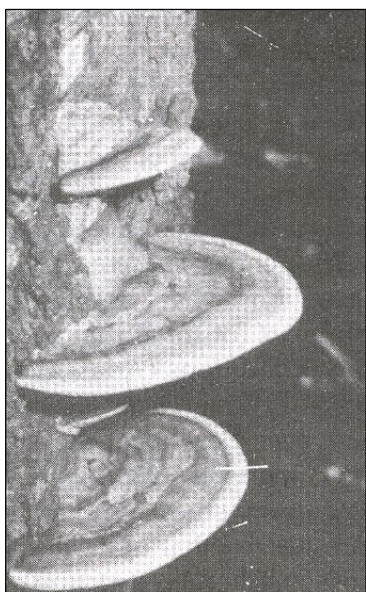
Оила: Ҳименохетацеа (*Hymenochaetaceae*). Оиланинг барча турлари ёғочни оқ чиритувчилар бўлиб, тўқалари йўқ ва қиллари бор. Барча турларининг базидиокарплари зарсимон қўнғир ёки қизғиш-қўнғир тусли, долипор септаларининг қалпоқчалари перфорация қилинмаган; бу белгилари билан ушбу оила *Aphyllophorales* тартибининг барча бошқа оилаларидан фарқ қилади. Базидиоспораларининг қобиғи силлиқ, рангсиз ёки қўнғир. Намояндаларидан мева таначалари бир йиллик бўлган *Inonotus* ва кўп йиллик бўлган *Phellinus* туркумларини кўрсатиш мумкин. Бу туркумлар турлари тирик дарахтлар поясининг ўзагини ва илдизларини чиритувчи паразитлардир. *Phellinus ignarius* тури 80 йил яшаши мумкин ва у ҳар мавсумда дарахт поясида олдинги йиллари ҳосил қилган базидиокарплари устида янги базидиокарпларини ҳосил қилади. *Hymenochaete* ва *Hydnochaete* туркумларининг базидиокарплари тўкилган қуриган новдаларда ҳосил бўлади, улар юпка, ясси, ёйилган (распростёртые) шаклли (13.13-расм). *Inonotus dryades* турининг базидиокарплари юзасида тўқ-сарик тусли суюқлик томчилари ҳосил бўлади ва у айрим бактерияларга қарши антибиотик фаоллигига эга.

Оила: Ганодерматацеа (*Ganodermataceae*). Турлари ёғочнинг оқ чиритувчилари, кўпинча лигнинни ҳам емириш хусусиятига эга. Базидиокарпларининг усти лаклангандай ялтироқ. Базидиоспоралари овоид, кўпинча бир учи кесилган шаклли, туси зарсимон қўнғир. Уларнинг қобиғи икки қатли ва устунчалар билан ажратилган, ташқи қатининг ичига эгилиб, кирган жойлари борлиги учун, қобиқ доғлар билан қопланган шаклга эга. Бу белгилари асосида ушбу оила турларини ҳатто битта базидиоспорасига қараб ҳам аниқлаш мумкин. Барча турлари тримайт гифа системасига ва генератив гифалари тўқаларга эга.

Ganoderma туркуми турлари муътадил иқлимли минтақаларда дарахтлар ўзагини ва илдизларини чиритувчилар бўлиб, улар муайян шароитларда патогенлик намоён қилади. Бу туркумнинг бир тури ёғочдаги лигниннинг 99% ни ўзлаштириши мумкин, натижада ҳосил бўлган, ярим кукун шаклли дарахт қолдиқларини Чилида молларга ем сифатида беришади. *G. lucidum* тури икки хил базидиоспоралар ҳосил қилади, улардан баҳорда ҳосил бўладиганлари уларни ютган ҳашаротлар воситасида, кейин ҳосил бўлганлари эса оддий усулда ҳаво оқимлари билан тарқалади.

Тирик дарахтлар ўзагини чиритувчи ясси бўқоқ замбуруғи (плоский трутовик)) *Ganoderma applanatum* (13.16-расм) турида гименийлар поралари жуда тор бўлиб, уларнинг юзасига ҳар қандай ўткир нарса тегса, оксидланиш натижасида, дарҳол тўқ

тусли изи қолади; бундан рассомлар фойдаланиб, мева таначаларида расмлар чизишади ва санъатга қизиқувчилар уларни санъат кўргазмаларида харид қилиши мумкин.



13.16-расм. *Ganoderma applanatum* турининг дарахт поясидаги базидиокарплари
(S. L. Flegler расми, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган).

Оила: Фистулинацеа (*Fistulinaceae*). Гименийлари найча шаклли, базидиокарплари мономайт тузилишга ва гифалари тўқаларга эга. Турлари кам сонли ва улар кенг баргли дарахтларнинг ёғочларида кўнғир чириш кўзгатади. Истеъмом қилинадиган биштекс қалпоқчали замбуруғ (*Fistulina hepatica*) нинг базидиокарплари тўқ-қизил тусли, янги терилган мева таначалари устига қонга ўхшаш суюқлик сизиб чиқади.

Оила: Бондарцевиацеа (*Bondarzewiaceae*). Базидиокарплари кўпинча йирик. Гименийлари найча шаклли, базидиокарплари димайт тузилишга эга, гифаларининг тўқалари йўқ. Базидиоспоралари (нотўғри) шар шаклли, устида бўртиқ шаклли нақшлари бор. Базидиоспораларининг бундай нақшлари мавжудлиги ҳамда мева таначаларидан оқ тусли суюқлик (латекс) чиқиши асосида бу оила агарикларнинг *Lactarius* каби туркумлари билан қариндошлиги бўлиши тахмин қилинган.

Оила: Полипорацеа (*Polyporaceae*). Бу оила гименийлари найчали бўлган афиллофороид турларнинг энг катта оиласи бўлиб, таркибига 700 тадан кўп тур киради. Турлари хилма-хил бўлган бу сунъий гуруҳ монофилетик эмас. Гифаларининг тузилиши моно-, ди- ва тримайтик, ораларида ҳам оқ, ҳам кўнғир чиритувчи турлар мавжуд. Базидиоспоралари гиалин ва одатда нақшларга эга эмас. *Hymenochaetaceae* оиласидан фарқли ўлароқ, базидиокарпларининг гименийларида қил (щетинка) лари йўқ. Шакли бўйича *Polyporaceae* оиласининг мева таначалари каттиқ пўстлоқ, бўртиқ (дўнг) ёки ҳатто қалпоқчали қалпоқчали замбуруғларни эслатиши мумкин. Баъзи турларнинг ёш базидиокарплари юмшоқ ва эластик бўлиши мумкин, аммо етилганларининг консистенцияси одатда каттиқ, терисимон, пўстлоқсимон ёки ёғочсимон. Баъзи турларнинг гименийлари пластинка шаклли, аммо кўпчилигиники найча шаклли (трубчатый). Найчаларнинг «оғизчалари» думалоқ, серқирра ёки узунчоқ шаклли.

Polyporus туркумига базидиокарплари оёқчали, тузилиши димайтик, гифалари боғловчи бўлган оқ чиритувчи турлар киради. Баъзи муаллифлар туркум таркибига 162 та тур киритишган бўлса, бошқалари фақат 18 та турни тан олишади. Кўп намояндалари *Polyporus* туркумидан *Nigroporus*, *Fomes*, *Psycoporus* ва *Rigidoporus* туркумларига ўтказилган. Ҳозирги даврда катта *Poria* туркумидан ҳам кўп турлар чиқарилмоқда.

Юқорида кириш қисмида тилга олинган *Laetiporus*, *Fomes*, *Grifola* ва *Wolfiporia* туркумларининг бари *Polyporaceae* оиласига мансуб. *Fomes* туркумининг

базидиокарплари дўнг ёки мол туёғи шаклли, ёғочсимон қаттиқ, гифалари тримайт тузилишга эга, қуриган ёки қуриётган ва заифлашган дарахтларда ва тўнкаларда учрайди. Мева таначалари кўп йиллик, ҳар йили эски гименофорлари устида янгилари ҳосил бўлади. Намояндалари сифатида *F. fomentarius* (ҳақиқий бўқоқ замбуруғи – настоящий трутовик) ва *F. fasciatus* турларини кўрсатиш мумкин. Қўнғир чиритувчи турлари ушбу туркумдан *Fomitopsis* туркумига ўтказилган.

Оила турлари орасида жиддий ўсимлик паразитлари ҳам бор. АҚШ да қарағай илдизларини чиритувчи *Heterobasidion annosum* уларнинг мисоли бўлиши мумкин. Бу замбуруғ кесилган дарахтлар тўнкаларини дарҳол эгаллаб, улардан тирик дарахтларга ўтади. Зарарланган дарахтлар шамолда осон йиқилади ёки касаллик туфайли тўла нобуд бўлиши мумкин. Бу паразитнинг споралари тарқалишига қарши янги тўнкаларга дарҳол бура (натрий борат) гранулалари сепилади ёки биометод қўлланилади: тўнкалар бошқа замбуруғ – *Phlebiopsis gigantea* (*Aphylllophorales* тартиби, *Corticaceae* оиласи) – билан инокуляция қилинади. Бу замбуруғ тўнка юзасини тез эгаллайди ва паразит ривожланишига йўл қўймайди.

Polyporaceae оиласининг энг кўп учрайдиган турларидан бири *Trametes versicolor* (бўқоқ замбуруғи – разноцветная кожистая губка) бўлиб, у кенг баргли қуриган дарахтлар қолдиқларида оқ чириш кўзгатади (13.17-расм). Мева таначаларининг усти кўзга ташланувчи, концентрик доиралари мавжуд бўлган бахмалсимон қатлам билан қопланган, доираларининг туси қўнғир, кулранг ёки қизғиш. Бир-бирининг устида бир нечтадан ҳосил бўладиган чиройли мева таначалари ҳар хил гуллар композициясини тузишда ишлатилади.



13.17-расм. *Trametes versicolor* турининг базидиокарплари
(С. W. Mims расми,
Alexopoulos et al., 2007
дан олинган)

Гифалари тримайтик ва тўқали бўлиши туфайли *Globiformes graveolens* турини *Fomes* турларидан ажратиш қийин. Ҳар икки туркум турлари тирик дарахтларда поя ўзагида оқ чириш кўзгатади. *G. graveolens* тури дарахт поясида бир-бирининг устида кўплаб ҳосил бўладиган гименофорлари ва тарқалиш ареали билан фарқланади.

Оила: Шизофиллацеа (*Schizophyllaceae*). Кўпчиликка маълум бўлган *Schizophyllum commune* тури ушбу оилага мансуб. Бу тур базидиомицетларнинг жинсий жараёнини ўрганишда модель объект сифатида кўп қўлланилган, уни лабораторияда озуқа мухитларида ўстириш осон. Бу космополит замбуруғни аниқлаш осон – базидиокарплари «серсоч», ликопча шаклли, кичик, диаметри 1–4 см. Мономайт тузилишли гифаларга эга. Базидиокарп четларидан ўзига хос, узун, узунасига ўртасидан иккига бўлинган, тарновсимон жойлашган «пластинка» га ўхшаш тузилмалари мавжуд. Базидиокарп қуриганида четлари ичига қараб букилади ва гименийни ёпади. Ушбу оқ чиритувчи замбуруғ 60 хил субстратларда, жумладан кўп тирик ўсимликларда паразит сифатида, қуриётган дарахт поялари, шохлари ва новдаларида яшаши мумкин.

Оиланинг *Henningsomyces* каби бошқа туркумларида тарновсимон «пластинка» га ўхшаш тузилмалари йўқ, аммо, *Schizophyllum* турлари каби, базидиокарплари «серсоч» ҳамда гифалари мономайт тузилишга ва тўқаларга эга.

Оила: Кантареллацеа (*Cantharellaceae*). Оиланинг *Cantharellus* туркумига кўпчиликлари маълум бўлган истеъмол қилинадиган «лисичка» қалпоқчали замбуруғлари (айниқса *Cantharellus cibarius* тури) мансуб (**13.18-расм**). Айрим маълумотларга кўра лисичкалар кўз қоронғиликда яхши кўрмаслиги («куриная слепота») касаллигини даволашда фойда беради. Базидиокарплари аста-секин ингичкалашиб, оёқча ҳосил қиладиган қалпоқчадан ташкил топади, қалпоқча устки томонининг ўртаси ўйик (воронка, ёки кантереллоид шакли) бўлиши мумкин. Гименофорнинг қалпоқчадан оёқчасига етадиган узун бурмалари бор («складчатый гименофор»), аммо онтогенезига кўра улар агарикларнинг пластинкасидан фарқланади. Гифалари мономайт тузилишга эга, генератив гифаларининг тўқалари бўлиши ёки бўлмаслиги мумкин. Кантареллоид базидиокарплар бу оилага яқин бўлмаган бошқа таксономик гуруҳлар турларида ҳам учрайди ва бу белги конвергент эволюция маҳсули, деб ҳисобланади. Масалан мева таначалари кантареллоид бўлган *Clavulina* туркуми, базидиясидаги мейотик урчуқлари позициясини ҳисобга олган ҳолда, мустақил оилага ажратилган.



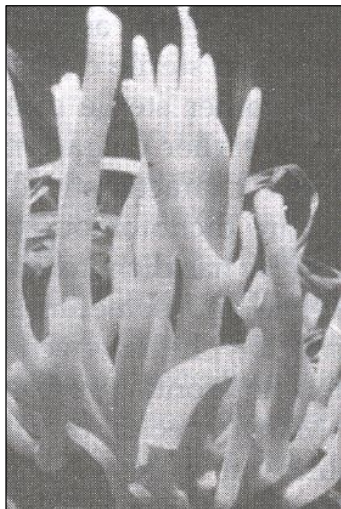
13.18-расм. «Лисичка» қалпоқчали замбуруғи – *Cantharellus cibarius* – турининг базидиокарпларининг остки (чапда) ва устки (ўнгда) томонидан кўриниши
(А. Н. Smith расми, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)

Cantharellus ва *Craterellus* туркумларининг айрим турлари микориза ҳосил қилувчилардир. Кейинги туркумнинг базидиокарплари воронка шакли, тўқ тусли ва гифалари тўқасиз. *Cantharellus* туркумининг базидиокарплари ёрқин (қизил, апельсин ёки сариқ) тусли, гифалари тўқали.

Оила: Клавариацеа («Рогатиклар») (*Clavariaceae*). *Aphyllorphorales* тартибининг бир неча оилаларида тўқмоқ (клавариоид) ёки палла шакли базидиокарплари мавжуд. Базидиокарпларининг шакли асосида *Clavariaceae* оиласи турларини тўқмоқ ёки коралл замбуруғлари, деб аташади (**13.19-расм**). Гифалари кўпинча мономайт, баъзан димайт тузилишга эга, тўқалари бўлиши ёки бўлмаслиги мумкин. Турларининг кўпчилиги тупроқда ёки дарахтлар қолдиқларида сапротрофлар, баъзилари ўсимлик паразитлари, кам сонли бошқалари микориза ва *Clavulinopsis* туркумининг баъзи турлари лишайник ҳосил қилувчилардир. Ўрмонларда буларнинг тикка турувчи оддий ёки шохланган базидиокарплари кўзга ташланувчан, чунки ёрқин (оч ёки равшан сариқ ва апельсин оҳанглардаги) тусларга эга. Баъзиларининг мева таначалари истеъмолга яроқли. Оила намояндалари сифатида *Pterula* (базидиокарплари ипсимон, шохланган), *Clavaria* (базидиокарплари тўқмоқ ёки деярли ип шакли) ва *Typhula* (базидиокарплари тўқмоқ шакли) туркумларини кўрсатиш мумкин. Охириги туркумнинг кузги ғалла экинларини зарарлайдиган паразит турлари бор, уларнинг базидиокарплари склероцийлардан ўсиб чиқиши мумкин.

Оила: Спарассидацеа (*Sparassidaceae*). Бу оилага битта – *Sparassis* – туркуми киради. Базидиокарплари йирик, оч тусли карамга ўхшайди, гифалари мономайт

тузилишга эга, генератив гифалари тўқали, баъзан тўқасиз, турлари тирик дарахтлар поясининг пастки қисмларида ёки илдизларида кўнғир чириш қўзғатади. Шимолий Америкада *Sparassis crispa* игнабаргли дарахтларни, *S. spathulata* ҳам ёпиқ уруғли дарахтларни, ҳам қарағайларни зарарлайди. *Sparassis crispa* турининг мева таначалари истеъмол қилишга яроқли.



13.19-расм. *Clavaria vermicularis* замбуруғининг кораллоид типли базидиокарплари
(S. L. Flegler расми, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)

Оила: Кониофорацеа (*Coniophoraceae*). Базидиокарплари ресупинат ёки қалпоқчали шаклли, гименийлари силлиқ ёки тишча шаклли бўритқчали. Гифалари мономайт ёки димайт тузилишга эга, тўқалари бўлиши ёки бўлмаслиги мумкин. Аскоспоралари сарикдан кўнғиргача тусли, қобиғи силлиқ, икки қатли, декстриноид. Бу оила турлари ёғочни кўнғир чиритувчилардир.

Тур: Серпула лакриманс (*Serpula lacrymans*). Шимолий Европада фақат ёғоч материалларидан қурилган уйларда учрайдиган «уй замбуруғи» – *S. lacrymans* – ушбу оилага киради. Бу замбуруғ ёғоч офати бўлиб, уйларнинг зах жойларидаги устунлари, стропилолари ва ҳ. ларда ёғочни зарарлаб, атрофига тарқалади, ўша ерларда пахтадай оқ, қалин мицелий ҳосил қилади ва ёғочларнинг ичига чуқур киради. Ясси, кўнғир мева таначалари зарарланган ёғочнинг устида ҳосил бўлади, уларнинг устки қисмида кичик бўртиқчалар бўлгани учун базидиокарп бурушиқ бўлиб кўринади. Бу тур кескин аэроб, у олдин целлюлозани, кейин лигнинни ўзлаштиради, натижада ёғоч бутунлай емирилади. Оиланинг бу ва бошқа турлари (масалан, *Leucogyrophaeria* spp.) ризоморфларга эга.

Оила: Лахнокладиацеа (*Lachnocladiaceae*). Базидиокарплари ресупинат ёки клавариоид шаклли, гифалари димайт тузилишга эга. Скелет ва боғловчи гифаларининг деворчалари декстриноид. Кўп турларининг глеоцистидалари бор. Базидиялари мева таначаларининг ҳар хил стерил элементларга эга бўлган катагименийларида ҳосил бўлади. *Asterostroma* ва баъзи бошқа туркумларининг астеросета (юлдуз шаклли қаттиқ қил) лари бор. *Vararia* туркуми дихотомик шохланган дихогифидиялари, *Scytinostroma* туркуми дихотомик шохланган скелет гифалари ва нотўғри шохланган дендрогифидиялари мавжудлиги билан характерланади. Оиланинг кўп турлари тирик дарахтлар пўстида яшайди. Баъзи турларининг мева таначалари майда, диаметри 1-2 см.

Оила: Стереацеа (*Stereaceae*). Кўп турлари ёғоч чиритувчилардир. Базидиокарплари ресупинат, ёйилган ва четлари букилган, оёқчали ва қалпоқчали бўлиши мумкин. Скелет гифалари димайт типли, янги терилган базидиокарплари тери, дарахт пўсти шаклли ёки ёғочдай қаттиқ. Тўқалари бор ёки йўқ. Кўп турларида мева таначасининг устки қисмида концентрик зоналар ҳосил бўлади. Гименийларининг юзалари жуда силлиқ ва бу билан булар *Polyporaceae* оиласи турларидан фарқланади.

Айрим ёғоч чиритувчилар, айниқса *Stereum* туркуми турлари, кенг ва игнабаргли дарахтларни уларнинг танасидаги ҳар хил яралар орқали зарарлайди. Уларнинг кўпчилиги оқ чиритувчилар, аммо *Velutipes* туркуми турлари қўнғир чиритувчилардир. *Stereum hirsutum* – сапротроф тур, аммо баъзан эман дарахтида паразитлик қилиши мумкин. *S. purpureum* тури ҳам баъзан мевали дарахтларда паразитлик қилади.

Amylostereum areolatum ва *A. chaelletii* турлари *Siricidae* отрядига мансуб дарахт арилари билан симбиоз ҳосил қилади. Бу замбуруғларнинг мицелийлари ариларнинг урғочи зотларининг махсус халтачаларида сақланади. Улар учиб чиқиб, тухум қўйиш пайтида янги дарахтларни ушбу мицелий билан инокуляция қилади, ариларнинг личинкалари дарахт танасида ўсган замбуруғлар билан озиқланади.

Оила: Кортициacea (Corticiaceae). Турлар сони бўйича бу оила *Polyporaceae* оиласига тенг бўлган гетероген, сунъий гуруҳдир. Кенг маънода бу оила турларининг базидиокарплари ресупинат шаклли, кўп турлари лигнинни, баъзилари ўтсимон ўсимлик қолдиқларини ҳам чиритади. Гифалари мономайт тузилишга эга, тўқалари бор ёки йўқ. Гименофорлари силлиқ ёки бурушиқ.

Botryobasidium туркуми турларининг базидиокарплари арахноид (бироз ўргимчак инига ўхшаш) шаклли. Буларнинг *Haplotrichum* туркумига мансуб конидиал споралаши ҳам бор; конидиялари қалин қобикли, овоид ёки думалоқ шаклли, баъзи турларида декстриноид.

Бу оиланинг кўп турлари кальций оксалат кристалларини тўплайди (13.15, C, D-расм); баъзи турларда бу тузлар замбуруғ гифаларида, аммо кўпчилигида асосан гимений қисмларида тўпланади. *Tubulicrinus*, *Phanerochaete* туркумлари, *Resinicium bicolor* тури ва кўп бошқа турлар буларнинг мисоли бўлиши мумкин. Бу замбуруғлар аъзоларида кристаллар тўпланишининг сабаби номаълум.

Hypoderma туркумининг стефаноцистлар, деб аталадиган стерил элементлари мавжуд.

Aphyllphorales оиласи намояндалари орасида *Entomocorticium dendroctoni* ғайриоддий тур ҳисобланади, чунки унинг базидиоспоралари куч билан отилмайди. Бу замбуруғ дарахт танасида яшайдиган қўнғизлар пупарийларида топилган.

Кортициоид турлардан *Laetisaria arvalis* микопаразит бўлиб, бошқа ҳақиқий замбуруғлар ва оомицетларда паразитлик қилади. *Laetisaria* туркумининг бошқа турларидан бири агава ўсимлигининг нобуд бўлган баргларида сапротроф, бошқаси газон ўтларининг паразитидир.

Оила: Ҳиднаcea (Hydnaceae). Базидиокарплари серэт, қалпоқча ва оёқчалари бор, гименофорлари кичик тиканчалар билан қопланган. Гифалари мономайт тузилишга ва тўқаларга эга. Цистидиялари ва бошқа стерил элементлари йўқ, бўёқлар билан бўялмайди. Турларининг кўпчилиги дарахтларда сапротрофлар, баъзилари паразитлардир. *Hydnum imbricatum* кенг баргли ва игнабаргли дарахтларда, *H. auriscalpum* қарағай ғуддаларида сапротрофлар, *H. setosum* тури олма дарахтларининг паразитидир.

Оила: Эрикаcea (Hericaceae). Базидиокарплари ресупинат ёки қалпоқчали, гименофорлари силлиқ ёки тиканчалар билан қопланган. Гифалари мономайт тузилишга ва тўқаларга эга, аммо олдинги оиладан фарқли ўлароқ, базидиоспоралари амилоид ва гифалари глеоплерос типли. Яхшироқ ўрганилган *Hericum erinaceus* («айиққалла») турининг мева таначалари тирик кенг баргли дарахтларнинг яраларидан ўсиб чиқади, улар оч тусли, бироз овал шаклли, узун, қаттиқроқ, осилиб турувчи ипсимон қисмлардан ташкил топган бўлади, диаметри 25 см га етиши мумкин, ёш пайтида оқ-оппоқ, кейинроқ сарғаяди, улар истеъмол қилишга яроқли.

Оила: Телефораcea (Thelephoraceae). Базидиокарпларининг морфологияси хилма-хил – ресупинат шакллардан қалпоқчали ёки шохланган клавариоид шаклгача. Гименофорлари силлиқ, тиканчалар билан қопланган, пороид ёки ғадир-будир. Гифалари мономайт тузилишга эга, тўқалари бор ёки йўқ. Гифалари кўпинча қўнғир оҳангли.

Базидиоспоралари кўпинча рангли, бироз нотўғри шаклли, баъзан устида сўгалчалари ёки қиллари бор. Турлари лигнин емирувчилар, кам сонли турлари – микориза ҳосил қилувчилардир. *Thelephora terrestris* тури дарахт қолдиқларида учрайди, аммо у игнабаргли дарахтлар билан микориза ҳосил қилиши ҳам аниқланган. *Tomentella* (синоними *Hypochmus*) туркумининг базидиокарплари ресупинат шаклли, ўргимчак инини эслатувчи.

13.4. БОШҚА БАЗИДИОМИЦЕТЛАР

Қуриш. Бу бўлимда таксономик муаммоли бўлган қуйидаги кичик тартиблар ҳақида маълумотлар келтирилади: 1) гименомицетлардан *Auriculariales*, *Dacrymycetales*, *Ceratobasidiales*, *Tulasnellales* ва *Tremellales*; 2) занг замбуруғларига қариндошлиги бўлган *Sporidiales*, *Septobasidiales* ва илгари *Auriculares* тартибига киритилган, оддий септали базидиал замбуруғлар гуруҳи; 3) қорақуя замбуруғларига қариндош эканлиги фарз қилинган *Exobasidiales* тартиби. Яна битта – *Mixia* – туркуми узок вақт давомида аскомицет, деб ҳисобланган эди ва у базидиомицет эканлиги 1995 йилда аниқланган, аммо таксономик ўрни ҳали номаълум ва бу туркум бу ерда муҳокама қилинмайди.

Баъзиларининг таркибида суюқлик кўп бўлган базидиокарплари дилдирик (студенистый) бўлиши туфайли *Auriculariales*, *Dacrymycetales*, *Ceratobasidiales*, *Tulasnellales* ва *Tremellales* тартибларининг турлари «**қалтироқ замбуруғлар**» (дрожалковые грибы – jelly fungi), деб аталган. Рибосома ДНК ларининг сиквенсларини аниқлаш бўйича ўтказилган молекуляр тадқиқотлар кўрсатишича бу тартиблар гименомицетларга мансуб. Улардан *Tremellales* филогенетик гуруҳининг дивергенцияси эрта юз берган. Ушбу бешта тартиб турларининг базидиялари ҳар хил ва **13.5-расмдаги** В, С, D ва Е типлари уларнинг типик базидияларидир: В типи *Dacrymycetales*, С – *Tulasnellales*, D – *Tremellales* ҳамда D ва Е типлари *Auriculariales* тартибида учрайди. Буларнинг базидияларининг базал қисмини **гипобазидия**, узун, аста-секин ингичкалашган, учларида базидиялар «ўтирадиган» қисмини **эпибазидия**, деб аташган. Эпибазидиянинг энг учки, ўткирлашган қисмини стеригма, деб аташади. Буларнинг кўпчилик турларининг базидиялари ноқулай атроф-муҳит шароитларига, қайта-қайта қуриб, намланишларга анча узок вақт давомида чидайди ва кўп базидиоспоралар ҳосил қила олади. Масалан, табиий шароитда кенг баргли дарахтларнинг шохлари ва новдаларида оқ чириш кўзгатувчи *Exidia glandulosa* тури етти ой давомида 20 марта ҳосил қилган споралари намланганидан 2 соат кейин саналганида ҳар гал 1 см² юзасидан соатига 6500 та спора ажратган.

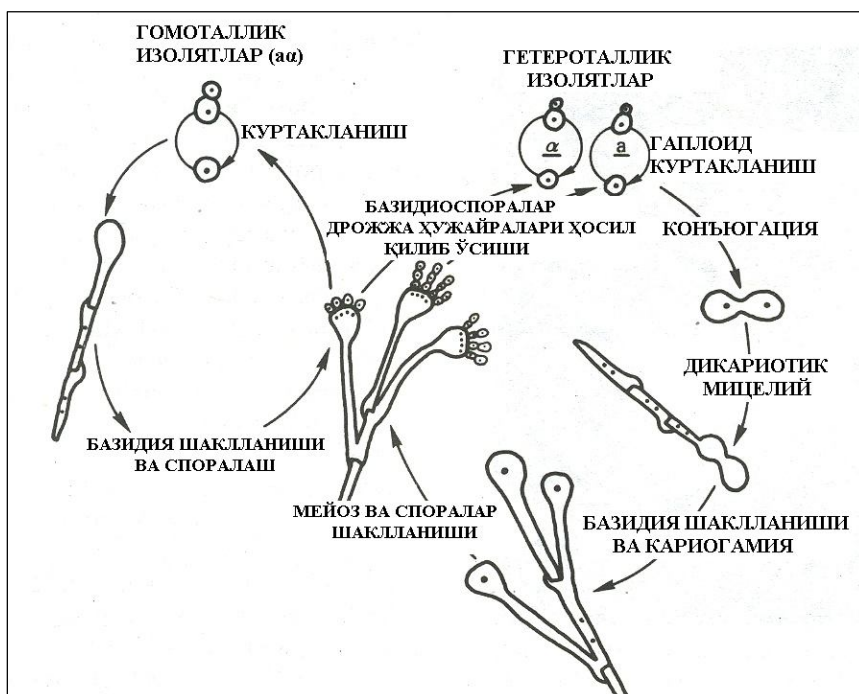
Тартиб: Тремеллалес (*Tremellales*). Буларнинг ўзига хос белгилари: 1) ривожланиш цикли диморфик, гаплоид фазаси дрожжа шаклли, дикариотик фазасида мицелий ҳосил қилади ва гифалари тўқали; 2) долипор септалари ва улар билан ассоциацияда халтача шаклли мембрана қалпоқчалари системалари мавжуд; 3) тўрт хужайрали базидиялари тремеллоид типли (**13.5, D-расм**) ва 4) жинсий системаси икки факторли. Баъзи муаллифлар ушбу тартибга 17 та туркум киритишган ва уларнинг кўплари бошқа базидиомицет ва аскомицет замбуруғларнинг паразитларидир. Масалан, *Tetragoniomyces uliginosus* тури *Rhizoctonia* туркуми турларининг паразитидир. *Tremella* туркумига дарахтларда сапротроф ва бошқа замбуруғларда микопаразит бўлган бир неча турлар мансуб. *Tremella mesentericus* тури дарахтларнинг қуриган новдаларида сернам об-ҳавода кўзга ташланувчи серпалла, равшан сариқ тусли базидиокарплар ҳосил қилади.

Tremella fuciformis турининг базидиокарплари йирик, оқ ёки шаффоф тусли ва дирилдоқ шаклли, юпка, баргсимон паллачалардан ташкил топган, четлари бурушиқ бўлиши мумкин. Улар дасталарда ҳосил бўлади, уларнинг бўйи 12 см, диаметри 10 см га етиши мумкин. Бу замбуруғ Хитойда эрамизнинг 1800-йилларида «хонакилаштирилган» ва ҳозир уни ушбу мамлакатда саноат масштабида ёғочли субстратларда ўстиришади.

Масалан, 1989-1990-йилларда 12 ой ичида бу замбуруғнинг тахминан 53000 тонна базидиокарплари етиштирилган ва истеъмол қилинган.

Оила: Филобазидиacea (*Filobasidiaceae*). *Tremellales* тартибининг бу оиласи бошқа қалтироқ замбуруғлардан макроскопик базидиокарплари мавжуд эмаслиги билан фаркланади; дрожжа шаклли гаплоид фазаси ва мицелиал дикарионлари, тўқали гифалари ҳамда долипор септалари ҳам бор, аммо септа пораларининг қалпоқчалари йўқ. Бу оила туркумларини ажратишда уларнинг бир қатор белгиларидан фойдаланишади. Масалан, *Cystobasidium* туркумининг телиоспоралари бор, аммо *Filobasidium* ва *Filobasidiella* туркумларида йўқ. *Filobasidiella* туркумининг базидиоспоралари занжирчаларда, *Filobasidium* туркуминики эса якка-якка ҳосил бўлади. Буларнинг бир қатор турларининг гДНК лари тадқиқ қилинган.

Туркум: Филобазидиелла (*Filobasidiella*). **Тур: Филобазидиелла неоформанс (*Filobasidiella neoformans*).** Ушбу турнинг ножинсий босқичи – *Cryptococcus neoformans* – инсонлар патогени сифатида маълум. Унинг ривожланиш цикли 13.20-расмда кўрсатилган.



13.20-расм.

***Filobasidiella neoformans* турининг ривожланиш цикли** (Kwong-Chung, Fell, 1984; Alexopoulos et al., 2007 дан олинган).

Расмдан кўриниб турганидай, бу тур гетероталлик ва унинг иккита жинсий типи α (альфа) ва a ҳарфлари билан белгиланади. Бу типларга мансуб бўлган гаплоид хужайралари куртакланиб кўпаяди ва кўпинча уларнинг юпка ёки қалин, рангсиз, мукополисахаридлардан ташкил топган шилимшиқ қобиғи (капсулалари) мавжуд. Агар-агарли озуқа муҳитларида колониялари оқ ёки крем тусли, шилимшиқ ва силлиқ. Бир-бирига мос келадиган (яъни, ҳар хил жинсли) хужайралар қўшилиши (конъюгация) натижасида замбуруғнинг гифалари тўқаларга эга бўлган дикариотик мицелиал фазаси ҳосил бўлади. Мицелий гифаларида шар ёки тўқмоқ шаклли терминал базидиялар ва улардан базидиоспоралар базипетал занжирчаларда ривожланади. Бу базидиоспоралар куруқ ва капсулаларга эга эмас, аммо агар-агарли муҳитда шишади ва дарҳол куртакланиб, кўпая бошлайди.

F. neoformans турининг муҳим манбаи каптарлар тунайдиган жойларда тўпланиб қоладиган гўнги ҳамда таркибида ушбу гўнг кўп бўлган тупроқлардир. Замбуруғ одатда ножинсий босқичида учрайди, шу сабабдан уни кўпинча *C. neoformans*, касалликни эса криптококкоз, деб аташади. Инсонлар замбуруғ спораларини ҳаво билан ютганида ва улар

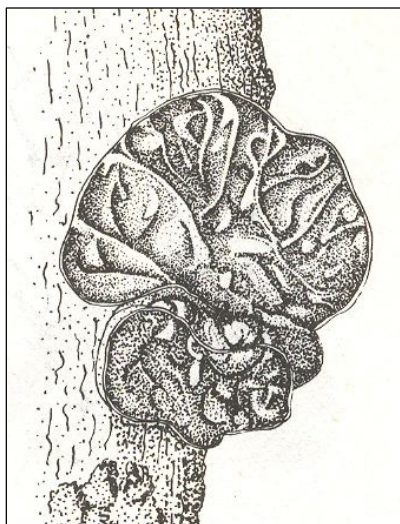
ўпкага тушганида зарарланади. Ўпкада ўрнашиб олган замбуруғ қон билан мияга ва мия қобиғига тарқалади, бу эса инсонлар криптококкоздан нобуд бўлишининг асосий сабабидир. Криптококкоз ОИТС билан касалланган беморлар учун ўта жиддий муаммодир.

Патогеннинг бир формаси (*C. neoformans* var. *gattii*) Австралиядан экспорт қилинган эвкалипт дарахти кўчатлари билан Африкага ҳамда Жанубий ва Шимолий Америкага интродукция қилинган, бу эса ўсимлик материаллари орқали нафақат фитопатогенлар, балки инсон патогенлари ҳам бир мамлакатдан иккинчисига тарқалиши мумкин эканлигидан далолат беради.

Cryptococcus туркуми турларининг аксарияти озуқа муҳитларида ўстирилганида жинсий босқичини ҳосил қилмайди, шу сабабдан унинг клиник штаммларининг таксономик ўрнини тўғри аниқлаш муаммо туғдиради. Аммо ҳозир rДНК дактилоскопияси ёрдамида *C. neoformans* турининг барча штаммларини *Cryptococcus* туркумининг бошқа турларидан ишончли ажратиш мумкин (Vilgalis, Hester, 1990). Бу штаммларнинг барчаси *Filobasidiella* туркумидаги телеоморфа босқичи билан боғлиқ эканлиги ҳақида ҳам ушбу усул ёрдамида далиллар олинган. *Cryptococcus* туркумининг бошқа штаммларининг телеоморфалари *Filobasidium* туркумига мансуб.

Тартиб: Аурикулярiales (*Auriculariales*). Анъанага биноан бу тартибга фақат фрагмобазидиялари аурикуляриоид (13.5, E-расм) типга мансуб бўлган турлар киритилар эди. Бу базидиялар кўндаланг септалар билан тўрт хужайрага бўлинган. Шу билан бирга ҳозирги даврда, rДНК таҳлиллари ва бошқа тадқиқотларнинг натижалари асосида ушбу тартибга базидиялари тремеллоид (13.5, D-расм) типга мансуб бўлган кўп турлар ҳам киритилмоқда ва бу базидиялар тўрт хужайрага узунасига ёки қийшиқ жойлашган септалар воситасида бўлинади.

Ушбу катта тартибга олти оила ва тахминан 30 та туркум киритилган ва уларнинг кўпчилиги дарахт ва ёғоч маҳсулотларида сапротрофлардир. Тартибнинг энг кўп учрайдиган ва кенг тарқалган туркуми *Auricularia* бўлиб, унинг базидиокарплари қалтироқ замбуруғлар ораларида энг йирикларидир (диаметри 10-15 см га етади). Улар одатда кўнғир тусли, резинасимон, япалоқ кулоқ шаклли ва айрим турларда кенг баргли дарахтларнинг қолдиқларида, тўнкаларда ва қуриган шохларида ҳосил бўлади. Кўп турларининг, жумладан, *Auricularia auricula-judae* («иуда кулоғи», кўп мамлакатларда, жумладан, Россияда ҳам кенг тарқалган) (13.21-расм) турининг базидиокарплари истеъмолга яроқли. Иуда кулоғини Хитойда эрамизнинг 600-йилларидан бошлаб ўстиришган ва ҳозирги замонда ҳам кўп ўстиришади. *Auricularia cornea* турини асосан Японияда ва Тайванда етиштиришади. Дунё бўйича 1989-1990-йилларда *Auricularia* туркуми турларининг 400000 тонна мева таначалари етиштирилган.



13.21-расм. *Auricularia auricula-judae* («иуда кулоғи»), дарахт пўстидаги мева танасининг ташқи кўриниши (Poelt, Jahn, 1963; Мюллер, Лёффлер, 1995 дан олинган)

Ушбу тартибнинг бошқа намояндалари қаторига *Pseudohydnum*, *Phlogioitis*, *Tremellodendron* туркумлари ва *Exidia glandulosa* тури киради.

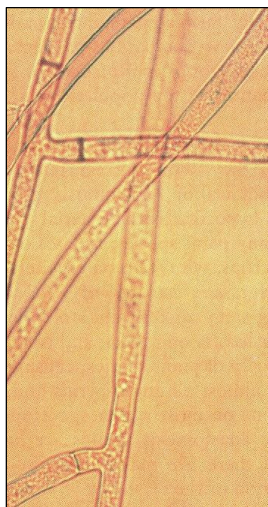
Тартиб: Дакримицеталес (*Dacrymycetales*). Бу тартиб турлари ёғочни қўнғир чиритувчилар бўлиб, игнабаргли дарахтлар қолдиқларида, тўнкаларида, тахталарда, чириётган шох ва новдаларда учрайди. Базидиокарплари кичик, дилдирок ёки мумсимон, кўпинча сариқ ёки апельсин тусли, баъзилари оёқчали ёки ёстик шаклли, бошқалари ясси, ликопча ёки пуста шаклли ёхуд тикка турувчи, тиш ёки қошиқ шаклли.

Айрим истиснолардан ташқари барча турларининг базидиялари ўзига хос бир хужайрали ва учлари узун айри шаклли (13.5, В-расм). Бундай базидияларни баъзи муаллифлар гетеробазидиялар, бошқалар холобазидиялар деб аташган. Бу тартибга еттита туркум киради (*Cerinomyces*, *Ditiola*, *Guepinopsis*, *Calocera*, *Dacrymyces* ва б.).

Тартиб: Цератобазидиалес (*Ceratobasidiales*). Бу тартибнинг айрим турлари илгари *Tulasnellaes* ва камроқ даражада *Auriculariales* ҳамда *Aphyllorphorales* тартибларига киритилган эди. Бу тартибга мансуб таксонларнинг аксариятининг узунасига тўрт қисмга бўлиниб ҳосил бўладиган ва тўртта бўртиб чиққан стеригма (ёки эпизидия) ларга эга бўлган холобазидиялари бор. Ундан ташқари, улар иккиламчи споралар ҳосил қилади ҳамда септа пораларининг катта перфорациялари бўлган қалпоқчалари мавжуд. Ушбу тартибга олтита туркум киради ва улардан яхши ўрганилганлари *Thanatephorus* ва *Ceratobasidium* туркумларидир. *Ceratobasidium anceps* тури кўп ўсимлик турларида, жумладан, папоротникларда ҳам паразитдир, бу ва *Thanatephorus* туркумларининг бошқа турлари эса орхидеялар билан микориза ҳосил қилувчилардир.

Thanatephorus cucumeris тури кўпчиликка маълум бўлган ва дунёнинг барча мамлакатларида ўнлаб ўсимлик турларини зарарлаб, ҳар хил касалликлар (жумладан, илдиз чириши, ўсимлик танасида яралар ҳосил бўлиши, майса ва қўчатлар чириши, мевалар чириши ва ҳатто барглар зарарланишини) кўзғатадиган *Rhizoctonia solani* турининг телеоморфасидир. Бу турнинг тупроқда кўп йиллар давомида сақланувчи склероцийлари бор.

Rhizoctonia туркуми турлари тупроқда стерил мицелий шаклида учрайди. Мицелийнинг ўзига хос белгилари – гифалари тўғри ёки деярли тўғри бурчак ҳосил қилиб шохланиши, долипор септалари мавжудлиги, улар гифа шохчалари чиққан жойларига яқин жойлашиши, тўқалари йўқлиги ва гифаларининг асоси тортилган бўлишидир (13.22-расм).



13.22-расм. *Rhizoctonia* sp. турининг гифалари тўғри бурчак ҳосил қилиб шохланиши ва септалари гифа шохчалари чиққан жойларига яқин жойлашиши
(АҚШ Флорида университети, Ўсимликларни ҳимоя қилиш факультети ходимлари олган расм; Agrios, 2008 дан олинган)

Туркум турлари билан боғлиқ ҳолда гифаларининг алоҳида хужайралари ёки кўп ядроли, ёки икки ядроли бўлиши мумкин. Уларнинг табиатда деярли учрамайдиган жинсий жараёни маҳсуллари сунъий индукция қилиш қийинлиги туфайли, тестер штаммлар воситасида уларнинг анастомоз гуруҳларини аниқлаш усули қўлланилади. Анастомоз фақат бир-бирига генетик жиҳатдан яқин бўлган изолятлар орасида юз беради. Морфологик ва патогенлик белгилари ёрдамида ҳамда изолятларнинг анастомоз гуруҳларини ҳисобга олган ҳолда, яқинда *Rhizoctonia* туркуми турларида тур ичи гуруҳлари мавжудлиги аниқланди. Масалан, *R. solani* турининг изолятлари 25 та шундай гуруҳларга ажратилган ва уларнинг ҳар бири мустақил биологик тур бўлиши мумкинлиги эътироф қилинади; дунёнинг етакчи илмий марказларида буни аниқлаш учун молекуляр тадқиқотлар ўтказилмоқда. *Thanatephorus* туркумидан ташқари баъзи, гифа хужайралари икки ядроли бўлган *Rhizoctonia* туркуми турларининг *Ceratobasidiales* тартибига мансуб бўлмаган телеоморфалари ҳам мавжуд.

Тартиб: Туляnellалес (*Tulasnellales*). Бу тартиб турлари ҳам ўзига хос, холобазидия ёки гетеробазидия, деб аталган базидияларига эга (13.5, С-расм). Турлари сапротрофлар, баъзилари орхидеялар билан микориза ҳосил қилувчилардир. Кейингилардан Глоетуляnellа калоспора (*Gloeotulasnella calospora*) турининг ножинсий мицелиал босқичи *Rhizoctonia* туркумига мансуб. Бу тартибга битта – Туляnellacea (*Tulasnellaceae*) – оиласи ва тўртта – Глоетуляnellа, Туляnellа, Псевдотуляnellа ва Стилботуляnellа (*Gloeotulasnella*, *Tulasnella*, *Pseudotulasnella* ва *Stilbotulasnella*) – туркум киради.

х х х

Оддий септали базидиомицетлар. *Basidiomycota* филумининг қуйидаги тартиблари турларининг септалари оддий, долипор септалар эмас. Буларнинг таксономияси мураккаб бўлиб, фақат уларнинг гДНК лари сиквенсларини таҳлил қилиш ёрдамида бу тартибларнинг ишчи систематикалари яратилган.

Тартиб: Споридиалес (*Sporidiales*). Ушбу тартибга базидиомицет дрожжаларнинг *Rhodospodium*, *Leucospodium*, *Aesosporon* ва *Sporidiobolus* туркумлари киради. Ривожланиш циклида дрожжа босқичи бўлган бошқа базидиомицетларга асосан қорақуя замбуруғлари ва *Tremellales* тартиби турлари мансуб. Бир қатор турларининг телиоспоралари мавжуд. Тартибнинг тадқиқ қилинган барча турларининг септалари оддий, аммо телиоспоралар барчасида мавжуд эмас. гДНК таҳлилларида оддий септалари бўлган гуруҳлар (жумладан, занг замбуруғлари ҳам) монофилетик эканлигининг далиллари олинган.

Туркум: Родоспориум (*Rhodospodium*). Ушбу туркум турларидан бирининг анаморфаси *Rhodotorula glutinis* олдин дейтеромицетларнинг *Cryptococcales* тартибига киритилган эди. Кўпинча денгиз сувида яшовчи *Rhodospodium sphaerococcum* турининг колониялари дрожжасимон, қизил ёки апельсин тусли. Колониядаги хужайралари бир ядроли, гаплоид ва куртакланиб кўпаювчи. Бир-бирига жинсий мос хужайралар кўшилиб, улардан дикариотик мицелий ўсиб чиқади. Кейинчалик мицелийда интеркаляр ёки терминал телиоспоралар ҳосил бўлади. Телиоспораларда кариогамия ва улар ўсиши даврида мейоз бўлади ҳамда промицелийда септалар ҳосил бўлади. Промиицелийда ривожланган базидиоспоралар куртакланиб, гаплоид дрожжа хужайралари шаклланади.

Тартиб: Септобазидиалес (*Septobasidiales*). Бу тартибга тахминан 160-170 тур киради ва улар Септобазидиум ва Урединелла (*Septobasidium*, *Uredinella*) туркумларига мансуб. Улар дарахтлар поясида қалқондорлар билан облигат симбиотик ва паразитик муносабатларда яшайди. Мева таначалари куруқ, қаттиқ, ясси қатлам ёки ғовак шаклли, аммо дирилдоқ эмас. Базидиялари, *Auriculariales* тартибидаги каби, кўндаланг септаланган, аммо ундан фарқли ўлароқ, тўқалари ва долипор септалари йўқ. Занг

замбуруғларидаги каби, буларнинг қалин қобикли, промицелий сифатида фаолият кўрсатувчи телиоспоралари бор.

Буларнинг базидиоспоралари қалқондор устида ўсиб, ичига гифалари билан киради. Ҳашарот дарахтга ёпишиб олганида, замбуруғ ўсиб, ривожланиб, қалқондор устида гифа қатлами, унинг кўп йиллик гифалари эса бутун ҳашарот колонияси устида тузилиши мураккаб бўлган, ҳашаротларни ҳимояловчи қатлам («том») ҳосил қилади. Паразит билан зарарланган қалқондорлар ўлмайди, аммо бенасл бўлиб қолади. Замбуруғларнинг споралаш аъзолари ушбу «том» устида ривожланади. *Septobasidium* турлари қалқондорларнинг бутун колонияларида паразитлик қилади, *Uredinella* туркуми турлари эса алоҳида ҳашаротларни зарарлайди.

***Eocronartium* ва оддий септали аурикуляриоид таксонлар.** Булар таксономияси ҳали ноаниқ бўлган базидиомицет турлар гуруҳини ташкил қилади. Уларнинг баъзилари олдин *Auriculariales* тартибига киритилган эди, аммо ҳозир улардан ажратиб, чиқарилган. Бу гуруҳ намояндалари бир-бирига яқинлиги бўлса ҳам, у монофилетик эмас.

Буларнинг баъзи турлари кўп ўсимлик турларини зараловчи фитопатогенлардир. Масалан, *Helicobasidium* туркуми турлари кўп гулли ўсимликларда илдиз чириш кўзғатади. *Eocronartium* турлари айрим йўсун турларининг гаметофитларида, *Jola* туркуми турлари эса уларнинг спорофитларида (асосан тропикларда) паразитлик қилади. *Herpobasidium* ва *Platycarpa* туркумларининг турлари папоротникларнинг паразитларидир. Гуруҳнинг бошқа намояндалари сапротрофлардир.

Тартиб: Экзобазидиалес (*Exobasidiales*). Бу кичик тартиб турлари *Ericaceae*, *Theaceae*, *Lauraceae*, *Symploaceae* ва *Empetraceae* оилаларига мансуб бўлган гулли ўсимлик турларининг паразитларидир. Бир неча турлари иқтисодий аҳамиятга эга, чунки улар, ёввойи ҳолда ўсадиган ўсимликлар билан бир қаторда манзарали дарахтлар бўлган рододендронларни (*Rhododendron*), чой (*Camellia sinensis*), тор баргли голутика (*Vaccinium angustifolium*) ва брусника (*Vaccinium vitis-idaea*) буталарининг барглари зарарлайди. Зарарланган тўқималарда, асосан хўжайин ўсимлик хўжайралари гипертрофияси туфайли, шишлар ҳосил бўлади. Баъзан зарарланган аъзолар қизғиш тус олади.

Бу замбуруғларнинг базидиялари бир хўжайрали «холобазидиялар» бўлиб, улар гимениал қатламда жойлашади. Булар бошқа «холобазидиялари» бўлган таксонлардан қуйидаги белгилари билан фарқланади: баъзан септаланган ва иккиламчи споралар ҳосил қилиб ўсувчи базидиоспоралари мавжудлиги, септалари оддий эканлиги (долипор септалари йўклиги), культурада дрожжасимон колониялар ҳосил қилиб ўсиши ва б.

Бу тартибга *Exobasidiaceae* оиласи ва бешта туркум киради. Улардан энг кўп учрайдигани Экзобазидиум (*Exobasidium*) туркуми бўлиб, унинг турлари зарарланган ўсимликларнинг барглари, гуллари ва пояларининг ўлчами зарарланмаганларига нисбатан кўп марта катталаниб кетишига, баъзан йирик галлар ҳосил бўлишига олиб келади. Зарарланган ўсимлик ва паразит турлари билан боғлиқ ҳолда бу симптомлар ривожланиши даражаси ҳар хил бўлади.

Голутика буталарининг барглари қизариши касаллигини кўзғатувчи *Exobasidium vaccinii* тури хўжайин ўсимликнинг илдизпояларига кириб, системали инфекция кўзғатади, натижада ривожланаётган янги новдалар доим патоген билан зарарланган ва барглари қизил тусли бўлади. Кейинроқ баргларнинг остки қисми замбуруғнинг базидиялари ва базидиоспораларидан ташкил топган оқ қатлам билан қопланади, барглар буришиб, нобуд бўлади ва тўкилади.

Exobasidium vexans тури чой бутаси баргларида ҳосил қиладиган пуфакча шаклли яралар орқали бошқа патоген замбуруғлар осон кириб олиб, барглар ва новдаларни қуритиши мумкин. Куртак фазасида экзобазидиоз билан зарарланган чой буталарининг куртак остидаги новдалари нобуд бўлиши мумкин. Ушбу замбуруғ Осиёнинг чой буталари ўстириладиган барча жойларида тарқалган ва уларнинг энг хавфли касаллигининг кўзғатувчисидир.

Exobasidium туркуми турларининг тўқалари мавжуд бўлмаган ва септалари оддий бўлган гифалари хужайралар ораларида тарқалади ва тузилиши фақат ушбу туркумга хос бўлган, паллачалардан ташкил топадиган гаусторийлар ҳосил қилади. Кейинроқ гифалар эпидермисни ёриб, уларнинг тикка турувчи базидияларга эга бўлган гимениал қатлами ташқарига очилади. Туркумнинг кўп бошқа турларида базидиялар эпидермис хужайралари ораларидан ўсиб чиқади. Ушбу туркумда битта базидияда тўртта ёки олтитадан саккизтагача базидиоспора ҳосил бўлиши мумкин. Базидиоспоралари одатда банан шаклли ва бир-бирига қараб эгилган ва уларнинг базал қисмларида бўртиб чиққан чандиклари бор. Баъзи турларнинг базидиоспораларида (одатда базидиядан ажралганидан кейин) битта ёки иккита кўндаланг септа ҳосил бўлади ва улар кўп хужайрали бўлиб қолади. Баъзи турларнинг базидиоспоралари ўсганида муртак гифа, бошқалари эса иккиламчи споралар ҳосил қилади. Ҳам базидиоспоралар, ҳам иккиламчи споралар шамол билан хўжайин ўсимликка тушиб, уни зарарлаши мумкин. Муртак гифалари тўқимага устицалар орқали ёки бевосита тўқимани тешиб киради. Баъзи турлар (масалан, *Camellia sasangua* турининг патогени бўлган *Exobasidium camelliae* var. *gracilis*) базидиоспоралари ёки иккиламчи споралари ёрдамида хўжайин ўсимликнинг куртак тангачалари остида қишлаши мумкин, аммо *Exobasidium* турларининг аксарияти қандай қишлаши номаълум. Бу туркумнинг ўрганилган барча турлари гомоталлик эканлиги аниқланган.

Кўп тадқиқотчилар *Exobasidium* турларини ҚДА га ўхшаш озука муҳитларида ўстиришган ва културада замбуруғларнинг ҳам дрожжа, ҳам мицелиал колониялари ҳосил бўлиши хабар қилинган.

Кўп тадқиқотчилар *Exobasidium* туркумининг аскомицет *Taphrina* туркуми билан ўхшашлик томонларига эътибор қилишган. Ҳар иккала туркум турлари гулли ўсимликларни зарарлаб, уларда кўриниши бир-бирига ўхшаш шишлар ҳосил қилади. Ҳар икковининг гифалари хужайралар ораларида ривожланиб, ўсимликларнинг зарарланган аъзолари устида гимениал қатлам ҳосил қилади. Ҳар икки ҳолда ҳам инфекцияни гомокариотик, гаплоид споралар қўзғатади ва охири дикариотик мицелий ривожланади.

Муҳокама учун саволлар

1. Базидиомицетлар бошқа замбуруғлардан қандай белгилари билан фарқланади?
2. Плазмोगамия, кариогамия ва мейоз бўлиниши базидиомицет замбуруғларнинг қайси аъзоларида бўлади?
3. Базидиомицет замбуруғларнинг яшаш тарзи бўйича қандай гуруҳлари бор? Ҳар бир гуруҳга мансуб турларнинг мисолларини келтиринг.
4. Табиатда ёввойи ҳолда ўсадиган ва базидиомицетларга мансуб бўлган қандай қалпоқчали замбуруғ турлари истеъмол қилинади? Истеъмол қилинадиган қалпоқчали замбуруғларнинг саноат масштабида (сунъий) кўп ўстириладиган қандай турларини биласиз?
5. Гетероталлик базидиомицетлар мицелийси ривожланиши қандай уч босқичдан ташкил топади? Бирламчи ва иккиламчи мицелий бир-биридан қандай белгилари билан фарқланади?
6. Монокариотик ва дикариотик мицелийларни таърифлаб беринг. Дикариотик мицелий қандай қилиб ҳосил бўлади?
7. Базидиомицет замбуруғларнинг гифаларида тўқа (пряжка – clamp connection) лар қандай қилиб ҳосил бўлади ва уларнинг функцияси нимадан иборат?
8. Базидиомицет замбуруғлар базидиокарпларининг қандай типлари бор?
9. Базидия типларини (холобазидия, гетеробазидия ва фрагмобазидия) тавсифлаб беринг.
10. Базидиоспоралар нечта хужайрадан ташкил топади ва улар одатда нечта ядроли?
11. Базидиомицет замбуруғларнинг ножинсий кўпайиши қайси усулда амалга ошади ва бунда қандай споралар ҳосил бўлади?
12. Базидиомицет замбуруғларнинг жинсий жараёни якунида қандай споралар ҳосил бўлади? Жинсий жараёнда қандай хужайралар оталик гаметалар ролини ўйнайди?
13. Базидиомицет замбуруғларда биполяр ва тетраполяр гетероталлизм ҳодисаларини таърифлаб беринг.
14. Базидиомицет замбуруғларнинг классификациясида уларнинг қандай белгилари таксономик аҳамиятга эга?
15. Базидиомицетларнинг фараз қилинган эволюцион гуруҳлари (*Hymenomycetes*, *Ustilaginomycetes* ва *Urediniomycetes* гуруҳлари бир-биридан қандай белгилари билан фарқланади?)
16. Базидиомицетларнинг *Agaricales* тартибига мансуб бўлган истеъмол қилинадиган, захарли ва микориза ҳосил қилувчи намояндаларининг мисолларини (туркум номларини) келтиринг.

17. Замонавий систематикада *Agaricales* тартибига неча оила, туркум ва тур киради?
18. *Agaricales* тартиби, *Armillaria* туркумининг неча тури игна баргли ҳамда кенг баргли дарахтларда илдиз чириши касаллигини қўзғатади? Уларнинг намояндаларини кўрсатинг.
19. Базидиомицетлар, жумладан, *Apophallophorales* тартибининг кўп турлари қўзғатадиган ёғоч чиришларини қайси белгиларига қараб оқ ва қўнғир чиришга бўлишади?
20. *Rhizoctonia* туркуми турларининг телеоморфа боскичлари базидиомицет замбуруғларнинг қайси тартибига киради? *R. solani* турининг телеоморфа боскичининг туркум ва тур номини келтиринг.
21. Базидиомицетларнинг *Exobasidiales* тартибининг қайси тури Осиёда чой буталарининг энг хавфли касаллигининг қўзғатади?

УСТИЛЯГИНАЛЕС (USTILAGINALES) ТАРТИБИ (ҚОРАКУЯ ЗАМБУРУҒЛАРИ)

Устилягиналес (*Ustilaginales*), ёки Қоракуя замбуруғлари тартиби. Қоракуя замбуруғларининг тарқалиши ва аҳамияти, қишлоқ хўжалик экинлари учун жиддий хавф туғдируви турларининг намояндалари.

Қоракуя замбуруғларининг ривожланиш циклидаги дикариотик ва монокариотик (= гомокариотик) босқичлари. Споридийлар. Қоракуя замбуруғларининг кўпайиши ва телиоспоралари.

Қоракуя замбуруғларининг таксономияси. *Ustilaginaceae* ва *Tilletiaceae* оилалари ва уларни бир-биридан ажратадиган таксономик белгилари. *Ustilago* туркуми, *U. tritici*, *U. nuda*, *U. hordei*, *U. maydis*, *U. avenae* ва *U. laevis* турлари ва улар бошоқли экинларда кўзгатадиган касалликлари. *Tilletia* туркуми ва унинг муҳим турлари. Буғдойнинг зараловчи *T. tritici*, *T. laevis* ва *T. controversa* турлари. *Tilletia* туркуми турларининг телиоспоралари ўсиши. Промиселлий ва споридийлар. Споридийлар куртакланиб кўпайиши, Н-таначалари. *Urocystis* туркуми ва унинг телиоспоралари тўдачалари. Буғдойда қаттиқ ва чанг қоракуяларини кўзгатуви замбуруғларнинг ривожланиш цикллари.

Мавзу бўйича адабиётлар: 1, 2, 5, 7, 8, 9, 10, 12, 15, 17, 30.

Кириш. *Қоракуя замбуруғларининг тарқалиши ва аҳамияти.* *Ustilaginales* тартибига мансуб турларни қоракуя замбуруғлари, деб аташади. Улар бундай номланишининг сабаби зарарланган ўсимлик тўқималарида олов қолдиқларига ўхшаш, қора тусли, кукун шаклидаги споралар (телиоспоралар) ҳосил бўлишидир. Бу тартибга икки оила, 50 тадан кўп туркум ва тахминан 1200 та тур киради. Улар юксак ўсимликларнинг 75 та оиласига кирадиган тахминан 4000 та турини зарарлайди. Баъзи қоракуя замбуруғларининг географик тарқалиши муайян, кичик минтакалар билан чегараланган, бошқалари хўжайин ўсимликлари ўсадиган барча жойларда учрайди. Кейингилар каторига маккажўхорининг пуфакли қоракуяси (*Ustilago maydis*), сулининг чанг қоракуяси (*U. avenae*), пиёз қоракуяси (*Urocystis cepulae*) ва ҳар хил ғалла экинларининг айрим қаттиқ қоракуялари (*Tilletia* spp.) киради.

Иқтисодий нуқтаи-назардан бу жуда муҳим тартиб бўлиб, қоракуялар қимматли қишлоқ хўжалик экинлари ва манзарали экинларга катта зарар етказади. Кенг тарқалган қоракуяларнинг кўп турлари дунёдаги инсонларнинг кўпчилигини озиқ-овқат билан таъминлайдиган ғалла экинлари ҳосилининг анча қисми йўқотилишига олиб келади. *Tilletia indica* тури кўзгатадиган ҳинд қоракуяси буларнинг мисоли бўлиши мумкин. Биринчи марта топилган пайтида (Mitra, 1931) бу кам зарарли касаллик бўлиб, кейин тарқалиб кетган ва дунёнинг кўп, асосий буғдой етиштириладиган минтакаларида энг катта муаммога айланган. Патоген буғдойни гул орқали зарарлайди ва касаллик бошоқларда айни мавсумда намоён бўлади. Бу қоракуянинг ўзига хос хусусияти – ўсимлик бошоғининг баъзи бошоқчалари, бошоқчалар ичидаги баъзи донлар ва донларнинг барча ёки фақат айрим қисмлари зарарланишидир. Зарарланган органларнинг тўқималари триметиламин (сасиган балиқ) ҳидли телиоспоралар кукунига айланади.

Буғдойнинг бошқа муҳим қоракуялари қаттиқ ва пакана қоракуялар бўлиб, уларни *Tilletia tritici* ва *T. laevis*, кейингисини эса *T. controversa* кўзгатади. Улар буғдой донларининг таркибини тўла ўзлаштириб, дон ўрнига қоракуялар тўдаларини ҳосил қилади. Улардан ҳам триметиламин ҳиди келади. Уруғлик дон дориланмасдан экилса, об-ҳаво касаллик учун қулай бўлса ва инокулюм миқдори кўп бўлса буғдой бошоқларининг 70% қаттиқ қоракуя билан зарарланиши мумкин. Ўзбекистонда лалми буғдой навлари қаттиқ қоракуя билан зарарланиши айрим йиллари 40-60% га етганлиги ҳақида хабар мавжуд (Аманов и др., 2002).

Қаттиқ қоракуя билан кучли зарарланган далада ҳосилни комбайн билан тўплаш пайтида ҳавога кўтарилган телиоспоралар чанги қишлоқ хўжалик машиналаридан

чиқадиган учқун таъсирида кучли портлаши мумкин. Ундан ташқари, телиоспоралар аллергиялик хусусиятига эга ва уларнинг кукун ишчиларда аллергия қўзғатиши мумкин.

Қаттиқ қоракуя уруғ дориллагич фунгицидлар ёрдамида осон назорат қилинади. Баъзи фунгицидлар пакана қоракуяга қарши ҳам самарали, аммо юқори даражада чидамли навлар мавжудлиги туфайли бу патогенга қарши АҚШ да кимёвий усул кенг қўлланилмайди.

Бу ерда *Ustilago maydis* қўзғатадиган маккажўхорининг пуфакли қоракуяси ҳақида тўхталиш лозим. Бу космополит тур маккажўхори ҳосилини анча камайтириши мумкин. Шу билан бирга, замбуруғ ўсимликларда ҳосил қиладиган хунук галлар Мексика ва АҚШ да истеъмол қилинади; улар АҚШ да маккажўхорини сунъий зарарлаш ёрдамида, саноат масштабида қўпайтирилиб, аҳолига ва ресторанларга сотилади.

Қоракуялар иқтисодий жиҳатдан муҳим бўлмаган жуда кўп ўсимликларда учрайди ва табиий, бундай турлар яхши ўрганилмаган. Аммо кейинги даврда улар табиий шароитда хўжайин ўсимликлари популяцияларига таъсири мавжудлиги қизиқиш уйғотмоқда.

Қоракуя замбуруғларининг умумий белгилари. Табиатда ривожланиш циклининг дикариотик фазасида бу замбуруғлар гулли юксак ўсимликларнинг облигат паразитларидир. Ўсимликларнинг ҳар хил қисмлари – барглари, поялари, баъзан ҳатто илдизлари зарарланса ҳам, қоракуялар билан одатда кўп ўсимлик тарларининг репродуктив аъзолари (гуллари, бошоқлари) зарарланади. Қоракуя инфекциялари кўпинча локал, аммо айримлари системали бўлиши мумкин. Баъзи хўжайин ўсимликларда инфекция кўп йиллик (сурункали) бўлиб, патоган ўсимлик тўқималарида қишлайди ва баҳорда янгидан ўсиб чиққан ўсимлик аллақачон зарарланган бўлади. Бундай замбуруғларнинг мисоли кўп бошоқли ўтларни зарарлайдиган *Ustilago striiformis* тури бўлиши мумкин.

Қоракуя замбуруғларининг хўжайин ўсимлик тўқималаридаги мицелийсининг гифалари ингичка, септаланган, кучли шохланиб, буралиб ва чувалашиб кетган бўлиб, асосан хўжайралар ораларида ўсади. Баъзи турлар гаусторийлар ҳосил қилиши хабар қилинган, аммо улар морфологияси бўйича оддий хўжайра ичи гифаларидан фарқланиши исботланмаган. Баъзи турларнинг гифалари хўжайралар ораларидан ва, уларни ўлдирмасдан, ичидан ҳам ўсиб ўтиши мумкин. Хўжайин ўсимлик хўжайраларида бунга ҳеч қандай жавоб реакцияси кузатилмайди ва уларнинг кўпчилиги, ҳатто ичида патоген гифалари мавжуд бўлганлари ҳам, ҳеч нарса бўлмагандай, ўсиши, ривожланиши ва бўлиниб кўпайишини давом эттираверади. Қоракуя замбуруғларининг аксарияти бевосита споралаш аъзоларини ҳосил қилиши жараёнининг бошида ва кейинги даврларида ўсимлик тўқималарини емиради. Бунда кўп зарарланган хўжайин ўсимлик турларининг бўйи пасайишидан бошқа бирор касаллик белгилари ҳосил бўлмайди.

Қоракуя замбуруғи гифасининг типик септаси оддий, ўртасида тезда ёпилиб кетадиган марказий пораси бор. Долипор септалари йўқ.

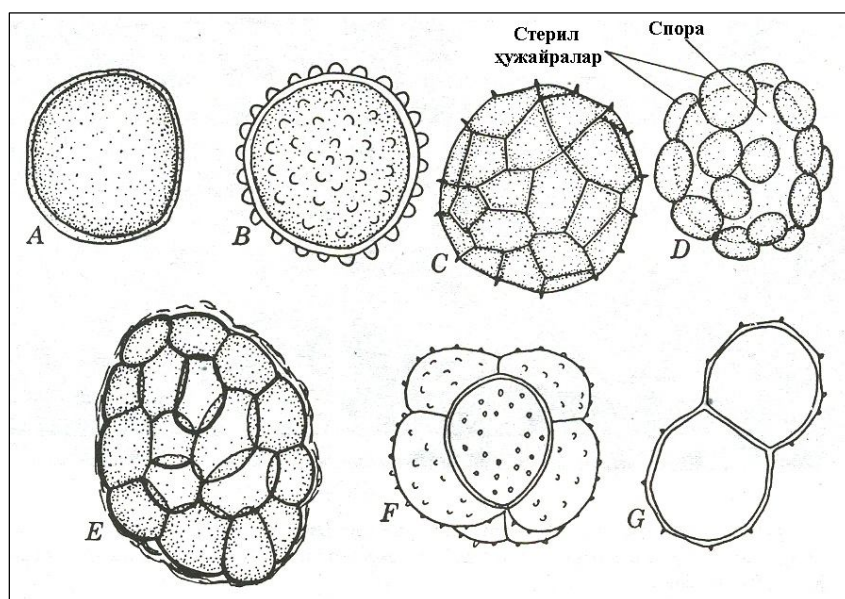
Қоракуя замбуруғларининг ривожланиш циклида дикариотик ва монокариотик (= гомокариотик) босқичлари бор. Уларнинг гомокарионлари патогенлик хусусиятига эга эмас ва уларни оддий лаборатория озуқа муҳитларида ўстириш осон. Кўп турларнинг гомокарионлари *in vitro* шароитида дрожжа шаклида ўсади ва куртакланиб, бир ядроли хўжайралар ҳосил қиладди. Бу хўжайралар **споридийлар**, деб аталади. Тадқиқ қилинган қоракуя замбуруғларининг аксарияти гетероталлик ва патогенлик хусусиятига эга бўлган дикарионлар ҳосил бўлиши учун ҳар хил жинсга эга бўлган споридийлар қўшилиши шарт. Икки жинсли споридийларни озуқа муҳитида ўстириб, улар қўшилиши натижасида дикарионларни олиш мумкин. Шу усулни қўллаб-қўллабда баъзи қоракуя замбуруғлари (масалан, *Tilletia controversa* тури) нинг телиоспоралари олинган.

Қоракуя замбуруғларининг кўпайиши ва телиоспоралари. Қоракуя замбуруғларининг деярли барчаси гетероталлик турлардир ва уларнинг гомоталлик

турлари жуда кам. Телиоспоралар қорақуя замбуруғларининг тиним даврига кирувчи спораларидир ва улар, хламидоспоралар каби, мицелий гифалари алоҳида хужайраларга бўлиниб кетиши натижасида ҳосил бўлади. Аммо хламидоспоралар замбуруғларнинг гаплоид гифаларидан, телиоспоралар эса қорақуя замбуруғларининг дикариотик хужайраларидан ривожланади. Улар зарарланган ўсимликларнинг ҳар хил қисмларида сорус, деб аталадиган ёстикчаларда кўплаб ҳосил бўлади. Телиоспоралар шаклланиши бошланишининг биринчи белгиси споралаш (=споруляция) бўладиган жойда мицелий тўдалари ҳосил бўлишидир. Бу гифалар тўдалари баъзи турларда хужайралар ораларида, бошқаларида эса хужайралар ичида ривожланади. Кўпинча телиоспоралар шаклланиши жараёнида хўжайин хужайралари емирилиб кетади. Хўжайин ўсимлик баргларида *Ustilago striiformis* турининг етилган соруслари узун (баъзан баргнинг асосидан учигача етувчи), тор, қорамтир тусли чизикчалар ҳосил қилади. Соруслар олдин эпидермис остида бўлиб, етилганида уни ёриб, ташқарига очилади. Маккажўхорида *Ustilago maydis* кўзғатадиган пуфакли қорақуяни оладиган бўлсак, споралаш бошланишидан олдин хўжайин ўсимлик хужайраларида гиперплазия ва гипертрофия бўлиши туфайли, катта галл (шиш) лар ҳосил бўлади.

Баъзи *Entyloma*, *Entorrhiza* ва *Tilletia* туркумларида айрим турларнинг телиоспоралари махсус спороген гифалар учидан биттадан ҳосил бўлади. Аммо кўп бошқа турларда телиоспоралар гифаларнинг ҳар қандай хужайралари бир-биридан ажралиб кетиши натижасида ҳосил бўлади. Бу хужайралар устида қалин қобик ҳосил бўлади ва морфологияси ҳар бир тур учун характерли бўлган телиоспоралар шаклланади. Баъзи турлар мицелийсининг барча хужайралари, бошқаларида эса фақат баъзилари телиоспораларга айланади. Спора тўдалари устида мицелий сорусни ёпиб турувчи парда (перидий) ҳосил қилиши мумкин.

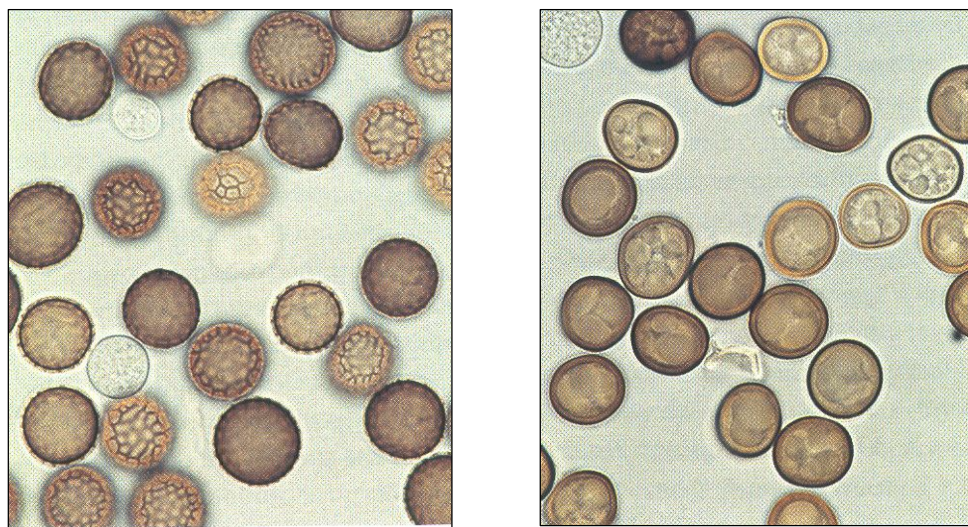
Қорақуя замбуруғларининг телиоспоралари қайси усул билан шаклланишидан қатъий назар, улар дикариотик хужайралардан ҳосил бўлади. Баъзи турларда кариогамия телиоспора шаклланишининг илк босқичларида юз беради ва ҳатто ёш телиоспоралар ҳам битта диплоид ядроли бўлади, бошқаларида телиоспоралар узоқ вақт давомида икки ядроли ҳолатини сақлаб туради. Мейоз ёки ўсаётган телиоспораларда ёки улардан ўсиб чиққан базидиоспора (промицелий) ларда юз беради.



14.1-расм. Қорақуя замбуруғлари телиоспораларининг ҳар хил типлари (Ainsworth G. C. & Sampson K., 1950; Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)

Телиоспораларнинг ўлчами, шакли, туси ва нақшлари каби белгилари (14.1-расм) қорақуя замбуруғларининг таксономиясида анча муҳим аҳамиятга эга. Улардан нақшлари айниқса муҳим бўлиб, камида турларни бир-биридан ажратишда фойдали. Нақшлар ҳар

хил – баъзилари тўрсимон, бошқаларининг устида қил (щетинка) лари, учинчиларининг бўртиқчалари бор ва ҳ. Яна бошқаларининг усти нақшсиз ва силлиқ бўлиши мумкин (14.2-расм). Кўп телиоспоралар шарсимон шаклли, алоҳида споралари ёки уларнинг кичик гуруҳларининг туси микроскоп остида сарғиш, қўнғир оҳангли ёки қорамтир бўлиб кўриниши мумкин. Аммо уларнинг микроскопдаги ранги ва тўдачаларининг туси бир-биридан фарқланиши мумкин, масалан, микроскоп остида тўқ-кизил бўлиб кўринганлари тўдачаларда қора тусли бўлиб кўриниши мумкин. Кўп турларнинг телиоспоралари якка-якка жойлашади, аммо бошқа турларники бир-биридан осон ёки қийинроқ ажралиб кетувчи жуфтларда ёки каттароқ гуруҳларда жойлашиши мумкин. Бошқа турларда бир неча хужайралар бир-бирига қаттиқ ёпишиб, спора тўдачаларини ҳосил қилади (14.1, D-расм). Улардан баъзилари фертил ва стерил хужайраларга эга бўлиб, фақат фертиллари ўса олади.



14.2-расм. *Tilletia tritici* замбуруғи телиоспораларининг ташқи қобиғи серқирра ва тўрсимон (чапда), *Tilletia laevis* замбуруғи телиоспораларининг ташқи қобиғи силлиқ (ўнгда) (Goates, 1996)

Баъзи қорақуя замбуруғларининг телиоспоралари тупрокда кўп йиллар давомида ҳаётчанлигини сақлаши мумкин. Телиоспоралар ўсишига ҳарорат, намлик, pH, ҳар хил бирикмалар мавжуд бўлиши ёки бўлмаслиги ҳамда ёруғлик таъсир қилиши мумкин. Тажрибада ёруғлик бешта қорақуя замбуруғлари турларининг телиоспоралари ўсишини стимуляция қилган, иккитасиникини тўхтатган ва учтасига ҳеч қандай таъсир қилмаган.

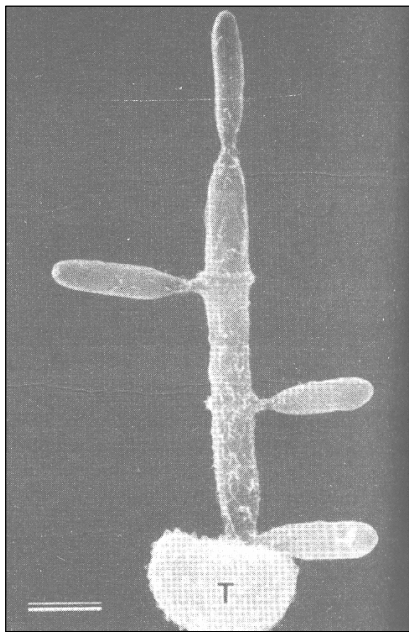
Қорақуя замбуруғларининг телиоспораларини пробазидия, деб ҳам аташади. У олдин икки ядроли, спора етилганида юз берадиган кариогамиядан кейин бир ядроли ва диплоид. Телиоспоралар ўсиб, калта мицелиал найча шаклли промицелий (базидия) ҳосил қилади, унга ядро ўтиб, мейоз усулида бўлинади. Мейоз якунланганида промицелий устида гаплоид базидиоспоралар (бирламчи споридийлар, ҳам дейилади) ҳосил бўлади.

Муайян тур ва атроф-муҳит шароитлари билан боғлиқ ҳолда қорақуя замбуруғларининг телиоспоралари ўсиши ва базидиоспоралари ҳосил бўлиши ҳар хил бўлади. Масалан, промицелий шохланган ёки шохланмаган, септаланган ёки септаланмаган бўлиши мумкин. Баъзи ҳолларда промицелийда базидиоспоралар кам ҳосил бўлиши ёки умуман ҳосил бўлмасдан, бевосита промицелийлар қўшилиб, дикариотик мицелий ҳосил қилиши мумкин. Аммо кўпинча латерал ёки терминал ёхуд ҳар икки усулда базидиоспоралар шаклланади. Шаклланган базидиоспораларнинг сони ҳар хил бўлиши мумкин ва одатда улар куртакланиб, кўп сонли конидия (ёки иккиламчи

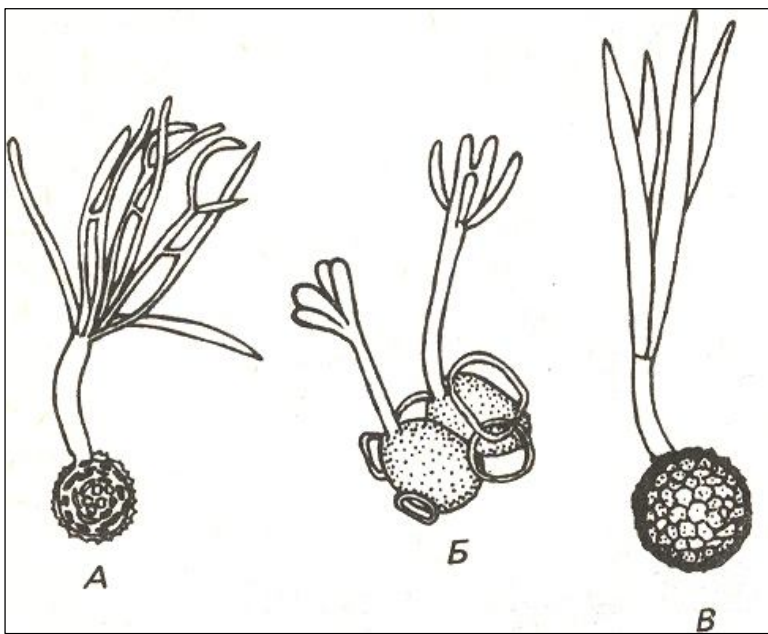
споридий) лар ҳосил қилади. *Tilletia* туркуми турларида споридийлар алоҳида ёки иккитадан қўшилган базидиоспоралардан ўсиб чиқади. Агар базидиоспоралар ёки иккиламчи споридийларни озуқа муҳитларига, масалан, Петри ликопчаларида КДА муҳитига, экилса, юқорида таъкидланганидай, улар куртакланиб, катта гомокариотик колонияларни ҳосил қилиши мумкин.

Қорақуя замбуруғларининг таксономияси. Ультратузилиши, биокимёси ва 5S rРНК ларининг сиквенслари асосидаги филогенетик таҳлиллар ёрдамида қорақуя замбуруғлари полифилетик гуруҳ эканлиги ва уларнинг бир паллали ўсимликларни зарарлайдиган турлари бир монофилетик гуруҳни, фақат икки паллали ўсимликларни зарарлайдиганлари эса иккинчи монофилетик гуруҳни ташкил этиши кўрсатилган. Ушбу иккинчи гуруҳ филогенетик жиҳатдан олдинроқ баён этилган *Exobasidiales* тартибига яқин. Хўжайинлари икки паллали ўсимликлар бўлган *Ustilago* турлари янги, Баухинус (*Bauhinus*) туркумига ўтказилган.

Бир паллали ўсимликларни зарарлайдиган қорақуя замбуруғларига тегишли бошқа савол ҳам бор. 18S rРНК ларининг сиквенс анализи натижалари ҳам улар монофилетик гуруҳ эканлигини тасдиқлаган. Аммо бу таҳлилларда *Ustilago* ва *Tilletia* туркумлари бир-биридан ажралган ва улар ораларида муайян бошқа фарқлар ҳам мавжудлиги аниқланган.



14.3-расм. *Ustilago avenae* турининг устида ва ёнларида жойлашган тўртта базидиоспораси бўлган промицелийси (метабазидияси) (O'Donnell, 1992; Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)



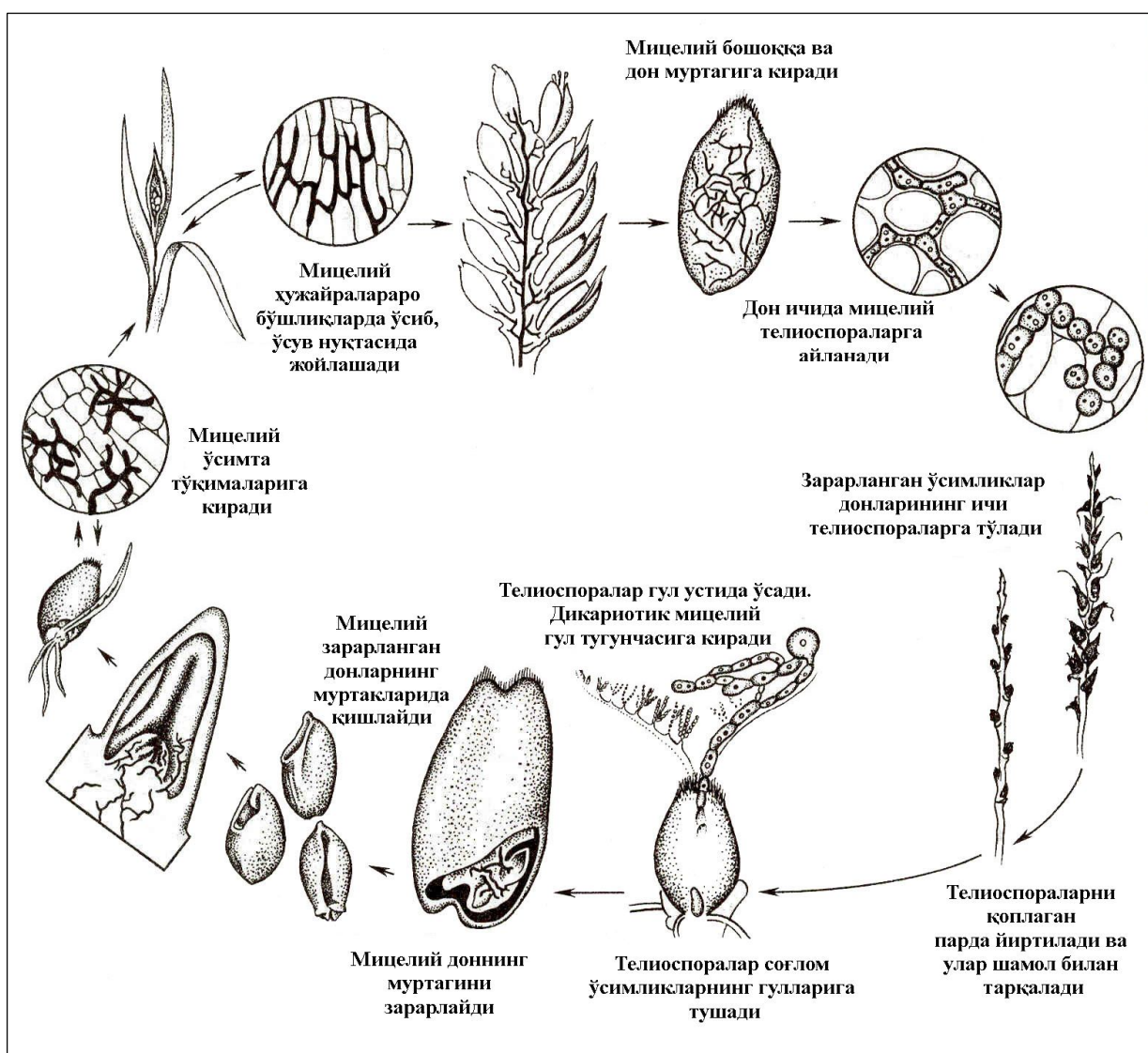
14.4-расм. *Tilletiaceae* оиласи турларининг телиоспоралари, промицелийлари (метабазидиялари) ва уларнинг устида ҳосил бўлган ипсимон базидиоспоралари:
А, В - *Tilletia*; Б - *Urocystis*
(А, Б - Blumer, 1963; В - Zogg, 1967; Мюллер, Лёфлер, 1995 дан олинган)

Анъанага биноан *Ustilaginales* тартибини *Ustilaginaceae* ва *Tilletiaceae* оилаларига бўлишади (баъзи муаллифлар қорақуя ва баъзи бошқа замбуруғларни *Ustilaginomycetes* синфида жойлаштириб, унинг таркибига *Ustilaginales* ва *Tilletiales* тартибларини киритишади). *Ustilaginaceae* оиласида промицелий субстратда ётган ҳолда жойлашади, кўндаланг септаларга эга ва базидиоспоралар унинг устида латерал ва терминал усулда

ҳосил бўлади (14.3-расм). *Tilletiaceae* оиласи турларининг промицелийлари тикка турувчи (субстратда ётмайди), бир хужайрали (ёки септаланмаган) ва базидиоспоралар уларнинг устки қисмида ҳосил бўлади (14.4-расм). Телиоспоралар ўсишига атроф-муҳит шароитлари таъсир қилади ва баъзи турларнинг телиоспоралари ўсиши ва базидиоспоралари шаклланиши ушбу икки типдан фарқ қилади. Айрим турларнинг телиоспоралари тажрибада умуман ўстириб кўрилмаган.

14.1. УСТИЛЯГИНАЦЕА (*USTILAGINACEAE*) ОИЛАСИ

Бу оила турларида кўндаланг септалари бўлган промицелий диплоид телиоспорадан ўсиб чиқади (14.3-расм). Айрим турларнинг телиоспоралари хўжайин ўсимликда ҳосил бўлганидан кейин дарҳол, бошқаларида эса фақат тиним даврини ўтганидан кейин ўсади. Телиоспоралар ўсганида уларнинг қобиғи ёрилиб кетади. Кейин диплоид ядро телиоспорадан промицелийга миграция қилиб ўтади ва мейоз усулида бўлинади, натижада тўртта гаплоид ядро ҳосил бўлади.



14.5-расм. *Ustilago tritici* замбуруғининг буғдойда ривожланиш цикли (Agrios, 2008)

Баъзи турларда мейоз бўлиниши телиоспора ичида ўтади ва ҳосил бўлган ядролар промицелийга миграция қилади. Сўнгра промицелийда учта кўндаланг септа ҳосил бўлади

ва промицелий тўртта бир ядроли хужайрага эга бўлади. Бу ядролар митоз усулида бўлинади ва ҳар бир хужайрада ҳосил бўлган иккита ядродан бири хужайрада ҳосил бўлган муртакка ўтади, иккинчиси хужайрада қолади. Бу муртаклардан бири промицелий учиди (терминал) ва қолган учтаси ён томонларида (латерал) жойлашади. Бу бир ядроли муртаклар бўлғуси базидиоспора (= бирламчи споридий) лардир.

Ustilaginaceae оиласи турларининг телиоспоралари майда, қобиғи силлиқ ёки жуда майда тикончалар билан қопланган. Бу оилага иктисодий жиҳатдан муҳим турлар киради. Улар кўп ғалла экинларини уруғ ўсиши ёки ўсимлик гуллаши даврида, баъзан системали зарарлайди.

Туркум: Устиляго (*Ustilago*). Ушбу туркум *Ustilaginaceae* оиласининг асосий, энг катта туркумидир. Унинг муҳим турлари – буғдойда чанг (*U. tritici*), арпада чанг (*U. nuda*) ва қаттиқ (*U. hordei*), маккажўхорида пуфакли (*U. maydis*, синоними *U. zaeae*), сулида чанг (*U. avenae*) ва қопланган (*U. laevis*) ҳамда кўп бошоқли ўтларда бошқа қоракуя касалликларининг кўзгатувчиларидир.

Ustilago tritici турининг буғдойда ривожланиш цикли (14.5-расм) икки мавсумда якунланади. Ўсимликлар гуллаш пайтида зарарланади. Патогеннинг мицелийси дон муртагида тиним ҳолатига киради. Зарарланган дон етилганида ташқи кўринишидан соғлом дондан фарқ қилмайди. Бундай дон уруғлик сифатида ишлатилиб, экилганида, дон ўсиши пайтида унинг ичидаги мицелий ҳам ўсади, майса ичида ривожланади ва охири тўпгул муртагига ва кейин шаклланаётган бошоқнинг ичида ўтади. Тўпгул муртагида мицелий хужайраларидан телиоспоралар шаклланади, бошоқда дон ўрнига телиоспора тўдалари ҳосил бўлади ва замбуруғнинг ривожланиш цикли якунланади.

Туркум: Сороспориум (*Sorosporium*). *S. reilianum* тури маккажўхорида чанг қоракуя кўзгатади – унинг оталик ва оналик тўпгулларини зарарлаб, ичи телиоспораларга тўла пуфакчалар ҳосил қилади.

Туркум: Сфацелотека (*Sphaceloteca*). *S. panici-miliacei* тарикда чанг қоракуя кўзгатади.

14.2. ТИЛЛЕЦИЯЦЕА (*TILLETIACEAE*) ОИЛАСИ

Бу оила турлари *Ustilaginaceae* оиласи турларидан телиоспораларининг морфологияси ва уларнинг ўсиши усули билан фарқланади.

Туркум: Тиллеция (*Tilletia*). Телиоспоралари анча йирик (14.1, С-, 14.2- ва 14.4, А, В-расмлар). Ушбу туркумга тахминан 80 та тур киради. Муҳим турлари – буғдойда қаттиқ (*T. tritici* = *T. caries*, *T. laevis*) ва пакана (*T. controversa*), жавдарда қаттиқ (*T. secalis*) ва буғдойда ҳинд (*T. indica* – карантин объект) қоракуяларини кўзгатувчилардир.

Буғдой ва арпанинг қаттиқ ва чанг қоракуяларини ташқи белгиларига қараб ажратиш мумкин: чанг қоракуя билан зарарланган бошоқларнинг ўзагидан ташқари барча қисмлари кўнғир, тўқ-кўнғир, деярли қора тусли телиоспораларга айланади. Улар олдин оқиш парда билан қопланган, кейин бу парда йиртилади, телиоспоралар чангга ўхшаб, тарқалиб кетади; қаттиқ қоракуя билан зарарланган бошоқда дон пўсти бутунлигича қолади, аммо унинг ичи дон қисмларига эмас, балки кўнғир, тўқ-кўнғир, деярли қора тусли телиоспораларга тўла бўлади, бундай дон қоракуя халтачалари деб аталади.

Буғдойнинг қаттиқ қоракуя касаллигини кўзгатувчи *T. tritici* ва *T. laevis* турлари келиб чиқиши, ташқи белгилари, ўсимликларни зарарлаш усули, буғдойда ривожланиш цикли, биокимёси ва молекуляр-биологик хусусиятлари бўйича бир-бирига жуда яқин бўлиб, пакана қоракуянинг кўзгатувчиси (*T. controversa*) ҳам уларга жуда яқин «кариндошдир».

Кўзгатувчиларнинг телиоспоралари ўсиши буғдойни зарарловчи учта *Tilletia* турида ҳам бир хил. Телиоспоралар ўсганида диплоид ядроси мейоз ($2n \rightarrow n + n$) ва кейин митоз усулида бўлинади. Телиоспоралардан ўсиб чиққан калта промицелий (базидия) учиди ипсимон бирламчи гаплоид монокариотик споридий (базидиоспора) ларнинг дастаси

ҳосил бўлади. Телиоспораларнинг цитоплазмаси олдин промицелийга, сўнгра ундан бирламчи споридийларга оқиб ўтади. Ушбу турлар биполяр гетероталлик (яъни, икки жинсли) бўлиб, уларнинг бирламчи (ва иккиламчи) споридийларининг жинслари плюс (+) ва минус (–) билан белгиланади. Ҳосил бўлиши билан қарама-қарши жинсларга мансуб бўлган 2 та бирламчи споридий дарҳол, кўпинча уларнинг ўрта қисмида ҳосил бўладиган калта конъюгацион ўсимта орқали, қўшилади; ҳосил бўлган гаплоид дикариотик таначалар ($n + n$) «Н-таначалар» деб аталади. Н-таначалар ўсганида иккиламчи споридийлар ($n + n$) ҳосил бўлади, уларнинг шакли ёки ипсимон ёхуд аллантоид (эгилган калтароқ ип шаклли) бўлиши мумкин. Иккиламчи споридийлар ўсганида ёки инфекцион гифа ($n + n$) ёхуд учламчи (ипсимон ёки аллантоид шаклли) споридийлар ($n + n$) ҳосил бўлади. Кейинги ҳолда инфекцион гифа учламчи споридийлардан ривожланади (Goates, 1996). Ушбу гаплоид дикариотик инфекцион гифа буғдой ўсимликларини зарарлайди.

Қаттиқ қоракуяни кўзғатувчи замбуруғларнинг буғдойда ривожланиш цикли бир йилда якунланади (14.6-расм). Йиғим-терим ва донни янчиш пайтида қоракуя халтачалари емирилади ва кўзғатувчиларнинг споралари донларнинг устига тушади.

Буғдойнинг тупрокда унаётган майсалари зарарланади. Замбуруғ ўсиб, уларнинг ўсув нуқтасига (ўсув конусига) етиб олади ва кейин ўсимлик билан бирга ўсиб, системали (диффуз) шаклда ривожланади, яъни унинг барча тўқималарига, жумладан бошок шаклланиши фазасида дон муртагига ҳам кириб олади. Бу жараён қуйидагича кечади.

Уруғлик дон устидаги (ёки тупрокдаги) телиоспоралар томчи шаклли намлик (шудринг, ёмғир) мавжудлигида ўсади ва охири инфекцион гифа ҳосил қилади. У майса ҳали тупроқ юзасига чиқишидан олдин колеоптиле тўқималарига тешиб киради. Кейин бу гифа хужайралар орасида ўсади ва охири шаклланаётган дон муртагига киради, муртакнинг барча ички қисмларини озуқа сифатида ўзлаштиради ва у ерда телиоспорогенез жараёни кечади. Бунда шаклланаётган дон қобиғи сақланиб қолади, аммо ичи телиоспоралар кукунига тўлади; бундай зарарланган дон қоракуя халтачаси, ёки қоракуя соруси, деб аталади. Донни янчиш пайтида сорусларнинг юпқа ва мўрт пардаси емирилади ва телиоспоралар эркин ҳолатга чиқиб, соғлом донларнинг устки қисмларини ифлослантиради ҳамда тупроққа тушади, шу билан кўзғатувчи замбуруғларнинг ривожланиш цикли якунланади.

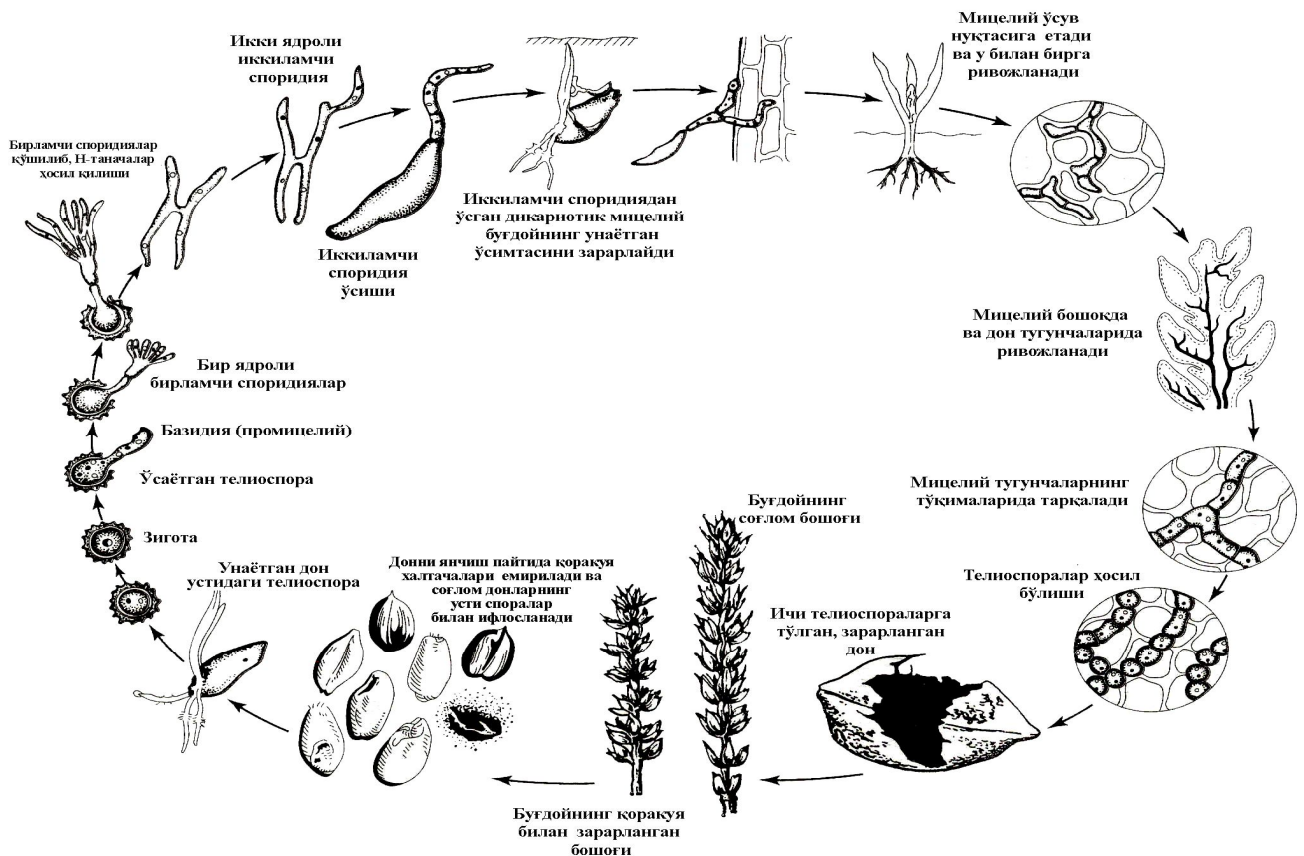
Туркум: Уроцистис (*Urocystis*). Телиоспоралари одатда думалоқ шаклли тўдалар ҳосил қилади, уларнинг 1-2 марказий йирик, тўқ тусли фертил споралари майдароқ, оч тусли стерил хужайралар билан ўралган бўлади (14.1, D- ва 14.4, Б-расмлар). Телиоспоралар кўпинча хўжайин ўсимликларнинг вегетатив аъзоларида ҳосил бўлади. Турлари буғдойда поя (*U. tritici*), жавдарда поя (*U. occulta*) қоракуялари ва пиёзда (*U. cerpulae*) оддий қоракуя кўзғатувчиларидир.

Туркум: Энтилома (*Entyloma*). Таркибига тахминан 100 та тур киради. Бу туркум турлари билан зарарланган ўсимликларнинг барг, поя, гулбандлари, баъзан илдизларида ичи телиоспоралар билан тўла бўлган доғлар ва шишлар ҳосил бўлади. Зарарланадиган ўсимликлар қаторига бошокли ўтлар ва б. киради.

Туркум: Энторриза (*Entorrhiza*). Бу кичик туркумнинг турлари *Juncaceae* ва *Cyperaceae* оилаларга мансуб бўлган ўтларни зарарлаб, уларнинг илдизларида галл шаклли сорусларни ҳосил қилади.

Муҳокама учун саволлар

1. Нима учун *Ustilaginales* тартибига мансуб турларни қоракуя замбуруғлари, деб аташади.?
2. *Ustilaginales* тартибига нечта оила, туркум ва тур киради ва улар юксак ўсимликларнинг нечта турини зарарлайди?
3. *Tilletia* туркумининг қайси турлари буғдойнинг муҳим қоракуяларини кўзғатади?
4. Буғдойнинг қаттиқ ва пакана қоракуяларини *Ustilaginales* тартибининг қайси турлари кўзғатади?



14.6-расм. *Tilletia tritici* ва *Tilletia laevis* замбуруғларининг бугдойда ривожланиш цикли (Agrios, 2008).

- Ривожланиш циклининг қайси фазасида қорақуя замбуруғлари гулли юксак ўсимликларнинг облигат паразитларидир?
- Қорақуя замбуруғларининг телиоспоралари қандай (монокариотик, дикариотик) ҳужайралардан ҳосил бўлади?
- Қорақуя замбуруғларининг таксономияси асосан уларнинг қайси спораларининг белгиларига асосланади?
- Замонавий систематикада *Ustilaginales* тартибига нечта ва қайси оилалар қиради?
- Ustilaginales* тартибининг *Ustilaginaceae* ва *Tilletiaceae* оилалари бир-биридан қандай белгилари билан фарқланади?
- Ustilago* туркумининг *U. tritici*, *U. nuda*, *U. hordei*, *U. maydis*, *U. avenae* ва *U. laevis* турлари ғалла экинлари ва маккажўхорида қандай касалликларни кўзғатади?
- Бугдой ва арпанинг қаттиқ ва чанг қорақуяларини ташқи белгиларига қараб ажратиш мумкинми? Мумкин бўлса, қандай қилиб?
- Бугдойда қаттиқ ва чанг қорақуяларини кўзғатувчи замбуруғлар уларнинг ривожланиш циклида бир-биридан қайси белгилари билан фарқланади?
- Бугдойда қаттиқ ва чанг қорақуяларини кўзғатувчи замбуруғлар бир мавсумдан кейинги мавсумгача қаерда сақланади?
- Қорақуя замбуруғларининг қандай (монокариотик, дикариотик) мицелийси ғалла экинларини зарарлайди?
- Tilletia* туркуми турларининг телиоспоралари ўсиши жараёнида ҳосил бўладиган Н-таначалари, деганда нимани тушунасиз?
- Ustilago*, *Tilletia* ва *Urocystis* туркумлари бир-биридан қайси белгилари билан фарқланади? Сурхондарё вилоятида пиёзда қорақуя касаллигини қайси замбуруғ тури кўзғатади?

УРЕДИНАЛЕС (*UREDINALES*) ТАРТИБИ (ЗАНГ ЗАМБУРУҒЛАРИ)

Занг замбуруғлари, ёки Урединалес (*Uredinales*) тартиби. Занг замбуруғларининг тарқалиши ва аҳамияти. Занг замбуруғларининг споралаш босқичлари: спермогонийлар, спермацийлар (n) ва рецептив гифалар (n); эцийлар ($n + n$) ва эциоспоралар ($n + n$); урединиялар ва урединиоспоралар ($n + n$); телиялар ва телиоспоралар ($n + n \rightarrow 2n$); базидиялар базидиоспоралар (n). Занг замбуруғларининг Eu-, Brachy-, Hemi-, -opsis, Micro-, Lepto-, Uredo, Endo- ва *Aecidium* формалари.

Занг замбуруғларида якка ва ҳар хил хўжайинлилик ҳодисалари. Занг замбуруғларининг Auto- ва Hetero-формалари. Занг замбуруғларининг асосий ва оралик хўжайин ўсимликлари. Траншель қонуни. Спермогонийлар, спермацийлар ва рецептив гифалар. Спермацийлар табиатда тарқалиши усули. Дикариотизация ҳодисаси. Эцийлар ва эциоспоралар ҳосил бўлиши ва уларнинг белгилари. Эций типлари: *Caecoma*, *Aecidium*, *Roestelia* ва *Peridermium*. Урединиялар ва урединиоспоралар ҳосил бўлиши ва уларнинг белгилари. Телиялар ва телиоспоралар. Телиоспораларнинг морфологик белгилари ва таксономик аҳамияти. Телиоспоралар ўсиши. Базидиялар ва базидиоспоралар. Телиоспора ўсишида базидия ичида кечадиган жараёнлар. Занг замбуруғларининг жинсий мослик системаси. Занг замбуруғларининг типик ривожланиш цикли (*Puccinia graminis* тури мисолида). Занг замбуруғларининг ихтисослашган формалари ва физиологик ирқлари.

Занг замбуруғларининг классификацияси. Пукциниацеа (*Pucciniaceae*) ва Мелампсорацеа (*Melampsoraceae*) оилаларини бир-биридан ажратадиган белгилари. *Pucciniaceae* (*Puccinia*, *Uromyces*, *Phragmidium*, *Gymnosporangium*, *Hemileia* туркумлари ва б.) ва *Melampsoraceae* (*Uredinopsis*, *Thecopsora*, *Cronartium*, *Coleosporium*, *Melampsora*) оилаларининг туркумлари. Иқтисодий жиҳатдан муҳим бўлган занг замбуруғлари – *Puccinia graminis*, *P. striiformis*, *P. triticea*, *P. dispersa*, *P. coronifera*, *P. sorghi*, *P. polysora*, *Uromyces phaseoli*, *U. pisi*, *U. striatus*, *U. ciceris-arietini* ва *U. caryophyllinus*, *Gymnosporangium juniperi-virginiana*, *Hemileia vastatrix*, *Cronartium ribicola*, *C. flaccidum*, *Endocronartium harknessii*, *Phragmidium* spp., *Melampsora lini*, *M. pinitorqua* ва б.

Мавзу бўйича адабиётлар: 1, 2, 5, 7, 8, 9, 10, 12, 16, 18, 19, 27.

Қириш. Занг замбуруғларининг тарқалиши ва аҳамияти. *Uredinales* тартибига мансуб турлар, улар билан зарарланган ўсимликлар апельсин ёки қизғиш-қўнғир тусли ёстиқчалар билан қопланиши туфайли, занг замбуруғлари номини олган. Ушбу тартибга 140-150 та туркум ва тахминан 5000 та тур киради. Иқтисодий нуқтаи-назардан бу тартиб *Basidiomycota* филумининг энг муҳим гуруҳидир. Бу замбуруғларнинг барчаси ўсимлик паразитлари бўлиб, улар одатда ўзлари зарарлайдиган хўжайин ўсимлик турларига нисбатан юқори даражада ихтисослашган. Кўп қишлоқ хўжалик экинларига ниҳоятда катта зарар келтирадиган турларнинг мисоллари сифатида дунёнинг ҳар хил мамлакатларида тарқалган ғалла экинларининг поя, сариқ ва қўнғир зангларини ҳамда қарағай дарахтларининг пуфакли занги ва урчуқ шаклли галл ҳосил қилувчи занги, кофе дарахти занги, сарсабил (спаржа) занги, ловия занги, арча-олманинг галл ҳосил қилувчи занги, итоғиз (львиный зев) занги, чиннигул занги, ерёнғоқ занги ва жуда кўп бошқаларни кўрсатиш мумкин. Буларнинг кўп турлари, масалан, ғалла экинларида занг қўзғатувчи ҳар хил турлар, дунёнинг ушбу экинларнинг чидамсиз навлари экиладиган барча жойларида учрайди ва улар қадим замонлардан бери маълум.

Занг замбуруғларининг кўп турларининг ривожланиш цикллари мураккаб бўлиб, одатда бир тур таксономик ўрни ҳар хил бўлган хўжайин ўсимликларни зарарлаши ва базидиоспоралардан ташқари уч хилгача спораларни ҳосил қилиши мумкин. Улар махсус жинсий аъзоларни ҳам ҳосил қилади. Бу аъзолар хўжайин ўсимликлар тўқималарида, гомокариотик базидиоспоралардан ўсиб чиқадиган бирламчи мицелийларда шаклланади. Септаланган бирламчи мицелийнинг ҳар бир хужайраси одатда битта гаплоид ядроли (яъни, монокариотик). Бир-бирига жинсий мос бўлган тузилмалар қўшилиши натижасида иккиламчи мицелий шаклланади ва унинг ҳар бир хужайраси одатда дикариотик (иккита, ҳар хил жинсга мансуб бўлган, гаплоид ядроли). Иккиламчи мицелийда ҳосил бўладиган

дикариотик споралар хўжайин ўсимликларга тарқалиб, дикариофаза узоқ вақт давом этади. Бошқа кўп базидиомицетлардан фарқли ўлароқ, занг замбуруғлари иккиламчи мицелийнинг дикариотик фазасида сақланиши тўқалар мавжуд бўлиши билан боғлиқ эмас.

Занг замбуруғлари облигат биотрофлар бўлиб, табиатда сапротроф сифатида сақланмайди. Хўжайин ўсимлик тўқималарига улар устийцалар орқали ёки бевосита эпидермис хужайраларини тешиб киради. Тўқималарда ҳам бирламчи, ҳам иккиламчи мицелий хужайралар ораларида ўсади ва ўзига хос гаусторийлар ҳосил қилади. Бирламчи, камроқ ривожланган мицелийда жинсий аъзолар шаклланади, иккиламчи, яхшироқ ривожланган мицелийда эса, устида ҳар хил типли споралар ҳосил бўладиган ҳар хил соруслар шаклланади. Кўп бошқа базидиомицетлардан фарқли ўлароқ, занг замбуруғлари базидиокарплар ҳосил қилмайди. Уларнинг ичида кариогамия юз берадиган махсус спораси *телиоспора*, деб аталади. Телиоспора ўсганида, *промицелий*, деб аталадиган калта муртак гифа ҳосил бўлади. Мейоз ушбу промицелий ичида бўлиб ўтади. Занг замбуруғларининг ривожланиш цикллари ҳақидаги батафсил маълумотлар кейинги бўлимларда келтирилади.

Занг замбуруғларининг ривожланиш цикллари. Занг замбуруғларининг ривожланиш циклида бирин-кетин келадиган (бир-бирини алмаштирадиган) ва 0, I, II, III ва IV рақамлари билан белгиланадиган қуйидаги бешта босқичи мавжуд:

Босқич 0: Спермогонийлар ва улардаги спермацийлар (n) ҳамда рецептив гифалар (n).

Босқич I: Эцийлар ($n + n$) ва улардаги эциоспоралар ($n + n$).

Босқич II: Урединиялар ва улардаги урединиоспоралар ($n + n$).

Босқич III: Телиялар ва улардаги телиоспоралар ($n + n \rightarrow 2n$).

Босқич IV: Базидиялар ва улардаги базидиоспоралар (n).

Занг замбуруғларининг ривожланиш циклида айрим (бир ёки бир неча) босқичлари бўлмаслиги мумкин. Бундай қисқарган ривожланиш циклига эга бўлган шакллар ўсув даври қисқа иқлимли минтақаларда (шимолий кенгликларда) айниқса кўп учрайди. Фақат II босқичи мавжуд бўлган турлар такомиллашмаган занг замбуруғлари, деб аталади. Ривожланиш циклида қайси босқичлари мавжуд бўлишига қараб *Uredinales* тартиби турларини АҚШ да 1) *макроциклик*, 2) *демициклик*, ва 3) *микроциклик турларга* бўлишади, аммо буларнинг Европа олимлари тузган анча батафсил классификацияси ҳам мавжуд (**15.1-жадвал**). Макроциклик (Eu-) турлар бешта босқичнинг ҳаммасига эга, демициклик (-opsis) турларнинг урединия босқичи йўқ, микроциклик турларда эций ва урединия босқичлари мавжуд эмас ва фақат телиоспоралари бор. Одатда бу учта гуруҳнинг барчаларида спермогонийлар мавжуд, аммо баъзан учрамаслиги мумкин. Айрим такомиллашмаган турлардан ташқари барча занг замбуруғларининг телиоспоралари бор. Баъзи муаллифлар макроциклик турларни *тўлиқ цикли*, бирорта босқичи бўлмаган турларни эса *нотўлиқ цикли* турлар, деб ҳам аташади.

Занг касаллигини қўзғатувчи замбуруғларнинг кўпчилиги ривожланиш циклини тўлиқ якунлаши учун таксономик ўрни ҳар хил бўлган иккита ўсимлик тури мавжуд бўлиши лозим. Бу ҳолат *ҳар хил хўжайинлилик*, деб аталган. Ҳар хил хўжайинли турларни Hetero-формалар, деб аташади ва уларнинг 0 ва I босқичлари бир хўжайин ўсимлик турида, II ва III босқичлари эса бошқа турида ўтади. IV босқич (яъни базидиал босқич) паразитик босқич эмас ва базидиялар хўжайин ўсимлик тўқималарида ҳосил бўлмайди. Занг замбуруғининг телио- (ва урединио-) босқичи ривожланадиган ўсимлик *асосий хўжайин ўсимлик*, спермагониял ва эциал босқичлари ривожланадиган ўсимлик эса *оралиқ хўжайин ўсимлик*, деб аталади.

Занг касаллиги қўзғатувчисининг ривожланиш цикли фақат битта ўсимлик турида якунланса, бундай замбуруғлар Auto-формалар, ёки *якка хўжайинли турлар*, деб

аталади. *Uredinales* тартиби турларининг аксарияти гетероталлик бўлиб, улар ривожланиш цикллари яқунлаши учун икки хил жинсга мансуб бўлган жинсий аъзолари мавжуд бўлиши талаб этилади.

15.1-жадвал. Занг замбуруғлари ривожланиш цикллари шакллари
(Мюллер, Лёффлер, 1995 ва б.)

Замбуруғ формаси	Споралаш босқичлари	
	Мавжуд	Мавжуд эмас
Eu-	0, I, II, III, IV	-
Brachy-	0, II, III, IV	I
Hemi-	II, III, IV	0, I
-opsis	0, I, III, IV	II
Micro-	III, IV	0, I, II
Lepto-	III, IV	0, I, II
<i>Uredo</i>	II	0, I, III, IV
Endo-	I, IV	0, II, III
<i>Aecidium</i>	I	0, II, III, IV

Изоҳлар. 1) Eu- ва –opsis шакллари, мутаносиб равишда, АҚШ классификациясининг макроциклик ва демициклик формаларига тўғри келади. 2) Micro- ва Lepto- формаларининг фарқи шундаки, уларнинг биринчисда телиоспоралар фақат тиним давридан кейин, иккинчисда эса ҳосил бўлиши билан дарҳол, тиним даврини ўтмасдан, ўсади.

Микроциклик турларнинг барчалари, табиий, якка хўжайинли турлардир. Улар ҳар хил хўжайинли ва ривожланиш цикли мураккаб бўлган турлардан келиб чиққанлиги тахмин қилинган. Рус микологи В. Г. Траншелнинг фаразига кўра занг замбуруғининг дастлабки (она) турида ривожланиш цикли қисқариши жараёни унинг I ва II босқичлари ҳамда асосий хўжайини йўқотилиши ҳамда III босқичи олдинги эциал босқичи хўжайинида ривожланишга ўтиши кузатилади. Бу гипотеза кўп марта тасдиқланган ва ҳозир **Траншель қонуни**, деб аталади. Ҳақиқатан, микроциклик турларнинг телиялари одатда фараз қилинган она турнинг эцийлари каби фаолият кўрсатади, яъни, ўсимлик тўқималарида эцийлар каби гуруҳларда ҳосил бўлади ва, агар эциал мицелий системали бўлса, телиал мицелий ҳам системали ривожланади. Баъзи микроциклик турларнинг телиоспоралари ҳам ташқи кўринишидан эциоспоралар билан бир хил, аммо ўсганида улар муртақ гифаларни эмас, балки базидия ва базидиоспораларни ҳосил қилади (бундай микроциклик турлар эндоциклик занг замбуруғлари, деб аталади).

Спермогонийлар. Булар ичида спермацийлар ва устида рецептив (қабул қилувчи) гифалари бўлган тузилмалардир. **Спермацийлар** оталик жинсий аъзолари (хужайралари) бўлиб, **рецептив гифалар** трихогина вазифасини бажариши фараз қилинган. Спермогонийларнинг 11 морфологик типлари баён қилинган (Hiratsuka, Cummins, 1963). Барча спермогонийлар оралиқ хўжайин ўсимлик тўқималари ичида ўсувчи бирламчи, гомокариотик мицелийдан ҳосил бўлади ва улар ўсиши детерминант ёки индетерминант бўлиб, улар кутикула, эпидермис ёки пўстлоқ қисми остида жойлашиши мумкин. Спермогонийлар кўза, деярли конус, ясси ёки чўзилган шаклли бўлиши мумкин.

Улардан кўза шакллилиари энг кўп учрайди. Спермогоний ичида жуда кўплаб спермацийлар – кичик, бир хужайрали ва бир ядроли, рангсиз, шар ёки нотўғри думалок шаклли хужайралар, устки қисмида эса устыца (пёра) ҳосил бўлади. Устыца атрофида кўп сонли махсус, ингичка гифалар – перифизалар – ривожланади. Устыца хўжайин ўсимлик эпидермисини ёриб, очилади, унинг тешигидан ташқарига кўплаб спермацийлар суюқлик томчиси ичида чиқади. Бу суюқлик қуюқ, ёпишқоқ, хушбўй исли ва ширинроқ таъмли бўлиб, ҳашаротларни жалб қилади. Ҳашаротлар суюқлик билан озиқланиши

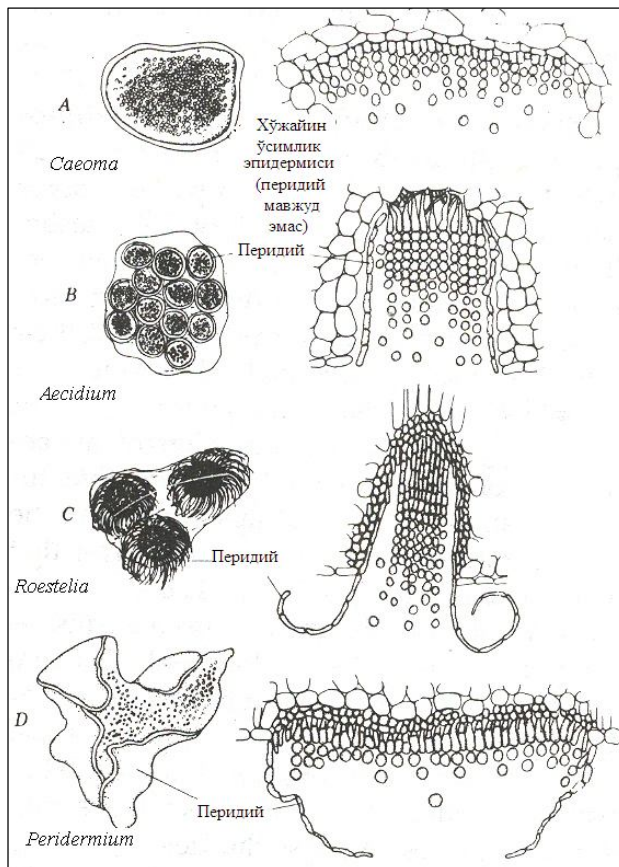
пайтида спермацийлар уларнинг тана қисмларига ёпишиб қолади ва улар воситасида бир спермогонийдан бошқаларининг рецептив гифаларига ташиб, ўтказилади.

Рецептив гифалар спермогонийнинг устыцалари устида, суюқлик томчиси ичида жойлашади. Битта спермогонийда ҳосил бўлган спермацийлар ва рецептив гифалар бир хил жинсли бўлиб, бир-бирига мос бўлмайди, чунки занг замбуруғларининг аксарияти гетероталлик. Қарама қарши жинсларга мансуб бўлган мицелийларнинг бирида ҳосил бўлган спермогонийнинг қабул қилувчи гифаларига иккинчи мицелийдан бошқа жинсли спермаций тушганида (ҳашаротлар ёки ёмғир томчилари воситасида), спермаций рецептив гифага ёпишади, улар орасидаги хужайра қобиклари эрийди ва спермаций ядроси рецептив гифа ичига киради. Сўнгра бу ядро спермогонийнинг остки қисмига миграция қилади ва у ерда дикариотик хужайра ҳосил бўлади.



15.1-расм. Дўлана мевасида

Gymnosporangium sp. турининг бўртиб чиққан эциал перидийлари (J. Payne расми, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)



15.2-расм. Эций типлари (схема):

A – Цеома (*Caeoma*), **B** – Эцидиум (*Aecidium*),
C – Рестелия (*Roestelia*) ва
D - Перидермиум (*Peridermium*)
(Alexopoulos et al., 2007)

Эцийлар ва эциоспоралар. Эцийлар хўжайин тўкимаси ичида ҳосил бўлади ва улар дикариотик хужайралардан тузилган бўлади. Эцийларнинг муртаклари бирламчи мицелийдан хали дикариотизация юз беришидан олдин ҳосил бўлади. Уларнинг хужайралари олдин бир ядроли бўлиб, сперматизациядан кейин, трихогина функциясини бажарувчи рецептив гифага кирган ядро миграцияси натижасида, дикариотик ҳолатга келади. Эцийларда дикариотик эциоспоралар занжирчаларда ҳосил бўлади. Занжирчадаги ҳар икки эциоспора орасида битта дизъюнктор, деб аталадиган кичик, ясси, стерил хужайра мавжуд бўлади. Эциоспоралар етилганида дизъюнкторлар емирилиб, йўқолиб

кетади, натижада эциоспоралар эркин, тарқалувчи ҳолатга келади. Эциоспораларнинг усти кичик сўғалчалар билан қопланган ёки (бошқа турларда) силлиқ бўлиши мумкин.

Алоҳида эцийлар оқиш-сарик тусли. Кўп турларнинг эцийларида уларнинг устини гумбаз шаклида қоплаб турувчи парда – перидий – мавжуд бўлади. Эциоспоралар етилганида улар перидийнинг устки қисмини ёриб, ташқарига чиқади. Алоҳида эциоспоралар думалоқ, эллипсоид, кўп қиррали шаклга эга, катталиги занг замбуруғининг тури билан боғлиқ ҳолда, ҳар хил, рангсиз ёки сарик тусли. Ёрилиб очилган перидийнинг четлари осилиб қолади. Баъзи турларда перидий зарарланган тўқима устида цилиндр шаклида бўртиб чиқиши мумкин (**15.1-расм**).

Етилган эцийларнинг перидийлари баъзи турларда калта, бошқаларида узун ва бурушиқ, учинчиларида катта, нотўғри шаклли, яна бошқаларида бўртиб чиққан бўлиши мумкин. Айрим турларнинг эцийларида перидий умуман бўлмаслиги мумкин. Тузилишига қараб эцийларнинг беш типини ажратишади ва уларнинг тўрттаси **15.2-расмда** кўрсатилган. Эцийлар баргларида ҳосил бўлганида уларнинг остки томонида жойлашади.

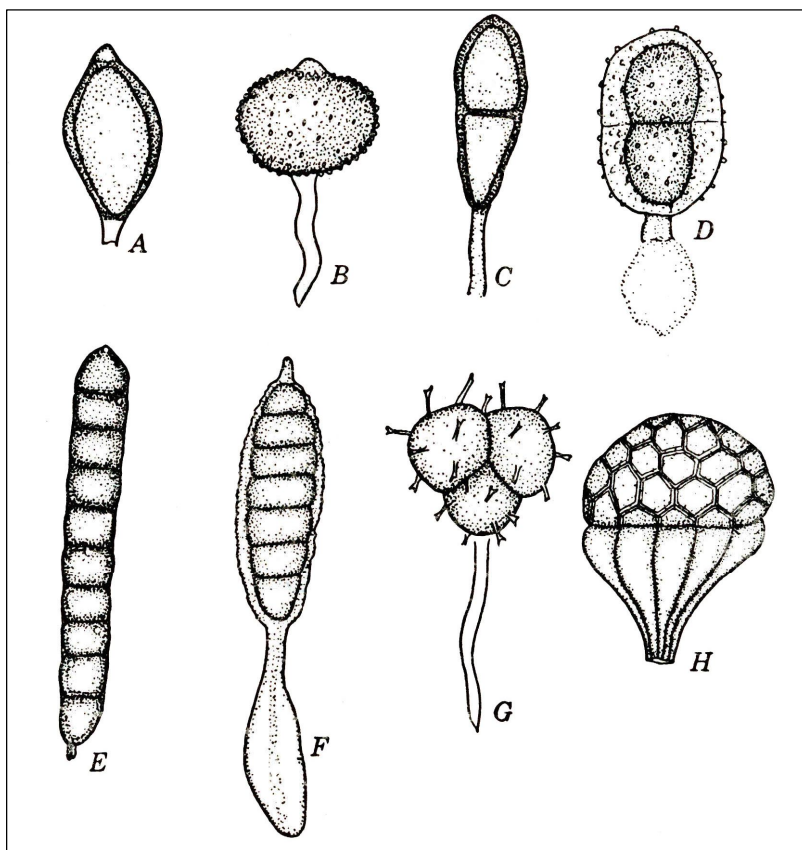
Ҳар хил хўжайинли турларнинг эциоспоралари ўзлари ҳосил бўлган оралик хўжайинни зарарлай олмайди. Улар тарқалиб, асосий хўжайин ўсимлик аъзоларига тушганида уларнинг тўқималарини зарарлайди. Эциоспоралар тўқимага устыца тешиклари орқали ёки бевосита эпидермисни тешиб киради. Баъзи турлар эциоспораларининг муртак гифалари учидан аппрессорийлар ҳосил бўлади ва улар ўсимлик тўқималарига зич ёпишади, улардан инфекция гифа ўсиб, тўқимага киради. Хўжайин ўсимлик тўқимаси ичида хужайралар ораларида, гаусторийлари мавжуд бўлган дикариотик мицелий ривожланади.

Урединиялар ва урединиоспоралар. Урединиялар ва уларда ҳосил бўладиган урединиоспоралар занг замбуруғларининг бир мавсумда кўп марта такрорланадиган босқичдир. Урединиялар занг замбуруғларининг асосий хўжайин тўқималари ичида, эпидермис остида, олдин эциоспоралар ёки кейинги авлодда урединиоспоралар ҳосил қилган дикариотик мицелийдан ривожланадиган ёстикча (пустула) ларидир. Споралар палисад қатламларида спороген хужайраларнинг муртакларидан ривожланади. Бу муртаклар ўсиб, септа ҳосил қилиб, икки хужайра пайдо бўлади. Устки хужайра ўсиб, спорага, пастки хужайра спора оёқчасига айланади. Шаклланаётган споралар ҳажми ошиб, уларнинг босими натижасида хўжайин ўсимлик эпидермиси бўртиб, охири ёрилиб, очилади. Етилган урединиоспоралар кукун шаклида намоён бўлади. Улар бир хужайрали, дикариотик, думалоқ, тухум ёки эллипсоид шаклли, рангсиз ёки сарғиш, апельсин ёки оч-қўнғир тусли, кўпинча усти майда тукчалар билан қопланган, катталиги ҳар хил. Улар дарҳол ўсиши мумкин. Урединиоспоралар шамол билан бошқа ўсимликларга тарқалади ва томчи шаклли намлик (шудринг, ёмғир томчилари) мавжуд бўлганида ўсиб, тўқимага устыцалар орқали киради ва хужайралараро бўшлиқларда урединиомицелий ҳосил қилади. Унинг гифаларидан гаусторийлар ўсиб чиқиб, хужайра ичига киради ва улар ёрдамида замбуруғ хужайрадан озуқа моддаларини сўриб, озиқланади. Занг замбуруғларининг гаусторийлари характерли тузилишга эга ва шу сабабдан улар **Д-гаусторийлар**, деб аталган. Мицелий тез ўсади ва тўқима устида, эпидермис остида иккинчи авлод урединиялари ва урединиоспоралари ҳосил бўлади.

Урединиоспоралар хўжайин ўсимлик тўқимасига тушганидан кейин кузатиладиган инфекция жараён учта функционал босқичдан иборат бўлиб, улар 1) таниш фазаси, 2) сигнал фазаси ва 3) паразитик фазалардир. Бу босқичлар ҳақида батафсил маълумотлар адабиётларда мавжуд (Mendgen et al., 1988; Alexopoulos et al., 2007).

Телиялар ва телиоспоралар. Телиялар икки ядроли хужайралар гуруҳи бўлиб, улардан қалин қобикли, **телиоспоралар**, деб аталадиган споралардан ташкил топади. Занг замбуруғларнинг кўп турларида урединиялар телияларга айланади. Бу жараён одатда ўсимлик ўсиши даврининг сўнгги фазаларида (ёки, ноқулай об-ҳаво ва тупроқ шароитлари

кузатилганида, олдинроқ фазаларда ҳам) юз беради. Телиоспоралар одатда хўжайин ўсимлик тўқимаси ичидан катта гуруҳларда чиқади. Улар бир, икки ёки кўп хужайрали бўлиб, урединомицелийнинг дикариотик хужайралари учларида ҳосил бўлади.



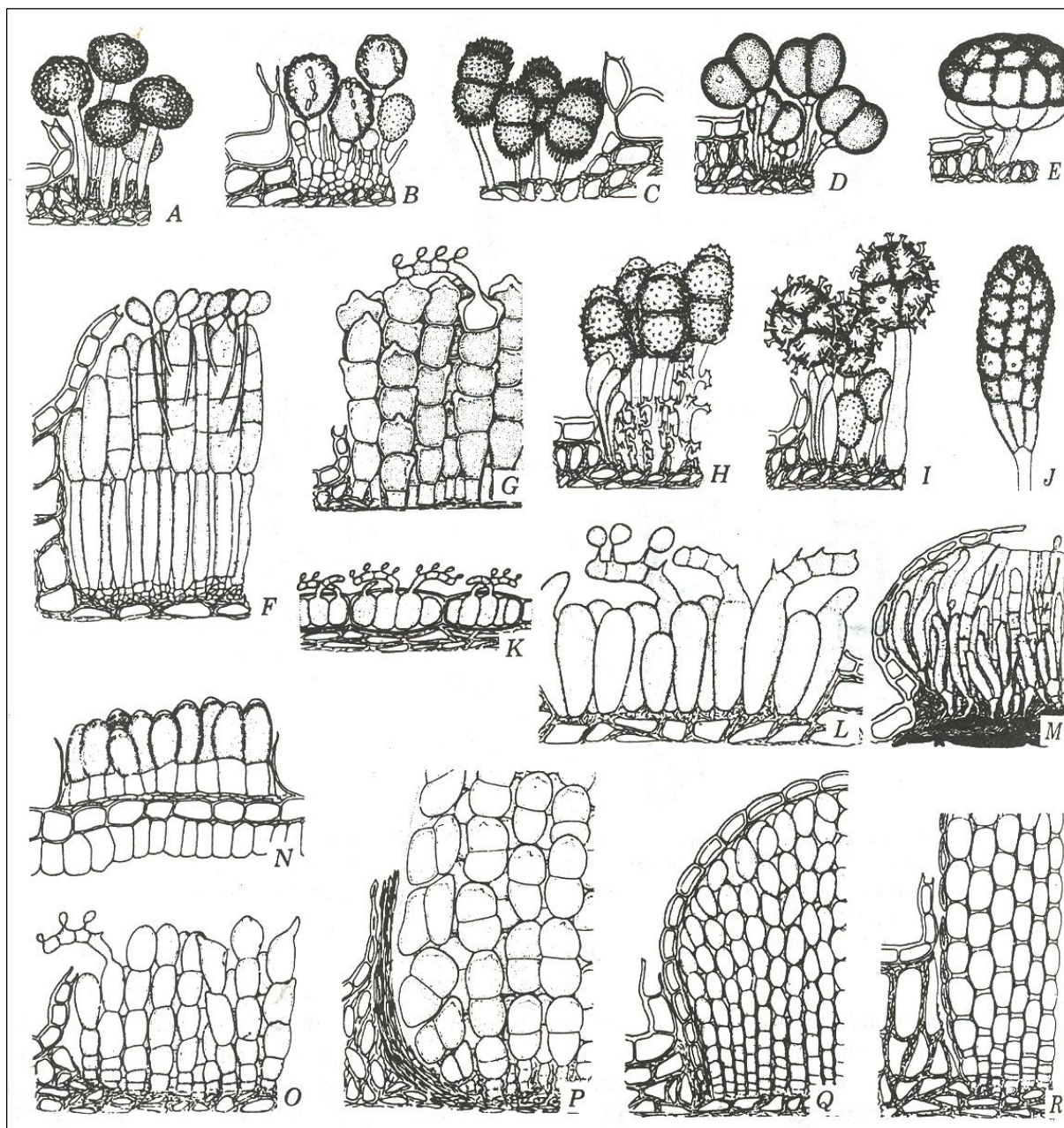
15.3-расм. Саккизта туркумга мансуб бўлган занг замбуруғлари телиоспораларининг типлари:
A - *Uromyces*,
B - *Pileolaria*,
C - *Puccinia*,
D - *Uropyxis*,
E - *Xenodochus*,
F - *Phragmidium*,
G - *Nyssopsora*,
H - *Ravenelia*
 (Arthur, 1934 расми, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)

Олдин телиоспораларнинг ҳар бир хужайраси дикариотик бўлади, аммо кейинчалик, кариогамиядан кейин, ҳар бир хужайра битта диплоид ядрога эга бўлади. Кариогамия телиоспора шаклланишидан кейин юз беради. Занг замбуруғларининг *Gymnosporangium* ва баъзи бошқа туркумларининг турларида мейоз жараёни ҳам ёш телиоспораларда бошланиши, аммо телиоспоралар ўсиши даврида якунланиши хабар қилинган.

Кўп занг замбуруғлари телиоспоралари воситасида қишлайди, аммо баъзи турларнинг телиоспоралари ҳосил бўлганидан кейин тезда ўсади. Бир, икки ва кўп хужайрали телиоспораларнинг ҳар бир хужайраси ўсади ва уларнинг ҳар бири, устида (яъни, экзоген) базидиоспоралари мавжуд бўлган промицелий ҳосил қилади. Бошқа баъзи турларнинг базидиялари, телиоспораларининг таркиби алоҳида хужайраларга бўлиниб кетиши туфайли, уларнинг ичида ҳосил бўлади. Бу хужайралар телиоспора ташқарисида базидиоспоралар ҳосил қилади.

Занг замбуруғларининг телиоспоралари хилма-хил бўлиб, уларнинг морфологияси таксономик аҳамиятга эга (15.3-расм). Амалда уларнинг классификацияси – оилалар ва туркумларга бўлиниши – биринчи навбатда телиоспораларнинг морфологиясига асосланган. Телиоспоралар ўтроқ ёки оёқчали бўлиши, алоҳида-алоҳида ёки гуруҳларда шилимшиқ модда ичида жойлашиши ёхуд бир-бирларининг ён томонлари (хужайра деворчалари) билан ёпишиб, яхлит, кичик гуруҳлар, қатламлар ёки устунчалар ҳосил қилиши мумкин (15.4-расм). Телиоспораларнинг туси ҳам ҳар хил – деярли рангсиз (шаффоф) дан тўқ-қизғиш-қўнғир ёки деярли қорамтиргача бўлиши мумкин. Уларнинг ўлчамлари ва шакли, хужайра қобиқларидаги пор (ўсув тешикча) ларининг сони ва жойлашиши ҳам турли бўлади. Баъзи телиоспораларнинг ташқи қобиғи силлиқ,

бошқаларининг қобиклари устида тукчалари, тикончалари ёки ҳар хил нақшлари мавжуд бўлади.



15.4-расм. Занг замбуруғлари телия босқичининг морфологик типлари:

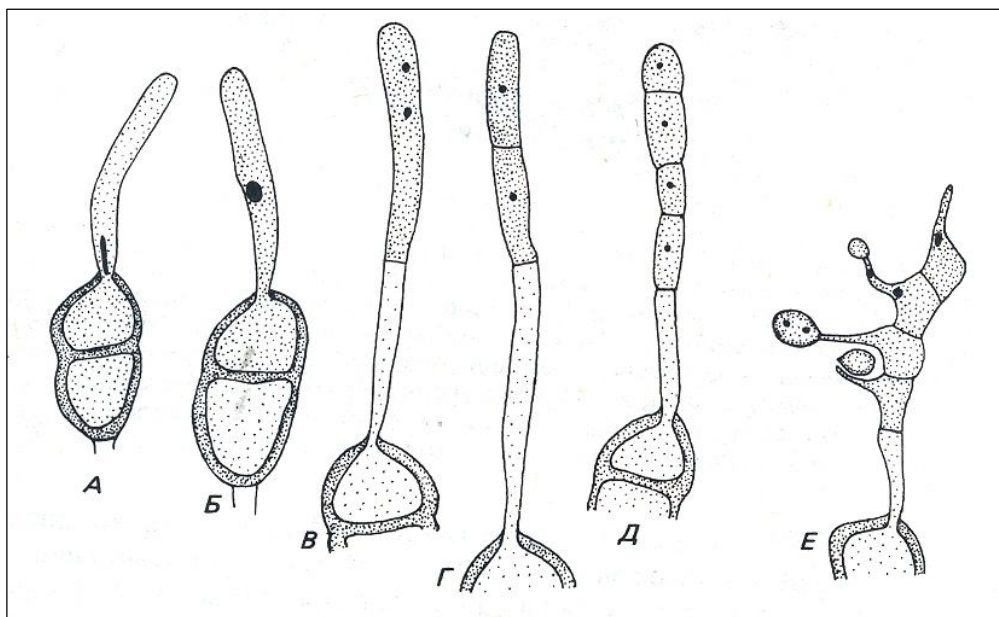
A - *Pileolaria brevipes*, B - *Trachispora intrusa*, C - *Dasyspora gregaria*,
D - *Diorchidiella australe*, E - *Ravenelia mera*, F - *Chrysella mikaniae*, G - *Kuehneola uredinis*, H - *Prospodium appendiculatum*, I - *Sphaerophragmium acaciae*, J - *Cumminsina clavispora*, K - *Melampsorella symphyti*, L - *Chrysocella lumpini*, M - *Goplana dioscoreae*,
N - *Lipocystis caesalpiniae*, O - *Phragmidiella markhmi*, P - *Didymospora africana*,
Q - *Dietelia verruciformis*, R - *Endophylloides portoricensis*
(Cummins, 1959, ва Hiratsuka, 1973, расмлари, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган).

Базидиялар ва базидоспоралар. Амалда занг замбуруғларининг телиоспоралари пробазидиялар (яъни, базидия муртаклари) дир. Қулай шароит бўлганида телиоспоранинг ҳар бир хужайраси ўсади ва промицелий ҳосил қилади (**15.5-расм**). Кейин диплоид ядро

промицелийга миграция қилади ва мейоз усулида бўлинади. Ҳосил бўлган тўртта гаплоид ядро промицелий ичида, бир-биридан тенг масофаларда жойлашади, улар ораларида септалар ривожланади, натижада тўртта бир ядроли хужайра ҳосил бўлади. Улардан ҳар бирида битта стеригма ривожланади ва ҳар бир стеригма учидан битта, одатда нок ёки буйрак шаклли базидиоспора ҳосил бўлади. Хужайралардаги ядролар ҳар бир базидиоспора ичига биттадан миграция қилади (15.5-расм). Айрим турларда базидиоспора ядроси митоз усулида бўлинади ва, натижада, базидиоспора икки ядроли бўлиб қолади (15.5-расм). Базидиоспоралар стеригмалардан куч билан отилади. Етилган базидиоспоралар юпка ва силлиқ қобикли, рангсиз (шаффоф). Ҳар бир базидиоспоранинг олдин стеригмага ёпишган жойида (базал қисмида) кичик бўртиқча шаклли чандиқчаси мавжуд бўлади.

Базидиоспоралар икки усулда – бевосита муртак гифа ёки морфологияси она базидиоспорадан фарқ қилмайдиган иккиламчи спора (споридий) ҳосил қилиб ўсиши мумкин. Базидиоспора споридий ҳосил қилишининг сабаби – у ўзининг хўжайин ўсимлиги тўқимасидан бошқа субстратга тушишидир; бу жараён споридий хўжайин ўсимлик тўқимасига тушиши учун яна бир имкон беради.

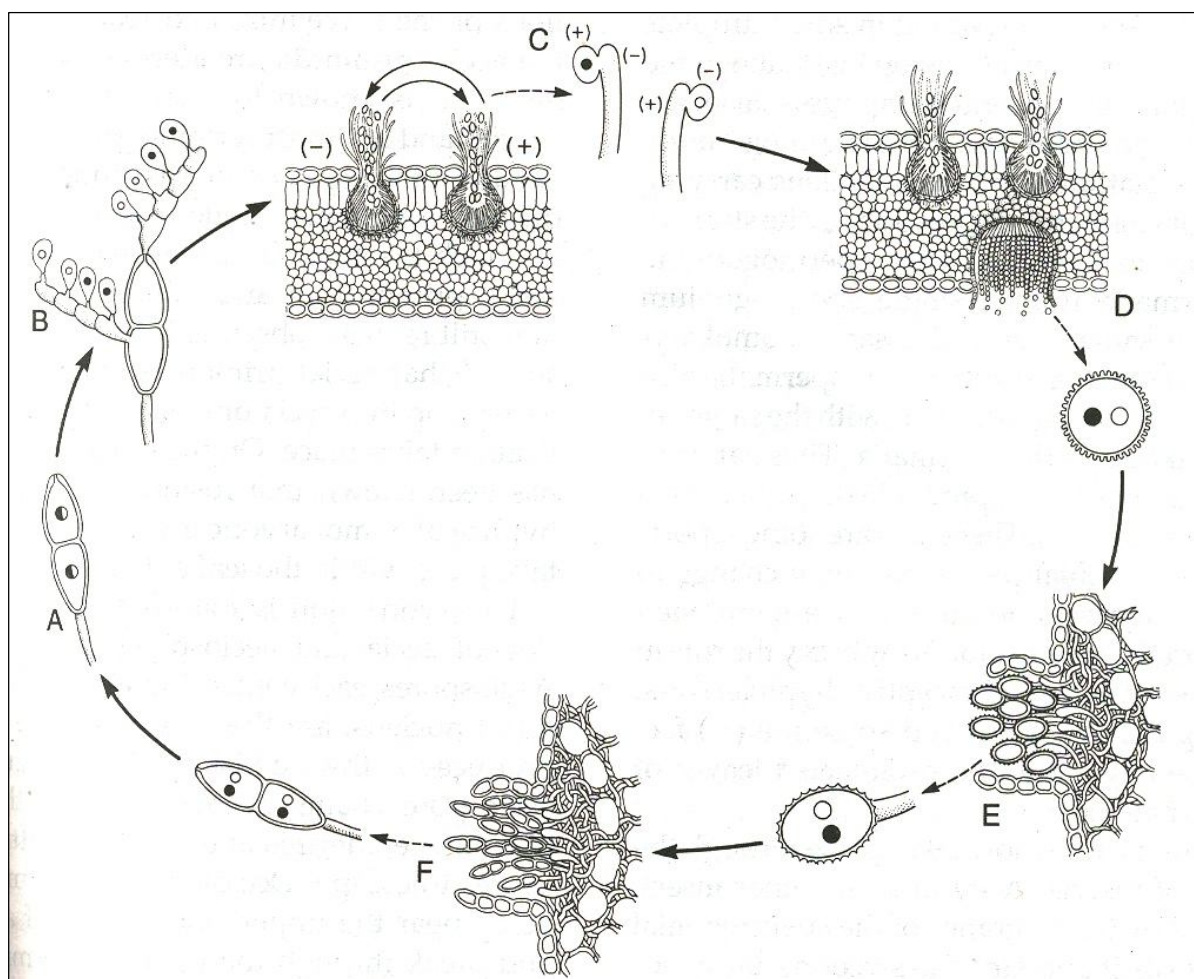
Қулай об-ҳаво шароитида ўз хўжайин ўсимлиги тўқимасига тушган базидиоспора бевосита ўсади ва тўқимага тешиб киради. Баъзи турлар базидиоспораларининг муртак гифаси билан устицаларга тўғридан тўғри кириши мумкин, аммо кўп бошқалари муртак гифа учидан аппрессорий ҳосил қилади. Муртак гифа катта микдорда шилимшиқ модда чиқаради ва унинг ёрдамида аппрессорий тўқимага қаттиқ (зич) ёпишади, ва ундан ўсиб чиққан инфекцион гифаси билан эпидермисни бевосита тешиб киради. Кейин ўсимлик тўқимаси ичида, хужайралар ораларида замбуруғнинг гомокариотик мицелийси ривожланади, гифасимон гаусторийлари билан хужайралардан озуқа моддаларини сўради, спермогонийлар ҳосил қилади ва замбуруғнинг ривожланиши давом этади.



15.5-расм. *Puccinia purpurea* турининг телиоспораси ўсиши:

- А** - телиоспоранинг бир хужайраси ўсиб бошлаганида ундаги диплоид ядро ёш промицелийга миграция қилиши, **Б** - диплоид ядроли промицелий;
В-Д: мейоз жараёни ва унинг ҳар босқичидан кейин кўндаланг септалар ҳосил бўлиши. **Д** - тўрт хужайрали промицелий, **Е** - стеригмаларга эга бўлган промицелий ва митоздан кейин ҳар бирида иккита ядро бўлган базидиоспоралар
 (Kulkarni, 1963, расми, Мюллер, Лёффлер, 1995 дан олинган)

Занг замбуруғларининг жинсий мослик системаси кам турларда ўрганилган. Мавжуд бўлган маълумотлар кўрсатишича, уларнинг аксарияти гетероталлик замбуруғлардир. Уларнинг жинсий мослик системаси битта локусда жойлашган, (+) ва (-) белгилари билан белгиланган иккита аллелдан ташкил топиши фараз қилинган. Бу системага кўра гаплоид ядролар ушбу иккита аллелдан фақат биттасига эга бўлади. Дикариотик мицелийнинг ҳар бир хужайрасидаги ядроларнинг бири (+) ва иккинчиси (-) аллелга эга. Телиоспорада кариогамия бўлганида икки аллель битта диплоид ядрога жойлашади. Мейоз жараёнида улар яна ажралади, натижада ҳосил бўлган тўртта базидиоспоранинг иккитасида (+) ва қолган иккитасида (-) аллеллар мавжуд бўлади. Шундай экан, базидиоспора ўсганида ҳосил бўладиган гаплоид мицелий фақат бир жинсга мансуб ядроларга эга бўлади. Кейинроқ бу мицелийда ҳосил бўладиган спермацийлар ва рецептив гифалар ҳам айни ўша жинсий факторга эга бўлади ва шу сабабдан улар бири-бирига жинсий мос эмас. Бу эса қарама қарши жинсларга мансуб бўлган мицелийлар орасида ўзаро алмашинув бўлиши лозим эканлигини билдиради. Бундай алмашинув занг замбуруғларида одатда сперматизация воситасда амалга ошади. Бунда бир жинсга мансуб спермаций иккинчи жинсга мансуб бўлган рецептив гифага ёпишади, улар орасидаги хужайра қобиклари емирилади (эрийди), спермацмй ядроси рецептив гифага, сўнгра спермогоний асосига ўтади, у ерда ҳосил бўлган дикариотик хужайра воситасида эцийларда дикариотизация юз беради ҳамда дикариотик эциоспоралар ҳосил бўлади. Кариогамия жараёни телиоспоралар шаклланишигача юз бермайди.

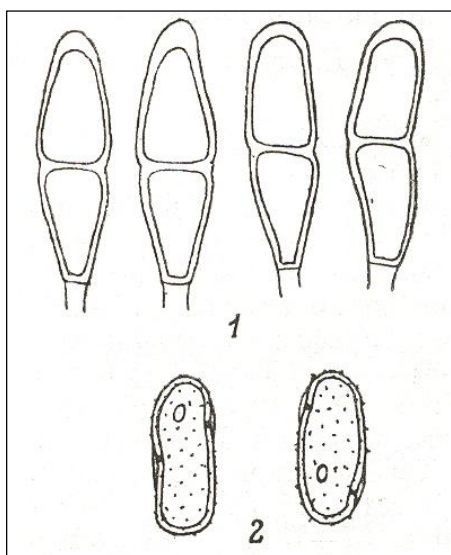


15.6-расм. *Puccinia graminis* турининг ривожланиш цикли:

- A - етилган диплоид телиоспора, B - базидиялар ва базидиоспоралар,
C - зирк бутасидаги спермогониял босқич, D - зиркдаги эциал босқич,
E - буғдойдаги урединал босқич, F - буғдойдаги телиал босқич
(С. G. Hahn расми, Alexopoulos et al., 2007 дан олинган)

Занг замбуруғларининг типик ривожланиш циклини буғдой (ҳамда арпа, жавдар ва сули) да поя зангини кўзгатувчи *Puccinia graminis* тури мисолида кўриб чиқамиз (**15.6-расм**). Бу замбуруғ гетероталлик, макроциклик ва ҳар хил хўжайинли тур бўлиб, унинг ривожланиш циклининг II ва III босқичлари асосий хўжайинида, яъни буғдой ёки бошқа бошоқли ўсимлик турида, 0 ва I босқичлари эса оралик хўжайинлари (зирк ва магония турлари) нинг бирида ўтади.

Замбуруғнинг икки хужайрали телиоспоралари поя зангига чидамсиз буғдой навларининг барглари ва пояларида ўсув даврининг охирларида ҳосил бўлади. Улар кўнғир ёки тўқ-кўнғир тусли, қалин қобиқли, баъзан устки хужайрасининг учки қисмида қобиғи янада қалинроқ ва ҳар хил шаклли ўсмаларга эга. Уларнинг одатда рангсиз ёки оч-кўнғир тусли оёқчалари мавжуд (**15.7, 1-расм**). Телиоспоралар буғдой ўсимликларининг қолдиқларида кейинги баҳоргача тиним даврида сақланади. Қишлоғга кетган телиоспоралар хужайраларининг ҳар бири, иккита бир-бирига мос гаплоид ядролар қўшилиши натижасида ҳосил бўлган, битта диплоид ядроли бўлади. Эрта баҳорда уларнинг ҳар бир хужайрасидан битта промицелий ўсиб чиқади ва унга диплоид ядро ўтади, мейоз бўлинишидан кейин иккита (+) ва иккита (–) жинсга мансуб бўлган гаплоид ядролар ҳосил бўлади. Кейин промицелийда септалар ҳосил бўлади ва промицелий тўртта бир ядроли хужайраларга бўлинади. Промиселийнинг ҳар бир хужайрасида битта стеригма ва унинг учида биттадан базидиоспора ҳосил бўлади (**15.6, B-расм**). Ядролар базидиоспораларга ўтади ва улардан иккитаси (+) ва иккитаси (–) жинсга мансуб бўлади.



15.7-расм. *Puccinia graminis*:

- 1 - телиоспоралар,
 - 2 - урединиоспоралар
- (Ульянищев, 1978)

Орадан кўп ўтмай, базидиоспоралар стеригмалардан куч билан отилади, ва улардан шамол билан зирк баргларида тушганлари, қулай об-ҳаво бўлганида, ўсади, муртак гифа, аппрессорий ва инфекцион гифа ҳосил қилиб, тўқимага киради ва у ерда (+) ёки (–) жинсга мансуб бўлган гомокариотик мицелий ҳосил қилади. Кўп ҳолларда зиркнинг айни баргларида ҳар хил жинсли базидиоспоралар тушади, натижада битта баргда ҳам (+), ҳам (–) жинсли мицелий ривожланади.

Зирк базидиоспоралар билан зарарланганидан кейин бир неча кун ўтгач, гифалардан баргнинг устки томонидаги эпидермисга яқин жойларида спермогонийлар ҳосил бўлади (**15.6, C-расм**) ва улар барг ташқарисига оғизчаси билан очилади. Ҳар бир спермогоний ичидаги сперматофор хужайраларнинг ҳар бирида бирин-кетин кўплаб майда спермацийлар ҳосил бўлади. Улар спермогоний оғизчасига ёпишқоқ суюқлик томчисида чиқади. Спермогоний оғизчаси атрофида бир қанча перифизалар ҳам ҳосил бўлади. Спермогоний ўсиб чиққан мицелийнинг жинси билан боғлиқ ҳолда, спермацийларнинг ҳар бири ёки (+), ёки (–) жинсий факторга эга бўлади. Битта спермогонийда ҳосил бўлган

барча спермацийлар фақат бир жинсга мансуб бўлади. Спермацийлар ҳосил қилган айна гомокариотик мицелий спермацийлар билан бир хил жинсга эга бўлган рецептив гифаларни ҳам ҳосил қилади. Улар спермогоний устийчаси атрофида жойлашади (15.6, C-расм).

Бундан кейин ҳашаротлар воситасида сперматизация жараёни кузатилади. Ҳашарот спермогоний устийчасидан чиққан суюқлик билан озикланганида спермацийлар унинг оғиз қисми ва бошқа жойларига ёпишиб қолади ва улар ҳашарот бошқа спермогонийда озикланиши пайтида, ўша жойдаги рецептив гифаларга тушади. Бунда (+) белгили спермацийлар (–) жинсли рецептив гифаларга ёки (–) жинсли спермацийлар (+) белгили рецептив гифаларга тушса, сперматизация юз беради, яъни, спермаций билан рецептив гифа орасидаги уларнинг ҳужайра қобиқлари эрийди ва спермаций ядроси рецептив гифага ўтади.

Бу вақт орасида гомокариотик мицелий баргнинг барча тўқималарига сингиб кириб, унинг остки эпидермиси яқинида кўплаб эций муртакларини ҳосил қилади. Рецептив гифаларга кирган спермацийларнинг ядролари миграция қилиб, эцийлар муртакларига етиб келади ва уларнинг ҳужайраларини дикариотик ҳолатга келтиради.

Дикариотизациядан кейин эцийлар ва эциоспоралар шаклланади (15.6, D-расм). Эциоспоралар ҳар бири иккита, бири (+) ва иккинчиси (–) белгили ядроларга эга бўлган бир ҳужайрали споралардир. Улар баргларнинг остки (жуда кам ҳолларда устки) тарафида, эпидермис остида, занжирчаларда ҳосил бўлади ва споралар етилганида, эцийлар эпидермисни ёриб, ташқарига очилади. Эциоспоралар шамол ва баъзан ҳашаротлар воситасида атрофларига тарқалади. Улардан буғдойнинг касалликка мойил навига тушганлари, агар об-ҳаво шароитлари қулай бўлса, ўсади, аппрессорий ҳосил қилади ва ўсимлик тўқималарига кириб, дикариотик мицелий ҳосил қилади. Бошқа субстратларга тушган эциоспоралар ҳам ўсиши мумкин, аммо улар тезда nobуд бўлади.

Буғдой тўқималари ичида ҳосил бўлган дикариотик мицелий D-гаусторийлар ҳосил қилади. Кўп вақт ўтмасдан, мицелийда ҳужайра тўдачалари, улардан эса урединия ёстикчалари ва бу ёстикчаларда анча узун оёқчали, узун овал шакли, қобиғи тукчалар билан қопланган дикариотик урединиоспоралар ҳосил бўлади (15.6, E- ва 15.7, 2-расмлар). Ривожланаётган споралар босими туфайли эпидермис ёрилади ва узунчоқ, чизик ёки тасмача шакли, қизғиш-қўнғир тусли пустила (урединия) лар ташқарига очилади. Урединиоспоралар ҳам қизғиш-қўнғир тусли. Занг билан кучли зарарланган далага кирган одамларнинг кийимлари ушбу тусли кукун билан қопланади. Урединиоспоралар ҳосил бўлганидан кейин дарҳол ўсиб, янги ўсимликларни зарарлаб, бир неча кун ичида уларда янги урединиоспоралар авлодини ҳосил қилади. Бир мавсумда поя зангининг бир неча урединия авлодлари ривожланади. Қулай шароитда улар далада ёнгиндай тез тарқалиши ва эпифитотия шаклида ривожланиши мумкин. Улар шамол билан осон тарқалади ва бир кеча-кундузда бир неча юз километргача узоқроқдаги далаларда буғдой ўсимликларини зарарлаши мумкин. Бошоқларда дон етилиши бошланган пайтда урединияларда телиоспоралар ҳосил бўла бошлайди. Вақт ўтиши билан ёстикчаларда урединиоспоралар ҳосил бўлиши камая боради, телиоспоралар ҳосил бўлиши эса кўпайиб боради ва охири уларда фақат телиоспоралар ривожланади (15.6, F-расм). Бу пайтда улар ҳосил бўлган ёстикчалар телиялар, деб аталади. Телиялар қора тусли бўлганлиги сабабли, поя зангини яна қора занг, деб ҳам аташади. Телиоспоралар тўқ-қизғиш тусга эга, аммо улар кўп бўлганида қора бўлиб кўринади. Урединиоспоралар билан кеч зарарланган тўқималарда телиялар бевосита мицелийдан ҳосил бўлиши ҳам мумкин.

Занг замбуруғларининг ихтисослашган формалари ва физиологик ирқлари. Занг касалликлари билан кураш чоралари. Физиологик формалар мавжудлигини биринчи бўлиб швед олими Я. Эрикссон (Eriksson, 1894) ғалла ва хашаки бошоқли экинларда поя занги қўзғатувчи *Russinia graminis* замбуруғида ишотлаган. Эрикссон бу тур кўп формалардан ташкил топиши ва уларнинг ҳар бири муайян ҳўжайин ўсимликлар тўпламини зарарлашга мослашганини кўрсатиб берган. Мисол учун, улар орасида фақат

буғдойни ёки фақат сулини зарарлайдиган формалар мавжуд ва ҳ. Замбуруғларнинг ихтисослашган формалари латинча *formae speciales* (бирлик шакли *forma specialis*, қисқартирилган шакли **f. sp.**) терминлари билан ифодаланади. Махсус формалар морфологик белгилари тўла ёки асосан бир хил бўлган, аммо улар зарарлай оладиган хўжайин ўсимлик тури ёки ўсимликлар гуруҳлари ҳар хил бўлган замбуруғлардир. Ботаник номенклатуранинг халқаро кодекси (БНХК) махсус формаларга ном беришга ижозат беради ва улар занг (ва бошқа) замбуруғларининг биномиалларидан кейин қисқартирилган шаклда қўйилади. Одатда махсус формаларнинг номи улар зарарлайдиган хўжайин ўсимлик номидан олинади. Масалан, поя зангини кўзғатувчи *Puccinia graminis* турининг кўп махсус формалари бор, жумладан, буғдойни *P. graminis* f. sp. *tritici*, жавдарни *P. graminis* f. sp. *secalis* ва сулини *P. graminis* f. sp. *avenae* зарарлайди.

Улардан буғдой формаси экинларни вайрон қилувчи даражада кучли зарарлайдиган паразит бўлиб, шу сабабдан унга қарши кураш чоралари чуқур ўрганилган. Кураш чораларининг бири кўзғатувчининг кенг тарқалган оралик хўжайини – зирк буталарини йўқотишдир. Зирк буталари ёнидаги буғдой ўсимликлари кўп ва кучли зарарланишини ҳали XVII-аср бошларида француз фермерлари қайд этишган. 1660 йилда Францияда ғалла экинлари яқинларидаги барча зирк буталарини йўқотиш ҳақида қонун чиқарилган. Аммо зиркдаги эциал босқич ва буғдойдаги урединиал ва телиал босқичлар орасидаги алоқа бундан яна икки аср ўтганидан кейин – 1865 йилда А. де Бари томонидан кашф этилган. Бундан кейин зирк буталарини йўқотиш занг касаллигини кўзғатувчи замбуруғнинг ривожланиш цикли узилишини таъминлайдиган тадбир эканлиги маълум бўлган. 1918 йили АҚШ да зиркларни йўқотиш бўйича катта тадбир ўтказилган ва, ҳақиқатан, ундан кейин занг эпифитотиялари камайган.

Шу билан бирга зиркларни йўқотиш поя занги бутунлай йўқолиб кетишига олиб келмади, чунки илиқроқ иқлими мамлакатларда патоген урединиоспоралари ва кузги буғдой тўқимаси ичида урединиомицелий шаклида кишлай олиши ва баҳорда буғдой майсаларида ривожланишини давом эттириши мумкинлиги маълум бўлди.

Зиркларни йўқотиш *P. graminis* турида, гибридизация воситасида, янги физиологик ирқлар ҳосил бўлишини ҳам камайтиради. Аммо, бахтга қарши, замбуруғнинг урединиал босқичида дикариотик мицелий хужайралари орасида ядро алмашинуви натижасида янги физиологик ирқлар ушбу босқичда ҳам ҳосил бўлиши аниқланди. *P. graminis* f. sp. *tritici* формасининг ҳар хил физиологик ирқларга мансуб бўлган урединиоспораларидан ўсиб чиққан дикариотик гифалар қўшилиши, ядролар алмашинуви туфайли рекомбинация бўлиши натижасида янги физиологик ирқлар пайдо бўлиши ҳақида жуда кўп генетик ва морфологик далиллар олинган.

Бу ерда физиологик ирқ тушунчасига изох бериш лозим. Ҳатто битта махсус форма (*formae speciales*) га мансуб бўлган занг замбуруғлари ҳам хўжайин ўсимликларга нисбатан ҳар хил ихтисослашув даражаларини намоён қилади. Ҳар бир бундай махсус форма бир хил генотипга эга бўлган ва **биотиплар**, деб аталадиган бир нечта, алоҳида популяциялардан ташкил топиши аниқланган. Ўсимликларнинг муайян тўпламида бир хил вирулентлик-авирулентлик белгиларини намоён қилувчи биотиплар гуруҳи **физиологик ирқ**, деб аталади. Фитопатологлар ва селекционер олимлар, айниқса улардан занг касалликлари билан ишлайдиганлари учун физиологик ирқларни идентификация қилиш жуда муҳим.

Ғалла экинларида занг кўзғатувчи замбуруғларнинг физиологик ирқлари мавжудлигини биринчи марта АҚШ да 1917 йилда Стэкмен ва Пимейзел (E.C. Stackman, F.S. Piemaisel), *P. graminis* f. sp. *tritici* билан иккита буғдой навини зарарлаш тажрибаларида, кўрсатиб беришган. Кейинчалик бу форманинг бошқа ирқлари буғдойнинг махсус танлаб олинган, патогеннинг ҳар хил популяциялари билан сунъий зарарлаганда ҳар хил инфекция типларини намоён қиладиган 12 та дифференциатор навлари тўплamlари ёрдамида аниқланган. 2007 йилгача *P. graminis* f. sp. *tritici* формасининг тахминан 350 та ирқи аниқланган. Шу билан бирга, бу метод тадқиқотчилар

ирқларнинг генетик тузилишини аниқлашига имкон бермайди. Шу сабабдан кейинги йилларда *P. graminis* f. sp. *tritici* формасининг ирқларини идентификация қилишнинг янги системаси ишлаб чиқилган. Бу системада буғдойнинг ҳар бири битта чидамлилиқ генига эга бўлган моноген линиялари қўлланилади. Бу система Х. Флорнинг зиғир зангини кўзғатувчи замбуруғ (*Melampsora lini*) билан ўтказган тажрибалари натижаларини таҳлил қилиб яратган, бир-генга-бир-ген назариясига асосланган. Унинг моҳияти шундаки, зиғир ўсимлигининг зангга жавоб реакциясини белгилайдиган ҳар бир генига патогеннинг битта комплементар гени мавжуд бўлади. Кейинчалик ғалла экинларининг занг касалликларини кўзғатувчи замбуруғларда ҳам айти шундай муносабатлар мавжуд эканлиги аниқланди ва бу назария ҳозирги даврда ҳам патогенлар ҳамда уларнинг хўжайин ўсимликлари ораларидаги муносабатларни тушунишга асос бўлиб хизмат қилмоқда. Занг замбуруғи ва хўжайин ўсимлик генотиплари бир-бирига мос келмаслиги патогенга муайян даражада чидамлилиқ бўлишига олиб келади, мос келиши эса чидамсизлик реакцияси мавжуд бўлиши ва касаллик ривожланишига сабаб бўлади. Чидамсизлик ва чидамлилиқ реакциялари ораларидаги фарқлар жуда катта ёки кичик бўлиши мумкин, аммо чидамлилиқ реакциялари **гиперсезувчанлик** реакциясига – яъни, хўжайин ўсимлик хужайралари тез нобуд бўлишига олиб келади. Гиперсезувчанлик реакцияси хўжайин ўсимлик тўқималарида қуролланмаган кўзга кичик доғчалар шаклида кўринади. Занг замбуруғлари биотроф организмлар бўлиб, улар озукани хўжайин ўсимликнинг фақат тирик хужайраларидан олиши мумкин, шу сабабдан занг замбуруғи кирган хужайра дарҳол нобуд бўлиши паразит ўша ўсимликда ўрнашиб олишига йўл қўймайди. Аммо гиперсезувчанлик асосли чидамлилиқнинг табиатда умри қисқа бўлади, чунки патогеннинг янги ирқлари бундай чидамлилиқни осон енгади. Шу сабабдан занг билан ишлайдиган селекционер олимлар ғалла экинларининг занг касалликларига қарши «занг секин ривожланиши» ҳодисасидан фойдаланишади. Чидамлилиқнинг бу хилида ўсимликлар занг билан зарарланиш частоталари камаяди, латент давр узаяди, урединияларнинг ўлчами ва улар ичида ҳосил бўладиган споралар сони камаяди ва ўсув даврида уларнинг патогенга чидамли бўлган давр муддати камаяди. Бундай чидамлилиқка эга бўлган ўсимликлар занг билан паст даражаларда зарарланаверади, аммо касаллик туфайли йўқотиладиган ҳосил миқдори ўта юқори бўлмайди ҳамда патогенларнинг бундай чидамлилиқни енгадиган янги ирқлари ҳосил бўлиши анча узоқроқ вақт олади.

Буғдойни занг касалликларидан ҳимоя қилиш жуда муҳим, чунки улар катта майдонларга тез тарқалиб, ҳосилга ўта жиддий зарар етказиши. Ўзбекистонда буғдойда кенг тарқалган занг турлари ва уларга қарши кураш чоралари ҳақида батафсил маълумотлар илмий адабиётларда мавжуд (Хасанов, 2007; Хасанов, Очилов, 2010).

Занг замбуруғларининг классификацияси. *Uredinales* тартиби турлари молекуляр усуллар ёрдамида тадқиқ қилинган ва айрим муҳим натижалар олинган. Аммо улар етарли эмас ва олимлар орасида бу тартибни оилаларга бўлиш масаласида келишув йўқ. Баъзи муаллифлар буларни икки оилага бўлса, бошқалари 14 оилага бўлишган. Занг замбуруғларининг систематикаси уларнинг телиоспоралари (ва эцийлари) нинг тузилиши ҳамда хўжайин ўсимликларга нисбатан ихтисослашишига асосланади.

Мавжуд бўлган маълумотлар асосида олимлар бу тартибни *Pucciniaceae* ва *Melampsoraceae* оилаларига бўлишади. *Pucciniaceae* оиласида телиоспоралар оёқчали, *Melampsoraceae* оиласида уларнинг оёқчалари йўқ ва ён томонлари билан ёпишиб, пўстлоқ ёки устунча шаклида бўлади. *Pucciniaceae* оиласига *Puccinia*, *Uromyces*, *Phragmidium*, *Gymnosporangium*, *Hemileia* ва б. туркумлар, *Melampsoraceae* оиласига *Uredinopsis*, *Thecopsora*, *Cronartium*, *Coleosporium*, *Melampsora* ва б. туркумлар киради.

Занг замбуруғларининг полиморфик ривожланиш цикли уларни классификация қилишни ўта мураккаблаштиради. Кўп турларнинг ножинсий босқичи жинсий босқичига нисбатан кўп учрайди, телиоспоралари бўлмаган турларни эса классификациялаш қийин. Ундан ташқари, ҳар хил хўжайинли турларнинг телиоспоралари ва эциоспоралари бошқа-бошқа ўсимлик турларида учраши яна қийинчилик туғдиради. Шу сабабдан микологлар

сунъий «Такомиллашмаган занг замбуруғлари» (*Uredinales Imperfecti*) гуруҳини тузишган ва унга телиоспоралари топилмаган эциал ва урединиал туркумларни вақтинчалик киритишган. Эций босқичлари бўлган *Caecoma*, *Aecidium*, *Peridermium* ва *Roestelia* формал туркумлари бир-биридан перидийларининг белгилари асосида ажратилган. Аммо буларнинг аксариятининг телиоспораларини ҳеч қачон топиб бўлмайди, чунки улар эволюция жараёнида деярли тўла йўқотилган. Уларнинг бошқа, телия босқичи маълум бўлган турларга қариндошлиги бўлишини ҳозир фақат молекуляр методлар ёрдамида аниқлаш мумкин.

Caecoma (15.2, А-расм) формал туркуми турларининг эциал босқичининг перидийлари йўқ. Споралари одатдагидай хўжайин ўсимлик тўқимаси ичида икки ядроли хўжайраларнинг базал қатламидан ривожланади ва кейинчалик эпидермисни ёриб, очилади. Эциоспоралар тўдаси ташқарига очилади, аммо уларнинг устида қобиғи бўлмайди. *Aecidium* (15.2, В-расм) типиди эцийлар ликопча шакли, перидийлари тўқима устига чўзилиб, бўртиб чиқмайди. *Roestelia* (15.2, С-расм) типиди ликопча шакли эцийларнинг перидийлари тўқима юзасидан анча масофага бўртиб чиққан узун перидийга эга, у букилиб ёки йиртилиб, спора занжирчалари атрофида популар шаклида жойлашади. *Peridermium* (15.2, D-расм) типиди эцийларнинг перидийси катта ва бўртиқ шакли. У кўпинча оқ ёки крем тусли, ўсимлик тўқималари устида қоғоздай юпка ҳолда ҳосил бўлади.

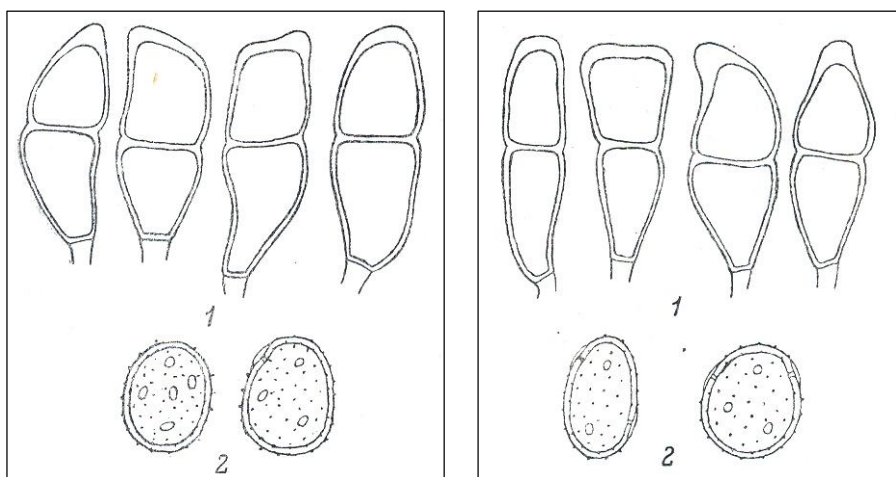
Эциал босқичларнинг ушбу формал туркумлари телиоспоралари мавжуд бўлган занг замбуруғлари ривожланиши циклининг муайян босқичлари билан корреляция қилади. Масалан, *Peridermium* типининг *Melampsoraceae* оиласи турларининг телиоспоралари билан алоқаси мавжуд; *Roestelia* типли эцийлар *Pucciniaceae* оиласининг *Gymnosporangium* туркумида кўп учрайди; *Caecoma* типли эцийлар кўп ҳолларда *Pucciniaceae* оиласининг *Gymnoconia* ва *Phragmidium* туркумлари билан корреляция қилади. Энг мураккаб формал туркум *Aecidium* бўлиб, бундай типли эцийлар *Pucciniaceae* оиласининг кўп туркумларида учрайди. *Uredo* формал туркумига ривожланиш циклида фақат урединия босқичи мавжуд бўлган таксонлар киритилган. *Uredinales Imperfecti* гуруҳи дейтеромицетлар таркибига киритилмаган ва бу масала кўтарилмаган ҳам, чунки уларнинг белгилари улар яққол занг замбуруғлари эканлигидан далолат беради.

Занг замбуруғларининг энг примитив (оддий) ва қадимий ўсимлик турларида паразитлик қилувчи турлари ҳам энг примитив турлар эканлиги ҳақида илгари мавжуд бўлган фаразлар ҳозирги даврда нотўғри ва асосланмаган, деб ҳисобланади.

Иқтисодий жиҳатдан муҳим бўлган ва баъзи бошқа занг замбуруғларининг мисоллари. Туркум: Пукциния (*Puccinia*). *Uredinales* тартибининг энг катта туркуми *Puccinia* бўлиб, таркибига тахминан 1 000 та тур киради. Телиоспоралари оёқчали, тўқ тусли, қалин қобиқли ва икки хўжайрали (15.3, С-расм). Уларнинг аксарияти икки хўжайинли турлар, асосий хўжайинлари – ғалла экинлари ва бошоқли ўтларда урединио-ва телиобосқичларида, оралик хўжайинларида эса эциобосқичида ривожланади. Юқорида баён этилган ғалла экинлари ҳамда бошоқли ўтларда поя, ёки қора зангни қўзғатувчи *P. graminis* туридан ташқари энг муҳим ва хавфли турлар қаторига буғдой, арпа, жавдар ва бошоқли ўтларда сариқ, ёки тасмачасимон (*P. striiformis*) (15.8-расм, чапда), буғдой ва жавдарда қўнғир, ёки барг (*P. triticea*) (15.8-расм, ўнгда), жавдарда қўнғир, ёки барг (*P. dispersa*), сулида тожли (*P. coronifera*), маккажўхорида оддий (*P. sorghi*), жанубий (*P. polysora*) ва кўп бошқа экинларда занг қўзғатувчи турлар киради. Занг тарқалган мамлакатларнинг аксариятида ҳозирги даврда оралик хўжайинларининг аҳамияти йўқ, чунки патогенлар урединия босқичида тирик баргларда қишлошга ва экинларда тарқалишга мослашган. Улар бир мавсумда тахминан 10 та авлод бериб, кўпаяди.

Буғдой ҳосилига таъсири бўйича энг зарарли касаллик поя занги бўлиб, иккинчи ўринни сариқ занг эгаллайди ва ундан кейин қўнғир занг туради. Дунёнинг кўп мамлакатларидаги каби Ўзбекистонда ҳам занг касалликлари буғдойнинг энг муҳим, энг зарарли ва энг хавфли касалликлари ҳисобланади. Сариқ ва қўнғир занг

мамлакатимизнинг буғдой далаларида тез-тез учрайди, баъзи йиллари кенг тарқалиб ва эпифитотия шаклида ривожланиб, анча ҳосил нобуд бўлишига олиб келади. Кураш чоралари қўлланилмаган буғдой даласида занг эрта (тупланиш-найчалош даврида) пайдо бўлиб, байроқ барг чиқариш пайтида ўсимликлар кучли зарарланган тақдирда, сариқ занг ҳосилнинг 58-85%, қўнғир занг 45-50% ва поя занги 85-90% нобуд қилиши мумкин. Бошоқ чиқариш пайтида буғдой ўсимликлари зарарланиши паст даражада (10-20%) бўлганида ҳам ҳосил йўқотилиши 3-8% дан (қўнғир занг) 6-12% гача (сариқ занг) етиши мумкин. Буғдойнинг поя занги Ўзбекистонда аҳамиятсиз касалликдир, чунки у фақат тоғолди минтақалари ва қирларда, экинларнинг кам қисмида ва паст даражада, доим мавсум сўнгида (май охири - июнь бошларида) учрайди ва ҳосилга зарар етказмайди.



15.8-расм. *Puccinia striiformis* (чапда) ва *Puccinia triticina* (ўнгда):
1 - телиоспоралар, 2 - урединиоспоралар (Ульянищев, 1978)

Ўзбекистонда бу туркумнинг 146 тури қайд этилган. Улардан *P. isiaciae* эциобоскичида карамни (II III камиш [*Phragmites communis*] да), якка хўжайинли *P. porri* (синоними *P. allii*) пиёз турлари ва саримсоқни зарарлаши ҳамда *P. permixta* тури эциал боскичда *Allium* туркуми турларида учраши хабар қилинган (Рамазанова и др., 1986).

Туркум: Уромицес (*Uromyces*). Бу туркум *Uredinales* тартибининг иккинчи энг катта туркумидир. Телиоспоралари 1 хужайрали (15.3, А-расм). Турлари дунёнинг ҳар хил қисмларида кўп бир ва икки паллали ўсимликларни зарарлайди. Лавлагини зарарловчи *U. betae* ҳамда ловия ва мошни зарарловчи *U. phaseoli* (синоними *U. appendiculatus*) турлари тўлиқ циклли ва якка хўжайинли, сабзида эциобоскичида паразитлик қилувчи *U. scirpi* тўла циклли, икки хўжайинли (II, III сувхилолда), урединио- ва телиобоскичида ўриснўхатни зарарловчи *U. pisi* ҳамда бедани зарарловчи *U. striatus* турлари ҳам тўла циклли ва икки хўжайинли (0, I сутлама турларида); урединия боскичида нўхатни *U. ciceris-arietini* (II, III) ва унинг *Cicer songaricum* турини *U. heimerlianus* (II, III) тури зарарлайди. Бошқа экинлардан занг билан чиннигул *U. caryophyllinus* (II, III) кучли зарарланади. Ўзбекистонда бу туркумнинг 56 та тури, жумладан *U. betae*, *U. phaseoli*, *U. scirpi*, *U. striatus*, *U. heimerlianus* ва *U. caryophyllinus* турлари қайд этилган; улардан баъзилар экинларда анча кенг тарқалиши хабар қилинган (Рамазанова и др., 1986).

Туркум: Гимноспорангиум (*Gymnosporangium*). Бу туркум турларининг урединиобоскичи йўқ, телиобоскичи баҳорда, эциобоскичи эса ёзда ривожланади. Улар ҳар хил хўжайинли: телиобоскичлари арча (*Juniperus*), сарв (*Cupressus*), сарвсимон дарахт (кипарисовик - *Chamaecyparis*) турларида, эциобоскичи эса раъногулдошларга мансуб дарахтларда – олма, нок, беҳи ва дўланада ривожланади.

Зарарланган асосий хўжайин ўсимлик тури билан боғлиқ ҳолда пояларда жодугар супургиси, урчук шаклли рак яралари ёки хўжайин ўсимлик тўқималари ҳамда замбуруғ

гифаларидан ташкил топган галлар ҳосил бўлади. Телиоспоралари 2 хужайрали, узун оёқчали, намланганида шилимшиқ модда билан ўраладиган апельсин тусли тўдачалар ҳосил қилади. Бу тўдачалар зарарланган дарахтлар поялари ва новдаларидан молларнинг узун шохларига ўхшаб чиқиб туради.

Бу туркум турларининг оралиқ хўжайин ўсимликлардаги эцийлари *Roestelia* типли, фақат ушбу замбуруғларга хос бўлган кил, тиконча, галл ва сўгалчалар шаклига эга.

Gymnosporangium juniperi-virginiana турининг асосий хўжайини арчанинг *Juniperus virginiana* тури, оралиқ хўжайинлари эса олма турларидир, шунинг учун бу турни арча-олма занги, деб аташади. Зангнинг бу тури Шимолий Америкада кенг тарқалган ва эциал босқичида олма боғларига катта зарар етказади. Баҳорда олма баргларида ва кейинроқ меваларида замбуруғнинг кўза шакли спермогонийлари ва *Roestelia* типли эцийлари ривожланади. Уларда ҳосил бўлган эциоспоралар ёзда олма дарахтлари яқинларидаги арчаларнинг игнабарглари ва тиним давридаги куртакларини зарарлайди. Патоген арча тўқималарида дикариотик мицелий шаклида кишлайди. Арча новдалари учларида диаметри 5 см гача келадиган телиал галлар ҳосил бўлади, кейинроқ бу галлардан молларнинг шохларига ўхшаш, қизғиш-апельсин шакли телиялар кўплаб ўсиб чиқади. Ёмғирли ҳавода бу шохлар шилимшиқ модда билан қопланади ва ҳар бирининг узунлиги 2,5 см га етиши мумкин. Ҳар бир шохда минглаб телиоспоралар ҳосил бўлади. Телиялар ўсганида куч билан отиладиган базидиоспоралар ҳосил бўлади. Олма дарахтларига тушган базидиоспоралар унинг тўқималарини зарарлайди ва патоген бир авлодининг ривожланиш цикли якунланиб, кейингиси бошланади. Бу касалликка қарши олма дарахтлари атрофидаги арчаларни йўқотиш усули қўлланилган, аммо самараси етарли бўлмаган. Шу сабабдан олма дарахтларига дитиокарбаматлар ва триазоллар гуруҳларига мансуб фунгицидлар пуркалади ҳамда зангга чидамли олма навлари экилади.

Ўзбекистонда *Gymnosporangium* туркумининг тўрт тури: 1) *G. confusum* дўлана турлари (I) ва арчада (*Juniperus excelsa*) (III) Тошкент ва Самарқанд вилоятларида; 2) *G. fuscum* нокда (I) Сурхондарё вилоятида; 3) *G. fusisporum* арчада (III) ва *Cotoneaster* турларида (I) Тошкент ва Самарқанд вилоятларида; 4) *G. turkestanicum* қизилчетан (рябина) (I) ва арча турларида (III) Тошкент вилоятида қайд этилган (Рамазанова и др., 1986).

Туркум: Ҳемилея (*Hemileia*). Тур: Ҳемилея вастатрикс (*Hemileia vastatrix*). Занг замбуруғларининг ушбу тури кофе дарахтларини вайрон қилувчи даражада кучли зарарлайдиган паразитдир. Бу тур нотўлиқ цикли, ўсув даврида кофе дарахтларида урединия босқичининг бир неча авлодини ҳосил қилади. Баъзан телиоспоралар ҳам ривожланади, аммо уларнинг промицелийларида ҳосил бўладиган базидиоспоралари кофе дарахтларини зарарламайди; бу турнинг оралиқ хўжайини номаълум. Илгари Цейлон (ҳозир Шри Ланка) да кофе дарахтлари 160000 гектардан кўпроқ майдондаги плантацияларда ўстирилган ва йилига 40 минг тонна кофе донлари экспорт қилинган. 1875 йилда у ерда пайдо бўлган *H. vastatrix* замбуруғи 20 йилдан камроқ вақт ичида кофе дарахтларининг аксариятини нобуд қилган ва шундан кейин мамлакатда бу экин умуман экилмаган. Кейин, 1970-йилда *H. vastatrix* Бразилияга ва Колумбияга кириб, кофе плантацияларида кенг тарқалиб кетган. Ҳозир дарахтлардан ҳосил олиш учун улар фунгицидлар билан ҳимоя қилинади, акс ҳолда қайта зарарланишлар кофе дарахтлари аста-секин нобуд бўлишига олиб келади.

Туркум: Кронарциум (*Cronartium*). Телиоспоралари бир-бирининг бутун юзаси билан қўшилиб, ўсиб, ўсимликнинг зарарланган аъзолари устида устунчалар ҳосил қилади. Намояндалари: эциал босқичида қорағат ва қизилғатда устуншакли занг кўзғатувчи, тўлиқ цикли, ҳар хил хўжайинли *C. ribicola* (II, III қарағайда рак кўзғатади) ва қарағайда (0, I) елимли (смоляной) рак кўзғатувчи *C. flaccidum* (II, III саллагулнинг ва тегманолик ўтининг барглари зарарлайди). *Cronartium* туркуми турлари ҳамда *Endocronartium harknessii* (синоними *Peridermium harknessii*) АҚШ ва Канадада қарағай

дарахтларида ҳар хил рак касалликларини қўзғатиб, ўрмончиликка катта зарар етказади. *Cronartium* туркуми турлари Ўзбекистонда қайд этилмаган.

Туркум: Фрагмидиум (*Phragmidium*). Телиоспоралари кўп хужайрали (15.3, F-расм). Турлари Раъногулдошлар оиласи турларини (хўжағат, наъматак, атиргул ва б.) зарарлайди. Ўзбекистонда бу туркумнинг 11 та тури, жумладан 6 таси *Rosa* туркуми турларида қайд этилган (Рамазанова и др., 1986).

Туркум: Траншеллия (*Transchelvia*). Телиоспоралари 2 хужайрали, септадан тортилган, кўнғир тусли, сўғалчалар билан қопланган. Турлари ҳар хил хўжайинли. Намояндаси – олхўри зангини қўзғатувчи *T. pruni-spinosae*. Олхўри, ўрик, бодом, шафтоли ва қора олхўрининг барглари қўзғатувчининг урединобоскичи билан зарарланади. Эциобоскичи пўфанақ (*Anemone*) туркуми турларида учрайди (Ўзбекистонда ушбу боскичда қайд этилган).

Туркум: Мелампсора (*Melampsora*). Телиоспоралари 1 хужайрали, Пукциниацеа оиласи турлариникидан фарқли ўлароқ, якка-якка жойлашмасдан, балки бир-бирининг ён томонлари билан бирикиб кетади. Зарарланган ўсимлик аъзосининг эпидермиси остида улар ясси қатлам ҳосил қилади. Намояндалари сифатида зиғир зангини қўзғатувчи, тўлиқ циклли ва якка хўжайинли *M. lini* ҳамда қарағайда эциал боскичида ёш новдалар буралиб, хунуклашиши («сосновый вертун») касаллигини қўзғатувчи *M. pinitorqua* (II ва III тоғтерак ва терак турларида) турларини кўрсатиш мумкин. Ўзбекистонда бу туркумнинг 19 та тури, жумладан, тол турларида 3 та, зиғир турларида 2 та ва терак турларида 7 та тур қайд этилган (Рамазанова и др., 1986).

Муҳокама учун саволлар

1. Нима учун *Uredinales* тартибига мансуб турлар занг замбуруғлари номини олган?
2. *Uredinales* тартибига нечта оила, туркум ва тур киради?
3. Нима учун занг замбуруғларини «облигат биотрофлар», деб аташади?
4. Тўлиқ циклли занг замбуруғларининг нечта хил ва қандай споралаш боскичлари мавжуд?
5. Занг замбуруғларининг спермогоний, спермацийлар ва рецептив гифаларини тавсифлаб беринг.
6. Занг замбуруғларининг эцийлари ва эциоспораларини тавсифлаб беринг.
7. Занг замбуруғларининг урединиялари ва урединоспораларини тавсифлаб беринг.
8. Занг замбуруғларининг телиялари, телиоспоралари, базидиялари ва базидиоспораларини тавсифлаб беринг.
9. Занг замбуруғларининг Eu-, Brachy-, Hemi-, -opsis, Micro-, Lepto-, *Uredo*, Endo- ва *Aecidium* формаларини тавсифлаб беринг.
10. Занг замбуруғларида якка ва ҳар хил хўжайинлилик, ҳодисалари, Auto- ва Hetero-формалари ҳақида тушунча беринг.
11. Қандай ўсимликлар занг замбуруғларининг асосий ва оралик хўжайин ўсимликлари, деб аталади?
12. Занг замбуруғларида дикариотизация қаерда юз беради?
13. Занг замбуруғларининг эцийлари ва эциоспоралари қаерда ҳосил бўлади?
14. Эцийларнинг *Caecoma*, *Aecidium*, *Roestelia* ва *Peridermium* типлари бир-биридан қайси белгилари асосида фарқланади?
15. Занг замбуруғларининг урединиялари, урединоспоралари, телиялар ва телиоспоралари қаерда ҳосил бўлади?
16. Занг замбуруғларининг телиоспораларнинг морфологик белгилари ва таксономик аҳамияти ҳақида гапириб беринг.
17. Занг замбуруғларининг телиоспоралари ўсишида базидия ичида қандай жараёнлар бўлиб ўтади?
18. Занг замбуруғларининг жинсий мослик системаси ҳақида гапириб беринг.
19. Занг замбуруғлари, жумладан, *Puccinia graminis* турининг қандай ихтисослашган формаларини биласиз?
20. Занг замбуруғларининг *Pucciniaceae* ва *Melampsoraceae* оилалари бир-биридан қандай белгилари билан фарқланади?
21. *Pucciniaceae* оиласининг асосий туркумларини санаб беринг.
22. *Melampsoraceae* оиласининг асосий туркумларини санаб беринг.
23. *Pucciniaceae* оиласининг *Puccinia graminis*, *P. striiformis*, *P. tritici* турлари қайси ўсимлик турини зарарлайди ва унда қандай касалликларни қўзғатади?
24. *Pucciniaceae* оиласининг *Uromyces phaseoli*, *U. pisi*, *U. striatus*, *U. ciceris-arietini* ва *U. caryophyllinus* турлари қайси ўсимлик турларини зарарлайди ва уларда қандай касалликларни қўзғатади?
25. Занг замбуруғларининг қайси турлари иктисодий жихатдан энг муҳим турлар ҳисобланади ва нима учун?

Асосий адабиётлар

1. Мюллер Э., Лёффлер В. Микология. Пер. с нем. М.: «Мир», 1995, 344 с.
2. Попкова К. В., Шкаликов В. А., Стройков Ю. М., Лекомцева С. Н., Скворцова С. Н. Общая фитопатология. 2-изд. М.: «Дрофа», 2005, 448 с.
3. Хамраев А.Ш., Hasanov B.A., Azimov J.A., ва б. Biozararlanish asoslari. Oliy va o'rta-maxsus o'quv yurtlari talabalari uchun darslik. Toshkent: «Fan va texnologiya», 2013, 320 bet.
4. Хамраев А. Ш., Ҳасанов Б. А., ва б. Биозарарланиш. Олий ўқув юртлари биология мутахассислиги учун ўқув қўлланма. Тошкент, ТошДАУ, 2009, 318 б.
5. Ҳасанов Б.А. Қишлоқ хўжалик экинларининг касалликлари ва уларга қарши кураш чоралари. Магистратура талабалари учун ўқув қўлланма. ТошДАУ, Тошкент, 2011, 208 бет.
6. Чикин Ю.А. Общая фитопатология. Часть 1. Учебное пособие. Томск, 2001, 170 стр. (www).
7. Ячевский А.А. Основы микологии. М.-Л., 1933, 1036 стр.
8. Agrios G. N. Plant pathology. 5th ed. Elsevier, 2008, xviii + 922 pp.
9. Alexopoulos C.J., Mims C.W., Blackwell M. Introductory mycology. Wiley – India, 2007, x + 869 pp.
10. Gams W., Van der Aa H.A., Van der Plaats-Niterink A.J., Samson R.A., Stalpers J.A. CBS Course of Mycology. Third edition. Baarn – Delft, 1987, 140 pp.
11. Kwon-Chung K.J., and J. E. Bennett. Medical Mycology. USA, Philadelphia. Lea & Febiger, 1975.

Қўшимча адабиётлар

12. Пидопличко Н.М. 1977-а. Грибы-паразиты культурных растений. Определитель. Том 1. Грибы совершенные. Киев: «Наукова Думка», 1977, 295 с.
13. Пидопличко Н.М. 1977-б. Грибы-паразиты культурных растений. Определитель. Том 2. Грибы несовершенные. Киев: «Наукова Думка», 1977-б, 299 с.
14. Пидопличко Н.М. 1978. Грибы-паразиты культурных растений. Определитель. Том 3. Пикнидиальные грибы. Киев: «Наукова Думка», 1978, 302 с.
15. Рамазанова С.С., Ахмедова Ф.Г., Сагдуллаева М.Ш., Киргизбаева Х.М., Гапоненко Н.И. Флора грибов Узбекистана. Том IV. Головнёвые грибы. Ташкент: «Фан», 1987, 148 стр.
16. Рамазанова С.С., Файзиева Ф.Х., Сагдуллаева М.Ш., Киргизбаева Х.М., Гапоненко Н.И. Флора грибов Узбекистана. Том III. Ржавчинные грибы. Ташкент: «Фан», 1986, 232 стр.
17. Ульянищев В.И. Определитель головнёвых грибов СССР. Л.: «Наука», 1968, 184 с.
18. Ульянищев В.И. Определитель ржавчинных грибов СССР. Л.: «Наука», 1978, 384 с.
19. Хасанов Б.А. Ржавчинные болезни пшеницы в Узбекистане и борьба с ними. Ташкент, 2007, 96 с.
20. Хасанов Б.А., 1992-а. Определитель грибов – возбудителей «гельминтоспориозов» растений из родов *Bipolaris*, *Drechslera* и *Exserohilum*. Ташкент: «Фан», 1992, 244 с.
21. Alcorn J.L. Generic concepts in *Drechslera*, *Bipolaris* and *Exserohilum*. Mycotaxon, 1983, v. 17, April, pp. 1-86.
22. Donk M.A. 1971a. Progress in the study of classification of the higher basidiomycetes. Pp. 3-25 in: Evolution in the Higher Basidiomycetes. Ed. R.H. Petersen. Univ. of Tennessee Press, Knoxville, TN, U.S.A.

23. Donk M.A. 1971b. Multiple convergence on the Polyporaceae. Pp. 393-422 in: Evolution in the Higher Basidiomycetes. Ed. R.H. Petersen. Univ. of Tennessee Press, Knoxville, TN, U.S.A.
24. Ellis M.B. Dematiaceous Hyphomycetes. CMI, Kew, Surrey, England, 1971, 608 pp.
25. Ellis M.B. More Dematiaceous Hyphomycetes. CMI, Kew, Surrey, England, 1976, 507 pp.
26. Leslie, J.F., and Summerell, B.A. 2006. The Fusarium Laboratory Manual. Ames, Iowa, USA, Blackwell Publishing, 388 pp.
27. Roelfs A.R., Singh R.P., Saari E.E. Rust diseases of wheat: concepts and methods of disease management. Mexico, D.F.: CIMMYT, 1992, vi + 81 pp.
28. Sivanesan A. Graminicolous species of *Bipolaris*, *Curvularia*, *Drechslera*, *Exserohilum* and their teleomorphs. Mycol. papers. CAB Int. Mycol. Inst., 1987, No. 158, pp. 1-261.
29. Sutton B.C. The Coelomycetes (Fungi Imperfecti with pycnidia, acervuli and stromata). CMI, Kew, Surrey, England, 1980, 696 pp.
30. Wilcoxson R.D., Saari E.E., eds. 1996. Bunt Diseases of wheat: Concepts and Methods of Disease Management. Mexico, D.F.: CIMMYT, 66 pp.

ГЛОССАРИЙ

(микологик ва фитопатологик махсус атамаларнинг изоҳли луғати)

- Абиотик: Муҳитнинг абиотик факторлари** – Организмга таъсир этувчи ноорганик муҳит факторларининг (иқлим, ҳарорат, намлик, нурланиш ва ҳ.) йиғиндиси.
- Агрессивлик** – *Бу ерда: фитопатоген организмнинг* кўп ўсимлик турларини ёки бир турнинг кўп навларини зарарлай олиш қобилияти мавжудлиги ёки ушбу қобилиятининг даражаси, *патогенлик ёки вирулентлик* даражаси.
- Акропетал** – Энг ёш *спора* занжирнинг дистал (учки) қисмида ривожланадиган *споралар* занжирчаси (*базипетал* билан солиштиринг) (10.7, Б- ва 12.7, В-расмлар).
- Алкалоид** – Ўсимликлар (ва микроорганизмлар) синтез қиладиган, таркибида азот бўлган, мураккаб, физиологик фаол органик бирикма; баъзи алкалоидлар тиббиётда дорилар сифатида ишлатилади.
- Аллантоид шаклли** – Сосиска ёки колбаса шаклли (*спора* ҳақида).
- Анаморфа** – *Замбуруғнинг* ножинсий (такомиллашмаган) босқичи (мисол учун, *гифомицет*).
- Анаморф замбуруғлар** – бутун ҳаёти ножинсий босқичдан ташкил топган ҳақиқий *замбуруғлар* (бошқа номлари – *Дейтеромицетлар* – *Deuteromycetes* ва *Такомиллашмаган замбуруғлар* – *Fungi Imperfecti*).
- Анастомоз** – Ҳар хил ёки битта *мицелий гифалари* бир-бирига қўшилиши (2.4, д-расм).
- Антеридий** – *Замбуруғларнинг* жинсий кўпайишда иштирок этувчи махсус оталик органи (6.1, а,в-расмлар).
- Антракноз** – Ўсимликларни зарарлаганда ботиқ ёстикчалар ва некроз ҳосил қилувчи, *Melanconiales* тартибига кирувчи *замбуруғлар* қўзғатадиган касаллик.
- Апотеций** – Халтача (*аск*) ҳосил қилувчи юксак *замбуруғлар* (*Ascomycetes*) синфининг Дискомицетлар (*Discomycetes*) тартиблар гуруҳига мансуб *замбуруғларнинг* жинсий йўл билан ривожланадиган очик мева таначаси (9.1-, 9-3 ва 9.7-расмлар).
- Аппрессорий** – *Фитопатоген замбуруғ гифасининг* ўсимлик устки қисмига ёпишадиган, шишган ва ясси шакл олган (япалоқ) қисми; аппрессорийдан ўсиб чиқадиган муртак гифа ёрдамида қўзғатувчи ўсимлик тўқимасига (масалан, баргларга) устйица орқали ёки эпидермисни бевосита тешиб киради (11.5-расм).
- Арид: Арид иқлим** – Ўта қурғоқ иқлим.
- Артроспора (=Артроконидия)** – Кўп хужайрали, одатда *конидияга* ўхшаш *хламидоспора* (*хламидоспорага* қаранг) (12.1,2-расмда тўқ тусли хужайралар).
- Аск** – *Аскомицетлар* синфига мансуб *замбуруғларнинг* жинсий жараёнининг халтача шаклидаги маҳсули (халтача) (6.2-расм).
- Аскогон** – *Аскомицетларнинг* жинсий кўпайишда иштирок этувчи махсус оналик органи (6.1, а-расм).
- Аскокарп** – Ичида ёки устида *аск* (халтача) лар ва *аскоспоралар* ҳосил бўладиган мева таначаси, мисол учун, *клеистотеций*, *перитеций*, *псевдотеций*, *апотеций* ва ҳ. (қаранг) (бошқа номи *аскома*).
- Аскомицетлар** – Жинсий жараёнида махсус орган - халтача (*аск*) ичида ривожланувчи *спора* (*аскоспора*) лар ҳосил қиладиган, *мицелийси* кўп хужайрали, юксак *замбуруғлар* филуми (*Ascomycota*) ва синфи (*Ascomycetes*).
- Аскоспора** – Аскомицет замбуруғнинг халтача (*аск*) ичида ривожланадиган *спораси* (6.3-расм).
- Аскострома** – *Асклари* бевосита *строманинг* локулларида ҳосил бўладиган *строматик аскокарп* (*строма* га қаранг).
- Базал хужайра** – *Замбуруғларнинг* кўп хужайрали *спорангиофора* (*конидиофора*) лари, *спора* (*конидия*) лари ва бошқа аъзоларининг энг пастки хужайраси (12.10-расм).
- Базидиокарп** – Базидиомицет замбуруғнинг устида ёки ичида базидиялар ҳосил бўладиган

- тузилмаси (мева танаси); бошқа номи – базидиома (13.4-, 13.7-, 13.8-, 13.11-, 13.13- ва 13.16-расмлар).
- Базидиомицетлар** – Жинсий жараёнида махсус орган – *базидия* – ичида ривожланувчи *спора* (*базидиоспора*) лар ҳосил қиладиган, *мицелийси* кўп хужайрали юксак *замбуруғлар* филуми (*Basidiomycota*).
- Базидиоспора** – *Базидия* устида ривожланадиган *спора* (14.3-, 14.4 ва 15.5-расмлар).
- Базидия** – *Базидиомицетлар* синфига мансуб *замбуруғларнинг* одатда 4 хужайрали, устида *базидиоспоралар* ҳосил қилувчи жинсий кўпайиш органи (13.1-, 13.5- ва 15.5-расмлар).
- Базипетал** – Энг ёш *спора* занжирнинг проксимал (базал) қисмида ривожланадиган *споралар* занжирчаси (*акропетал* билан солиштиринг) (10.7, А-расм).
- Бактериоз** – *Бактерия* кўзгатган касаллик.
- Бактерия** – Одатда бир хужайрали ва хужайра қобиғига эга бўлган, аммо типик ядроси, хлорофилли ва пластидлари мавжуд бўлмаган, бўлиниб кўпаювчи *прокариот* *микроорганизм*.
- Биовар** – «*Патовар*» га қаранг.
- Биота** – Ўсимлик ва ҳайвонларнинг бирорта муайян ареалда (территорияда) тарихий юзага келган мажмуи, жамоаси.
- Биотик: Мухитнинг биотик факторлари** – *Организм* фаолиятига таъсир қилувчи бошқа *организмлар* йиғиндиси.
- Биотроф организм**– Фақат тирик организм ҳисобига озиқланувчи *гетеротроф организм*. Бошқа номи – *облигат паразит*.
- Битуникат** – **Битуникат халтача** – Қобиғи икки қатли *аск*, бундай аскдан аскоспоралар чиқиши пайтида унинг ички қобиғи ташқисидан ажралиб, ташқарига аскоспоралар билан чиқади. **Битуникат спора** – Қобиғи икки қатли *спора*.
- Вегетатив** – Жинссиз, соматик; *вегетатив* кўпайиш – ножинсий кўпайишнинг бир усули.
- Вегетация** – Ўсиш; *вегетация даври* – экин ўсиш даври (ўсимлик тупроқ юзасига униб чиқкандан фотосинтез тўхтагунча бўлган давр).
- Вектор** – Бу ерда: касаллик кўзгатувчисини (масалан, вирусни) ташувчи ва тарқатувчи организм.
- Вилт** – Сўлиш.
- Вироз** – *Вирус* кўзгатган касаллик.
- Вирулентлик** – *Микроорганизмларнинг* ўсимлик ва жониворларда касаллик кўзгатиш қобилияти. *Вирулент* (ёки *вирулентлиги* юқори) *микроорганизм* – касаллик кўзгатиш қобилияти юқори, кучли *паразит*; *авирулент микроорганизм* – касаллик кўзгата олмайдиган *микроорганизм*.
- Вирус** – *Микроскопик организм*, фақат инсон, ҳайвонлар ва ўсимликлар хужайралари ичида паразитлик қилиб яшовчи, бактериялардан ҳам кичик бўлган *микроорганизм*, *облигат паразит*.
- Вольва** – Айрим қалпоқчали замбуруғ турлари оёқчасининг асосидаги универсал парданинг думалоқ шаклли қолдиғи.
- Галл** – *Фитонематодалар* (ва баъзи бошқа *микроорганизмлар*) билан зарарланган ўсимликларнинг илдизлари ва/ёки баргларида ривожланадиган бўртма, тугунча, шиш.
- Гаматеций** – Аскокарп ичида асклар ораларида жойлашган ёки аскокарп устидаги тешиклари (поралари) гача кўтарилган стерил хужайралар ва гифалар йиғиндиси; *гаматециал* – *гаматецийга* оид.
- Гамета** – Ихтисослашган жинсий хужайра ёки жинсий ядро, жинсий жараёнда иккита шундай хужайралар (оталик ва оналик хужайралари) орасида копуляция кузатилади (яъни улар қўшилади).
- Гаметангий** – Ичида *гаметалар* мавжуд бўлган тузилма, масалан, кўп ядроли *оогоний*, *аскогон*, *антеридий* ва б. (мисол: 6.1-расм).

- Гаметангиогамия** – Иккита *гаметангий* ёки уларнинг протопластлари қўшилишидан иборат бўлган жинсий қўпайиш усули; бунда ҳосил бўлган *зигота* тиним даври *спорасига* айланади (мисол: 6.1, А-расм).
- Гаплоидлик** – Хужайра ядроси хромосомаларнинг бир тўпламига эга бўлиши ҳолати (*n*).
- Гастеромицетлар** – *Gasteromycetes* – *Базидиомицетлар* (*Basidiomycota*) филумининг тартиблар гуруҳи; *базидиялари* мева таначаларининг ичида ҳосил бўлади.
- Гаусторий** – *Бу ерда: Мицелийдан* ўсиб чиқадиган ва ўсимлик тўқимасига кириб, ундан озуқа моддаларни сўриш учун *замбуруғ* ҳосил қиладиган махсус ўсимта (2.3- ва 11.3-расмлар).
- Генотип** – *Организм* ирсиятини белгиловчи барча факторларнинг (генлар, хромосомалар ва х.) йиғидиси («*фенотип*» билан солиштиринг); мисоллар: экин нави, *микроорганизм патовари*, *физиологик ирқи* ва б.
- Гетерогамия** – Жинсий жараёнда морфологияси (ташқи кўриниши) ва ўлчами ҳар хил бўлган *гаметалар* қўшилиши, (масалан, тубан замбуруғлар ва замбуруғсимон организмларда).
- Гетерокариоз** – *Замбуруғнинг* айна хужайрасида иккита ёки кўпроқ, генетик таркиби фарқланувчи ядролари мавжуд бўлиши; *гетерокариотик* – *гетерокариозга* тааллуқли.
- Гетерокарион** – *Гетерокариотик* хужайра, масалан, занг замбуруғининг эцио-, *урединио-* ёки *телиоспораси* (15.6, D, E, F-расмлар)..
- Гетероконт** – Хужайра (*зооспора*) ларнинг узунлиги ҳар хил бўлган иккита хивчинчали ҳолати, ҳаракатланиши ёки шакли; айниқса хужайрадаги хивчинчаларнинг бири (орқадагиси) силлиқ, қамчи шаклли ва иккинчиси (олдингиси) тукли бўлиши (3.2, C-расм).
- Гетероталлизм** – Морфологик белгилари бир хил бўлган *микроскопик замбуруғларнинг* (мицелийлари) физиологик ва генетик жиҳатдан ҳар хил жинсли бўлиши ҳодисаси; **гетероталлик замбуруғлар** – ҳар хил жинсли замбуруғлар (уларнинг гетероталлик эканлигини фақат жинсий жараёнида аниқлаш мумкин; бунда *зигота* ҳосил бўлиши учун иккита ҳар хил жинсли мицелий хужайралари қўшилиши талаб этилади) (*гомоталлизм* билан солиштиринг).
- Гетеротроф** – Тайёр органик модда (ўсимлик ва ҳайвонлар қолдиқлари) ҳисобига озиқланувчи *организм*.
- Гиалин** – Рангсиз ёки шаффоф.
- Гимений** ёки **Гимениал қатлам**– Кўп *замбуруғлар* мева таначаларининг ички қисмларини ташкил қилувчи *споралар* қатлами (гимениал қатлам) – ичида *споралари* мавжуд бўлган халтачалар ёки *базидияларнинг фертил* қатлами; баъзи турларда халтачалар ораларида *парафизалари* мавжуд бўлади (9.1-расм).
- Гименомицетлар** – *Hymenomycetes* - *Базидиомицетларнинг* тартиблар гуруҳи; *базидиялари* мева таначаларининг устида (ташқарисида) ҳосил бўлади.
- Гименофор** – *Гименомицет замбуруғлар* мева таначаларининг устида *базидиялар гимениал қатлами* ҳосил бўладиган махсус қисми. Одатда Афиллофороид *гименомицетларнинг гименофорлари* найчалар шаклига, агарикоид *гименомицетларники* эса пластинка шаклига эга (13.8, Б-3-расм)..
- Гиперплазия** – Касаллик қўзғатувчи организм таъсирида ўсимлик хужайралари тез-тез бўлиниши натижасида хужайралар сони кўпайиб кетиши (мисол: 5.10- ва 5.11-расмлар).
- Гипертрофия** – Ўсимлик органларининг шакли ўзгариши билан бирга кечадиган ўсимлик хужайраларининг ҳажми катталашиши.
- Гипокотиль** – Уруғбарг остидаги (поянинг муртакда ёки ниҳолдаги илдизи ва биринчи барглари [уруғпалла] орасидаги) бўғим.
- Гипотетий** – Апотетийда бевосита гимений остида жойлашадиган, бир-бири билан чатишиб, чувалашиб кетган гифалардан ташкил топган юпка қатлам (9.1-расм).
- Гистеротетий** – Узунчоқ (қайиқ) шаклли, узунасига ёриқ ҳосил қилиб очилувчи *аскокарп*, баъзи локулоаскомицет ва дискомицетлар учун характерли бўлган мева танача (10.5-

расм).

Гифа – *Замбуруғларнинг* вегетатив танаси (*мицелий*) ёки мева таначаларини ҳосил қилувчи бир ёки кўп хужайрали *микроскопик* ип (2.1-, 2.2- ва 13.22-расмлар).

Гифомицетлар – Такомиллашган (жинсий кўпайиш) босқичи номаълум ёки маълум бўлган, *мицелийси* кўп хужайрали *гифалардан* иборат бўлган, одатда *конидиялари* воситасида кўпаювчи анаморф замбуруғларнинг сунъий гуруҳи (*Hyphomycetes*).

Гифоподий – Гифанинг махсус, кичик ўсмаси; *Meliolales* тартибига мансуб аскомицет замбуруғларда бошсимон гифоподийлар (*capitate hyphopodia*) дан гаусторийлар ўсиб чиқади, иккинчи хил гифоподийлар (*mucronate hyphopodia*) конидиоген хужайралар сифатида фаолият кўрсатади.

Глеба – Гастеромицетлар базидиокарпларининг ички, фертил қисми.

Гоммоз – 1). Ўсимлик шикастланиши ёки касаллик билан зарарланишига жавобан унинг тўқимаси ичида ёки сиртида елимсимон модда (мураккаб полисахаридлардан ташкил топган органик бирикма) ҳосил бўлиши. 2). Ўсимликларда (мисол учун, ғўзада, цитрус дарахтларида ва б.) *микроорганизмлар* кўзгатадиган ва бунда елим ҳосил бўлиши кузатиладиган касаллик

Гомокариотик – Ядролари генетик жиҳатдан бир хил бўлган организм; **гомокарион**, деб ҳам аталади.

Гомоталлизм – *Микроскопик замбуруғларнинг* морфологик, физиологик ва генетик жиҳатдан бир хиллиги (ҳар икки жинсга бирданига мансуб бўлиши) ҳодисаси.

Гомоталлик замбуруғ – Битта *мицелий* хужайралари қўшилиб, зигота ҳосил қила оладиган замбуруғ (*гетероталлизм* билан солиштиринг). **Иккиламчи гомоталлик замбуруғ** – Замбуруғ спораларининг барчасида ёки кўпчилигида ёхуд бир нечтасида карама-карши жинсга мансуб бўлган иккита ядроси мавжуд бўлган замбуруғ. Бундай споралардан ўсиб чиқадиган мицелий фертил бўлиб, аслида гетероталлик бўлса ҳам, худди гомоталлик мицелийга ўхшаб фаолият кўрсатади. Бу ҳодиса иккиламчи *гомоталлизм*, ёки сохта *гомоталлизм*, деб аталади.

Дейтеромицетлар гуруҳи (*Deuteromycetes*) – Бутун ҳаёти ножинсий босқичдан ташкил топган (такомиллашмаган) анаморф замбуруғларнинг сунъий гуруҳи.

Декстриноид – *Мельцер реактивига* қаранг.

Деформация – *Бу ерда*: касаллик кўзгатувчи *биотик* ёки *абиотик* фактор таъсирида ўсимлик танаси ёки айрим органларининг ҳажми ва/ёки шакли ўзгариши (одатда хунук шакл олиши).

Диагноз – Ташхис – ўсимлик ёки ҳайвонларнинг биронта таксономик гуруҳи (одатда туркум, тур ва б.) га мансублигини илмий асосда аниқлаш; *диагностик* белги – ташхис қўйишга хизмат қилувчи белги.

Диаспора – «*Пропагула*» га қаранг.

Дизъюнктор – «Ажратувчи хужайра» – баъзи замбуруғ турларининг (мисол учун, *Monilinia cydoniae* турининг) конидия занжирчаларида ҳар икки конидия орасида жойлашадиган кичик хужайра (9.6-расм).

Дикарион – (Битта хужайра ичидаги) иккита, генетик нуктаи-назардан «қариндош» ядролар (мисол: 6.1- С, Е, F, G-расмлар).

Дикариотик – Дикариотик хужайра – ичида *дикарион* мавжуд бўлган хужайра; *дикариотик гифа*, *мицелий* ёки *спора* – икки ядроли хужайралардан ташкил топган *гифа*, *мицелий* ёки *спора* (мисол: 15.6, D, Е, F-расмлар).

Диморф (диморфик) – 1) морфологияси икки хил зооспоралари мавжуд бўлган замбуруғ; 2) ўсиш жараёнида ёки мицелий, ё дрожжасимон хужайралар ҳосил қилувчи замбуруғ.

Диплоидлик – Хужайра ядроси хромосомаларнинг бир жуфт тўпламига эга бўлиши ҳолати (2n).

Дискомицетлар – Мева таначаси *апотеций* бўлган *аскомицет* замбуруғларнинг тартиблар гуруҳи (*Discomycetes*).

Дискрет белги – Узук-узук, алоҳида қисмлардан ташкил топган белги.

Дистосепта – *Спора* хужайрасининг ёки кўп хужайрали *спора* хужайраларининг ҳар бири ўзининг мустақил деворчаси (қобиғи) га эга бўлган септаси.

Диффуз зарарланиш – Касаллик ўсимлик танасининг барча қисмларига тарқалиши; буни яна системали зарарланиш, деб ҳам аташади.

Замбуруғ – «*Микроскопик замбуруғ*» га қаранг.

Зигомицетлар – Жинсий кўпайиши зигогамия усулида, ножинсий кўпайиши эса *спорангий* ичида ривожланадиган, ҳаракатсиз *спорангиоспоралар* воситасида амалга ошадиган тубан *замбуруғлар* ва уларнинг синфи (*Zygomycetes*); мисоллар: *Mucor*, *Rhizopus* туркумларига мансуб бўлган турлар ва б.

Зигоспора – *Zygomycota* ва айрим *Chytridiomycota* филумлари намояндаларининг иккита гаметангийси қўшилиши натижасида ҳосил бўладиган тиним даври спораси (5.14, е-расм).

Зигоспорангий – Ичида *зигоспора* мавжуд бўлган спорангий; зигоспорангий иккита *гаметангий* қўшилиши натижасида ҳосил бўлади (5.14, г, д- ва 5.15-расмлар).

Зигота – Иккита гаплоид хужайра қўшилиши натижасида ҳосил бўладиган диплоид хужайра (мисол: 3.4-расм).

Зооспора – *Зооспорангий* ичида ривожланадиган, битта ёки иккита хивчинча ёрдамида ҳаракатланувчи *спора* (3.2-расм).

Зооспорангий – *Оомицетлар* гуруҳига мансуб тубан замбуруғларнинг жинссиз кўпайиш органи, ичида *зооспоралар* ҳосил бўладиган *спорангий* (3.1, в-расм).

Зооспорангиофора - *Зооспорангий* банди, оёқчаси.

Идентификация – Бу ерда: *Микроорганизм* турини аниқлаш жараёни.

Изогамия – Жинсий жараёнда морфологияси (ташқи кўриниши) ва ўлчами бир хил бўлган гаметалар қўшилиши (масалан, тубан замбуруғлар ва замбуруғсимон организмларда).

Изолят – Муайян вақтда ва жойда муайян зарарланган ўсимликдан озуқа муҳитига ажратиб олинган *микроорганизмнинг* тоза культураси.

Иккиламчи гомоталлик замбуруғ – «*Гомоталлик замбуруғ*» га қаранг

Имаго – Айрим бўғимоёқлилар (ҳашаротлар, каналар) нинг вояга етган етук зоти.

Инкубацион давр – Касалликнинг «яширин» даври – ўсимлик *паразит* билан зарарланиши ҳамда касалликнинг биринчи белгилари пайдо бўлиши орасида ўтган давр.

Инокулюм – *Патоген* табиатда тарқалишини таъминловчи *пропагулалар* (*зооспора*, *спорангиоспора*, *аскоспора*, *базидиоспора*, *урединиоспора*, *конидия*, *хламидоспора*, *склероций*, *мицелий* бўлаклари ва ҳ.).

Иноперкулят – *Оперкулюмга* эга бўлмаган *спорангий* ёки *аск* (9.2, г, з, и, к-расмлар).

Инсектицид – Зарарли ҳашаротлар билан курашда қўлланиладиган махсус кимёвий захарли дори ёки биологик препарат.

Интеркаляр – *Замбуруғ гифасининг* учида эмас, балки ўртасида (хужайралар ўртасида) жойлашган аъзо (масалан, *хламидоспора* ва б.).

Инфекция – 1) Касаллик кўзгатувчи *микроорганизм* ёки унинг махсус таначалари (*пропагулалари*); 2) касаллик; 3) *инфекцион* – *инфекцияга* тааллуқли, *инфекцияли*, юқумли; *инфекцион агент* – *инфекция* тарқатувчи *микроорганизм* ёки унинг *пропагулалари*.

Ирк – «*Физиологик ирққа*» қаранг.

Каллюс – Бу ерда: Ўсимликнинг шикастланган ёки *микроорганизм* билан зарарланган жойида (масалан, ярада) ҳосил бўлган, яра битиши учун хизмат қиладиган, дифференцияланмаган, юпқа қобикли хужайралардан ташкил топган янги тўқима.

Капилликонидия – *Entomophthorales (Zygomycota)* тартиби турларининг узун, ингичка конидиофораларида терминал усулда ҳосил бўладиган узунчоқ шаклли ва пассив усулда

тарқаладиган конидия.

Капиллий – *Мухомycota* филумининг ва гастеромицет замбуруғларнинг кўп турларининг мева таначаларида споралар орасида мавжуд бўладиган стерил, ип шаклли тузилма.

Капсула – Баъзи бактерияларни ўраб турувчи мукополисахаридларнинг нисбатан қалин қатлами.

Кариогамия – Иккита ядро қўшилиши (*плазмोगамия* билан солиштиринг).

Касаллик диффуз тарқалиши – *Касаллик қўзғатувчи микроорганизм* ўсимликнинг биронта тўқимасига кириб олгандан сўнг, у ўсимликнинг барча орган ва тўқималарига тарқалиб, зарарлаши; бошқача номи – «касалликнинг системали ривожланиши» ёки «системали касаллик».

Касаллик қўзғатувчи – Бошқа организм ҳисобига *паразит* ҳолда яшовчи организм, мисол учун, ўсимлик (ва ҳайвон) ларда касаллик қўзғатувчи *микроскопик замбуруғлар*, бактериялар, нематодалар ва ҳ.

Катагимений – Гименийнинг модификацияси бўлиб, унда чуқур жойлашган базидияларни ҳимояловчи стерил тузилмалар мавжуд бўлади, базидиялар аста-секин ушбу тузилмалар ораларидан ўсиб чиқади.

Клад – Организмларнинг битта умумий аجدоддан келиб чиққан, бир-бирига «қариндош» бўлган изолятларининг монофилетик гуруҳи.

Кладистика – Филогенетик система.

Клейстотеций – Баъзи аскомицет *замбуруғларнинг* жинсий усулда ҳосил бўладиган, ичида халтачалар ва аскоспоралар ривожланувчи, кўпинча шар шаклли ёпиқ мева таначаси (7.4-расм).

Клон – Ножинсий кўпайиш орқали (кўпинча битта ҳужайра ёки тўқимадан) олинган культура.

Клястероспориоз – Данак мевали дарахтларда *Stigmina carpophila* замбуруғи қўзғатадиган касаллик, бошқа номи – тешикли доғланиш.

Колеоптиле (колеоптиль) – Унаётган уруғ ўсимтасининг рангсиз қобиғи (ўсимтани тупроқда ҳар хил механик ёки *инфекцион* зарарланишлардан ҳимоялаш учун хизмат қилади, тупроқни биринчи бўлиб, ёриб чиқади; колеоптиле тупроқ юзида ёрилгандан сўнг унинг ичидан биринчи барг чиқади).

Колония – *Бу ерда*: Табiiй (зарарланган ўсимлик тўқималари устида ёки ичида) ёки сунъий (лабораторияда озуқа муҳитида) ривожланадиган *замбуруғлар* ҳамда бошқа *микроорганизмлар мицелийси*, ҳужайралари массаси, жинсий ва жинсиз кўпайиш органларининг оддий кўзга кўринувчи йиғиндиси (мисол учун, моғор қатлами, бактерия колонияси ва ҳ.) .

Конидиоген ҳужайра – *Конидиофора* ва *конидияларни* ҳосил қиладиган ҳужайра (12.6-, 12.7-, 12.8-, 12.9- ва 12.18-расмлар).

Конидиома – Устида ёки ичида *конидиялар* мавжуд бўлган махсус структура (*коремия*, ёстикча, *пикнида*, *спородохий* ва б.) (қаранг).

Конидиофора – *Замбуруғлар* жинсиз кўпайиши жараёнида устида (айрим турларда ичида) *конидиялар* ривожланувчи махсус *микроскопик* орган, *конидия* банди (масалан, 3.3-, 7.2-, 7.3-, 8.5-, 11.4- ва 12.23 -расмлар).

Конидия – *Замбуруғлар* жинсиз кўпайиш учун ҳосил қиладиган махсус *микроскопик*, бир ёки кўп ҳужайрали, ҳаракатчан бўлмаган, ножинсий усулда конидиоген ҳужайра учидан ёки ён томонида ҳосил бўладиган танача (*пропагула*, *спора*) (мисоллар: 12.2-, 12.7-, 12.23-, 12.24-, 12.25- ва 12.26-расмлар).

Концентрик доира – Ҳар хил рангли тасмачалардан ташкил топган доира (мисол – тирдаги нишон).

Копрофил замбуруғ – Гўнгда яшовчи замбуруғ.

Копуляция – *Бу ерда*: *Замбуруғ* ва бошқа тубан организмларнинг жинсий ҳужайралари (гаметалари) қўшилиши.

- Коремия** – Устки қисмида конидиялар ҳосил қиладиган узун, ён томонлари билан бир-бирига қўшилиб, яхлит тана ҳосил қилган конидиофоралар дастаси (*synnema*, *кўпчилик формаси synnemata*) (3.3, г-расм).
- Ксилема** – Ўсимликларнинг ҳар хил (тирик ва тирик бўлмаган) хужайралари (трахеидлар, *паренхима*, толалар) дан ташкил топган асосий ўтказувчи тўқимаси; кўп йиллик ўсимликлар ва илдизларнинг *ксилемаси* – уларнинг ёғочлик қисми.
- Кутикула** – *Эпидермисни* қоплаб турадиган, пардадек юпка пўстлок; пардапўст.
- Латент** – 1). Тиним даври; *латент* куртак – тиним давридаги куртак. 2). Хўжайин ўсимлик *патоген* билан зарарланган, аммо касалликнинг ташқи белгилари мавжуд бўлмаган ҳолат; *латент* давр – ушбу ҳолатнинг давомийлиги.
- Латерал** – Ён; *латерал* шохлар – ён шохлар, *латерал* гифа – мицелийнинг ён шохи.
- Лишайник** – Симбиотик муносабатга кирган замбуруғ билан сув ўти (ёки цианобактерия) ҳосил қилган мустақил организм (биологик тур).
- Локал зарарланиш** – *Бу ерда*: Тарқалиши муайян жой билан чегараланган (*системали* бўлмаган) зарарланиш, касаллик.
- Локул** – *Строма* ичидаги кавак, бўшлиқ (мисоллар: 3.5, г ва 3.6-расмлар).
- Локулоаскомицетлар** – *Битуникат* халтачалари *аскостромаларда* локул (*псевдотеций*) лар ичида ҳосил бўладиган *аскомицет замбуруғлар* ва уларнинг таксономик гуруҳи (*Loculoascomycetes*).
- Макроконидия** – *Fusarium* ва баъзи бошқа туркумларга мансуб бўлган замбуруғлар ҳосил қиладиган ўлчами каттарок, кўп хужайрали, ўроқ ёки деярли цилиндр шаклли, одатда учларига қараб ингичкалашган *конидия* (12.4, е, 12.13, д, е- ва 12.18-расмлар).
- Макромикет** – Макроскопик (одатда қалпоқчали) *замбуруғ (микромикет* билан солиштиринг) (мисоллар: 9.7-, 13.8-, 13.9-, 13.10- ва 13.18-расмлар).
- Мацерация** – Ўсимлик аъзоларининг хужайра ораларидаги моддалари парчаланиши ва тўқима алоҳида хужайраларга бўлиниб кетиши (масалан, ўсимлик аъзолари чириши жараёнида).
- Мейоз** – Хужайра редукцион бўлиниши – ядродаги хромосомалар структуралари ўзгариши, уларнинг сони икки баравар камайиши ва диплоид ҳолатдан гаплоид ҳолатга ўтиши ($2n \rightarrow n$) билан яқунланувчи жинсий хужайралар бавосита бўлиниши жараёни.
- Мейоспора** – мейоз жараёнидан кейин ҳосил бўлган спора (*митоспора* билан солиштиринг).
- Мелойдогиноз** – Ўсимликларда *Meloidogyne* туркумига мансуб галл нематодалари қўзғатган касаллик, нематодоз.
- Мельцер реактиви (Melzer's reagent)** – Таркибида йод, калий йодид ва хлоралгидрат бўлган эритма; у баъзи тузилмаларни қизил (*декстриноид* реакция), бошқаларини тўқ-қизил ёки кўк-яшил (*амилоид* реакция) тусга бўяйди; бу хусусият замбуруғларнинг айрим гуруҳлари классификациясида муҳим таксономик белги ҳисобланади.
- Мембрана системаси** – **Ўраб турувчи мембрана системаси (ЎМС) (EMS – enveloping membrane system)** – *Аскоспора* шаклланиши жараёнидаги унинг иккита бир-бирига нисбатан зич жойлашган мембраналари системаси; бошқача номи – *аск* пуфаги.
- Меристема** – Хужайралари тез-тез бўлинувчи ва ўсимлик ҳажми ўсишини таъминловчи тўқима; бунда ҳосил бўлган янги хужайралардан ҳар хил тўқималар ҳосил бўлади.
- Мероспорангий** – Баъзи мукор замбуруғларининг цилиндр ёки узунчоқ шаклга эга бўлган, одатда бир қаторда жойлашган занжирчалар гуруҳини ҳосил қиладиган *спорангиола* лардан бири.
- Метабазидия** – *Базидиянинг* мейоз бўладиган қисми; *Basidiomycota* филумининг баъзи турларида уни *промицелий*, деб аташади (*промицелийга* қаранг).
- Метаболит** – *Организмлар* ҳаёти даврида, модда алмашинуви жараёнида тўқималарда синтез қилинадиган ҳар хил кимёвий моддалар ва бирикмалар, мисол учун, *токсин*,

- фермент, органик кислота ва ҳ.
- Микангий** – Баъзи қўнғиз (ва бошқа ҳашаротлар) турларининг ичида *замбуруғ* сақловчи махсус халтачаси.
- Микобиота** – *Микроскопик замбуруғларнинг* бирорта муайян ареалда (территорияда) тарихий юзага келган мажмуи, жамоаси (масалан, бирор даладаги тупроқ *микобиотаси*, ўсимлик барглари (филлоплана) *микобиотаси* ва ҳ.).
- Микоз** – Ҳайвонлар (кам ҳолларда ўсимликлар) да *замбуруғ* қўзғатган касаллик.
- Микопаразит** – Бошқа *замбуруғларнинг паразити* сифатида яшовчи *замбуруғ*.
- Микориза** – Муайян *замбуруғларнинг гифалари* ва ўсимликларнинг илдизлари орасида ҳосил бўладиган симбиотик муносабатлар мажмуаси. *Экто-, эндо-, эктэндо-* ва *эрикоид микориза* типларига бўлинади. **Везикуляр-арбускуляр микориза** – *Эндомикоризага* қаранг.
- Микробиота** – *Микроорганизмларнинг* бирорта муайян ареалда (территорияда) тарихий юзага келган мажмуи, жамоаси (масалан, бирор даладаги тупроқ *микробиотаси*, ўсимлик барглари (филлоплана) *микробиотаси* ва ҳ.).
- Микроконидия** – 1). *Fusarium* ва баъзи бошқа туркумларга мансуб бўлган *гифомицет замбуруғлар* ҳосил қиладиган, ўлчами кичик, одатда бир ёки икки хужайрали *конидия* («кичик конидия»). 2). «*Спермаций*» га қаранг (мисоллар: 12.4,е-, 12.13, ж- ва 12.18-расмлар).
- Микромицет** – *Микромицет, микроскопик замбуруғ (макромицет билан солиштиринг)*.
- Микроорганизм** – Қуролланмаган кўз билан кўринмайдиган ва фақат микроскопда кўриш мумкин бўлган жуда майда *микроскопик организм – вирус, фитоплазма, бактерия, актиномицет, микроскопик замбуруғ*, бир хужайрали энг содда ҳайвон ва б.
- Микросклероций** – Ўлчами кичик, *микроскопик склероций*.
- Микроскопик** – Қуролланмаган кўз билан кўринмайдиган ва фақат микроскопда кўриш мумкин бўлган; (масалан, *микроскопик организм*).
- Микроскопик замбуруғлар** – *Микромицетлар – микроорганизмларнинг* оддий, қуролланмаган кўзга кўринмайдиган бир гуруҳи, кўп ўсимлик касалликларининг ҳамда баъзи ҳайвонлар ва инсонлар касалликларининг қўзғатувчилари.
- Милдью** – Сохта ун-шудринг.
- Митоз** – Ножинсий хужайралар (аутосомалар) нинг бўлиниш усули – ядродаги *диплоид* хромосомалар структуралари ўзгариши ва уларнинг *диплоид* сони сақланган ҳолдаги ($2n \rightarrow 2n$) бўлиниши жараёни.
- Митоспора** – митоз жараёнидан кейин ҳосил бўлган спора (*мейоспора* билан солиштиринг).
- Мицелий** – *Замбуруғларнинг* жуда майда, *микроскопик* узун ип (*гифа*) ларидан иборат бўлган *вегетатив* танаси; ривожланганида оддий кўзга кўринадиган ҳолга келади (мисол учун, барг устидаги ун-шудринг қатлами, ҳар хил моғорлар, тоза муҳитдаги колониялар ва ҳ.) (2.1 ва 2.2-расмлар).
- Мозаика** – *Вирус* билан зарарланган ўсимлик баргида ривожланадиган касаллик белгиси – баргда нормал яшил тусли қисмлар билан оч-яшил ёки сарғиш қисмлар бирин-кетин жойлашиши.
- Мониторинг** – Бирорта жараённинг доимий ёки муайян вақтларда ўтказиладиган назорати ва/ёки ушбу назорат асосида қилинган хулоса.
- Монокариотик** – Хужайралар бир ядроли бўлиши ҳолати; **монокариотик хужайра** – ичида бир ядроси бўлган хужайра; **монокарион** – бир хужайрали ядроларга эга бўлган организм.
- Монофилетик линия (гуруҳ), монофилетик насабнома (шажара)** – Битта *организм* (тур ёки таксон) нинг аجدодини ва ундан тарқалган барча авлодларини қамраб олувчи гуруҳ (*полифилетик* билан солиштиринг).
- Мутация** – Ҳайвон, ўсимлик, *микроорганизм* ёки уларнинг битта хужайрасида юз берувчи, кейинги авлодга ўтувчи ирсий (генетик) ўзгариш.

Мутуализм – Иккита *организм* яқин алоқада яшаши жараёнида ушбу алоқалар уларнинг иккаласи учун ҳам фойдали бўлиши ҳодисаси, симбиознинг бир тури.

Некроз – Тирик *организмнинг* (мисол учун, ўсимликнинг) биронта органи, тўқимаси, хужайраси ёки хужайралар гуруҳи ҳалок бўлиши ва айнан ҳалок бўлган жой (масалан, барглардаги доғлар, яралар ва ҳ.); *некротик* – *некрозга* тааллуқли.

Нематода – *Микроскопик*, думалоқ танаси ипсимон ёки урчуқ шаклли, ҳақиқий тўғарак чувалчанглар синфи вакили.

Нематодоз – Ўсимликда *нематода* қўзғатган касаллик.

Облигат паразит – Фақат тирик хўжайин *организм* ҳисобига озиқланувчи *гетеротроф организм*. Бошқа номи – *биотроф организм*.

Облигат сапротроф – Фақат ўсимлик (ва/ёки ҳайвон) қолдиқлари билан озиқланувчи *гетеротроф организм*.

Овоид – Тухум шаклли.

Оидиум – 1). Ҳақиқий ун-шудринг *замбуруғларининг* ножинсий босқичидаги туркум номи (*Oidium*). 2). Токда *Uncinula necator замбуруғи* қўзғатадиган касаллик (бошқа номлари – токнинг ҳақиқий ун-шудринг касаллиги ёки кул касаллиги).

Оогамия – Баъзи *замбуруғлар* (ва сув ўтларининг) жинсий кўпайиш усули; бунда иккита, ҳар хил морфологияга эга бўлган *гаметангийлар* қўшилади: уларнинг бири (*антеридий*) нинг таркиби *пёра* ёки найча орқали иккинчиси (*оогоний*) га оқиб ўтади.

Оогоний – *Оомицетлар* гуруҳига мансуб *замбуруғларнинг* жинсий кўпайишда иштирок этувчи махсус оналик органи (*гаметангий*); оталангандан сўнг, *ооспорага* айланади (5.7-расм, чапда).

Оомицетлар – Жинсий кўпайиши *оогамия* типига ва жинсиз кўпайиши *зооспоралар* ёрдамида амалга ошадиган тубан *замбуруғлар* гуруҳи – Оомикота (*Oomycota*) филуми ва Оомицетлар (*Oomycetes*) синфи.

Ооспора – *Оомицетлар* гуруҳига мансуб тубан *замбуруғнинг зиготаси* (3.4, б-расм).

Оперкулюм – *Спорангий* ёки *аскнинг* учки қисмида жойлашган, «ошиқ-мошиқ» (илмоқ) қа ўхшаш тузилма ёрдамида орқага қайтарилиб очиладиган қопқоқча.

Оперкулят – *Оперкулюмга* эга бўлган *спорангий* ёки *аск* (мисол: 9.2, а, б, в, д ва е-расмлар).

Организм – Индивид, жонзод, тана (одам, ҳайвон, ўсимлик, *микроорганизм* ва б.).

Палисад қатлам – Бу ерда: ўсимлик баргларининг ташқи *эпидермис* қатлами остидаги колонна шаклли хужайраларнинг зич жойлашган қатлами.

Паразит – Бошқа (хўжайин) *организмнинг* устида ёки ичида яшайдиган ва унинг ҳисобидан озиқланадиган *организм*; *облигат паразит* – фақат тирик тўқималар ҳисобига яшай оладиган *организм*; *факультатив паразит* – одатда *сапротроф* (қаранг), аммо баъзан, хўжайин учун нокулай шароитда, уни зарарлайдиган *организм*; («*факультатив сапротроф*» билан солиштиринг – «*Сапротроф*» га қаранг).

Паразитизм – Ҳар хил турларга мансуб бўлган иккита *организм* орасидаги муносабатлар формаси; бунда бир *организм (паразит)* бошқа *организм (хўжайин)* ҳисобига ҳаёт кечиради («*паразит*» га қаранг).

Парафизалар – *Перитеций* ёки *апотеций гименийларида* халтачалар орасида жойлашган, одатда тўқмоқ, цилиндр ёки ипсимон шаклли, шохланган ёки шохланмаган, базал қисми билан *аскокарп* асосига ёпишган *стерил гифалар* (9.1-расм).

Парафизоид – «*Трабекулят псевдопарафизалар*» га қаранг.

Парафилетик гуруҳ – Муайян таксоннинг баъзи авлодлари киритилмаган гуруҳи.

Паренхима – Бу ерда: Ўсимликнинг юпқа қобикли, кўп қиррали, тирик, катталиги бирига анча яқин бўлган хужайралардан ташкил топган асосий тўқимаси, масалан, илдиз, поя, барг ёки мева *паренхимаси*.

- Партеногенез** – Жинсий кўпайишнинг нормал маҳсули (оталик *гаметаси* иштирокисиз) фақат оналик *гаметадан* ҳосил бўлиши жараёни.
- Пассаж** – Бу ерда: 1. *Микроорганизм* соф культурасини бир озуқа муҳитидан иккинчисига экиб, ўтказиш ва бу ишни бир неча марта такрорлаш; 2. Битта, муайян, зарарланган ўсимлик туридан ажратилган *фитопатоген микроорганизм* культураси билан хўжайин ўсимликни зарарлаб, кўзғатувчини қайтадан ажратиб олиш ва бу ишни бир неча марта такрорлаш.
- Патовар** – *Патовар*, муайян *бактерия* турининг *штамми*, тур номидан кейин қискартирилган шаклда (рv.) ёзилади (мисол учун *Xanthomonas arboricola* рv. *juglandis*).
- Патоген, патоген организм** – Касаллик кўзғатувчи *микроорганизм* («*паразит*» билан солиштиринг).
- Патогенлик** – *Микроорганизмнинг* касаллик кўзғатиш қобилияти.
- Перидерма** – Кўп йиллик ўсимликларнинг пояси, илдизи, илдизпоялари ва туганакларида *эпидермис* ўрнига иккиламчи ҳосил бўлувчи қопловчи тўқима.
- Перидий** – *Замбуруғларнинг спора* ҳосил қиладиган ҳар қандай (мева) таначасининг ташқи қобиғи ёки деворчаси (мисоллар: 15.1- ва 15.2-расмлар).
- Перитеций** – Халтача (*аск*) ҳосил қилувчи *пиреномицет замбуруғларнинг* жинсий йўл билан ривожланувчи, кўзача, нок ва бошқа шаклли, ёпиқ ёки ярим очик мева таначаси (8.7-расм).
- Перифизалар** – *Строманинг* устыицаси ёки *пóрасининг* ичини попуксимон қоплаб турувчи, калта, сочсимон ўсимталар.
- Перифизоид** – Апикал *парафиза*.
- Пестицид** – Ўсимлик, дон зараркунандалари, касалликлари, бегона ўтлар, уй ҳайвонларининг эктопаразитлари, инсон ва ҳайвонларнинг хавфли касалликларини ташувчи организмларга қарши курашда ишлатиладиган заҳарли модда (масалан, инсектицид, акарицид, фунгицид, гербицид, моллюскоцид, нематцид, авицид ва б.).
- Пикнида** – *Sphaeropsidales* тартибига мансуб бўлган такомиллашмаган *замбуруғларнинг* ўсимлик тўқимаси ичида ёки сиртида ривожланадиган, ичида *пикноспоралар* (=конидиялар) ҳосил бўладиган, одатда думалоқ, шар, нок, кўзача ва бошқа шаклли, ножинсий (*вегетатив*) кўпайиш учун хизмат қилувчи *микроскопик* мева таначаси (3.3, ж- ва 12.3-расмлар).
- Пикноспора** – *Пикнидиоспора* – *пикнида* ичида ҳосил бўладиган *спора* (конидия) (3.3, ж-расм).
- Пионнот** – *Fusarium* туркумига мансуб бўлган турлар шилимшиқ модда ичида ҳосил қиладиган, *микро-* ва *макроконидиялардан* иборат бўлган, ясси, текис ёстиқча.
- Пиреномицетлар** – *Унитуникат* халтачалари *перитеций* (баъзи турларда *клеистотеций*) лар ичида ҳосил бўладиган *аскомицет замбуруғларнинг* тартиблар гуруҳи (*Pyrenomyces*).
- Плазмогамия** – Иккита протопласт (цитоплазма) қўшилиши жараёни (*кариогамия* билан солиштиринг).
- Планогамета** – Ҳаракатчан *гамета*.
- Плеоморфизм** – Бир *замбуруғ* турида иккита ёки кўпроқ споралаш типлари учраши ҳодисаси.
- Полистигмоз** – Данак мевали дарахтларда *Polystigma rubrum* *аскомицет* замбуруғи кўзғатадиган касаллик, қизил доғланиш.
- Полифилетик линия (гуруҳ)** – Умумий бир аجدодга эга бўлмаган, балки бир неча *монофилетик гуруҳлардан* ташкил топган гуруҳ (*монофилетик* билан солиштиринг).
- Популяция** – Муайян территорияда жойлашган, бошқа *популяциялардан* кўпроқ ёки камроқ даражада ажралиб турадиган, маълум бир турга мансуб индивид (*организм*)лар йиғиндиси.
- Пóра** – 1) *Замбуруғларнинг* жинсий ва ножинсий мева таначаларининг ташқарига очиладиган тешиги; 2) *Конидиялар, споралар* ва бошқа ҳар хил *пропагулалардан* муртак

гифалар ўсиб чиқадиган махсус жойлари.

Продуцент – Бирорта кимёвий бирикмани синтез қилувчи *микроорганизм* (мисол учун пенициллин антибиотигининг продуцентлари *Penicillium chrysogenum*, *P. notatum* ва *Penicillium* туркумига мансуб бўлган баъзи бошқа *замбуруғлардир*).

Прокариотлар – Шаклланган ядроси ва *мейоз* бўлиниши мавжуд бўлмаган *организмлар* (*бактериялар, актиномицетлар, вируслар, фитоплазмалар, микоплазмалар* ва б.) (*эукариотлар* билан солиштиринг).

Промицелий – *Телиоспорадан* ўсиб чиқадиган ва ичида *мейоз* бўладиган муртак ўсма, *базидия*; уни яна *метабазидия*, ҳам дейишади (14.3-, 14.4- ва 15.5-расмлар).

Пропагула – *Микроорганизмлар* табиатда сақланиши, кўпайиши ва тарқалиши учун хизмат қилувчи орган, мисол учун *замбуруғларнинг мицелий, конидия, хламидоспора, (микро)склероцийлари*, ҳар хил *споралари, лишайникларнинг* соредиялари ва ҳ.

Протоплазма – Хужайралар (ва баъзи хужайрасиз структуралар) нинг таркиби, ядро materiali (кариоплазма ёки нуклеоплазма) ва *цитоплазмадан* иборат.

Псевдопарафизалар – *аскострома локулининг* устки қисмидан пастки томонга ўсиб, *локулнинг* базал қисмига бирикувчи *стерил, кенг, септаланган гифа* иплари (10.6-расм); *трабекулят псевдопарафизалардан* фарқига урғу бериш учун буларни баъзан *целлюлар псевдопарафизалар* деб аташади.

Псевдотеций – Ичида битта *локули* бўлган *аскострома* (3.5, г-, 10.1, а- ва 10.6-расмлар).

Псевдоэпитеций – Айрим *локулоаскомицет замбуруғларнинг локуллари* ичда, *асклар* устида *stroma* таркибининг қолдиқларидан ҳосил бўлган қоплам (катлам).

Пустула – *Эпидермис* тагида ривожланувчи, бироз кўтарилган, пишиб етилганда *эпидермисни* ёриб чиқувчи ва ичида *споралар* ҳосил қилувчи яра, ёстиқча (масалан, *урединия, телія, эций* ва б.) (қаранг).

Резоляция – Бу ерда: *Фитопатоген организмни* сунъий зарарланган ўсимликдан қайтадан ажратиб олиш ва унинг қайси турга мансуб эканлигини қайтадан аниқлаш жараёни.

Ретардант – Ўсимлик ўсишини бошқарувчи, масалан бўйини пасайтирувчи ёки унинг айрим аъзоларининг ҳажмини камайтирувчи кимёвий бирикма (мисол учун, ғалла экинларида ишлатиладиган *хлорхолинхлорид*).

Ризоид – *Талломдан* ўсиб чиқадиган, кўринишидан ўсимлик илдизларини эслатадиган калта, нозик, шохланган ўсимталар (2.4, г-расм).

Ризоморф – *Соматик гифалар* бирикиб, ҳосил қилган ип, арқонча; *ризоморфда гифалар* мустақиллигини йўқотган бўлиб, улар бир, яхлит аъзо сифатида фаолият кўрсатади. *Ризоморфларнинг* ўсаётган учки қисмлари ўсимлик илдизининг учларини эслатади ва шу сабабдан улар ушбу номни олган (грекчадан *rhiza* = илдиз + *morphe* – ташки кўриниш) (2.4, е-расм).

Ризоплана – Ўсимлик илдизларининг юзаси.

Ризосфера – Ўсимлик илдизларини қоплаб турувчи, кенглиги 5 мм гача бўлган (ва илдизлардан чиқадиган моддалар томонидан жалб этилиши туфайли) *микроорганизмлар* ўта кўп сонли бўлиши кузатиладиган тупроқ қатлами.

«Розетка» – Бу ерда: 1). Ўсимликнинг тупроқ юзида ётган, қалин ўсиб чиққан барглари ёки жуда калта поялари билан барглари. 2). Дарахтларнинг зич жойлашган барглари ёки гуллари ва ҳ.

Сапротроф (=сапрофит) организм – Ўсимлик ва ҳайвонларнинг қолдиқлари билан озиқланиб, органик моддаларни аорганик моддаларга айлантирувчи *организм*; *факультатив сапротроф* – ривожланиш циклининг озроқ қисмида *сапротроф* сифатида яшовчи ўсимлик *паразити*; «*сапротроф*» атамасининг эски номи «*сапрофит*».

Секотиоид базидиокарп – Баъзи *Agaricales* тартибига кирувчи турлар ва *гастеромицет замбуруғларнинг* куч билан отиладиган *базидиоспоралари* мавжуд бўлмаган *базидиокарпи* (13.4, 6-расм).

Септа – *Микроорганизм (микроскопик замбуруғ)* нинг иккита қўшни хужайраси орасидаги,

- ўртасида битта ёки бир неча тешиклари мавжуд бўлган деворча, тўсик (2.2-, 2.4, б- ва 13.3-расмлар).
- Склероций** – *Замбуруғ гифалари* жуда зич жойлашиб ҳосил қиладиган танача; *замбуруғ* ноқулай (ёз жазирамаси, қиш совуғи, тупроқдаги антагонистик *микроорганизмлар* рақобати) шароитларида ҳаётчанлигини сақлаши учун хизмат қилади (2.4, ж- ва 8.3-расмлар).
- Сома** – *Организм* танаси (қўпайиш органларидан ташқари); бошқача айтганда, *организмнинг «вегетатив танаси»*.
- Соматик** – *Вегетатив*.
- Сперматизация** – *Спермаций* ва қабул қилувчи структура қўшилишидан кейин кузатиладиган *плазмогамия* жараёни.
- Спермаций** – Ўсимликларни зарарловчи *аскомицет* ва *базидиомицет* *замбуруғларнинг* жинсий жараёнида иштирок этувчи ҳаракатсиз жинсий хужайра, кичик ҳажмли *спора*; баъзи *замбуруғ* турларининг *микрoкoнидиялари* ҳам *спермаций* функциясини бажаради (15.6, с-расм).
- Спермогоний (спермагоний)** – Занг *замбуруғининг* пикнидаси (15.6, с-расм).
- Спермосфера** – Ўсимлик уруғининг юзаси.
- Специфик** – Ўзига хос; *специфик* белги – бирор *организмнинг* ўзига хос белгиси.
- Спора** – *Замбуруғлар* (ва бошқа *микроорганизмлар*) ҳосил қиладиган, улар қўпайиши, тарқалиши ёки ноқулай шароитда сақланиши учун хизмат қиладиган, *микроскопик* репродуктив хужайра ёки кўп хужайрали танача (*зооспора*, *спорангиоспора*, *зигоспора*, *ооспора*, *конидия*, *аскоспора*, *телиоспора*, *базидиоспора* ва х.).
- Споралаш** – *Замбуруғлар* (ва бошқа *микроорганизмлар*) *спора* банди, *конидиоген хужайра* ва *спораларнинг* ўзларини (*споралаш* аъзоларини) ҳосил қилиш жараёни (русча «спороношение», «споруляция»).
- Спорангий** – *Замбуруғнинг* ичида ножинсий *споралар* (*зооспоралар*, *спорангиоспоралар*) ҳосил бўладиган аъзоси (*зооспорангий*, *спорангиоспорангий*) (3.1, а-, 5.12- ва 5.13-расмлар).
- Спорангиола** – кичик, ичида кам сонли *спора* лари бўлган *спорангий*.
- Спорангиоспора** – *Замбуруғнинг* *спорангий* ичида ҳосил бўладиган ножинсий, ҳаракатсиз *спораси*.
- Спорангиофора** – *Спорангий* банди, оёқчаси (5.7-расм).
- Спориций** – Баъзан қорақуя *замбуруғларининг* *базидиоспоралари* ёки улар куртакланиб, ҳосил қиладиган дрожжасимон хужайраларни ушбу термин билан аташади.
- Спородохий** – 1) *Fusarium* ва баъзи бошқа туркумларга мансуб бўлган *замбуруғ* турларининг ҳаво *мицелийсида* *конидиофoралар* бирикиб ҳосил қилган дасталари. 2) *Epicoccium* ва баъзи бошқа туркумларга мансуб бўлган *замбуруғ* турларининг *конидиофoралари* ва *конидияларидан* ташкил топган кичикроқ ёстиқчалари (3.3, е-расм).
- Спорокарп** – Зигомикота (*Zygomycota*) филумига мансуб *замбуруғ* турлари тупроқ остида ҳосил қиладиган, ичида ёки *зигоспоралар*, ё *спорангийлар* ёхуд *хламидоспоралар* бўлган, *гифалар* билан унча-мунча зич ўралган мева таначаси.
- Спорокладий** – Баъзи Зигомикота (*Zygomycota*) филуми турларининг устида *мероспорангийлари* ҳосил бўладиган *спорангиофoраларининг* махсус *фертил* новдаси (ушбу новдада *мероспорангийлар* дастаси жойлашади).
- Стеригма** – Кичик, одатда учи ўткирлашган бўртма; *стеригма* устида *споралар* ҳосил бўлади (мисоллари: 5.7, А-, 13.1, D- ва 15.5, Е-расмлар).
- Стериллик** – 1). Бирор субстрат, муҳит ёки организм *микроорганизмлардан* холи бўлиши. 2). Насл бера олмаслик, бепуштлиқ (мисол учун *стерил* новда – мева ҳосил қилмайдиган новда; *стерил мицелий* – *пропагула* (*спора* ва х.) ҳосил қилмайдиган *мицелий*).
- Стратификация** – *Бу ерда*: Ўсимликларнинг қийин унадиган уруғлари унишини тезлаштириш учун уларни намланган кум, торф, мох остида 1-5°С да ёки қор тагида муайян вақт давомида тутиб туриш.

- Строма** – Одатда ичида ёки устида *замбуруғнинг* кўпайиш органлари мавжуд бўлган, зич жойлашган *гифалардан* ташкил топган *вегетатив* структура, тузилма (3.6-, 8.1- ва 8.6-расмлар).
- Субикулюм** – Устида ёки ичида *замбуруғнинг* мева таначаси ҳосил бўлувчи ғовак *гифалар* қатлами ёки ёстиқча шаклли *мицелийси*.
- Субкутикуляр** – *Субкутикуляр*, *кутикула* остида.
- Субстрат** – *Биол.* Ҳайвон, ўсимлик ёки *микроорганизм* яшайдиган асос, муҳит (предмет ёки модда) ; **субстрат мицелийси** – *замбуруғнинг субстрат* (масалан, агар-агарли озуқа муҳити) ичида ҳосил қилган *мицелийси*.
- Сукцессия** – Ер қуррасининг муайян қисмида (ёки муайян *субстратда*) битта биоценознинг бошқа биоценозлар билан бирин-кетин алмашинуви.
- Таллом** – *Замбуруғларнинг* поя, барглар ва илдизлари бўлмаган *соматик (вегетатив)* танаси.
- Телеоморфа** – *Замбуруғларнинг* такомиллашган босқичи (мисол учун, *аскомицет* ва *базидиомицет* турларнинг жинсий босқичи).
- Телиоспора** – Занг ва қорақуя *замбуруғларининг телия* ичида ривожланувчи, тиним даврини ўтувчи (қишловчи), қалин қобикли ва тўқ рангли, *дикариотик* (икки ядроли), баҳорда ўсиб *базидия* ҳосил қилувчи *спораси* (эски номлари қорақуя замбуруғларида «*хламидоспора*» ва занг замбуруғларида «*телейтоспора*») (14.1-, 15.3-, 15.7- ва 15.8-расмлар).
- Телия** – Занг ва қорақуя *замбуруғларининг* ичида *телиоспоралар* ривожланувчи *пустуласи*; эски номи “телеитопустула” (15.4- ва 15.6, F-расм).
- Терминал** – Уч қисмида жойлашган; мисол учун, *терминал* куртак – новда учигаги куртак, *терминал конидия* - *конидиофоранинг* уч қисмида жойлашган *конидия*.
- Тириотетий** – Баъзи *локулоаскомицетларнинг* «қалқонли» *аскостромаси*.
- Токсин** – *Микроорганизм* синтез қиладиган ва *субстратга* ажратиб чиқарадиган заҳарли модда (*метаболит*); *токсин* биоценоздаги бошқа *микроорганизмлар* (ҳамда ҳашарот ва иссиққонли ҳайвонлар) билан курашиш учун хизмат қилади .
- Толерантлик** – Бардошлилик; касалликка мойил бўлган баъзи ўсимлик *генотипларининг* (навларининг), улар касаллик билан кучли зарарланганига қарамасдан, нисбатан яхши ҳосил тўплаш қобилияти; *толерант* нав – касаллик билан кучли зарарланганида ҳам нисбатан яхши ҳосил берувчи нав; *абиотик* факторларга нисбатан бардошли нав.
- Трабекулят псевдопарафизалар** – Баъзи *локулоаскомицетлар (Melanommatales* тартиби) нинг *локулларидаги* ингичка, септаланмаган, юкоридан пастга қараб ўсувчи ва кўпинча шилимшиқ ичида жойлашувчи шаффоф стерил *гифалари*; баъзан *парафизоидлар*, деб аталади.
- Транспирация** – 1) Ўсимлик баргларида сув буғланиб, ҳавога чиқиши; 2) ўсимлик барглари орқали нафас олиши.
- Триходермин** – *Trichoderma viride* *замбуруғидан* тайёрланадиган, иссиқхоналарда сабзавот экинлари касалликлари (майса ва илдиз чириши ва б.) ва бошқа экинлар касалликлари билан курашда қўллаш учун яратилган биологик препарат.
- Унитуникат** – *Аскоспоралар* чиқиши пайтида икки қатли қобиғи бир-биридан ажралиб кетмайдиган *аск*; бу термин зигомицетларнинг *Entomophthora* туркуми турларининг қобиғи бир қатли бўлган *конидияларига* нисбатан ҳам ишлатилади.
- Урединиоспора** – Занг *замбуруғининг урединиясида* ҳосил бўлувчи ножинсий, юпка қобикли ва оч рангли, *дикариотик спора*; экин ичида ва узоқ масофаларда жойлашган бошқа далаларга ҳаводан жуда осон тарқалади; эски номи «уредоспора» (15.7- ва 15.8-расмлар).
- Урединия** – Занг *замбуруғларининг* ичида *урединиоспоралар* ривожланувчи *пустуласи*; эски номи «уредопустула» (15.6, e-расм).

- Фаза** – Ривожланиш стадияси; ўсимлик, ҳайвон ёки *микроорганизм* ўсиши ва ривожланиши жараёнининг босқичи.
- Фактор** – Бирорта жараён ёки ҳодисани юргизувчи куч, амалга оширувчи омил; муҳит.
- Факультатив паразит** – “*Паразит*”га қаранг.
- Факультатив сапротроф** – “*Сапротроф*”га қаранг.
- Фенотип** – Муайян *организм* ривожланиши жараёнида шаклланган барча ташқи белгилар ва хусусиятларининг йиғиндиси.
- Фертил** – Ўзидан насл қолдира олувчи, насл (ҳосил) бера оладиган (“*стерил*” билан солиштиринг).
- Фиалида** – *Конидиялар* устида эмас, балки ичида ривожланувчи *конидиофора* (12.4-расм).
- Фиалоконидия** – *Фиалида* ичида ҳосил бўладиган *эндоконидия* (12.1, 2-расмда оч тусли эндоконидия ва 12.4-расм).
- Физиологик ирқ (=патотип)** – *Микроскопик паразит замбуруғ* ва *бактерия* турларининг тур ичидаги табақаси; *физиологик ирқлар* тур учун умумий ва характерли барча белгиларга эга ва бир-биридан фақат ўзлари *вирулент* бўлган экин навларинигина зарарлай олиши билан фарқланади.
- Физиологик форма** – *Микроскопик паразит замбуруғ* турларининг тур ичидаги табақаси; *физиологик формалар* тур учун умумий ва характерли барча белгиларга эга ва бир-биридан фақат ўзлари *патоген* бўлган экин тури ёки бир неча турларинигина зарарлай олиши билан фарқланади.
- Филлостиктоз** – Ўсимликларда *Phyllosticta* туркумига мансуб *замбуруғ* қўзғатадиган касаллик.
- Филлосфера** – Ўсимлик барглари юзаси.
- Фитонематода** – Ўсимликларда *паразит* ҳолда яшовчи *нематода*.
- Фитопатоген организм** – Ўсимликларда касаллик қўзғатувчи макро- ёки *микроорганизм*. .
- Фитотоксик** – Ўсимлик учун заҳарли.
- Фитоэкспертиза** – *Бу ерда*: Ўсимлик ёки унинг алоҳида органлари касаллик қўзғатувчи *микроорганизм* билан зарарланганлигини аниқлаш учун ўтказиладиган илмий тадқиқот, тўғри ва тўла номи – *фитопатологик* экспертиза.
- Флоэма** – Ўсимлик илдизи, пояси ва ҳоказоларнинг озуқа ўтказувчи ва озуқа сақловчи тўқимаси.
- Фомоз** – Ўсимликда *Phoma* туркумига мансуб *замбуруғ* қўзғатган касаллик.
- Фумигация** – Қишлоқ хўжалик экинларининг касалликлари ва зараркундаларига қарши заҳарли кимёвий препарат (фумигант) ларнинг буғлари ёки газлари ёрдамида курашиш.
- Фунгистазис** – Хўжайин ва/ёки баъзи хўжайин бўлмаган ўсимликлар, жумладан маданий экинлар йўқ пайтида (мисол учун эрта баҳорда), *паразит микроскопик замбуруғлар* *пропагулалари* тупроқда ўсмасдан сақланиши; *фунгистазис* паразитларни ушбу *пропагулалар* бевақт ўсиши ва далада ҳали мойил экин мавжуд бўлмаган даврда тупроқдаги *сапротроф микроорганизмлар* таъсирида ҳалок бўлишидан сақлайди.
- Фунгицид** – Касаллик қўзғатувчи *замбуруғлар* билан курашда қўлланиладиган махсус заҳарли кимёвий модда ёки биологик препарат.
- Химера** – Ўсимликнинг генетик касаллиги.
- Хламидоспора** – *Мицелий гифасининг* бутун бир хужайраси трансформацияси натижасида ҳосил бўладиган қобиғи қалин *спора*; одатда таркибида энергияга бой моддалар (ёғ) мавжуд; *замбуруғлар* об-ҳаво ноқулай бўлганида (ёз жазирамаси, қиш совуғи) ёки тупроқда узок вақт (ойлар, йиллар) давомида ҳаётчанлигини йўқотмасдан сақланиши учун хизмат қилади (мисоллар: 2.4, 3- ва 12.18-расмлар).
- Хлороз** – Экинга баъзи элементлар (мисол учун, темир, мис, калий ва ҳ.) етишмаслиги кузатилганида ҳамда *паразит микроорганизмлар* билан зарарланган ўсимлик органларида, асосан баргларида, ҳосил бўладиган одатда оқ, баъзан оқиш-сарғиш ва

сарик доғлар.

Целомицетлар – Эски систематикада *Анаморф замбуруғлар* гуруҳига киритилган, зарарланган ўсимлик тўқималаридаги споралаш органлари *пикнида* (*Sphaeropsidales* тартиби) ёки ёстикча (*Melanconiales тартиби*) бўлган *замбуруғлар* ва уларнинг синфи (*Coelomycetes*).

Циста – *Бу ерда*: Бир хужайрали *замбуруғнинг* яшаш шакли; бундай хужайра (масалан, *замбуруғнинг зооспораси*) калин қобик билан қопланган бўлиб, у *замбуруғ* атроф-муҳитнинг ноқулай шароитларида (масалан, қиш даврида) ҳаётчанлигини сақлаши учун хизмат қилади (3.4, а-, 5.11-расмлар).

Цитоплазма – Хужайра *протоплазмасининг* ядродан бошқа қисмлари.

Штамм – Муайян вақтда муайян *субстрат* (мисол учун тупроқ, сув ёки касаллик билан зарарланган ўсимлик тўқимаси) да аниқланган ёки ушбу *субстратдан* ажратиб олинган, ўзига хос физиологик-биокимёвий хусусиятларга эга бўлган *микроорганизм* ва унинг соф культураси.

Экзоген – Ташқи; *экзоген мицелий* – ўсимлик аъзоларининг сиртида ҳосил бўладиган *мицелий* (мисол учун, ун-шудринг *замбуруғларининг мицелийси*).

Экологик фактор – Ташқи муҳит *фактори* (харорат, намлик, шудринг, ҳаво босими, шамол, қуёш нурлари, ёмғир, қор ва х.).

Экология – Биология фанининг ҳайвонлар, ўсимликлар ва *микроорганизмларнинг* ўзаро ҳамда ташқи муҳит билан муносабатларини ўрганадиган бўлими.

Экссудат – *Бу ерда*: Касаллик билан зарарланган ўсимлик тўқималарида ҳосил бўлган суюқлик томчилари ва бу томчилар ўсимлик органлари (мисол учун, барглари ва мевалари) нинг устки қисмига чиқиши (*экссудатлар* озуқа муҳитида *колониялар* устида ҳам ҳосил бўлиши мумкин).

Эктомикориза – *Микоризанинг замбуруғ гифалари* фақат хўжайин ўсимлик тўқимасида хужайралараро бўшлиқларида тарқаладиган ва ҳеч қачон хужайра деворчасининг ичига қирмайдиган типи.

Эктотуника – *Аск қобиғининг* бирламчи ёки ташқи қатлами.

Эктэндомикориза – Ҳам *екто-*, ҳам *эндомикориза* белгиларига эга бўлган *микориза*.

Энация – Талломда ўсиб чиққан ўсма, шиш.

Эндобиотик – *Субстрат* (одатда хўжайин ўсимлик хужайралари) ичида яшайдиган организм (*эпибиотик* билан солиштиринг).

Эндоген – Ички; *эндоген мицелий* – ўсимлик тўқимасининг ичида ҳосил бўладиган *мицелий* (мисол учун, эндофит *замбуруғнинг мицелийси*).

Эндоконидия – 1). *Конидиоген* хужайранинг сиртида эмас, балки ичида ҳосил бўладиган *конидия* (масалан, *фиалида* ичида ривожланувчи *фиалоконидия*). 2). Ўсимлик тўқимаси ичида ҳосил бўладиган *конидия* (12.1, 2-расм).

Эндомикориза – *Микоризанинг замбуруғ гифалари* фақат хўжайин ўсимлик тўқимасида хужайра деворчасининг ичига қирадиган типи, бошқа номи *везикуляр-арбускуляр микориза* (мисол: 5.16-расм).

Эндопаразит – Хужайра ичида яшовчи *паразит организм* (5.2- ва 5.11-расмлар).

Эндоспора – *Бактерия* хужайраси ичида ҳосил бўладиган *спора*.

Эндотуника – *Унитуникат* ва *битуникат асқлар* қобикларининг иккиламчи ёки ички қатлами (10.1, б-расм).

Эпибиотик – Кўпайиш органлари *субстрат* устида, аммо танаси бутунлай ёки қисман *субстрат* ичида жойлашган организм (*эндобиотик* билан солиштиринг).

Эпидермис – Пардапўстлоқ, юпка пўстлоқ – юксак ўсимликларнинг, одатда бир қатлам хужайралардан ташкил топган, остидаги қисмларини ҳимоя қилувчи ва газ алмашинувини амалга оширувчи ташқи тери тўқимаси.

- Эпикотиль** – Ўсимликнинг уруғпалла усти бўғими – поянинг уруғпалла билан биринчи чин барглари орасидаги қисми.
- Эпитеций** – *Апотецийнинг гимениал (асклар)* қатлами устида *парафизалар* бирикиб ҳосил қилган тўқима қатлами.
- Эпифит** – *Бу ерда: Ўсимлик аъзолари (кўпинча барглари)* устида яшайдиган, ушбу аъзолар чиқарадиган *метаболитлар* ва ҳаводан тушган моддалар ҳисобига озиқланадиган, *паразит* бўлмаган (*сапротроф*) *микроорганизм*.
- Эпифитотия** – Ўсимлик касаллигининг битта хўжалик, туман, вилоят ёки мамлакатда кенг тарқалиши.
- Этиология** – Фаннинг касаллик, жумладан ўсимлик касалликлари келиб чиқишининг сабаби ва шарт-шароитларини ўрганувчи соҳаси.
- Эукариотлар** – Ҳужайрасида шаклланган, мембрана билан ўралган ядроси бўлган, ҳужайралари *митоз* ва *мейоз* усуллари билан бўлинадиган юксак *организмлар* (*прокариотлар* билан солиштиринг).
- Эций** – Занг *замбуруғларининг* ичида *эциоспоралар* ривожланувчи *пустуласи*; эски номи «эцидиопустула» (15.2-расм).
- Эциоспора** – Занг *замбуруғининг эцийсида* ҳосил бўлувчи *ножинсий дикариотик спора*; яқин масофада жойлашган ўсимликларга ҳаводан тарқалади; эски номи «эцидиоспора» (15.6, D-расм).
- ЎМС** – «Мембрана системаси» га қаранг.
- Ўсимлик диффуз зарарланиши** - “Касаллик диффуз тарқалиши”га қаранг.