

**МИКРОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ШТАММОВ  
PLEUROTUS PULMONARIUS (FR.) QUEL. И P. OSTREATUS (JACQ.) P. KUMM.,  
КУЛЬТИВИРУЕМЫХ ОТДЕЛЬНО И СОВМЕСТНО С ДРОЖЖАМИ**

© О. В. Камзолкина,<sup>1,\*</sup> А. Н. Гришанина,<sup>2</sup> Е. В. Панчева,<sup>1</sup> В. Н. Волкова,<sup>1</sup> М. В. Козлова<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова и

<sup>2</sup> Научно-исследовательский институт экспериментальной диагностики  
Российского онкологического центра им. Н. Н. Блохина, Москва;

\* электронный адрес: o-kamzolkina@yandex.ru

Исследовали микроморфологию вешенки легочной *Pleurotus pulmonarius* (Fr.) Quel. и *P. ostreatus* (Jacq.) P. Kumm., культивируемых отдельно и совместно с базидиальными (*Cryptococcus laurentii* 1629, *Rhodotorula minuta* 2790 и *Sporidiobolus salmonicolor* Ц 31А-11) и сумчатými (*Candida krusei* 3452 и *Pichia holstii* 3438) дрожжами на сусло-агаре и водном агаре. Описаны различные мицелиальные структуры — тяжи, кольца, тонкий поисковый мицелий, пряжки, кристаллы, головчатые выросты, фрагменты мицелия, хламидоспоры и кораллоподобные гифы. Показано значительное разнообразие форм взаимодействия вегетативного мицелия в рамках одной культуры (анастомозы, тяжи, система тонких безъядерных гиф с митохондриями). Головчатые выросты на клетках мицелия, которые ранее многие исследователи считали спорами бесполого размножения, не несут ядер и содержат полифосфаты. Исключительно в совместной культуре с дрожжами при дефиците азота были обнаружены кораллоподобные гифы, вызывавшие лизис дрожжевых клеток при непосредственном контакте с ними. Подобный способ питания характерен для хищных грибов.

Ключевые слова: микроморфология, *Pleurotus pulmonarius*, *Pleurotus ostreatus*, совместная культура, хищные свойства *Pleurotus*.

Вешенка легочная и устричная — ксилотрофные базидиомицеты с гетероталличным типом жизненного цикла (двухфакторный или тетраполярный гетероталлизм). В природе встречаются как сапротрофы, так и паразиты на деревьях лиственных пород. Базидиоспоры, прорастая, дают начало первичному гомокариотическому мицелию (без пряжек). Встреча двух таких мицелиев, гетероталлических по обоим МАТ-факторам (локусам типа спаривания), приводит к плазмогамии и образованию дикариотического мицелия. На дикариотическом мицелии происходит образование плодовых тел. В гимении плодового тела закладываются базидии, где происходит мейоз и образуются четыре базидиоспоры на стеригмах. Плодовые тела легко образуются и в лабораторных условиях при соблюдении необходимых температурного, светового режимов и влажности.

Для *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) Quel. отмечены следующие особенности вегетативного мицелия при наблюдении за мицелием в течение 6 нед.: формирование «ложных» гиф («fiber»), которые не имели септ и являлись продолжением апикальных клеток; отсутствие хламидоспор, конидий и оидий (артроспор) (Nobles, 1965).

В ранних работах у вешенки обыкновенной *P. ostreatus* (Jacq.) Quel. описаны конидии на поверхности плодовых тел и псевдоконидии на вегетативном мицелии гриба (Matruchot, 1897). Первое упоминание об артроспорах у вешенки можно встретить в работе Брефельда

(Brefeld, 1889; цит. по: Решеников, 1991). На протяжении последующих 100 лет вышло в свет несколько противоречивых работ (Hilber, 1982, 1989), ни в одной из которых не было дано ответа на вопросы о морфогенезе и функциях шарообразных головчатых структур, наблюдаемых на мицелии *P. ostreatus*. Петерсен и Ридлей (Petersen, Ridley, 1996) приводят классификацию биологических видов рода *Pleurotus* и сообщают об отсутствии анаморфы у *P. ostreatus* и *P. pulmonarius*, в то время как у других видов рода *Pleurotus* анаморфы описаны (кормиоидные артроконидии — у *P. cystidiosus* и *P. purpureo-olivaceus*, артроспоры — у *P. dryinus*). В ряде отечественных и зарубежных работ упомянутые выше шарообразные головчатые структуры *P. ostreatus* называют экскреторными клетками (Barron, Thorn, 1984, 1986; Решетников, 1991). Показано, что экскреторные клетки выделяют капли токсина, который вызывает обездвиживание нематод при их контакте с мицелием вешенки. После обездвиживания гифы гриба оплетают нематоду и лизируют ее полностью в течение 12 ч. В лабораторных условиях этот процесс наблюдался при выращивании мицелия на водном агаре при дефиците азота (Barron, Thorn, 1984, 1986). Кроме того, известно, что вешенка наряду с другими грибами может использовать в пищу бактерии, прокариотические водоросли и дрожжи (Barron, 1988; Hutchison, Barron, 1996, 1997). Причем в этом случае гифы гриба вырастают в колонии бактерий, водо-

рослей или дрожжей, образуя кораллоподобные гаусториеподобные абсорбционные структуры, под действием которых происходит лизис микроорганизмов. Эти наблюдения дают основание отнести вешенку к группе хищных грибов. Подобные работы на *P. pulmonarius* в известной нам литературе не описаны.

Целью настоящей работы было изучение микроморфологии дикариотических и монокариотических штаммов двух близкородственных видов вешенки — *P. pulmonarius* и *P. ostreatus* — в поверхностно растущей культуре на среде, содержащей источники азота и углерода, и на среде без источников азота при совместном выращивании с дрожжами, принадлежащими к разным систематическим и экологическим группам.

### Материал и методика

В работе использовали природный штамм *Pleurotus pulmonarius* X1 и 41 его потомок (39 моноспоровых штаммов без пружек на мицелии и 2 дикариотических штамма с пружками). Кроме этого, в работе использовали 1 природный штамм и 7 сортовых культур *P. ostreatus*: Диана, ДОН, 77-А, 24-А, Zommer, Sieb и БС. Культуры поддерживали на среде сусло-агар; сусло 2.8°Б.<sup>1</sup> Исследование микроморфологии проводили на 7, 14 и 21-е сут роста.

В опытах по совместному культивированию мицелий дикариотической культуры *P. pulmonarius* или *P. ostreatus* инокулировали в центр чашки Петри на поверхность водного агара и сусло-агара. Через 7 сут роста (при 24 ± 1 °С), когда мицелием зарастала вся поверхность среды, на колонию сверху наносили 100 мкл суспензии дрожжей в концентрации 1 · 10<sup>6</sup> кл./мл в трех местах на расстоянии середины радиуса колонии. Инкубировали еще 7 сут и микроскопировали. Все эксперименты проводили в трех повторностях.

Световая микроскопия. Использовали следующие штаммы дрожжей: 1) сумчатые дрожжи *Candida krusei* 3452 и *Pichia holstii* 3438; 2) базидиальные дрожжи *Cryptococcus laurentii* 1629, *Rhodotorula minuta* 2790 и *Sporidiobolus salmonicolor* Ц 31А-11.

<sup>1</sup> °Б — содержание сахаров в солодовом экстракте, %.

Наблюдение за микроморфологией проводили при помощи микроскопа Olympus BX41, фотографировали цифровой камерой Olympus C4040 Zoom.

У штамма 20/X1 окрашивали полифосфаты по Мейеру (Методы экспериментальной микологии, 1982).

Люминесцентная микроскопия. В чашки Петри на агаризованную питательную среду (сусло-агар) инокулировали блок с мицелием штамма 20/X1, рядом с ним помещали стерильные покровные стекла. Чашки инкубировали в термостате 14 сут при 25 ± 1 °С. Наросший на стекло мицелий окрашивали прижизненно родамином 6Ж или фиксировали с последующим окрашиванием DAPI (4', 6-диамино-2-фенилиндол; Sigma, Германия). Фиксировали материал в модифицированном растворе Карнуа (хлороформ—96%-ный этанол—уксусная кислота в соотношении 7 : 5 : 2) в течение 10 мин, затем отмывали в 50%-ном спирте и помещали в воду. Окрашивание DAPI (500 нг/мл) проводили в течение 10 мин в Na-фосфатном буферном растворе, pH 6.9 (Ota et al., 1998). Далее мицелий без промывания помещали в 50%-ный (по объему) водный раствор глицерина (Chiu, Moore, 1993) и микроскопировали на люминесцентном микроскопе марки Аxiоr-lan при увеличении объектива 100 × (фильтр возбуждения с максимумом 390—400 нм, дихроичная пластина 410 нм); фотографировали на цифровую камеру Caf400 SinSis. Часть наблюдений проводили на микроскопе Аxiоskop 40FL (фильтры Fs 09, Fs 15; Zeiss); фотографировали на цифровую камеру АxiоCam MRc (Zeiss).

Сканирующая электронная микроскопия (SEM). Культуры инокулировали на поверхность целлофана на стандартную питательную среду сусло-агар. Выросший 14-суточный мицелий фиксировали в парах осмия. После высушивания образцы закрепляли, напыляли смесь платины и палладия (IB-3 Ion Coater) и просматривали с помощью сканирующего электронного микроскопа Hitachi S-405A.

### Результаты и обсуждение

Наблюдения, проводившиеся на 7, 14 и 21-е сут роста штаммов *P. pulmonarius* и *P. ostreatus*, показали наличие следующих структур: тяжелой (группы сближенных гиф), колец из мицелия, тонкого поискового мицелия,

Рис. 1. Мицелиальные тяжи в культуре *Pleurotus pulmonarius* (отмечены стрелками).

Fig. 1. Mycelial strands in *Pleurotus pulmonarius* (arrows).

Рис. 2. Кольца из мицелия *P. pulmonarius*.

а — световая микроскопия, б — сканирующая электронная микроскопия.

Fig. 2. Mycelial rings in *P. pulmonarius*.

а — light microscopy, б — scanning electron microscopy.

Рис. 3. Тонкий поисковый мицелий *P. pulmonarius* (отмечен стрелками).

а — расположение митохондрий в тонком мицелии (люминесценция, окрашивание родамином), б — сканирующая электронная микроскопия, в — внешний вид (световая микроскопия).

Fig. 3. Thin searching mycelium in *P. pulmonarius* (arrows).

а — mitochondria in the mycelium (fluorescent microscopy, rhodamine staining), б — scanning electron microscopy, в — morphology of the thin mycelium (light microscopy).

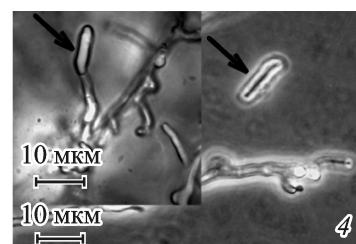
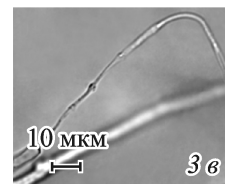
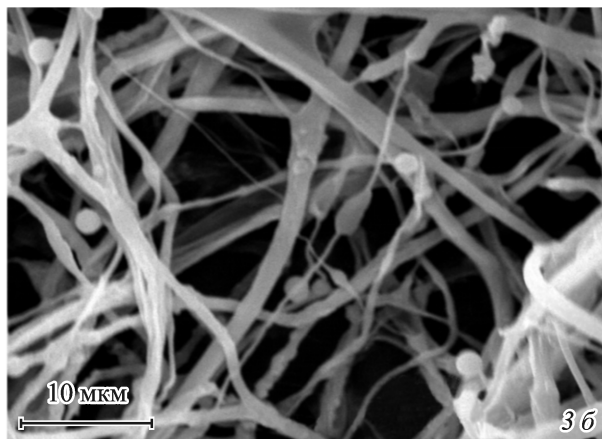
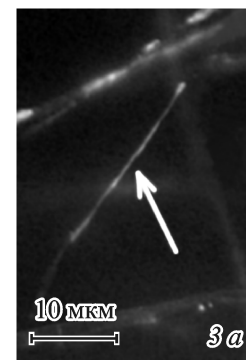
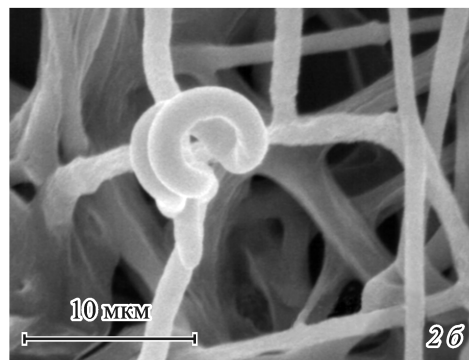
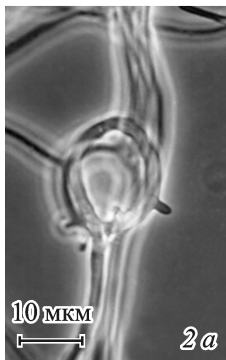
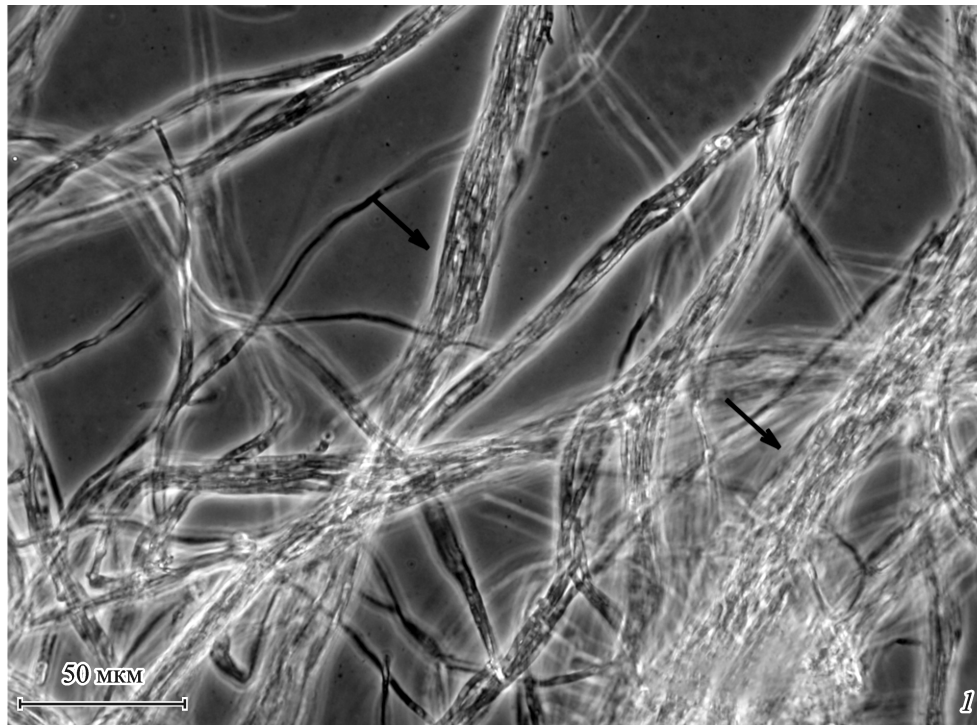
Рис. 4. Фрагмент мицелия *P. pulmonarius*.

Fig. 4. Fragmentation of mycelia in *P. pulmonarius*.

анастомозов, фрагментов мицелия, хламидоспор (на 21-е сут роста), пряжек (у дикариотических культур), кристаллов (больше на 14-е и 21-е сут роста), головчатых выростов на клетках (так называемых экскреторных структур; Решетников, 1991), гиф с сосочками и коралловидных гиф.

Изучение микроморфологии вегетативного мицелия всех штаммов *P. pulmonarius* и *P. ostreatus* на 7, 14 и

21-е сут роста на сусло-агаре показало присутствие обычного мицелия толщиной от 2 до 6 мкм и тонкого поискового мицелия толщиной от 0.2 до 0.8 мкм. Обычный мицелий, преимущественно у гаплоидных штаммов, без пряжек, формировал группы тесно сближенных гиф — тяжи (рис. 1) и кольца из мицелия (рис. 2), которые описаны в литературе у разных видов базидиальных грибов *Russula grisea*, *Scleroderma citrinum* и *Lycoperdon*

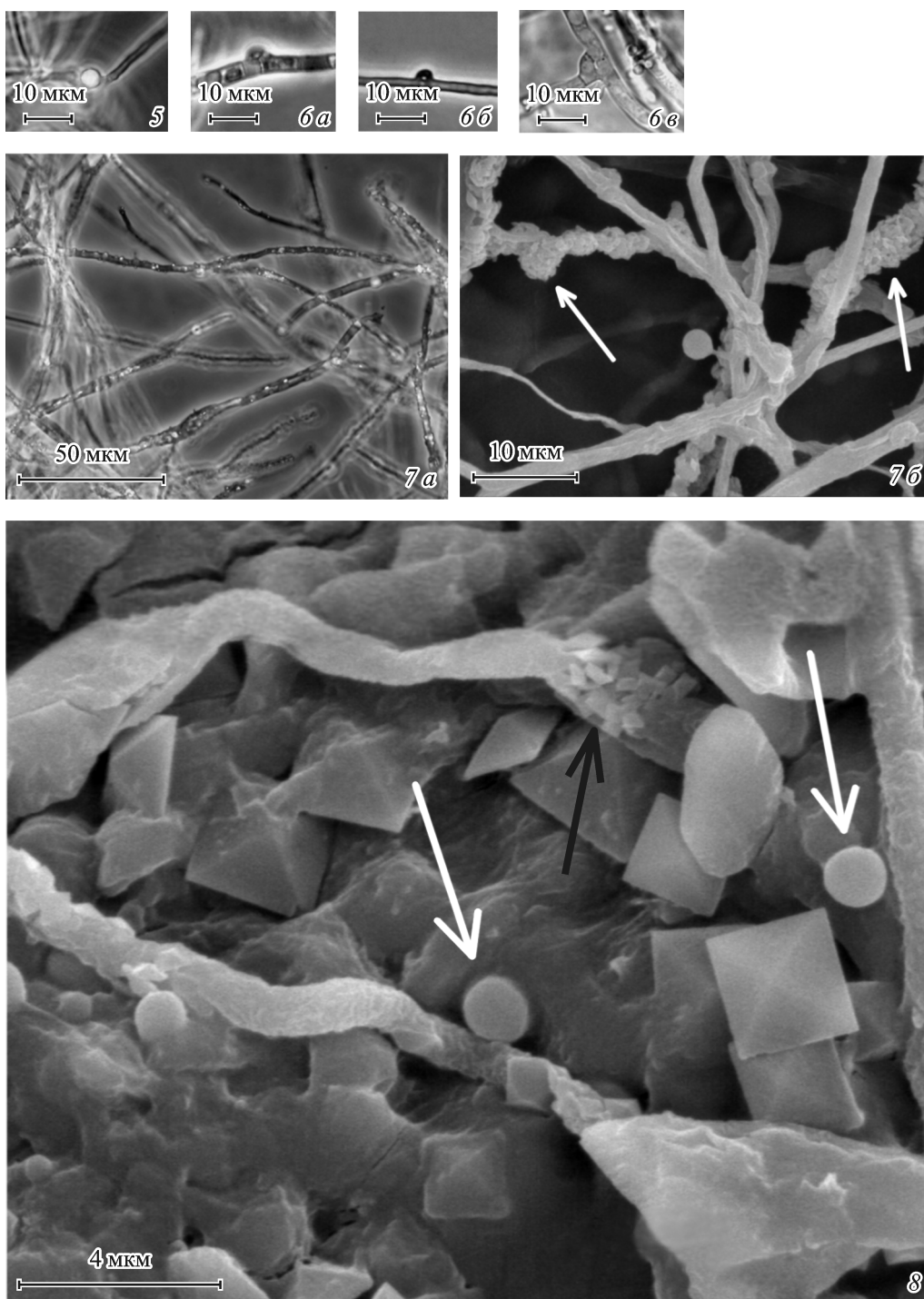




*pyriforme* (Miller, 1971; Pantidou et al., 1983; Бухало, 1988).

Тонкий поисковый мицелий наблюдали у многих дикариотических и гомокариотических штаммов при выращивании их на сусло-агаре (рис. 3, б, в). Гаплоидные моноспоровые изоляты *P. pulmonarius* — потомки штаммов Х1 — имели значительно больше тонкого мицелия, чем дикариотические штаммы *P. pulmonarius* и *P. ostreatus*. Подобный мицелий описан для многих гименомицетов ксилотрофов в чистой культуре, в том числе для *P. ostreatus* (Nobles, 1965). К сожалению, автор работы приводит не фотографии и размеры, а только рисунки, которые дают весьма отдаленное представле-

ние о «ложном» асептированном мицелии. Некоторые авторы описывают подобный мицелий как «хординговый», отвечающий за специфическое взаимодействие артроконидий с гифами или гиф с гифами (Brodie, 1972; Fries, 1983). Тонкий мицелий часто образует многочисленные анастомозы с обычным мицелием и выростами на нем. Окрасивание родамином давало положительный результат, что говорит, вероятно, о присутствии митохондрий, расположенных вдоль мицелия (рис. 3, а). Поисковый мицелий участвует, по-видимому, в передаче энергии в разные участки мицелия. Окрасивание реактивом DAPI показало отсутствие ядер в тонком мицелии.





Анастомозы в большей степени представлены у моноспоровых потомков дикариотических штамма Х1 (рис. 9, в). В одних случаях анастомозы образовывались короткими боковыми выростами гиф, в других — анастомозирующие гифы находились на значительном удалении друг от друга. Анастомоз образовывался в результате слияния гифы с пряжкой. На соединяющей гифе наблюдали образование пряжки. На более старом участке колонии часто происходило срастание гиф без образования анастомоза. У высших базидиомицетов, как и у высших аскомицетов, анастомозы являются универсальным явлением, обеспечивающим эффективный обмен и передвижение питательных веществ и ядер в мицелии (Stalpers, 1978; Gregory, 1984).

Способом вегетативного размножения у всех исследованных штаммов вешенки были фрагменты мицелия. Единичные фрагменты, состоящие из 1—2 клеток, были характерны для 7-суточного мицелия. У 14- и 21-суточных культур фрагментов мицелия было значительно больше (рис. 4). На 21-е сут роста у штаммов, длительно находящихся в культуре (сорта *P. ostreatus*: Диана, ДОН, 77-А, 24-А, Zommer, Sieb и БС), наблюдали хламидоспоры. Они представляли собой округлые или овальные толстостенные клетки размером 8—12 мкм, образующиеся интеркалярно (рис. 5). На дикариотическом мицелии вешенки исследуемых нами видов наблюдали хламидоспоры. Они представляли собой округлые или овальные толстостенные клетки размером 8—12 мкм, образующиеся интеркалярно (рис. 5). На дикариотическом мицелии вешенки исследуемых нами видов наблюдали пряжки простые (встречаются чаще), двойные и медальонные (рис. 6).

Кристаллы. Способность к образованию кристаллов и их форма у вешенки, по нашим наблюдениям, зависели от среды культивирования, возраста культуры и присутствия других организмов. При росте на сусло-агаре исходный штамм *P. pulmonarius* Х1 и некоторые его потомки образовывали плитковидные и палочковидные кристаллы (вероятно, моногидрат оксалата кальция), которых с возрастом (на 14-е и 21-е сут роста) становилось больше (рис. 7). На водном агаре вешенка практически не образовывала воздушного мицелия, но выходящий на поверхность среды мицелий был покрыт кристаллами

вышеописанной формы, в толще среды наблюдали редкие кристаллы в виде октаэдров (вероятно, дигидрат оксалата кальция). В эксперименте по совместному росту гриба с дрожжами наблюдали увеличение количества кристаллов на мицелии и в среде по сравнению с мицелием 14 сут роста на водном агаре, особенно при выращивании вешенки с клетками *C. krusei* и *R. minuta* (рис. 8). Наблюдаемая нами форма кристаллов (кластеры моногидрата и бипирамидальные кристаллы дигидрата в форме октаэдров) идентична по форме кристаллам оксалата кальция у другого ксилотрофного гриба — *Resinicium bicolor* (Connolly, Jellison, 1995). Многие грибы образуют и накапливают кристаллы оксалата кальция в чистой культуре. По нашему мнению, увеличение количества кристаллов у вешенки является физиологическим ответом на присутствие дрожжей в культуре, так как мицелий вешенки без дрожжей на 14-е сут роста кристаллов на водном агаре практически не образует. При росте дрожжевых культур на водном агаре подобных кристаллов не наблюдали.

Способность к образованию кристаллов — широко распространенное явление у грибов (Stalpers, 1978; Бухало, 1988). На мицелии *Agaricus bisporus* обнаружены игольчатые кристаллы оксалата кальция (Гарибова, 1982). Образование кристаллов оксалата кальция на мицелии зависит от условий культивирования (Molitoris et al., 1996). Было показано, что количество кристаллов зависит от pH среды и увеличивается при добавлении хлорида кальция в среду культивирования. Во многих случаях природа кристаллов и их функции неизвестны.

Головчатые выросты на клетках мицелия наблюдали у большинства штаммов у обоих видов вешенки (рис. 9, а—в). Нами была проведена работа по изучению свойств этих структур. В головчатых выростах при окрашивании реактивом DAPI ядер не наблюдали. Специфическое окрашивание выявило полифосфаты (рис. 10) в этих структурах, что указывает на их участие в накоплении и выделении веществ на определенной стадии роста и при определенных условиях. Головчатые выросты представляют собой эвагинацию латеральной клеточной стенки, которая дифференцирована на ножку и расширенную апикальную часть и выполняет специфическую функцию секреции. Выделяемый секрет хорошо

Рис. 5. Хламидоспора *Pleurotus ostreatus*.

Fig. 5. Chlamydospore of *Pleurotus ostreatus*.

Рис. 6. Пряжки на мицелии *P. pulmonarius*.

а — простая, б — медальонная, в — двойная.

Fig. 6. Clamp connections in *P. pulmonarius* mycelia.

а — simple clamp connections, б — medallion clamp connections, в — double clamp connections.

Рис. 7. Кристаллы на поверхности гиф *P. pulmonarius*.

а — световая микроскопия, б — сканирующая электронная микроскопия (скопления кристаллов обозначены стрелками).

Fig. 7. Crystal on the hyphal surface in *P. pulmonarius*.

а — light microscopy, б — scanning electron microscopy (arrows — crystal aggregates).

Рис. 8. Кристаллы на гифах *P. pulmonarius* (отмечены черной стрелкой) в совместной культуре с *Candida krusei* (белые стрелки) на водном агаре (сканирующая электронная микроскопия).

Fig. 8. Crystals on the hyphal surface in *P. pulmonarius* (black arrows) cultured together with *Candida krusei* (white arrows) on agar medium as revealed by scanning electron microscopy.

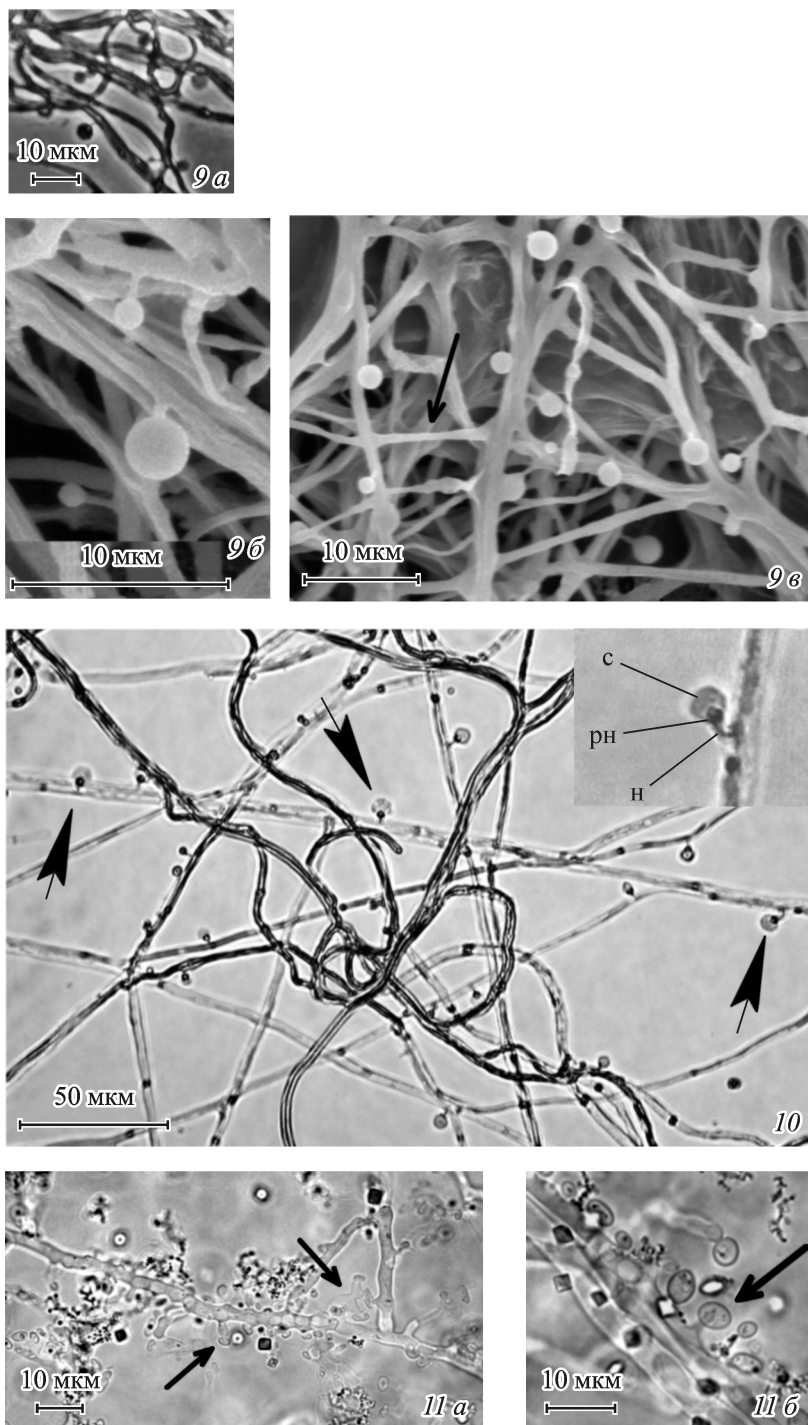


Рис. 9. Головчатые выросты на клетках мицелия *Pleurotus pulmonarius*.

*a* — световая микроскопия; *б, в* — сканирующая электронная микроскопия (стрелкой обозначен анастомоз между соседними гифами).

Fig. 9. Head-like cell offshoots in *Pleurotus pulmonarius*.

*a* — light microscopy; *б, в* — scanning electron microscopy (arrow — an anastomosis between the neighboring hyphae).

Рис. 10. Полифосфаты в головчатых структурах *P. pulmonarius* (стрелки указывают на головчатые выросты).

*н* — ножка головчатого выроста, *рн* — расширение ножки, *с* — капля секрета головчатого выроста.

Fig. 10. Polyphosphate deposits in head-like structures in *P. pulmonarius* (arrow heads).

*н* — a stripe of the offshoot, *рн* — extension of the stripe, *с* — droplet of the offshoot secret.

Рис. 11. Гифы с сосочками и кораллоидные гифы *P. pulmonarius* на водном агаре.

*a* — совместная культура с *Candida krusei*, *б* — совместная культура с *Cryptococcus laurentii*; стрелками показаны места контакта мицелия *P. pulmonarius* и дрожжевых клеток.

Fig. 11. Papillary hyphae and coralloid hyphae *P. pulmonarius* on the water agar medium.

*a* — combined culture with *Candida krusei*, *б* — combined culture with *Cryptococcus laurentii* (arrows — contact points between *P. pulmonarius* mycelium and yeast cells).

заметен на выростах при наблюдении в световом микроскопе в безводном препарате в виде сферической капли. Добавление воды приводит к постепенному отделению капель секрета и последующему их растворению. В некоторых случаях в основании ножки можно было наблюдать ядро. Окрашивание родамином показало присутствие нескольких митохондрий в основании ножки. Эта функционально зависимая от материнской клетки безъядерная структура, безусловно, не принимает участия в размножении, т. е. не является конидией. В случае роста гриба на водном агаре такие структуры встречаются значительно реже, чем на сусло-агаре, и вовсе не наблюдаются при совместном росте с дрожжевыми культурами из группы аскомицетов.

Описанное нами наблюдение можно попытаться объяснить следующим образом: аскомицетные дрожжи, по-видимому, являются иноземцами для древесных субстратов, базидиальные дрожжи можно причислить к аборигенам, поскольку их часто обнаруживают на древесных субстратах, где они используют выделения насекомых и, возможно, грибов для питания (Бабьева, Чернов, 2004). По нашему мнению, при совместном культивировании вешенки с дрожжами имеет место взаимное влияние двух организмов (вешенки на дрожжи и наоборот). Можно предположить, что сумчатые дрожжи образуют вещества, которые ингибируют образование головчатых выростов, чего в случае с базидиальными дрожжами не происходит.

Гифы с сосочками и кораллоидные гифы наблюдали только в совместных с дрожжами культурах на водном агаре. В данных условиях эксперимента гифы вешенки в присутствии дрожжевых клеток образовывали тонкие отростки (сосочки) по направлению к клеткам дрожжей. В месте контакта происходил лизис клеточной стенки обеих контактирующих клеток (рис. 11). После лизиса содержимого дрожжевой клетки целостность сосочка вешенки восстанавливалась. Кораллоидные гифы (рис. 11) были в большей степени развиты у вешенки в присутствии дрожжей из группы аскомицетов, особенно *P. holstii* и *C. krusei*, при 7-суточной совместной инкубации.

При совместном выращивании вешенки и дрожжей на сусло-агаре единичные кораллоидные гифы наблюдали только в присутствии *S. salmonicolor*. В случае контакта штамма вешенки с сумчатыми дрожжами сильно развит поисковый мицелий (снабжение энергией и обмен информацией) и образуется большое количество анастомозов. По данным зарубежных авторов, изучение взаимодействия разных организмов, принимающих участие в разложении древесины (базидиомицетов *Coriolus versicolor*, *Hirschioporus abietinus* и *Poria placenta*; бактерий *Enterobacter* spp.; дрожжей *Saccharomyces baillii* var. *bailii* и *Pichia pinus*), показало их тесное взаимовыгодное сотрудничество (Blanchette, Shaw, 1978). Гифы гриба тесно контактируют с клетками бактерий (возможный источник азота) и дрожжей (источник витаминов), не изменяя своей морфологии.

В результате проведенных исследований было показано, что мицелий двух видов — *Pleurotus pulmonarius* и *P. ostreatus* — дифференцирован на тонкий безъядерный (в большей степени представлен у гомокариотических штаммов) и септированный мицелий, содержащий ядра. Были выявлены разные формы взаимодействия вегетативного мицелия (анастомозы, тяжи). Исследование головчатых выростов на клетках мицелия, которые ранее

многие исследователи считали спорами бесполого размножения, показало отсутствие ядер и присутствие полифосфатов. Головчатые выросты встречаются у большинства штаммов *P. pulmonarius* и *P. ostreatus* и выполняют экскреторные функции. Совместное культивирование с клетками дрожжей в условиях дефицита азота показало, что оба вида вешенки переходят от сапротрофного питания к хищничеству, для вида *P. pulmonarius* это свойство отмечено впервые.

Авторы благодарят сотрудника кафедры биологии почв Факультета почвоведения МГУ им. М. В. Ломоносова Ивана Юрьевича Чернова за предоставление штаммов дрожжей.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 320-445).

### Список литературы

- Бабьева И. П., Чернов И. Ю. 2004. Биология дрожжей. М.: Товарищество научных изданий КМК. 221 с.
- Бухало А. С. 1988. Высшие съедобные базидиомицеты в чистой культуре. Киев: Наук. думка. 143 с.
- Гарибова Л. В. 1982. Морфология, биология и систематика рода *Agaricus* Fr. Emend. Karst: Дис. ... докт. биол. наук. М. 345 с.
- Методы экспериментальной микологии. 1982. Справочник. Киев: Наук. думка. 550 с.
- Реуцетников С. В. 1991. Эволюция бесполого размножения высших базидиомицетов. Киев: Наук. думка. 187 с.
- Barron G. L. 1988. Microcolonies of bacteria as a nutrient source for lignicolous and other fungi. Can. J. Bot. 66: 2505—2510.
- Barron G. L., Thorn R. G. 1984. Carnivorous Mushrooms. Science. 224: 76—78.
- Barron G. L., Thorn R. G. 1986. Destruction of nematodes by species of *Pleurotus*. Can. J. Bot. 65: 774—778.
- Blanchette R. A., Shaw C. G. 1978. Ecology and Epidemiology. 68: 631—637.
- Brefeld O. 1889. Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mycologie. H. 8. Basidiomyceten. 3. Leipzig: Felix. 305 S.
- Brodie H. J. 1972. Oidial mycelia and the diploidization process in *Coprinus lagopus*. Ann. Bot. 46: 727—732.
- Chiu S. W., Moore D. 1993. Cell form, function and lineage in the hymenia of *Coprinus cinereus* and *Volvariella bombycina*. Mycol. Res. 97: 221—226.
- Connolly J. H., Jellison J. 1995. Calcium translocation, calcium oxalate accumulation, and sheath morphology in the white-rot fungus *Resinicium bicolor*. Can. J. Bot. 73: 927—936.
- Fries N. 1983. Spore germination, homing reaction and intersterility groups in *Laccaria laccata* (Agaricales). Mycologia. 75: 221—227.
- Gregory P. H. 1984. The first benefactor's lecture on the fungal mycelium: an historical perspective. Trans. Brit. Mycol. Soc. 82: 1—11.
- Hilber O. 1982. Die gattung *Pleurotus* (Fr.) Kummer. Bibl. Mycol. 87: 464.
- Hilber O. 1989. Valid, invalid and confusing taxa of the genus *Pleurotus*. Mush. Sci. XII (11): 241—248.
- Hutchison L. J., Barron G. L. 1996. Parasitism of yeasts by lignicolous Basidiomycota and other fungi. Can. J. Bot. 74: 735—742.
- Hutchison L. J., Barron G. L. 1997. Parasitism of algae by lignicolous Basidiomycota and other fungi. Can. J. Bot. 75: 1006—1011.
- Matruchot L. 1897. Recherches biologiques sur les champignons. I. *Pleurotus ostreatus*. Rev. Gen. Bot. 9: 81—102.
- Miller O. K. 1971. The relationship of cultural characters to the taxonomy of the Agarics. In: Evolution in the higher Basidiomycetes: Intern. Symp. Knoxville. 197—208.



Molitoris P. H., Buchalo A. S., Grigansky A. Ph. 1996. Studies of the vegetative mycelium in the genus *Agaricus* L.: Fr. Emend Karst. In: Botany and mycology for the next millennium. Kyiv: Nat. Acad. of Sci. of Ukraine. 316—330.

Nobles M. K. 1965. Identification of cultures of wood-inhabiting Hymenomycetes. Can. J. Bot. 43: 1097—1139.

Ota Y., Fucuda K., Suzuki K. 1998. The nonheterothallic life cycle of Japanese *Armillaria mellea*. Mycologia. 90 : 396—405.

Pantidou M., Watling R., Gonou Z. 1983. Mycelial characters, anamorphs and teleomorph in genera and species of various families of *Agaricales* in culture. Mycotaxon. 17 : 409—432.

Petersen R. H., Ridley G. S. 1996. A New Zealand *Pleurotus* with multiple-species sexual compatibility. Mycologia. 88 : 198—207.

Stalpers J. A. 1978. Identification of wood-inhabiting fungi in pure culture. Stud. Mycol. 16 : 1—248.

Поступила 23 XI 2004

MICROMORPHOLOGICAL FEATURES OF *PLEUROTUS PULMONARIUS* (FR.) QUEL.  
AND *P. OSTREATUS* (JACQ.) P. KUMM. STRAINS IN PURE AND BINARY CULTURE  
WITH YEASTS

O. V. Kamzolkina,<sup>1</sup> A. N. Grishanina,<sup>2</sup> E. V. Pancheva,<sup>1</sup> V. N. Volkova,<sup>1</sup> M. V. Kozlova<sup>1</sup>

<sup>1</sup> M. V. Lomonosov Moscow State University, and <sup>2</sup> N. N. Blokhin Russian Oncological Centre,  
Scientific Research Institute, Moscow;  
e-mail: o-kamzolkina@yandex.ru

Micromorphology of oyster mushrooms *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) Quel. and *P. pulmonarius* (Fr.) Quel. was studied in pure and binary culture with yeasts (*Cryptococcus laurentii* 1629, *Rhodotorula minuta* 2790, *Sporidiobolus salmonicolor* II 31A-11, *Candida krusei* 3452, *Pichia holstii* 3438). The cultures were cultivated on malt-agar and water agar. Various mycelial structures were described: strands, rings, thin searching mycelium, clamps, crystals, head-like offshoots, mycelial fragments, chlamydospores, and coralloid hyphae. Vegetative mycelia interact in different ways (forming anastomoses, strands, system of thin anucleate hyphae) within the same culture. Head-like offshoots of mycelial cells, previously regarded as spores of asexual reproduction, appeared to lack nuclei and to be filled with polyphosphates. Coralloid hyphae, which induce yeast cell lysis after direct contact, were detected only in binary culture with yeasts under condition of nitrogen deficit. The same way of feeding is typical for carnivorous mushrooms.

**Key words:** micromorphology, *Pleurotus pulmonarius*, *Pleurotus ostreatus*, binary culture, carnivorous ability of *Pleurotus*.