مروری بر تاریخچه قارچ شناسی

دانشمندان روی یافته‌های به جا مانده از پیشینیان خود متمرکز می‌شوند و روی این یافته‌ها است که پیشرفت‌های بعدی حاصل می‌شوند. با مطالعه تاریخ توسعه و پیشرفت قارچ شناسی، می‌توان درک بهتری از این موضوع را داشت. ما می‌توانیم نقش محققین برجسته قبلی، مشکلاتی که آنان با آنها مواجه شده‌اند و اینکه، چگونه بر این مشکلات فائق آمده‌اند، را درک کنیم. مطالعه قارچها با مطالعه دیگر موجودات زنده آغاز شده است. با وجود این، دانش انسانها در باره قارچها کمتر از گیاهان و جانوران بزرگتر است. فسیل‌های قارچها به قرنهای دوونین و پری‌کامبین می‌رسند.

قارچ شناسی معادل کلمه Mycetology است که از لغت یونانی myceto (mykes = mushrooms) به معنی قارچ و logos (= discourse) به معنی مطالعه کردن تشکیل شده و از نظر لغوی به معنی مطالعه قارچهای کلاهک دار چتری شکل است. قارچ شناسی در حقیقت شاخه‌ای از علم زیست شناسی است که با مطالعه قارچها ارتباط دارد و امروزه این واژه به طور نادرستی به صورت Mycology کاربرد پیدا کرده است.

علاقه انسان به قارچها با مشاهده قارچهای کلاهک دار چتری شکل و زیبایی که در خاک رشد می‌کردند، آغاز گردید. قارچها در هر زمانی موضوع تفکر و تعجب انسان بوده‌اند و انسان (مخلوق گرسنه به دنبال غذا) به زودی دریافت که بعضی از این قارچها خوراکی بوده و از این رو شروع به جمع آوری و خوردن آنها نمود. رومیان و یونانیان باستان و معاصران کم تمدن آنها علاقه زیادی به قارچهای کلاهک دار خوراکی و دنبلانها داشتند و در مواردی قارچها چنان خوراک خوشمزه‌ای بودند که افراد ثروتمند خود اصرار بر پختن آنها می‌کردند. در همین اثنا، مواردی از مسمومیت‌ها به دلیل مصرف قارچهای کلاهک دار برای رومیان و یونانیان شناخته شده بود.

به طور کلی قارچهای کلاهک دار خوراکی به عنوان mushrooms و قارچهای کلاهک دار سمی به عنوان toadstools نامیده شدند. *سزار* (Cladius Caesar) امپراتور معروف روم در سال ٥٤ قبل از میلاد توسط زن خود به قتل رسید که غذای او را با قارچ سمی *Amanita phalloides* مسموم کرده بود. با ابداع چاپ در قرن ١٥، گیاهنامه‌ها (Herbals)، که شامل توصیفات و تصاویر قارچها (علاوه بر گیاهان) بودند، شروع به چاپ شدند. *کلازیوز* (G. E. Clausius) در سال ١٦٠١، تعداد زیادی از قارچهای کلاهک دار را با کمک نقاشی‌های آبرنگ در کتابی به نام *Rariorium Plantarum Historia* توصیف نمود. اولین کتاب گیاهنامه‌ای که به طور کامل اختصاص به قارچها داشت، در سال ١٦٧٥ به وسیله *وان استربیک* (van Sterbeeck) به زبان هلندی نوشته شد (*Theatrum Fungorum*) و هدف نویسنده کمک به شناسایی دقیق و درست قارچهای خوراکی از قارچهای سمی بود. کشف میکروسکوپ، اساسی را برای پیشرفت در علوم میکروبیولوژی بنیان نهاد. *لیوون هوک* Leeuwen (hook) هلندی که کاشف باکتریها بود، مخمرها و پروتوزوئرها را هم در زیر میکروسکوپ ساده خود دیده بود.

مفهوم نظریه تولید خود بخودی (spontaneous generation)، که منشا موجودات زنده را از اشیا غیر زنده می‌دانست، تفکر بیولوژیکی غالب در دوره‌های تمدن یونان باستان تا آزمایشات کلاسیکی *پاستور* بود. *پاستور* بعضی از مشاهدات محققین قبلی را تکرار کرد و عنوان نمود که تنها موجودات زنده می‌توانند به دیگر موجودات زنده تبدیل

شوند. *رابرت هوک* تعدادی از قارچها را بررسی نمود و آنها را در کتاب ***Micrographia*** ثبت و ترسیم نمود (اولین ترسیم از قارچهای ریز). جنس‌های ***Phragmidium*** و ***Mucor*** دو قارچی بودند که به دقت توسط وی مطالعه شدند. *هوک* عقیده داشت که هر دو قارچ توسط بافت‌های گیاهی تولید شده‌اند. *میشلی* (Piere Antonio Michelli) گیاه‌شناس ایتالیایی، مطالعه وسیعی را در باره قارچها و ساختمانهای تولید مثلی آنها انجام داد و در سال ۱۷۲۹ کتاب معروف خود با نام ***Nova Plantarum Genera*** به زبان لاتین نوشت و به همین دلیل به عنوان بنیانگذار و پدر علم قارچ شناسی نامیده شد. وی به طور آزمایشی ثابت کرد که قارچها از اسپورهای خود منشا می گیرند و اولین کسی است که قارچهای ***Aspergillus, Mucor, Botrytis*** را با قرار دادن اسپورهایشان در روی برش‌های تازه بریده خربزه، به و گلابی رشد داد.

Torurnefort کتاب ***Element de Botanique*** (1694) را نوشت و قارچها را به ۶ گروه طبقه بندی نمود. او همچنین مفهوم جنس را به عنوان یک تاکسون بالاتر از سطح گونه معرفی کرد. *لینه* (Carl V. Linnaeus) گیاه‌شناس مشهور سوئدی و ابداع کننده سیستم نامگذاری دو اسمی موجودات (binomial nomenclature)، متاسفانه در درک اهمیت قارچها ناتوان بود و تعداد کمی از قارچها را که در کتاب خود با نام ***Species Plantarum*** (1753) ذکر نموده است، در میان کرم‌ها (Verms) و در جنس ***Chaos*** قرار داده است. کمک مهم *لینه* به قارچ شناسی را می‌توان در وارد کردن آنها به سیستم لاتین نامگذاری دانست. کار وی نقطه شروعی برای نامگذاری میکسومیست‌ها و گلسنگ‌ها بود. کتاب *لینه* آغاز یک دوره‌ای را مشخص کرد که در آن قارچ شناسی اصولا روی جمع‌آوری و توصیف قارچها متمرکز شد. اصول طبقه‌بندی جدید قارچها توسط مطالعات خستگی ناپذیر تعدادی از سیستماتیست‌های توانا همانند Baillard, Persoon, Link, Batasch, Schweinitz و Fries انجام گرفت و تعداد گونه‌هایی که توصیف می‌شدند، مرتبا افزایش می‌یافت. دو کار برجسته در طی این دوره چاپ شدند که شامل کتاب ***Synopsis Methodica Fungorum*** توسط *پرسون* (Persoon) در سال ۱۸۰۱ و کتاب سه جلدی ***Systema Mycologicum*** (1821-1832) توسط *فریز* (Fries) هستند. *پرسون* قارچها را به ۲ رده، ۶ راسته و ۷۱ جنس طبقه بندی کرد و اولین کسی بود که سیستم مفیدی را برای طبقه بندی قارچها ایجاد نمود. کلکسیون *پرسون* توسط دولت هلند خریداری شد و هنوز هم در Leiden وجود دارد. کتاب *پرسون* به عنوان مبدا نامگذاری برای گروه‌های ***Gasteromycetes, Uredinales*** و ***Ustilaginales*** و کتاب *فریز* (اول ژانویه ۱۸۲۱) به عنوان مبدا نامگذاری برای بقیه قارچها به غیر از گلسنگ‌ها و کپک‌های لعابی مشخص شده است و اسامی ذکر شده در این کتاب‌ها دارای تقدم و اولویت هستند.

کتاب *فریز* هر چند بدون استفاده از میکروسکوپ‌های پیشرفته نوشته شده است، ولی یکی از مهمترین کتابهای قارچ شناسی سیستماتیک است و اساسی برای سیستم امروزی طبقه بندی است. این کتابها نقطه شروع نامگذاری برای تمام قارچهای شناخته شده به غیر از آنهایی که در کارهای *لینه* و *پرسون* است، می‌باشند. *فریز* به عنوان *لینه* قارچ شناسی نامیده شده است. در زمانی که *فریز* در سوئد کار می‌کرد، Schweinitz کارهای برجسته‌ای در آمریکای شمالی روی

قارچها انجام می‌داد. *شوینیتز* به عنوان پدر قارچ شناسی آمریکا نامیده شده است و ٤٠٠٠ گونه قارچی را در کارولینای شمالی و پنسیلوانیا جمع‌آوری کرد که ١٢٠٠ عدد از آنها به عنوان گونه‌های جدید توصیف شدند. *کوردا* (Corda) در ٦ جلد کتاب با نام *Icones Fungorum Hucusque Cognitorum*، جزئیات ساختمانی تعدادی از قارچهای میکروسکوپی و ماکروسکوپی را نشان داد. برادران *تولاسن* (Luis and Charles Tulasne) در فرانسه در کتاب تاریخی ٣ جلدی با نام *Selecta Fungorum Carpologia* (1861-1865) که به زبان لاتین بود، ایده اساسی حالت چند شکلی در قارچها (polymorphism) و ارتباطات بین مراحل جنسی و غیر جنسی در قارچها را نشان دادند.

کوک (Cooke) قارچ‌شناس بریتانیایی دوستدار بزرگ تاریخ طبیعی بود که تعداد زیادی کتاب و مقاله توسط او نگاشته شد و در سال ١٨٧٢ مجله *Grevillea* را چاپ نمود. *بالر* (Buller) استاد گیاه شناسی دانشگاه مانیتوبا بود و از جمله قارچ شناسان مستعدی بود که به دلیل مطالعات روی آزاد سازی اسپورها و جنسیت در قارچ‌های عالی مشهور است. کتاب‌های او (*Research on Fungi*) که در ٦ جلد چاپ شد، توصیف کننده این است که چگونه اصول فیزیک ممکن است برای افزایش درک ساختار و عمل قارچها استفاده شود. بعد از این مدت، اغلب مطالعات روی ساختمان قارچها متمرکز شد و در اواسط قرن ١٩ تاکید بیشتر در جهت مطالعه تاریخ زندگی قارچها تغییر یافت. *دباری* (de Bary, 1831-1888) بنیانگذار قارچ شناسی مدرن نامیده شده است و علاقه وی روی بیولوژی قارچها متمرکز بود. تحقیقات او از مطالعات مربوط به تاریخ زندگی قارچها تا روشن کردن دقیق مکانیسم‌های انگلی و ماهیت گلسنگ‌ها و... گسترش داشت و حالت دو پایه بودن را در قارچهای مولد بیماری‌های زنگ، مخصوصا در زنگ ساقه گندم (*Puccinia graminis tritici*) کشف نمود و در سال ١٨٨٦ کتاب معروف خود را به زبان آلمانی نوشت که ترجمه انگلیسی آن در سال ١٨٨٧ با نام *Comparative Morphology and Biology of Fungi, Mycetozoa and Bacteria* چاپ شد. *دباری* همچنین به عنوان پدر علم بیماری‌شناسی گیاهی هم نامیده شده است چون او ثابت کرد که قارچ *Phytophthora infestans* عامل بیماری سوختگی شاخ و برگ سیب‌زمینی است. *وورونین* (Woronin) با *دباری* شروع به تحقیق نمود و کار کلاسیک را روی عامل بیماری ریشه گرزی خاجیان (*Plasmodiophora brassicae*) انجام داد و در شوروی به عنوان پیشگام بیماری شناسی گیاهی نامیده شده است. *برفلد* (Brefeld) به خاطر پیشرفت‌هایش در تکنیک‌های کشت خالص و رشد قارچها معروف است و از ژلاتین برای سفت کردن محیط کشت استفاده کرد. *ساکاردو* (Saccardo) قارچ‌شناس ایتالیایی، دانش پراکنده قارچ شناسی سیستماتیک را تحت کار بزرگ ٢٥ جلدی خود با نام *Sylloge Fungorum Omnium Hacusque Cognitorum* در فواصل سالهای ١٩٣١–١٨٨٢ جمع‌آوری و تدوین کرد. وی قارچهای ناقص را بر اساس گروههای اسپوری طبقه بندی نمود که از زمان چاپ در سال ١٨٨٠ مورد استفاده است. با وجودی که مطالعات فیزیولوژی در قارچها از اواسط قرن ١٩ شروع شده‌اند، ولی محدود به چند مورد مانند تخمیر الکلی و فیزیولوژی پارازیتیسم بودند. قبل از جنگ اول جهانی، قارچ شناسی به تاکسونومی، سلول شناسی و آشکار شدن روابط فیلوژنتیکی به عنوان هدف

اصلی معطوف بود. بعدها توجه بیشتری به جنبه‌های دیگر مانند اکولوژی، کشت خالص، تغذیه، فیزیولوژی و بیوشیمی آنها متمرکز شد. مطالعات اولیه روی فیزیولوژی بر جنبه‌هایی مانند پاسخ در برابر محرک‌های مختلف تاکید داشت. بعضی از فیزیولوژیست‌های مهم کپک‌ها، فیزیولوژیست‌های گیاهی آن زمان بودند. از فیزیولوژیست‌های قارچی می‌توان به van Tieghem (که روی تبدیل اسید تانیک به اسید گالیک توسط قارچها کار می‌کرد)، Raulin (که روی تغذیه نرمال قارچها کار می‌کرد)، Wehmer (که روی تولید اسیدهای آلی توسط قارچها کار می‌کرد)، اشاره کرد. استفاده از قارچها در آنالیزهای شیمیایی امروزه بسیار متداول است. مثلا از *Aspergillus niger* برای معین کردن مقادیر بسیار کم آهن و مس در خاک استفاده می‌شود. تولید آنتی بیوتیکها توسط قارچها بسیار متداول است. در قرن ۲۰ پیشرفت‌های قابل توجهی در زمینه‌های سلول شناسی، جنسیت، ژنتیک و تخصص یافتگی فیزیولوژیکی در قارچها و جنبه‌های پزشکی و صنعتی قارچ شناسی و بیماری شناسی گیاهی حاصل شده است. حدود ۱۲۰۰۰۰– ۸۰۰۰۰ گونه قارچی تا بحال توصیف شده است و تعداد کل گونه‌های موجود حدودا ۱/۵ میلیون تخمین زده شده است. بنابر این می‌توان گفت که قارچها از جملهٔ آن منابع زیستی در جهان هستتند که بسیار کمتر شناسایی و کشف شده‌اند.

حال قارچها چیستند؟ توصیف دقیق محدوده‌های این گروه از موجودات بسیار مشکل است. اما به طور کلی قارچها را بر اساس صفات زیرین مشخص می‌کنند.

مشخصات قارچها

قارچها گروهی از موجودات یوکاریوت، هتروتروف ، با تغذیه جذبی و فاقد کلروفیل یا chemoorganotroph هستند که به ترکیبات آلی از قبل ساخته شده نیاز داشته و به عنوان منابع کربن و انرژی برای تامین نیازهای سلول استفاده می‌شوند. آنها به دلیل داشتن بعضی از صفات مانند دیواره مشخص سلولی، غیر متحرک بودن (هر چند که بعضی از گونه‌ها، سلولهای تولید مثلی متحرک دارند) و تولید مثل از طریق اسپورها، مشابه با گیاهان ساده هستند، ولی به دلیل نداشتن ریشه، ساقه، برگ و سیستم پیچیده آوندی با گیاهان عالی تفاوت دارند. کربوهیدرات اصلی ذخیره‌ای در قارچها گلیکوژن است، در حالی که در گیاهان نشاسته می‌باشد. [اسپورها واحدهای تکثیری ساده، کوچک و بدون جنین بوده و در تولید افراد جدید دخیل هستند].

بدن یک قارچ (soma) از یک سری رشته‌های لوله مانند تشکیل شده است که با رشد انتهایی دراز می‌شوند و به نام ریسه (hypha) نامیده شده‌اند. ضمن اینکه تمام بخش‌های یک قارچ به طور بالقوه قادر به رشد بوده و قطعات نسبتا کوچکی از تقریبا تمام قسمت‌های یک قارچ قادر به رشد و تولید فرد جدیدی است (totipotency). [واژه soma یا somatic معادل واژه vegetative در گیاهان است و چون قارچها جزء گیاهان محسوب نمی‌شوند از واژه vegetative برای اشاره به این موجودات استفاده نمی‌شود]. تال یا thallus برای اشاره به کل بدن یک قارچ بکار می‌رود و استفاده از این واژه در جلبک‌ها و خزه‌ها بیشتر متداول است. قارچها مواد غذایی را از طریق جذب کردن بدست می‌آورند و نمی‌توانند کربن را تثبیت کنند. بنابر این مواد غذایی که وارد بدن آنها می‌شود باید از دیواره سلولی

و غشا سیتوپلاسمی عبور کند. برای این کار، قارچ، در ابتدا آنزیم‌های هضم کننده را به محیط بیرون ترشح می‌کند و باعث تجزیه مولکول‌های بزرگ و نسبتا غیر محلول مانند کربوهیدراتها، لیپیدها و پروتئین‌ها شده و آنها را به صورت مولکول‌های کوچک‌تر و محلول‌تر درآورده که بعدا توسط قارچ جذب می‌شوند. بنابراین، قارچها را به عنوان موجوداتی که معده آنها در خارج از بدنشان قرار دارد، می‌شناسند. آب آزاد باید به عنوان محیطی برای انتشار مواد غذایی محلول به داخل سلولهای قارچ وجود داشته باشد و بدون وجود آب آزاد، قارچ نمی‌تواند متابولیسم عادی خود را انجام دهد.

قارچها به عنوان یک گروه از موجودات زنده توانایی استفاده از هر نوع منبع کربنی را به عنوان غذا دارا هستند. با وجود این، گونه‌های مختلف نیازهای غذایی متفاوتی دارند. تعدادی همه چیز خوارند و می‌توانند روی هر نوع منبعی که حاوی مواد آلی باشد، رشد کنند مثلا کپک سبز (*Penicillium*) و کپک سیاه (*Aspergillus*) که با وجود مقدار کمی از رطوبت می‌توانند روی هر ماده‌ای رشد کنند. قارچهای دیگر از نظر جیره غذایی محدودیت داشته و نیازمند مواد آلی بخصوصی هستند. تعداد کمی از انگل‌های اجباری نه تنها نیازمند پروتوپلاسم زنده برای تغذیه هستند، بلکه شدیدا روی گونه و حتی واریته میزبانی که پارازیته می‌کنند، تخصص پیدا کرده‌اند. در نهایت مواد یا عناصر غذایی (substrates) که قارچ روی آنها رشد کرده و به عنوان غذا از آن استفاده می‌کند، تا حدود زیادی توسط آنزیم‌های هضم کننده‌ای که توسط قارچ تولید و به محیط ترشح می‌شود، معین می‌گردد. علاوه بر منبع غذایی مناسب، عوامل دیگری هم وجود دارند که روی رشد قارچها اثر می‌کنند و شامل رطوبت، حرارت، اکسیژن و pH هستند.

به دلیل تنوع زیادی که در میان قارچها وجود دارد و محیط‌های مختلفی که قارچها در آن زندگی می‌کنند، عمومیت دادن اهمیت نسبی هر کدام از این عوامل روی قارچها مشکل است. بعضی از قارچها در آب رشد می‌کنند، ولی بسیاری از گونه‌ها وقتی در آب غوطه ور می‌شوند، به دلیل کمبود اکسیژن نمی‌توانند به خوبی رشد کنند. با وجود این، ریسه‌های با دیواره نازک که میسلیوم بسیاری از گونه‌ها را تشکیل می‌دهند، در برابر خشک شدن بسیار حساس هستند و نیازمند یک منبع کم و بیش مداوم از آب به منظور رشد می‌باشند. بعضی از گونه‌ها قادر به رشد در آب شور بوده و حتی عده‌ای می‌توانند روی بستره‌های با غلظت بالای املاح رشد کنند که به آنها osmophilic fungi می‌گویند. این قارچها می‌توانند گاهی در غذاهای ذخیره شده مشکل ساز شوند. بعضی از گونه‌ها برای تنظیم فشار اسمزی، مانیتول و ترکیبات دیگری تولید می‌کنند.

حرارت مناسب برای رشد بسیاری از گونه‌ها بین ۳۰–۲۵ درجه سانتیگراد بوده و محدوده‌های حداقل و حداکثر آنها به ترتیب ۱۰ و ۴۰ درجه است. به این گروه، قارچهای مزوفیل (mesophilic fungi) می‌گویند. عده‌ای از قارچها حرارت دوست (thermophilic fungi) بوده و حرارت مناسب رشدی آنها بالاتر از ۴۰ درجه سانتیگراد است و در کمتر از ۲۰ درجه سانتیگراد رشد نمی‌کنند. آنهایی که قادر به رشد در دمای ۵۰ درجه سانتیگراد یا بیشتر هستند، thermotolerant نامیده شده‌اند و بیشتر در مواد در حال کمپوست شدن دیده می‌شوند (مانند *Mucor pusillus, Cheatomium thermophilum, Thermopascus auranticus* و *Aspergillus fumigatus*). بعضی از

گونه‌ها سرما دوست (psychrophilic fungi) بوده و در بالاتر از ۲۰ درجه سانتیگراد رشد ندارند [مانند کپک‌های برفی (گونه‌های *Typhula* spp. که آسکومیست‌های تولید کننده اسکلروت هستند و به عنوان عامل مرگ زمستانه غلات در نواحی سردسیری آمریکای شمالی شناخته شده‌اند، *Thamnidium elegans, Cladosporium herbarum* که در گوشت‌های سردخانه‌ای مشاهده شده‌اند و گونه‌های سرما دوست *Pythium* هم در مواردی باعث از بین رفتن غلات زمستانه شده‌اند]. آنهایی که قادر به رشد در حرارتهای زیر صفر درجه سانتیگراد هستند psychrotolerant نام دارند. با وجود این، در شرایط سخت، تمام قارچها انواعی از اسپورها یا ساختمانهای ویژه مقاوم را تولید می‌کنند که بقا آنها را در شرایط سخت تضمین می‌کند. حداکثر حرارت رشدی قارچها ۶۵-۶۲ درجه سانتیگراد است.

اسیدیته مناسب برای رشد قارچهای مختلف متفاوت است، ولی بسیاری از آنها در دامنه ۷-۴ رشد خوبی دارند. علیرغم این، چون قارچها موادی را که در آنها رشد می‌کنند، مورد استفاده قرار می‌دهند و فراورده‌های متابولیتی خود را به محیط آزاد می‌کنند، لذا می‌توانند pH محیط‌های نزدیک به تال را تغییر دهند. تعدادی از قارچها acid tolerant هستند (از جمله بعضی از مخمرها که در معده جانوران رشد می‌کنند و بعضی از قارچهای رشته‌ای مثل *Aspergillus, Penicillium, Fusarium* که در اسیدیته ۲ هم رشد می‌کنند، ولی اسیدیته بهینه برای آنها ۶-۵/۵ است). قارچهای اسید دوست (acidophilic) ندرتا وجود دارند، مثل *Acontium velatum* که در اسید سولفوریک ۱/۲۵ مولار هم رشد می‌کند. بعضی از قارچها در pH بالاتر و حدود ۱۱-۱۰ هم رشد می‌کنند مثل *Fusarium oxysporum, Penicillium variable*. با وجودی که pH محیط بسیار تغییر می‌کند، ولی pH داخل سلول قارچ تغییر چندانی ندارد و حداکثر ۰/۳-۲/ واحد ۰تغییر می‌کند و این می‌تواند به دلیل جذب یا آزاد سازی یونهای ویژه، تبادل مواد بین واکوئول‌ها (که معمولا اسیدی هستند) با سیتوسل و تبادلات قندها و الکل قندی‌ها (polyols) صورت گیرد.

بسیاری از قارچها هوازی بوده و لااقل در بعضی از مراحل زندگی نیازمند اکسیژن هستند. حتی قارچ *Saccharomyces cerevisiae* که می‌تواند از طریق تخمیر مداوم قندها در شرایط بی‌هوازی رشد کند، برای تولید مثل جنسی نیاز به اکسیژن دارد. قارچها را از نظر تهویه در ۴ گروه قرار می‌دهند:

- هوازی اجباری (obligate aerobes) که اگر فشار اکسیژن کمتر از میزان آن در هوا باشد، رشد کم می‌شود، مثل *Rhodotorula, Phycomyces*.
- هوازی اختیاری (facultative aerobes) که هم در شرایط هوازی رشد کرده و هم در شرایط بی‌هوازی (از طریق تخمیر قندها)، ولی تولید انرژی در حالت دوم بسیار کم است، مثل بسیاری از مخمرها و قارچ‌های رشته‌ای *Mucor hiemalis, Aspergillus fumigatus, F. oxysporum*.
- تخمیر کننده اجباری (obligate fermentative) که در حضور یا غیاب اکسیژن رشد می‌کنند، ولی همیشه از طریق تخمیر کردن و مشابه با باکتریهای اسید لاکتیک هستند، مثل *Aqualinderella fermentans* از

موجودات *Oomycota* که فاقد میتوکندری یا سیتوکروم است و *Blastocladiella ramosa* از قارچهای *Chytridiomycota* که میتوکندری تحلیل رفته دارد. فراورده نهایی تنفس بی‌هوازی (تخمیر) در قارچها یا اتیل الکل (اتانول) و یا لاکتیک اسید است و در تعداد اندکی از قارچها ممکن است مخلوط هر دو ترکیب تولید شود.

- بی‌هوازی اجباری (obligate anaerobes) که سلولهای رویشی در معرض اکسیژن کشته می‌شوند (وجود اکسیژن برای آنها کشنده است) و در روده گاو و گوسفند و بعضی از جانوران نشخوارکننده زندگی می‌کنند، مثل افراد راسته *Neocallimasticales* (جنس *Neocallimastix*). این قارچهای بی‌هوازی اجباری (کیتریدهای روده‌ای)، در میان قارچها استثنا هستند، چون دارای تخمیر از نوع مخلوط اسیدی هستند (mixed acid fermentation) و فراورده نهایی آنها اسید فرمیک، اسید استیک، اسید لاکتیک، اتانول، آب و دی‌اکسید کربن است.

[در بعضی از موارد که میزان اکسیژن کم است، بعضی از قارچها از نیترات به عنوان اکسید کننده استفاده می‌کنند، مانند *Cylindrocarpon tonkiense, F. oxysporum*. همچنین *Aqualinderella* نیاز بالایی از CO_2 را دارد و غلظت ۲۰-۵ درصد برای رشد آن بهینه است. در *Coccidioides immitis* میزان بالای CO_2 باعث تولید مرحله مخمری به جای میسلیومی می‌گردد].

با وجودی‌که نور برای رشد رویشی قارچها مورد نیاز نیست، ولی ممکن است رشد را در تعداد کمی از گونه‌ها تسریع کند و برای القا ساختمانهای تولید مثل جنسی و غیر جنسی ضروری باشد. نور میتواند در جهت دهی ساختمانهای حامل اسپور مهم باشد. در تعداد کمی از قارچها، اسپورها با فشار به طرف نور آزاد می‌شوند. در قارچهای خوراکی، نور در تولید کلاهک‌ها لازم است.

بسیاری از قارچها ساپروفیت هستند (saprobes) و مواد غذایی را با حمله به مواد آلی مرده بدست می‌آورند. از طرف دیگر تعداد قابل توجهی از گونه‌ها به صورت انگل (parasite) روی گیاهان، حیوانات و حتی قارچهای دیگر زندگی می‌کنند. علی‌رغم این، اغلب قارچهای انگل، قادر به رشد و زندگی روی مواد آلی مرده هستند که با رشد آنها روی محیط‌های کشت مصنوعی معلوم می‌گردد. قارچهایی که تنها روی پروتوپلاسم زنده قادر به رشد هستند، انگل اجباری یا بیوتروف (obligate parasites=biotrophs) نامیده می‌شوند، مانند قارچهای مولد سفیدکهای پودری و زنگها. آن عده از قارچها که بطور معمول زندگی ساپروفیتی دارند، ولی توانایی پارازیته کردن سلول زنده را هم دارا هستند، انگل اختیاری (facultative parasites) نام دارند. آن گروه از قارچها که فقط روی مواد آلی مرده زندگی می‌کنند و توانایی استفاده از پروتوپلاسم زنده را ندارند به نام ساپروفیت اجباری (obligate saprophytes) نامیده شده‌اند، مانند قارچ *Trichoderma viride*. آن قارچهایی که به طور معمول زندگی انگلی داشته ولی توانایی استفاده از مواد آلی مرده را نیز دارند، ساپروفیت اختیاری (facultative saprophytes) خوانده شده‌اند. علاوه بر قارچهای انگل، که برای میزبانهای خود مشخصا آسیب می‌زنند، تعدادی از گونه‌های دیگر هم وجود دارند که ارتباطات همزیستی را با میزبانهای گیاهی و یا حیوانی خود برقرار می‌کنند. رابطه همزیستی (symbiosis) در حقیقت به نوعی رابطه انگلی است که متضمن نفع متقابل هر دو موجود درگیر در رابطه است. مثال‌ها شامل گلسنگ‌ها

(lichens) که ارتباط قارچ با جلبک یا جلبک‌های سبز–آبی (سیانوباکتری) است و میکوریزها (mycorrhizae) که رابطه بین قارچها با ریشه گیاهان است. میکوریزها معمولا در ریشه‌های بزرگ که ریشه مویین کمتری دارند دیده شده و در اصل به عنوان ریشه‌های مویین عمل می‌کنند و مواد غذایی را در اختیار ریشه قرار می‌دهند و به جای آن از کربوهیدراتهای گیاه استفاده می‌کنند. یک حالت جالب توجه از گونه‌های قارچی به عنوان اندوفیت (endophyte) نامیده شده است که در آن قارچها به صورت سیستمیکی در بخش‌های هوایی گیاهان وجود دارند و ممکن است از طریق بذر پراکنده شوند. این اندوفیت‌ها تعدادی فراورده ثانویه را تولید می‌کنند، بویژه آلکالوئیدها، که روی دیگر میکروارگانیسمها اثر می‌گذارند. عقیده بر این است که آنها به عنوان مواد ضد تغذیه‌ای و بازدارنده‌های متابولیکی حشرات عمل می‌کنند و مقاومت میزبانها را در برابر خشکی افزایش داده و آلودگی قارچی میزبانها را به تاخیر می‌اندازند. از طرف دیگر تحت برخی از شرایط، تعدادی از اندوفیت‌ها معمولا باعث کم رشدی میزبانها شده و یا تولید مثل جنسی (بذر) آنها را بازداری می‌کنند. بسیاری از این قارچها بنظر می‌رسد که گیاهان را از قارچهای بیماریزا، حشرات و جانوران چرنده حفظ می‌کنند. متاسفانه بعضی از اندوفیت‌های موجود در بعضی از گیاهان مثل *Lolium perenne, Festuca arundinacea* مقدار زیادی از آلکالوئیدهای فعال فیزیولوژیکی را تولید می‌کنند که برای جانوران اهلی سمی هستند، مثلا در گاو باعث کاهش تولید شیر، کاهش باروری، سقط خود بخودی و قانقاریا شده‌اند. بعضی از قارچها با حشرات دارای ارتباط همزیستی هستند (مثل موریانه، مورچه و شپشک‌ها). عده‌ای از قارچها شکارچیان موجودات ریز (مثل آمیب‌ها و نماتودها) بوده و آنها را به دام می‌اندازند و از آنها تغذیه می‌کنند. برخی از حشرات در حقیقت قارچها را حفظ نموده و یا کشت می‌کنند و روی ساختمانهای تولید شده توسط آنها تغذیه می‌کنند. عده‌ای انگل حشرات بوده (مانند قارچهای راسته *Laboulbeniales*، که انگل اسکلت خارجی حشرات بوده و بعضی از قارچهای *Zygomycota* که انگل حیوانات دریایی یا خزندگان هستند). [شکارچیان اول طعمه خود را می‌کشند و بعدا از آن تغذیه می‌کنند، ولی انگل طعمه خود را به تدریج می‌کشد]. بعضی از قارچها در داخل لوله گوارشی بعضی از خزندگان وجود دارند و از موادی که به درد خزنده نمی‌خورد استفاده می‌کنند و به نام انگل‌های اکولوژیکی شناخته می‌شوند (مثل قارچهای *Trichomycetes*). تعدادی نیز میکوپارازیت بوده که روی خویشاوندان بسیار نزدیک به خود با تولید ساختمانهای ویژه تغذیه می‌کنند.

بدن یک قارچ از یک سری رشته‌های نخ مانند و لوله‌ای شکل میکروسکوپی (ریسه‌ها) تشکیل شده که در تمام جهات منشعب می‌شوند و در سطح یا داخل ماده‌ای که قارچ به عنوان غذا از آن استفاده می‌کند، پراکنده می‌شوند. به مجموعه رشته‌های ریسه‌ای، میسیلیوم (mycelium) می‌گویند. با وجود این، بسیاری از قارچهای دیگر که به نام مخمر (yeast) نامیده شده‌اند، به صورت تک سلولی بوده و قادر به تکثیر سریع به روش جوانه زنی یا تقسیم دو نیم شدن هستند. بعضی از گونه‌های قارچی می‌توانند به صورت مخمری و میسیلیومی موجود باشند و به آنها قارچهای دو شکلی(dimorphic fungi) می‌گویند. این حالت در قارچ‌های تولید کننده بیماریهای انسانی و یا حیوانی متداول‌تر هستند. بسیاری از آنها در خارج از میزبان حالت ریسه‌ای و در داخل میزبان به صورت مخمری رشد می‌کنند. عوامل

مختلف فیزیکی و شیمیایی در این تغییر و تبدیلات مهم هستند. ریسه‌های قارچی به صورت لوله‌های باریک و شفافی هستند که پروتوپلاست در داخل آنها قرار دارد. در بسیاری از گونه‌ها، ریسه‌ها به وسیله تیغه‌ها یا دیواره‌هایی جدا شده‌اند که به آنها دیواره عرضی (septum) می‌گویند. در بعضی از گونه‌ها، این دیواره‌های عرضی در فواصل کم و بیش منظم در طول ریسه قرار دارند و ریسه را به صورت قطعات مستقل (یا سلولهایی) تقسیم می‌کنند. هر کدام از این قطعات ممکن است دارای یک هسته (monokaryotic)، دو هسته (dikaryotic) و یا چند هسته (polykaryotic) باشند. به ریسه‌هایی که دارای دیواره عرضی باشند، septate hyphae می‌گویند. در بقیه گونه‌ها، ریسه‌ها معمولا بدون دیواره عرضی بوده و هسته‌ها در تمام طول ریسه در سیتوپلاسم پراکنده هستند. به این ریسه‌ها a septate (= non septate) و یا coenocytic hyphae می‌گویند. البته در آن گروه از قارچها که فاقد دیواره عرضی هستند، عدم وجود دیواره عرضی مطلق نبوده و در چندین مکان مانند قاعده اندام‌های تولید مثلی، در محل‌های صدمه دیده و محل‌های مسن و شدیدا واکوئوله شده ریسه‌ها، دیواره عرضی تشکیل می‌شود و ارتباط این بخش‌ها را با بقیه بخش‌های در حال رشد قطع می‌کند. مطالعات دقیق ریزساختاری دیواره‌های عرضی، نمایانگر تفاوت‌های ساختاری آنها است و این تفاوتها در طول دوره تکامل حفظ شده‌اند و دارای اهمیت تاکسونومیکی هستند. به نظر می‌رسد که همگی آنها از رشد دیواره‌های ریسه به طرف مرکز آن تشکیل می‌شوند. در بسیاری از قارچها، دیواره عرضی رو به سمت مرکز باریک شده و سوراخی را در مرکز ریسه باقی می‌گذارد که از طریق آن پروتوپلاست‌های قطعات مجاور (حتی هسته‌ها) با هم ارتباط پیدا می‌کنند. در قارچهای آسکومیکوتا، در دو طرف دیواره عرضی اجسامی وجود دارند که به اشکال کروی، شش وجهی یا مستطیلی دیده می‌شوند و به نام اجسام وورونینی (woronin bodies) نامیده شده‌اند و احتمالا در بستن این منافذ نقش دارند. در قارچهای بازیدیومیکوتا، دیواره عرضی در نزدیکی سوراخ مرکزی متورم می‌شود و به صورت یک ساختمان بشکه‌ای شکل به نظر می‌رسد. به این نوع دیواره، دیواره عرضی دولیپوری (dolipore septum) می‌گویند. در بسیاری از موارد، یک ساختمان غشایی در سیتوپلاسم در هر دو طرف دیواره عرضی دولیپوری وجود دارد که بسته به گونه قارچ، میتواند سوراخ دار (perforate) یا فاقد سوراخ (imperforate) باشند. این ساختمان غشایی را septal pore cap (SPC) یا parenthosome می‌نامند که به نظر می‌رسد شبکه اندوپلاسمی تغییر شکل یافته است. در عده دیگری از قارچها، دیواره‌های عرضی دارای تعدادی سوراخ ریز یا کانال‌های شبه پلاسمودسماتا بوده و به نام micropore نامیده شده‌اند. این نوع در افراد راسته *Saccharomycetales* و بعضی از قارچهای ناقص مثل جنس *Geotrichum* وجود دارند [در گونه *Candida albicans* فقط یک میکروپور وجود دارد که قطر آن ۲۵ نانومتر است و اجازه عبور هسته و میتوکندری را نمی‌دهد]. اگر تمام هسته‌های موجود در درون میسلیوم از نظر ژنتیکی یکسان باشند، به آنها homokaryotic و اگر هسته‌های موجود در میسلیوم دارای ژنوتیپ‌های مختلف باشند، به آنها heterokaryotic می‌گویند. اگر هسته‌ها از یک نوع ژنوتیپ بوده ولی بقیه مواد ژنتیکی خارج هسته‌ای (مثل ژنوم میتوکندریایی) متفاوت باشند، به نام heteroplasmon نامیده شده‌اند. [یک طبقه بندی دیگر از نظر نوع دیواره

عرضی وجود دارد: دیواره عرضی اولیه یا حقیقی (primary septum = eu septum) که در ارتباط مستقیم با تقسیم هسته تشکیل می‌شود و مشخصه قارچهای حقیقی است، دیواره عرضی کاذب (adventitious septum = distoseptum) که در غیاب و یا مستقل از تقسیم هسته‌ای تشکیل می‌شود و دیواره کامل و فاقد سوراخ بوده و مشخصه قارچهای پست است].

ریسه‌های قارچی توسط دیواره‌های مشخص سلولی احاطه شده‌اند. به علت وجود این دیواره سلولی است که قارچها بسیاری از مشخصات منحصر به فرد را دارا هستند. توانایی دیواره در جهت حفظ فشار تورژسانس بنظر می‌رسد که عامل اصلی بقا و تحول در قارچها است. دیواره سلولی به عنوان یک صافی عمل می‌کند و مواد وارد شده را به درون پروتوپلاست کنترل می‌کند، پروتوپلاست را در برابر صدمات محیطی حفظ می‌کند، به ریسه شکل داده و در تشخیص رویدادهای مربوط به تولید مثل جنسی و عکس العمل قارچها با همزیستان بالقوه گیاهی و جانوری نقش دارد. البته تعدادی از آنزیم‌ها از جمله هیدرولازها و سنتتازها که در متابولیسم دیواره نقش دارند و هیدرولازها (مثل گلیکانازها، فسفاتازها و اینورتازها) که در هضم مواد پیچیده نقش دارند، هم در دیواره جای دارند. همچنین، دیواره سلولی دارای خاصیت آنتی‌ژنیک هم است.

دیواره سلولی یک ساختمان فعال و دینامیک است که در مراحل مختلف زندگی قارچ در معرض تغییرات و اصلاحات قرار دارد. به طور کلی دیواره سلولی از دو بخش داخلی و خارجی تشکیل شده است. بخش داخلی از اجزا اسکلتی یا میکروفیبریل تشکیل شده و شامل مواد غیر محلول در آب و شدیدا کریستاله شونده است و از کیتین و بتا گلوکانها تشکیل شده است. در آسکومیکوتا و بازیدیومیکوتا این فیبرها، میکروفیبریل‌های کیتین یا دستجات خطی زنجیرهای با اتصالات بتا ۱-٤ از ان استیل گلوکز آمین هستند که در غشا پلاسمایی ساخته شده و به دیواره سلولی در حال رشد در اطراف گنبد انتهایی الحاق می‌شوند. دیواره سلولی تنها زمانی محکم می‌شود که میکروفیبریل‌ها از طریق اتصالات عرضی در همان محل تثبیت شوند. اتصالات عرضی شامل گلوکانهای شدیدا منشعب هستند، مخصوصا آنهایی که واحدهای گلوکز توسط باندهای بتا ۱-۳ و ۱-٦ به هم متصل می‌شوند. چنین بتا گلوکانهایی اغلب در محلولهای قلیایی غیر محلول هستند. بخش بیرونی از مواد بی شکل و غیر فیبریلی (ژله‌ای) تشکیل شده است و شامل پلی‌ساکاریدهای محلول در آب بوده و اغلب شامل آلفا گلوکانها و گلیکوپروتئین است. گلوکانهای محلول در قلیا شامل زنجیرهای منشعب و یا غیر منشعب با اتصالات آلفا ۱-۳ و ۱-٤ هستند که نقش ساختمانی نداشته و اصولا در تشکیل ماتریکس دیواره سلولی نقش دارند. درجه اتصالات عرضی فیبرها تعیین کننده انعطاف پذیری دیواره بوده و اندازه سوراخ‌ها (نفوذ پذیری) یک ویژگی ماتریکس دیواره است. جز سوم و مهم شیمیایی دیواره سلولی در قارچها پروتئین است. علاوه بر آنزیم‌های مسئول در ساختن و یا لیز شدن دیواره سلولی و یا در هضم خارج سلولی، تعدادی پروتئین‌های ساختمانی هم وجود دارند. اغلب پروتئین‌های دیواره سلولی به فرم تغییر یافته گلیکوزیله شده (اتصال زنجیرهای اولیگوساکاریدی به پلی پپتیدها) هستند. پروتئینهایی که در سطح دیواره سلولی قرار دارند صفات سطحی همانند اتصال و شناسایی را تعیین می‌کنند. در زیگومیکوتا، فیبرهای کیتین بعد از سنتز با غیر استیله شدن جزئی و یا

کامل تغییر می‌یابند و تولید پلی بتا ۱و٤ گلوکزآمین را می‌کنند که کیتوزان خوانده می‌شود. فیبرهای کیتوزان دارای اتصالات عرضی با پلی ساکاریدهای حاوی گلوکورونیک اسید و انواع قندهای خنثی است و بخش ماتریکس همانند آسکومیکوتا و بازیدیومیکوتا است، البته در اوومیکوتا نقش ساختمانی کیتین به عهده سلولز است که تجمعی از زنجیرهای خطی بتا ۱و٤ گلوکان است. ترکیبات متفرقه دیگری هم ممکن است در دیواره سلولی قارچها دیده شود که از جمله آنها می‌توان به چربی‌ها، ملانین‌ها، پلیمرهای گالاکتوزآمین و پلی‌اورونوئیدها (polyuronoids) اشاره نمود (ترکیب اصلی دیواره سلولی کربوهیدرات است).

[در قارچها گلوکانها معمولا به پلی‌ساکاریدهایی اطلاق می‌شود که بطور کامل یا عمده از مولکول‌های گلوکز تشکیل شده و با اتصالات آلفا یا بتا به هم متصل می‌شوند. این اتصالات ممکن است به صورت بتا ۱⟵۳ و ۱⟵٦ باشند. کیتین پلی‌مری از واحدهای ان استیل گلوکزآمین است که به صورت پیوندهای β, ۱⟵٤ به هم متصل شده‌اند].

غشا سیتوپلاسمی مرز بین سلول و محیط خود است و طیف وسیعی از آنزیم‌های ناقل (حمل کننده) را حمل می‌کند. این‌ها شامل osmoenzymes بوده که کاتالیست‌هایی هستند که واکنش‌های شیمیایی را در سطح مولکولی با انتقال همزمان یک گروه شیمیایی یا یک یون در عرض غشا انجام می‌دهند و دوم سیستم مسئول در بیوسنتز ناقل‌ها است، مانند کیتین سنتازها که مواد را از سیتوسل دریافت می‌کنند و فراورده‌های ماکرومولکولی را به دیواره می‌چسباند. هر دو گروه، از آنزیم‌های ذاتی غشا هستند. پروتئین‌های دیگر شامل آنهایی هستند که در انتقال پیام مسئول هستند. غشا سیتوپلاسمی از نظر وزنی نیمی از پروتئین و نیمی از چربی تشکیل شده است. فراوانترین پروتئین غشا همان پمپ پروتونی ATP*ase* است که موجب هیدرولیز Mg-ATP شده و به ازا هر ADP تولید شده یک پروتون تولید می‌کند. سنتز اجزا میکروفیبریلی دیواره مانند کیتین، بتا ۱، ۳ و بتا ۱، ٤ گلوکان هم تنها در غشا سیتوپلاسمی صورت می‌گیرد. فسفولیپیدهای غشا مشابه با دیگر یوکاریوت‌ها هستند و شامل فسفاتیدیل کولین، فسفاتیدیل اتانول آمین و فسفاتیدیل اینوزیتول هستند. استرول‌های غشا دارای نقش کلیدی در حفظ سلامتی غشا یوکاریوت‌ها هستند. استرول عمده غشا در قارچ‌ها ارگوسترول است، ولی در جانوران کلسترول و در گیاهان فیتوسترول است. تفاوت در استرول می‌تواند اساسی را برای انتخاب عوامل شیمیایی ضد قارچی تامین نماید. تعدادی از مواد به طور مستقیم بر روی آن تاثیر می‌گذارند، مانند آنتی بیوتیک‌های پلی‌انی مثل نیستاتین و آمفوترسین بی و تعدادی هم از سنتز آن بازداری می‌کنند، مانند قارچ‌کش‌های گروه azoles و allylamine. در اوومیست‌ها، استرول غشا از نوع فوکوسترول است که استرول شبیه به گیاهان است. *Pythium* و *Phytophthora* نمی‌توانند استرول مورد نیاز خود را سنتز کنند و نیازمند تامین استرول هستند.

رشد ریسه‌های قارچی به صورت انتهایی (tip growth) است، هر چند که مکانیسم آن به طور دقیق شناخته نشده است. طول ریسه، معمولا نا محدود بوده و بسته به شرایط رشدی و گونه قارچ دارد. رشد ریسه فقط در بخش نوک

آن (extension zone) صورت می‌گیرد و در ریسه‌های سریع الرشد (*Neurospora crassa*)، می‌تواند در هر دقیقه تا ٤٠ میکرومتر باشد. بعد از منطقه رشدی، ریسه بطور فزاینده‌ای مسن شده و بخش‌های مسن آن دچار اتولیز یا هترولیز می‌شوند. به هنگام رشد ریسه، پروتوپلاسم به طور مداوم از بخش مسن به سمت نوک حرکت می‌کند و مواد مورد نیاز رشدی را تامین می‌کند. مطالعات میکروسکوپ الکترونی نشان داده است که انتهای در حال رشد ریسه دارای دو نوع ساختمان کروی غشا دار (وزیکل) است که از نظر اندازه در دو گروه قرار می‌گیرند و به نام ماکرو وزیکل (با قطر بیش از ۱۰۰ نانومتر) و میکرو وزیکل (با قطر کمتر از ۱۰۰ نانومتر) نامیده شده‌اند. در بسیاری از قارچهای حقیقی این وزیکل‌ها به همراه بعضی از ساختمانهای دیگر بطور فشرده‌ای مجاور هم در نوک ریسه مجتمع شده‌اند و ساختمانی را تشکیل داده‌اند که به نام spitzenkörper = apical body نامیده شده است. معلوم شده که این ساختمان در ارتباط با رشد و جهت دراز شدن ریسه‌ها است و با توقف رشد ریسه، این ساختمان هم ناپدید می‌شود. ماکرو وزیکل‌های موجود در نوک ریسه ظاهرا از نوع ترشحی بوده (secretory vesicles) و حاوی آنزیمها و پلیمرهای پیش ساخته هستند که برای تشکیل ماتریکس بی‌شکل دیواره سلولی قارچ مورد نیاز است. نقش اصلی میکروووزیکل‌ها در رشد نوک ریسه چندان مشخص نیست، ولی بعضی از محققین عقیده دارند که لااقل بعضی از آنها در انتقال آنزیم کیتین سنتاز از سیتوپلاسم به غشا پلاسمایی در نوک ریسه نقش دارند و در آنجا این آنزیم تشکیل میکرو فیبریل‌های اسکلت کیتینی دیواره سلولی قارچها را کاتالیز می‌کند. اگر این گفته درست باشد، آنها در حقیقت همان کیتوزوم‌ها (chitosomes) هستند که در سلولهای قارچ یافت می‌شوند. Spitzenkörper در قارچهای آسکومیکوتا و بازیدیومیکوتا وجود داشته و در زیگومیکوتا و اوومیکوتا وجود ندارد. ترشح آنزیم‌های تجزیه کننده نیز در بخش نوک ریسه‌ها انجام می‌گیرد.

در سطح ریسه تعدادی از قارچها (و حتی در سلولهای مخمری)، فیبریل‌های باریک و درازی وجود دارند که شبیه به پیلی یا فیمبریاهای باکتری‌ها هستند و با نام فیمبریای قارچی (fungal fimbriae) نامیده شده‌اند که از پروتئین تشکیل شده‌اند و به طول ۳۰ میکرومتر و قطر ۷ نانومتر هستند، ولی عمل اصلی آنها معلوم نیست. به نظر می‌رسد در انواعی از واکنش‌های سلولی در سطح سلول قارچ دخالت دارند و در قارچهای مولد سیاهک بیشتر مطالعه شده‌اند.

همچنین، لوله‌های تندش، ریسه‌ها و اسپورهای بعضی از قارچها (بویژه انگل‌های گیاهی) توسط مواد خارج سلولی (extracellular matrix) احاطه شده‌اند. در برخی از گونه‌ها، این مواد دارای خاصیت چسبانندگی هستند. از طرف دیگر مواد موسیلاژی موجود در سطح اسپور بعضی از قارچها، آنها را از خشک شدن و از اثرات سمی ترکیبات پلی فنله آزاد شده توسط بافت‌های آلوده گیاهی حفظ می‌کند. در مواردی موسیلاژ ممکن است، مواد شیمیایی بازدارنده از جوانه زدن اسپور را دارا باشد. گاهی اوقات، اسپوروفورهای تعدادی از قارچهای مختلف توسط کریستال‌های اکسالات کلسیم پوشیده شده‌اند و در بعضی از گونه‌ها که در بقایای گیاهی سکونت دارند، تراکم این کریستال‌ها چنان زیاد است که به میسیلیوم ظاهر سفید و پوسته مانند می‌دهند. اطلاعات کمی در باره تشکیل این این ساختمانها وجود دارد. در مورد کریستالهایی که ریسه‌های قارچ *Hysterangium crassum* را می‌پوشانند پیشنهاد شده است که بعد

از اتصال اگزالیک اسید با یونهای کلسیم موجود در محیط تشکیل می‌شوند. همچنین اگزالیک اسید در تشکیل کریستالهای اکسالات کلسیم در ریسه‌ها و بافتهای میزبان در قارچ بیماریزای گیاهی *Sclerotium rolfsii* دخیل هستند که در این گونه و تعدادی از گونه‌های خویشاوند در طی بیماریزایی مقدار زیادی اگزالیک اسید تولید می‌کنند. برخی از محققین عقیده دارند که تشکیل کریستالها تحت کنترل پروتوپلاست بوده و مدارک متقاعد کننده‌ای وجود دارد که کریستالهای برخی از گونه‌ها ابتدا در لایه بیرونی دیواره سلولی تشکیل می‌شوند. نقش دقیق کریستال‌ها معلوم نیست، ولی به نظر می‌رسد که در تنظیم کلسیم و در تقویت دیواره‌های بعضی از گونه‌ها و نیز حفاظت قارچ در برابر بندپایان تغذیه کننده از آن نقش دارند. ملانین و یا دیگر مواد رنگی که در دیواره سلولی وجود دارند، موجب محافظت آن در برابر اشعه ماورا بنفش و یا تجزیه آنزیمی توسط دیگر میکروارگانیسم‌ها می‌گردد.

در طی بعضی از مراحل زندگی قارچها، میسیلیومها به صورت بافت‌های به هم بافته شده سست و یا سفت سازماندهی می‌شوند. به این بافت plectenchyma می‌گویند. بافت پلکتانشیم را به دو گروه تقسیم می‌کنند: اگر در این بافت، ریسه‌ها حالت انفرادی خود را حفظ کنند، به آن بافت prosenchyma می‌گویند. در مواردی که ریسه‌ها حالت انفرادی خود را از دست می‌دهند و مشابه با بافت پارانشیمی گیاهان می‌شوند، به آن pseudoparenchyma می‌گویند. استروما یک ساختمان فشرده رویشی بسیار شبیه به بالشتک یا تشک مینیاتوری است که اغلب روی آن و یا داخل آن اندام‌های باردهی تشکیل می‌شوند.

تغییر و تبدیلات ریسه‌ها (modification of hyphal structures)

الف) ریزومورف‌ها (rhizomorphs)

در بسیاری از قارچهای حمله کننده به ریشه گیاهان، رشته‌های ضخیمی از اجتماعات ریسه‌ها تشکیل می‌شود که همانند ریشه گیاهان دارای یک مریستم انتهایی کاملا مشخص بوده و یک پوسته‌ای از سلولهای کوچک‌تر، سیاه رنگ (به دلیل رسوب ملانین در دیواره‌های آنها) و با دیواره ضخیم، یک قسمت مرکزی از سلولهای بی رنگ، با دیواره نازک و دراز را احاطه می‌کند و ریسه‌ها حالت انفرادی خود را از دست می‌دهند. به این ساختمان، ریزومورف می‌گویند. از سطح ریزومورف ریسه‌های رویشی خارج شده و در بستره پراکنده می‌شوند و مواد غذایی را جذب می‌کنند. ریزومورف‌ها می‌توانند هم از ریسه‌های هاپلوئید و یا از ریسه‌های دیکاریوتیک تولید شوند. دربخش مرکزی ریزومورف یک منطقه ای از ریسه‌های قطورتر (٤-٣ برابر عریض‌تر از ریسه‌های رویشی) وجود دارد که تحت نام vessel hyphae خوانده شده‌اند و در انتقال مواد دخالت دارند. ریزومورف در برابر شرایط نامساعد مقاوم بوده و تا پدیدار شدن شرایط مساعد به حال استراحت باقی می‌ماند. آنها بعدا رشد را دوباره آغاز کرده و برای کشف منابع جدید غذایی و گسترش قارچ در آن منطقه بکار می‌روند. مواد غذایی کسب شده توسط ریزومورف‌های غارتگر در مسافات طولانی به قسمت‌های مختلف میسیلیوم منتقل می‌گردد. بهترین مثال از وجود ریزومورف در قارچ عسلی (*Armillaria mellea*) است. سرعت رشد ریزومورف ٦-٥ برابر بیشتر ا ز سرعت ر شد ریسه‌های معمولی است.

تخمین زده شده که ریزومورف‌های به قطر ۱ میلی‌متر باید حاوی بیش از ۱۰۰۰ ریسه باشد که در کنار هم قرار گرفته‌اند. ریزومورف‌ها توسط برخی از اسکومیکوتا و بازیدیومیکوتا تولید می‌شوند .در گونه‌های جنس *Marasmius* شبکه‌ای از ریزومورف‌های هوایی تشکیل می‌شود که قادر به گرفتن برگهای در حال ریزش قبل از رسیدن به خاک هستند.

ب) رشته‌های میسیلیومی (mycelial strands)

رشته‌های میسیلیومی، اجتماعاتی از ریسه‌های موازی هستند که بر خلاف ریزومورفها فاقد مریستم انتهایی بوده و ریسه‌ها حالت انفرادی خود را حفظ کرده‌اند. این رشته‌های میسیلیومی به آسانی به هنگام استقرار قارچ روی یک منبع غذایی تشکیل شده و به محیط‌های مجاور توسعه می‌یابند. تعدادی از ریسه‌ها نیز با زاویه حاده از ریسه‌های والدی جدا شده و به موازات رشته‌های میسیلیومی رشد می‌کنند. این رشته‌ها قادر به انتقال مواد غذایی در هر دو جهت هستند و در حقیقت عمل اصلی آنها دور شدن از منبع غذایی اولیه و اشغال مکانهای جدید است. رشته‌های میسیلیومی در قارچ‌های آسکومیکوتا و بازیدیومیکوتا تولید شده و در قارچ ایجاد کننده پوسیدگی خشک در چوب‌ها (*Serpula lacrymans*) متداول هستند. در قارچ *Phalllus impedicus*، رشته‌های میسیلیومی در تولید بازیدیوکارپ نقش دارند. در این قارچ، رشته‌های میسیلیومی به صورت تجمعات فشرده‌تری دیده می‌شوند و نوک آنها وقتی از کنده‌های مدفون شده درختان بیرون می‌زنند ، بعد از رسیدن به سطح خاک بازیدیوکارپ تخم مرغی شکل را تشکیل می‌دهند (در قارچ خوراکی *Agaricus bisporus* هم این رشته‌ها تشکیل می‌شوند).

ج) اپرسوریوم (appressorium)

در قارچهای بیماری‌زای گیاهان (و گاهی در قارچهای بیماری‌زای حشرات)، تورم‌های موضعی در نوک لوله‌های تندشی و یا ریسه‌ها در سطح خارجی میزبان و در واکنش به تماس با میزبان تولید می‌شوند که باعث چسبیدن قارچ به میزبان می‌شوند. به این تورمها، اپرسوریوم می‌گویند (ساختمانهای ویژه عفونی). اپرسوریومها، بعد از اتصال به سطح میزبان، یک زائده نفوذکننده‌ای (میخ رخنه= penetration peg) تولید می‌کنند که از راه منافذ روزنه‌ای و یا به طور مستقیم وارد اپیدرم میزبان می‌شود. اپرسوریوم‌ها ممکن است ساده و یا پیچیده بوده، بی رنگ یا سیاه رنگ و دارای ملانین (مثلا در قارچ *Magnaporthe grisea*) باشند.

د) اندام‌های مکینه‌ای (haustorium)

مکینه‌ها، تورمهای جانبی در ریسه‌های بین سلولی (و یا ریسه‌های سطحی در قارچهای مولد بیماری سفیدک پودری) هستند که به طور تخصصی برای جذب مواد غذایی تکامل یافته‌اند و در اغلب قارچهای بیوتروف وجود دارند. شکل آنها ممکن است کروی، لب دار، مارپیچی یا حلزونی و یا به صورت ساختمانهای گره مانند بوده و اندازه آنها هم متغیر است. اندام‌های مکینه‌ای دیواره سلولی میزبان را سوراخ می‌کنند، ولی غشا سیتوپلاسمی را به طرف داخل فشار

می‌دهند، بدون اینکه به آن آسیبی وارد سازند. هر قدر سطح تماس بین مکینه‌ها با فضای داخل سلول بیشتر باشد، امکان بیشتری برای جذب مواد غذایی وجود دارد.

ه) تله‌ها (traps)

تله‌ها، ریسه‌های تغییر یافته‌ای هستند که برای گرفتن حیوانات کوچک مانند نماتودها، روتیفرها، پروتوزوآها و آمیب‌ها در قارچهای شکارگر استفاده می‌شوند. تله‌ها در قارچهای ناقص و تعداد کمی از زیگومیکوتا تولید می‌شوند. به طور کلی تله‌ها دارای دو نوع فعالیت شکار کنندگی هستند: ۱- از طریق چسبیدن و ۲- از طریق مکانیکی

قارچهایی که از طریق چسبیدن شکار خود را می‌گیرند، به ماده چسبنده‌ای وابسته هستند که در سطح تله‌ها تولید شده و شکار را در سطح خود نگه می‌دارد، مثلا در قارچ *Stylopage grandis*، گونه‌های جنس *Meria*، *Nematoctonus* و *Harposporium*. متداولترین تله در قارچ‌های شکارگر نماتودها، شبکه توری چسبناک موجود در قارچ *Arthrobotrys oligospora* است. برای تشکیل شبکه توری، انشعابات کوتاه جانبی روی ریسه تشکیل شده که به دور ریسه اصلی خم می‌شوند و به آن یا انشعابات مجاور متصل شده و در نتیجه یک شبکه سه بعدی پیچیده‌ای تشکیل می‌شود که نماتود در آن به دام افتاده و به وسیله ترشحات چسبنده حلقه‌ها نگهداری می‌شود. انشعابات جانبی چسبنده در جنس‌هایی مانند *Dactylella* و *Zoophagus insidians* تشکیل می‌شوند.

تله‌های مکانیکی ساختمانهای دیگری هستند که از حلقه‌های سه سلولی تشکیل شده‌اند که روی انشعابات جانبی ریسه‌ها تشکیل شده و به هنگام تماس با شکار به اندازه‌ای معادل سه برابر حالت معمول خود متورم شده و باعث گرفتن شکار می‌شوند. این تله‌ها در گونه‌های *Dactylaria candidas* و *D. gracilis* تشکیل می‌شوند.

و) اسکلروت‌ها (sclerotia)

اندامهای مقاومی هستند که از به هم تنیده شدن تعدادی از ریسه‌ها بوجود می‌آیند و از نظر شکل و اندازه متغیر هستند. اسکلروتها در شرایط نامساعد مدتهای طولانی به حالت استراحت باقی مانده و بعد از مساعد شدن شرایط دوباره جوانه زده و سیکل زندگی را تکرار می‌کنند. اسکلروت‌ها حاوی ذخایر درون ریسه‌ای از قبیل پلی فسفات‌ها، گلیکوژن، پرونئین و لیپید هستند. بزرگترین اسکلروت شناخته شده مربوط به قارچ *Polyporus mylittae* است که درشتی آن به اندازه سر انسان و وزن آن ۱۵ کیلوگرم است. اسکلروتها از نظر ساختمان به دو گروه تقسیم می‌شوند: اسکلروتهای حقیقی که در برش عرضی از سه منطقه cortex, rind و medulla تشکیل شده است و در قارچهای *Sclerotium, Sclerotinia* دیده می‌شوند. اسکلروتهای کاذب (pseudosclerotium) در برش عرضی فاقد این سه منطقه بوده و در بعضی از قارچها مانند *Rhizoctonia* دیده می‌شوند. همچنین اسکلروتها را از نظر نحوه جوانه زنی به دو گروه طبقه بندی می‌کنند. در یک گروه، جوانه زنی اسکلروت با تولید اندامهای تولید مثلی همراه است، مثلا در *Claviceps* که استرومای پریتسیومی را تولید می‌کند و *Sclerotinia sclerotiorum*، که اپوتسیومها را تولید می‌کند [carpogenic germination]. در عده دیگری از قارچها، جوانه زنی اسکلروت با تولید ریسه همراه است،

مثلا در *Rhizoctonia* [myceliogenic germination]. در قارچ *Botrytis cinerea*، جوانه زنی اسکلروت با تولید کنیدیوفور و کنیدیوم همراه است.

ز) هیفوپودیوم‌ها (hyphopodia)

زوائد کوچکی هستند که در روی ریسه تعدادی از قارچها تشکیل می‌شوند و در دو گروه طبقه بندی شده‌اند:

- capitate hyphopodium که روی ریسه تعدادی از قارچهای بیماریزای گیاهی مانند *Gaeumannomyces* تشکیل شده و به عنوان اندام مکینه‌ای عمل می‌کنند.
- mucronate hyphopodium که در ریسه‌های قارچهای راسته *Meliolales* تشکیل شده و تبدیل به سلول‌های کنیدی‌زا می‌شوند.

{ریسه‌ها در قارچهای بیماریزای گیاهی که در داخل بافت‌های میزبان هایشان رشد می‌کنند، بر اساس نوع پاتوژن، چندین الگوی رشدی را نمایش می‌دهند. به طور کلی قارچهای بیماریزای گیاهی را در یکی از سه گروه قرار می‌دهند. ۱- پرتوتروف یا نکروتروف (pertotroph or necrotroph) که از آنزیم‌ها و توکسین‌ها برای کشتن سلولهای میزبان پیشاپیش ریسه‌های خود استفاده می‌کنند و سپس، ریسه‌ها در داخل و میان سلولهای مرده یا در حال مرگ رشد می‌کنند. ۲- بیوتروف‌ها (biotrophs)، که از نظر اکولوژیکی انگل‌های اجباری بوده و مواد غذایی را فقط از سلولهای زنده میزبان می‌گیرند. ریسه‌ها اصولا بین سلولها رشد می‌کنند و از طریق انشعابات ویژه ریسه‌ای (مکینه‌ها) مواد غذایی را جذب می‌کنند. ۳- همی‌بیوتروف‌ها (hemibiotrophs)، که در اول نیازمند سلولهای زنده میزبان هستند، ولی به زودی باعث مرگ سلولهای میزبان در پیشاپیش ریسه‌ها (همانند موجودات پرتوتروف) می‌شوند، مانند *Colletotrichum lindemuthianum* (گونه *Cercosporidium personatum* عامل لکه برگی بادام زمینی از این گروه بوده، ولی مکینه تولید می‌کند).

اندامک‌های قارچی (Fungal Organells)

هسته (nucleus)

ریسه قارچها دارای تعداد زیادی هسته است که در فرم‌های فاقد دیواره عرضی، هسته‌ها به طور تصادفی در کل سیتوپلاسم ریسه‌های در حال رشد فعال پراکنده بوده و در فرم‌هایی که دارای دیواره عرضی هستند، در هر بخش ممکن است بسته به گونه، یک، دو و یا چندین هسته وجود داشته باشد. عده‌ای از قارچها دارای مکانیسم بخصوصی هستند که قارچ را مطمئن می‌سازد که تنها دو هسته سازگار از نظر ژنتیکی در داخل هر بخش ریسه وجود داشته باشد. هسته‌ها در بسیاری از قارچها کوچک بوده و با وجودی‌که شکل آنها کروی تا تخم مرغی است، اما شدیدا انعطاف پذیر بوده و قادر به نفوذ از طریق سوراخ‌های موجود در دیواره عرضی و یا از طریق ساختمانهای باریک که در نوک آنها انواعی از اسپورها تولید می‌شوند، هستند. در برخی موارد هسته‌ها باریک و دراز و یا به شکل قطره اشک درآمده و وارد لوله‌های تندشی اسپورهای در حال جوانه زنی می‌شوند. در قارچهای عالی، اندامک‌هایی در ارتباط با

هسته وجود دارند که به عنوان اجسام دوکی شکل قطبی [spindle pole bodies (SPB)] نامیده شده‌اند. SPB یک ساختمان سیتوپلاسمی کوچک و متراکم الکترونی است که در اغلب قارچهای حقیقی در مجاورت غلاف هسته‌ای قرار دارد. با وجودی که ماهیت شیمیایی آنها شناخته نشده است، ولی به عنوان مراکز سازمان دهنده میکروتوبولها در طی تقسیمات میوزی و میتوزی عمل می‌کنند. شکل SPB بسته به نوع قارچ و مرحله تقسیم هسته‌ای متفاوت است. در مرحله انترفاز، SPBها به صورت ساختمانهای پهن و میله‌ای شکل، بشقابهای چند لایه‌ای و یا توده‌های قطره مانند (گلوبولار) دیده می‌شوند. در طی پروفاز، SPBها خود را دو برابر نموده و در برخی از گونه‌ها به صورت ساختمانهای بزرگ جالب توجه دیده می‌شوند. بسته به گونه، SPBها ممکن است در خارج غلاف هسته‌ای و یا در داخل منافذ و یا پنجره‌های موجود در غلاف هسته‌ای قرار گیرند. گاهی هم ممکن است شبکه اندوپلاسمی به صورت پوشش کلاهک مانندی روی آنها قرار گیرد. میکروتوبولهای خارج شده از SPB به دستگاه دوک تبدیل شده و در برخی از گونه‌ها، میکروتوبولهای ستاره‌ای (astral) در هر قطب هسته در حال تقسیم از SPB به داخل سیتوپلاسم توسعه می‌یابند. رفتار SPB مشابه رفتار سانتریولها است. در آن گروه از قارچها که سلولهای تاژک دار (متحرک) تولید می‌کنند، SPB دیده نشده و به جای آن دو عدد سانتریول دارند که با غلاف هسته‌ای ارتباط دارند.

(SPB که تحت نامهای Spindle plaque, Nucleus associated organelle، Centrosome و یا Microtubule organizing centre نامیده شده است به عنوان مراکزی عمل می‌کند که میکروتوبولها در اثر پلیمریزه شدن زیر واحدهای توبولین رشد می‌کنند. هر زیر واحد شامل آلفا و بتا توبولین است. در آسکومیستها، SPB به صورت یک ساختمان بشقابی شکل (صفحه‌ای شکل) درست در خارج از غلاف هسته‌ای قرار دارد، در حالی که در بازیدیومیستها، به صورت یک ساختمان با دو انتهای مدور که توسط پلی به هم ربط داده شده‌اند، می‌باشند).

تقسیمات هسته‌ای در قارچها، اصولا درون هسته‌ای (intranuclear) یا بسته هستند، یعنی غلاف هسته‌ای ناپدید نشده و تا آخر مرحله تلوفاز سالم باقی می‌ماند و بعد از این، در بخش حد فاصل هسته‌های دختری تخریب شده و مجددا در اطراف هسته‌های دختری تشکیل می‌شود. در کپک‌های لعابی از جمله *Dictyostelium discoideum*، میتوز بر خلاف قارچها باز بوده و غلاف هسته‌ای ناپدید می‌شود. برای مطالعات هسته‌ها در قارچها، از روش قدیمی که شامل رنگ آمیزی با مواد شیمیایی مانند گیمسا، هماتوکسیلین آهن، استو اورسین و استو کارمین بود، استفاده می‌شد. در سالهای اخیر از رنگ‌های فلورسنت مانند دی آمینو فنیل ایندول (DAPI) و میترامایسین استفاده می‌شود. هسته معمول قارچی دارای یک هستک برجسته‌ای است که اغلب در بخش مرکزی قرار دارد. در طی تقسیم، هستک ممکن است یکی از سرنوشت‌های زیر را پیدا کند: یا باقی مانده و در نهایت تقسیم می‌یابد، یا تخریب شده و در هسته در حال تقسیم قابل رویت نیست و یا از هسته در حال تقسیم خارج شده و به صورت یک ماهیت دست نخورده وارد سیتوپلاسم می‌شود. به دلیل کوچک بودن کروموزومها در قارچها، دیدن و شمارش آنها مشکل است. برای مشخص کردن تعداد کروموزومها در قارچها، از روش ویژه‌ای از الکتروفورز به نام pulse field gel electrophoresis (PFGE) استفاده می‌شود. در این روش، کروموزومها در ژل آگارزی در معرض زمینه الکتریکی

متناوب قرار می‌گیرند که باعث حرکت آنها با سرعتهای مختلف بسته به اندازه و شکل‌شان می‌شود. ژل توسط اتیدیوم بروماید رنگ‌آمیزی شده و بعد از تابش نور UV به آن، کروموزومها به صورت نوارهای مشخص دیده می‌شوند.

میتوکندری (mitochondria)

بعد از هسته، مشهورترین اندامک قارچی میتوکندری است که در زیر میکروسکوپ نوری به صورت ساختمانهای نازک نخی شکل یا میله‌ای دیده می‌شود. میتوکندری‌ها در ریسه‌ها فراوان بوده و کم و بیش در جهت محور طولی ریسه قرار می‌گیرند که محل تنفس اکسیداتیوی هستند. کریستاهای میتوکندریها در قارچهای عالی به صورت ساختمانهای پهن صفحه مانند هستند و با کریستاهای میتوکندریها در بسیاری از موجودات از جمله اوومیکوتا که لوله‌ای شکل هستند، متفاوتند. حدود ۲۰-۱ درصد از DNA در داخل میتوکندری وجود دارد که به صورت دو رشته و حلقوی است (در مخمر *Hansenula mralcie* به صورت خطی است). آنزیم‌های مرتبط با انتقال الکترون و تولید ATP در کریستاها وجود دارند.

ریبوزومها (ribosomes) در قارچها مشابه با ریبوزومهای گیاهان و جانوران بوده و در داخل سیتوپلاسم و یا در سطح شبکه اندوپلاسمی وجود دارند. مکانهایی هستند که سنتز پروتئین‌ها در آنها انجام می‌شود و ضریب رسوب آنها 80S است. (در موجودات پروکاریوت، ریبوزوم‌ها از نوع 70 S هستند).

واکوئولها (vacoules) از اجزا معمول سیتوپلاسم قارچی هستند که توسط غشا واحد احاطه شده‌اند و محتویات آنها به صورت گرانوله است که ممکن است شامل آمینو اسیدها، رنگدانه‌ها و آنزیم‌های هیدرولیتیک باشد. غشا واکوئول، تونوپلاست نامیده شده است و دارای پمپ پروتونی ATP*ase* است که مشابه غشا پلاسمایی بوده و انرژی لازم برای انتقال املاح را تامین کرده و داخل واکوئول را اسیدی نگه می‌دارد. واکوئول در بخش‌های مسن ریسه بیشتر دیده می‌شود و در گسترش سلول و راندن پروتوپلاسم به طرف جلو نقش دارد. (مهمترین ذخیره در واکوئول نیتروژن است و یونهای کلسیم، منیزیم، روی، آهن و پتاسیم در آن تجمع یافته و فسفر به صورت مولکولهای پلی فسفات تجمع می‌یابد).

اجسام گلژی (golgi bodies) در قارچهای عالی از نظر مورفولوژی ساده بوده و از یک عنصر منفرد سیسترنه‌ای تشکیل شده است و در بعضی از موارد به عنوان "معادل‌های گلژی" شناخته شده‌اند، ولی عمل آنها شبیه به اجسام گلژی در موجودات عالی است که شامل بسته بندی و انتقال مواد در وزیکل‌ها است که از حاشیه سیسترنه‌ها تشکیل می‌شوند. در موجودات دیگر و از جمله اوومیکوتا، اجسام گلژی دارای سیسترنه‌های مطبق هستند که به سطوح جلویی و عقبی متمایز شده‌اند. ماکرووزیکل‌ها که پیشتر بحث شدند به نظر می‌رسد که از گلژی حاصل شده‌اند.

لومازومها (lomasomes) اندامک‌های غشا داری هستند که مابین دیواره سلولی و غشا سیتوپلاسمی انواع مختلفی از قارچها قرار دارند و در نواحی با فعالیت شدید بیوسنتزی در زاویه بین دیواره عرضی و دیواره ریسه یا در کناره‌های

دیواره عرضی در حال رشد وجود دارند و به نظر می‌رسند که در ارتباط با سنتز پلیمرهای دیواره عرضی یا دیواره ریسه باشند.

هیدروژنوزومها (hydrogenosomes) در موجودات بی هوازی اجباری دیده می‌شوند و وزیکل‌های غشادار کروی یا تخم مرغی به قطر ۲-۰/۵ میکرومتر هستند. آنها دارای ماتریکس دانه‌ای و یک قسمت متراکم‌تر بوده و نقش میتوکندری را دارند، ولی فاقد DNA و زنجیر انتقال الکترونها هستند.

کیتوزومها (chitosomes) وزیکل‌هایی هستند که آنزیم کیتین سنتاز را به فرم زیموژن دارا هستند و جزئی از سیستم وزیکلی است که نوک ریسه‌های در حال رشد را با نیازهای مونتاژ دیواره تامین می‌کند. قطر آنها ۷۰ – ٤٠ میکرومتر است. ۱/۳ آنها از چربی و ۲/۳ آنها از پروتئین تشکیل شده است و در میان پروتئین‌ها، آنزیم کیتین سنتاز از اجزا اصلی است.

رامپوزوم (rumposome) و ذرات گاما (gama Particles) دو ساختمان مرتبط با زئوسپورها هستند. ذرات گاما در *Blastocladiella emersonii* و به صورت اندامک‌های غشا دار به قطر ۰/۵ میکرومتر بوده و به عنوان مخازن کیتین سنتاز عمل می‌کنند. در طی اسپور زایی تولید شده و در طی جوانه زدن اسپور ناپدید می‌شوند. رامپوزوم در انتهای عقبی زئوسپور افراد جنس *Monoblepharella* قرار دارد و به صورت شبکه‌ای از لوله‌های به هم چسبیده در نزدیک غشا زئوسپور است و در برش عرضی به صورت شش وجهی دیده می‌شوند. احتمالا در فعالیت تاژک نقش دارند.

فیلازومها (filasomes) اندامک‌های دیگری هستند که در ریسه‌ها یافت شده و به صورت وزیکل‌های ریزی دیده می‌شوند که توسط مواد متراکم رشته‌ای پوشیده شده‌اند و در نوک ریسه‌های در حال رشد فعال و در مجاورت غشا پلاسمایی به فراوانی دیده می‌شوند. همچنین، این اندامک‌ها به فراوانی در کنار دیواره‌های عرضی در حال تشکیل شدن هم وجود دارند و دارای اکتین هستند، ولی عمل آنها دقیقا شناخته نشده است.

Multivesicular bodies (MVBs)، اجسام کوچک واکوئول مانند هستند که حاوی تعداد زیادی وزیکل کوچک هستند و با وجودی که اغلب توزیع تصادفی در سیتوپلاسم اسپور و ریسه‌ها دارند اما گزارشاتی از گروههای MVBs در ارتباط نزدیک با SPBهای هسته‌های در حال تقسیم شدن وجود دارد.

اخیرا علاقه زیادی به سیتواسکلت (اسکلت سلولی) در قارچها وجود دارد که یک جزء ضروری در رشد نوک ریسه و مورفوژنز است. پروتئین‌های عمده تشکیل دهنده اسکلت سلولی، اکتین و توبولین هستند که اغلب در موجودات یوکاریوت وجود دارند. بیشتر اکتین در بخش نوک ریسه و در پلاکهای محیطی قرار دارد. به نظر می‌رسد که پلاکها با فیلازومها مطابقت دارند. میکروفیلامنتها که از اکتین تشکیل شده‌اند در ارتباط با میکروتوبول‌ها، SPBها و دیواره‌های عرضی در حال تشکیل هستند. توبولین که میکروتوبولها را تشکیل می‌دهد و میکروتوبولها در ریسه‌های در حال دراز شدن زیاد بوده و بطور کم و بیش موازی محور طولی ریسه قرار دارند.

تغذیه در قارچ‌ها (Fungal Nutrition)

قارچ‌ها موجوداتی کموهتروتروف هستند و برای تامین انرژی و بیوسنتز اسکلت کربنی به مواد آلی پیش ساخته نیاز دارند که آنها را به صورت ساپروفیتی و یا انگلی کسب می‌کنند. عناصر مورد نیاز قارچ‌ها را به دو گروه تقسیم می‌کنند: اگر عناصر به مقدار بسیار کم مورد نیاز باشند، به آنها میکروالمنت (microelement= trace element) می‌گویند و به عنوان کوفاکتور و یا فعال کننده آنزیم و در ساختن ویتامین‌ها استفاده می‌شوند و برای رشد و اسپورزایی مورد نیاز هستند، مانند آهن، روی، مس، منگنز و مولیبدن. اگر عناصر به مقدار زیاد مورد نیاز باشند، ماکروالمنت (macroelements) نامیده شده‌اند. ماکروالمنت‌ها به دو گروه فلزی و غیر فلزی تقسیم بندی می شوند: ماکروالمنت‌های فلزی شامل پتاسیم و منیزیوم بوده و در متابولیسم موثرند. ماکروالمنت‌های غیر فلزی مانند کربن، اکسیژن، هیدروژن، نیتروژن، گوگرد و فسفر هستند و به عنوان اجزا ساختمانی در سنتز دیواره سلولی و پروتوپلاسم استفاده می‌شوند. بر (boron) علیرغم اینکه در گیاهان به عنوان عنصر ضروری مطرح است ولی در قارچها به عنوان عنصر ضروری محسوب نمی‌شود و کلسیم برای قارچها مورد نیاز نیست. هیدروژن از آب و اکسیژن از هوا کسب می‌شود و دیگر عناصر به فرم ترکیبات و یا یونها جذب می‌شوند.

مقدار مورد نیاز عناصر میکرو در حدود ۰/۰۵–۰/۰۰۱ پی پی ام است. این مواد همگی در عصاره مخمر (yeast extracts) وجود دارند که حاوی فاکتورهای رشدی هم است.

به دلیل اینکه ۵۰ درصد وزن خشک قارچها از ترکیبات کربنه تشکیل شده است اهمیت نیاز کربنی قارچها معلوم می‌شود. کربن به عنوان منبع انرژی و به عنوان عنصر اصلی ساختمانی قارچها عمل می‌کند و به ویژه تمام اجزا دیواره سلولی مانند کیتینْ سلولزْ همی سلولز و مواد پکتیکی از ترکیبات کربنه سنتز می‌شوند که از محیط بدست می‌آیند. کربوهیدراتها مهمترین منبع کربنه هستند و چربی‌ها و پروتئینها در درجه بعدی اهمیت قرار دارند.

در میان پنتوزها، زیلوز برای رشد مهمترین بوده و بعد از آن، آرابینوز قرار دارد. زیلوز توسط تعداد زیادی از قارچها استفاده می‌شود. از قندهای شش کربنه، گلوکز تقریبا توسط تمام قارچها مورد استفاده قرار می‌گیرد. هر چند تعدادی قادر به استفاده از گلوکز نیستند، مانند قارچهای *Leptomitus lacteus, Sclerotium rolfsii, Fusarium lini*. با وجود گلوکز استفاده از دیگر کربوهیدراتها بازداری می‌شود که به عنوان اثر گلوکز و یا catabolite repression نامیده شده است و احتمالا به دلیل بازداری از سنتز دیگر آنزیمها و یا بازداری از فعالیت دیگر آنزیمهای تجزیه کننده است. بعد از گلوکز، فروکتوز، مانوز و گالاکتوز قرار دارند. سوربوز معمولا برای قارچها سمی است ولی برای *Verticillium* تحریک کننده است. دو قندیها مانند سوکروز، مالتوز، لاکتوز و گالاکتوز هستند که اغلب به این صورت استفاده نمی‌شوند، بلکه توسط آنزیمهای هیدرولیتیک به قندهای تشکیل دهنده خود شکسته شده و تک قندیهای حاصله مصرف می‌شوند. مالتوز که از دو مولکول آلفا گلوکز تشکیل شده است توسط تعداد زیادی از قارچها استفاده می‌شود. سوکروز از آلفا گلوکز و بتا فروکتوز تشکیل شده است. قارچ‌های *Sordaria fimicola* و *Rhizopus oligospora* قادر به استفاده از سوکروز نیستند. همو پلی ساکاریدها تنها از یک مونو ساکارید تشکیل

شده‌اند، مانند زیلان، گلوکان و مانان. هترو پلی ساکاریدها از چندین مونو ساکارید تشکیل شده‌اند، مانند همی سلولز، صمغهای گیاهی و آگار. اسیدهای چرب اغلب توسط قارچ‌ها استفاده نمی‌شوند و برای آنها سمی هستند، ولی قارچ *Leptomitus lacteus* که به نام قارچ فاضلاب هم نامیده شده است، قادر به استفاده از استات‌ها و اسیدهای چرب است و از گلوکز و دیگر قندها استفاده نمی‌کند.

منابع ازت شامل نیترات، آمونیوم و نیتروژن آلی است. قارچ‌ها بدون استثنا از نیتروژن آلی به شکل آمینواسیدها (مانند آلانین و گلیسین) و آمیدها (مانند آسپاراژین و گلوتامین) استفاده می‌کنند و آمیدها منبع بهتری از نیتروژن برای قارچ‌ها هستند. نیترات‌ها مورد استفاده قارچ‌ها هستند، ولی نیتریت‌ها احتمالا برای بسیاری از قارچها سمی هستند. آمونیوم و نیتروژن آلی هم مورد استفاده قارچ‌ها هستند. آمونیوم زودتر از نیترات مورد استفاده قرار می‌گیرد. گلیسین، آلانین، گلوتامیک اسید و اسپارتیک اسید منابع خوب نیتروژن برای تعداد زیادی از قارچها هستند ولی سیستئین و متیونین که آمینواسیدهای حاوی گوگرد هستند از منابع ضعیف نیتروژن هستند. در آزمایشگاه از پپتون و کازئین هیدرولیزات (casein hydrolysate) به عنوان منابع نیتروژنه استفاده می‌شوند که حاوی مخلوطی از پپتیدهای با طول زنجیره مختلف هستند.

قارچ‌ها گوگرد مورد نیاز را از یون‌های سولفات و یا از گوگرد آلی یا معدنی احیا شده بدست می‌آورند. موجودات زنده بر اساس استفاده از گوگرد به دو گروه طبقه بندی می‌شوند. euthiotrophic که از یون‌های سولفات استفاده می‌کنند و parathiotrophic که از یون‌های سولفات استفاده نمی‌کنند و گوگرد را از آمینواسیدها و یا گوگرد آلی یا معدنی احیا شده بدست می‌آورند، مانند قارچ‌های آبزی. فسفر در ارتباط با متابولیسم کربوهیدرات‌ها و تنفس لازم است. عنصر ساختمانی در فسفو لیپید غشا سیتوپلاسمی است. غلظت بالای فسفر در محیط باعث تحریک استفاده از کربوهیدرات‌ها می‌شود. فسفر به صورت یون فسفات استفاده می‌شود. استرهای فسفات آلی و معدنی هر دو مورد استفاده قارچ‌ها هستند. در آزمایشگاهها از KH_2PO_4 و K_2HPO_4 استفاده می‌شوند که هم خاصیت بافری دارند و هم منبع تامین فسفر هستند. عمل پتاسیم در ارتباط با نفوذ پذیری غشا است و برای رشد تعدادی از قارچ‌ها مورد نیاز است. منیزیوم به عنوان کوفاکتور آنزیم‌های تنفسی است و به صورت سولفات منیزیوم برای رشد قارچ‌ها در محیط کشت استفاده می‌شود. سیدروفورها ترکیبات کلاته کننده آهن بوده و یون آهن Fe^{+3} را جذب می‌کنند و بعد از ورود به داخل سلول به صورت یون آهن Fe^{+2} تبدیل می‌شود. سیدروفورها تنها در شرایط کمبود آهن تولید می‌شوند.

ویتامین‌ها در قارچ ها به عنوان کوآنزیم و یا اجزا آنزیم‌ها عمل می‌کنند و مولکول‌های آلی هستند که در مقادیر کم مورد نیاز هستند. قارچ‌ها را از نظر توانایی سنتز ویتامین‌ها به دو گروه طبقه بندی می‌کنند: auxoautotrophic که ویتامین‌های مورد نیاز خود را می‌سازند و تعدادی از آنها مقدار زیادی از ویتامین تولید می‌کنند که به محیط منتشر می‌شود، مثل *Ashbya gossypii* و یا *Eremothecium ashbyii* که ریبوفلاوین تولید می‌کنند.

auxoheterotrophic که توانایی سنتز ویتامین‌ها را ندارند و این عدم توانایی ممکن است کامل یا جزئی باشد. در مواردی که توانایی سنتز جزئی است، اگر ویتامین به محیط اضافه شود، افزایش قابل توجهی در رشد دیده می‌شود،

مانند *Pythium butleri* که نیازمند تیامین است. در مواردی که نیاز کامل است، باید ویتامین به محیط اضافه شود. در قارچ‌ها فقط ویتامین‌های محلول در آب مورد نیاز هستند (گروه B و H) و ویتامین‌های محلول در چربی (گروه A, D, E, K) مورد نیاز نیستند. *Phytophthora, Phycomyces*، تعدادی از مخمرها و اغلب بازیدیومیست‌ها مانند *Polyporus, Marasmius, Exobasidium* نیازمند تیامین هستند. بعد از تیامین، دومین ویتامین مورد نیاز بیوتین است که باید به محیط اضافه شود. بسیاری از مخمرها و *Sordaria fimicola* نیاز به بیوتین دارند. نیاسین مورد نیاز تعدادی از مخمرها، قارچ عامل لکه سیاه سیب و *Glomerella cingulata* است و در بازیدیومیست‌ها نیاز به آن گزارش نشده است. پنتوتنیک اسید فاکتور رشدی است و بخش اعظمی از کوآنزیم آ را تشکیل می‌دهد و در متابولیسم اسید چرب مورد نیاز است. این ماده توسط مخمرها و تعدادی از قارچ‌های رشته‌ای مورد نیاز است. *Polyporus texanus* تنها قارچ رشته‌ای است که نیاز مطلق به پنتوتنیک اسید دارد.

رشد در قارچ‌ها به صورت افزایش متعادل و منظم تعداد سلول و بیومس با گذشت زمان توصیف شده است. در قارچ‌های مخمری رشد را می‌توان به ۵ مرحله تقسیم نمود: مرحله تاخیر (lag phase) که رشد با کمی تاخیر شروع می‌شود. مرحله رشد لگاریتمی (logarithmic= exponential) که اگر مواد غذایی مورد نیاز تامین شود و موانع رشدی موجود نباشد، رشد ادامه می‌یابد. مرحله رکود یا کم شدن رشد (decceleration) که سرعت رشد کاهش می‌یابد. مرحله توقف رشد (stationary phase) که تعداد سلول‌ها افزایش نمی‌یابد و مرحله اتولیز (autolysis) که با مرگ سلول‌هل همراه است و رشد نزولی است. در قارچ‌های میسیلیومی، رشد را می‌توان در سه مرحله گروه بندی نمود. مرحله تاخیری، مرحله رشد خطی و با سرعت بالا و مرحله نقصان و اتولیز شدن قارچ.

تولید مثل و اسپورزایی (Reproduction and Sporulation)

تولید مثل عبارت است از تشکیل افراد جدیدی که دارای تمام صفات و مشخصات معمول گونه می‌باشند. در مجموع دو نوع تولید مثل جنسی و غیر جنسی در قارچ‌ها وجود دارد. تولید مثل جنسی در قارچها مانند سایر موجودات شامل آمیزش دو هسته سازگار است که با عمل میوز ادامه می‌یابد. اصولا روند تولید مثل جنسی از سه مرحله تشکیل شده است: ۱- پلاسموگامی (plasmogamy) یا آمیزش دو پروتوپلاسم ۲- کاریوگامی (karyogamy) یا آمیزش دو هسته ۳- میوز (meiosis) یا تقسیم با کاهش کروموزومی که در آن تعداد کروموزومها به نصف کاهش می‌یابد. این سه مرحله در زمان و مکان معینی اتفاق افتاده و منتج به تولید اسپورهای جنسی یا میوسپورها (meiospores) می‌شود. اهمیت تولید مثل جنسی در این است که باعث وقوع نوترکیبی به میزان زیاد شده و ژنوتیپ‌های جدیدی که تشکیل می‌شوند، توانایی سازش در یک طیف وسیعی از شرایط محیطی را به قارچ اعطا می‌کنند. در بسیاری از قارچها، تولید مثل جنسی فقط یک بار در فصل تشکیل می‌شود. در تشکیل اندامهای تولید مثلی (اعم از جنسی یا غیر جنسی)، کل تال ممکن است به یک یا چند ساختمان تولید مثلی تبدیل شود و در این حالت، مراحل تولید مثلی و رویشی همزمان با هم در یک تال دیده نمی‌شوند. به این قارچها، هولوکارپیک (holocarpic) می‌گویند. اما در اغلب

بقیه قارچها، اندامهای تولید مثلی فقط از بخشی از تال تشکیل شده و بقیه تال فعالیت‌های معمول رویشی خود را ادامه می‌دهد. به این قارچها، یوکارپیک (eucarpic) می‌گویند. از این رو فرمهای هولوکارپیک تمایز کمتری در مقایسه با فرمهای یوکارپیک دارند.

اسپورهای جنسی در قارچها شامل زیگوسپور، آسکوسپور و بازیدیوسپور (اوسپور در اوومیکوتا) هستند. اندامهای جنسی در قارچها گامتانژیوم (gametangium) نامیده شده‌اند. این‌ها ممکن است سلولهای جنسی مختلف را تشکیل دهند که گامت نامیده شده‌اند و یا به طور ساده، ممکن است حاوی هسته‌هایی باشند که نقش گامت را بازی می‌کنند. اگر گامتانژیومهای نر و ماده از نظر مورفولوژیکی شبیه به هم بوده و قابل تفکیک نباشند، ایزو گامتانژیوم (isogametangium) و اگر از هم متفاوت باشند، هترو گامتانژیوم (heterogametangium) نامیده شده‌اند. گامتانژیوم نر در قارچها، انتریدیوم (antheridium) و گامتانژیوم ماده در آسکومیستها، آسکوگونیوم (ascogonium) [در اوومیکوتا اوگونیوم (oogonium)] نامیده شده است. در تعداد زیادی از قارچها، اندامهای متمایز شده جنسی دیده نمی‌شوند و ریسه‌ها و هسته‌ها از نظر عملی به عنوان گامتانژیوم و گامت عمل می‌کنند.

تولید مثل غیر جنسی که گاهی اوقات تولید مثل رویشی هم نامیده می‌شود، در بر دارنده پلاسموگامی، کاریوگامی و میوز نبوده، اندامها یا سلولهای جنسی در آن دخالت ندارند. بنا به تعریف دیگر، تولید مثل غیر جنسی شامل هر نوع روش تکثیر افراد همانند تقسیم ساده یک موجود تک سلولی به سلولهای دختری و یا یک تال چند سلولی به تعدادی از قطعات که هر کدام رشد کرده و فرد جدیدی را تولید می‌کنند، است. اسپورهای حاصل از تولید مثل غیر جنسی میتوسپور (mitospores) هم نامیده شده‌اند. روشهای تولید مثل غیر جنسی که اغلب در قارچها یافت می‌شوند، عبارتند از:

۱- قطعه قطعه شدن (fragmentation) اندامهای رویشی که هر قطعه به صورت یک فرد جدید رشد می‌کند. در برخی از گونه‌های قارچی، ریسه‌ها از محل دیواره عرضی به سلولهای تشکیل دهنده‌شان شکسته میشوند و هر قطعه مانند یک اسپور عمل می‌کند. به این اسپورها، آرتروسپور (arthrospores) یا کنیدیهای تالیک می‌گویند، مثلا در قارچ *Geotrichum* که عامل پوسیدگی ترش گوجه فرنگی است. در آزمایشگاه از این روش برای نگهداری کشتهای قارچی روی محیط‌های مصنوعی و یا انتقال بخشی از میسیلیوم به محیط کشت جدید استفاده می‌شود. در تعدادی از قارچها، قبل از جدا شدن قطعات ریسه از همدیگر، یک دیواره ضخیمی در اطراف خود تولید می‌کنند که بقا آنها را تامین می‌کند. به این اسپورها، کلامیدوسپور (chlamydospore) می‌گویند.

۲- دو نیم شدن یا تقسیم شکافی سلولهای رویشی مادری به سلولهای دختری (fission)، که هر چند در قارچها نادر است (این روش معمول تکثیر در باکتریها است)، ولی مشخصه بعضی از قارچهای مخمری (*Schizosaccharomyces*) است.

۳- جوانه زنی سلولهای رویشی یا اسپورها (budding)، که هر جوانه تبدیل به یک فرد جدیدی می‌شود. جوانه زنی شامل تشکیل زائده کوچکی در سطح سلول مادری است. به هنگام تشکیل جوانه، هسته سلول مادری به روش میتوزی تکثیر یافته و یک هسته وارد جوانه شده و سپس اندازه جوانه بزرگ می‌شود و نهایتا با جدا شدن از سلول مادری، فرد جدیدی را تولید می‌کند. به این اسپورها، بلاستوسپور (blastospores) می‌گویند. در مواردی، زنجیری از جوانه‌ها پشت سر هم قرار می‌گیرند و به صورت میسیلیوم کوتاهی دیده می‌شوند که میسیلیوم کاذب (pseudomycellium) نامیده شده‌اند. جوانه زنی اغلب در قارچهای مخمری، دو شکلی و سیاهک‌ها دیده می‌شود.

٤- متداولترین روش تولید مثل غیر جنسی در قارچها، تولید اسپورهای ویژه غیر جنسی است که از نظر شکل، رنگ، اندازه، تعداد سلول و روش تولید اسپورها با هم متفاوت هستند. هر اسپور بعد از جوانه زنی تولید لوله تندش را کرده و بعد از رشد به میسیلیوم تبدیل می‌شود. در بعضی از قارچها، اسپورهای غیر جنسی در داخل یک ساختمان کیسه مانندی به نام اسپورانژیوم (sporangium) تشکیل می‌شوند و به آنها اسپورانژیوسپور (sporangiospores) می‌گویند. اسپورانژیوم توسط یک پایه‌ای به ریسه متصل می‌شود که اسپورانژیوفور (sporangiophore) نامیده شده است. در بسیاری از قارچهای حقیقی، اسپورانژیوسپورها غیر متحرک بوده و به آنها aplanospore می‌گویند. اسپورانژیوسپورهای متحرک به نام زئوسپور (zoospore or planospore) نامیده شده‌اند و به دلیل داشتن تاژک و با مصرف انرژی حرکت می‌کنند. مورفولوژی زئوسپور بسیار متغیر است. بعضی از زئوسپورها دارای یک تاژک شلاقی (whiplash) هستند که در قسمت عقبی زئوسپور قرار دارد. در عده‌ای، یک عدد تاژک پروش (tinsel) در بخش جلویی زئوسپور قرار دارد. تعدادی از زئوسپورها لوبیایی شکل بوده و دارای دو تاژک در بخش کناری خود هستند. تاژک پروش رو به سمت جلو و تاژک شلاقی رو به سمت عقب امتداد دارد (به این زئوسپورها که دارای دو تاژک مختلف الشکل هستند، زئوسپورهای نوع هتروکونت (heterokontean type) می‌گویند). تعدادی از زئوسپورها هم گلابی شکل بوده و دو تاژک با شکل مختلف در بخش جلویی آنها قرار دارد (در تعداد کمی از زئوسپورها بیش از ۲ تاژک به زئوسپور متصل می‌شود). بقیه اسپورهای غیر جنسی کنیدیوم (conidium) نامیده شده‌اند. کنیدیومها ممکن است به طور مستقیم از ریسه‌های رویشی تشکیل شوند و یا از سلولهای ویژه کنیدی‌زا که بر روی انشعابات تخصص یافته ریسه به نام کنیدیوفور (conidiophores) تشکیل می‌شوند، تولید شوند. واژه diaspore معمولا برای اشاره به هر نوع از واحدهای تکثیری عنوان شده در بالا و اسپورهایی که در تولید مثل جنسی ایجاد می‌شوند، بکار می‌رود (هر واحد انتشار مانند اسپور، اسکلروت، قطعه میسیلیومی و ... را دیاسپور (diaspore) می‌گویند).

در تعدادی از قارچها، روش دیگری از تولید مثل به نام سیکل شبه جنسیت (parasexual cycle) وجود دارد. این یک پدیده جالب ژنتیکی است که در مطالعات آزمایشگاهی آسکومیکوتا توسط Pontecorvo and Roper (1952) کشف شد و در آن، نوترکیبی ژنتیکی از طریق کراس‌اور میتوزی و هاپلوئید شدن حاصل می‌شود. به نظر

می‌رسد که این پدیده به ندرت در طبیعت تشکیل می‌شود. به طور کلی مراحل اساسی در پدیده شبه جنسیت عبارتند از:

۱ – هتروکاریوزیس (heterokaryosis) یا وجود هسته‌های متفاوت ژنتیکی در یک ساختمان هموکاریوتیک چند هسته‌ای و بقا، تکثیر و گسترش بغدی هسته جهش یافته مابین هسته‌های تیپ وحشی، ورود هسته‌های مختلف ژنتیکی به داخل یک هموکاریون، جوانه زنی یک اسپور هتروکاریوتیک و آمیزش برخی از هسته‌ها در یک هموکاریون هاپلوئید و بقا، تکثیر و انتشار هسته دیپلوئید در میان هسته‌های هاپلوئید است.

۲ – آمیزش دو هسته نامشابه ژنتیکی و تشکیل دیپلوئیدهای هترویگوس پایدار

۳ – تبادل قطعات کروموزومی (کراس اور) در طی تقسیمات میتوزی هسته دیپلوئید

٤ – هاپلوئید شدن اتفاقی از طریق یک سری از تقسیمات غیر معمول میتوزی در هسته دیپلوئید

هتروکاریونها و یا دیکاریونها را میتوان با ظهور قطاع‌های (sectors) متفاوت از نظر مورفولوژیکی از بقیه بخش‌های کلنی، مشخص نمود. در طی تقسیمات میتوزی هسته دیپلوئید، به دلیل عدم جدا شدن کروماتیدهای خواهری، هسته‌های دختری تشکیل می‌شوند که دارای تعداد کروموزوم متفاوتی از والدین هستند و ممکن است به صورت 2N+1 یا 2N-1 باشند. به این هسته‌ها آناپلوئید (aneuploids) می‌گویند. آناپلوئید 2N-1 ممکن است دوباره کروموزومها را از دست داده و تبدیل به هسته هاپلوئید شود. هر چند که این سیکل شبیه به تولید مثل جنسی است، ولی کارایی کمتری در تولید هسته‌های نوترکیب دارد. در تولید مثل جنسی، تقریبا هر اسپوری که در نتیجه میوز تشکیل می‌شود دارای یک هسته نوترکیب است، ولی در شبه جنسیت، امکان اینکه هر هسته منفرد در یک اسپور قرار گیرد، بسیار کم است.

وقتی پلاسموگامی بین گامت‌ها یا ریسه‌های رویشی روی می‌دهد، سیتوپلاسم هم مانند هسته‌ها در کنار هم قرار می‌گیرند. سیتوپلاسم هم ممکن است حامل تعیین کننده‌های ژنتیکی باشد که می‌تواند روی فنوتیپ نتاج تاثیر بگذارد. این پدیده با نام توارث سیتوپلاسمی (cytoplasmic inheritance) نامیده شده است. الگوی توارث سیتوپلاسمی از قوانین توارث مندل تبعیت نمی‌کند، زیرا صفات کنترل شده توسط توارث سیتوپلاسمی ، تنها توسط والدی که سیتوپلاسم را وارد زیگوت می‌کند، منتقل می‌شوند. در حالی‌که هتروکاریوز اصولا پیش شرط تولید مثل جنسی است، اما تمامی آمیزش‌های ریسه‌ها ماهیت جنسی ندارند. گاهی اوقات هتروکاریونهای رویشی بین استرینهای یک گونه روی می‌دهند، در حالیکه ناسازگاری رویشی ممکن است توسط ژنهای تیپ آمیزشی مسئول در تولید مثل جنسی کنترل شوند. اغلب قارچها دارای مجموعه ژنهایی هستند که در کنترل آمیزش ریسه ها دخالت دارند. سیستم‌های ناسازگاری رویشی در قارچها اصولا برای محدود کردن انتقال اجزا سیتوپلاسمی و هسته‌ها در طی مرحله رشدی عمل می‌کنند. اگرچه ریسه‌های استرینهای ناسازگار رویشی در قارچها قادر به آمیزش هستند، اما واکنش کشته شدن یا مرگ در سلولهای هتروکاریوتیک روی می‌دهد. این واکنش آنتاگونیستی barrage phenomenon خوانده شده است و اساس گروهبندی ناسازگاری رویشی و قرار دادن استرینها در گروههای ناسازگار رویشی می‌باشد. اغلب منطقه تعامل

بین دو کلنی ناسازگار، روی محیط کشت و نیز چوب بطور دقیق مشخص شده و با چشم غیر مسلح بخوبی دیده می‌شود که در آن خطوط ناحیه‌ای (zone line) کاملا مشخص هستند. از این رو مهمترین تلاش اعمال شده برای میسیلیوم قارچی، مواجه شدن با میسیلیومهای همان گونه و یا گونه خویشاوند آن است.

جنسیت و سازگاری جنسی (sex and sexual compatibility)

هر چند که سازگاری ارتباط نزدیکی با جنسیت دارد زیرا تولید مثل جنسی را پیش می‌برد، ولی نباید با جنسیت اشتباه شود. تعداد زیادی از قارچها هستند که به طور واضح اندامهای جنسی نر و ماده را روی یک تال تولید می‌کنند، ولی افراد از نظر جنسی خود عقیم هستند، چون اندامهای نر با ماده سازگاری ندارند و عمل پلاسموگامی صورت نمی‌گیرد. بسیاری از قارچهای دیگر هم اندامهای جنسی متمایز از هم را تولید نمی‌کنند و با توجه به اینکه ما نمی‌توانیم جنسیت آنها را تشخیص دهیم، آنها را به صورت تیپ‌های آمیزشی (mating types) نامیده‌اند. جمعیتی که افراد آن خود عقیم بوده و نیازمند مشارکت افراد سازگار دیگری در همان جمعیت یا جمعیت‌های مجاور برای تولید مثل جنسی هستند (دگر لقاحی اجباری) دارای تنوع ژنتیکی بالایی بوده و توانایی سازشی آنها بالا است. بر خلاف آن، در جمعیت‌های دارای افراد خود بارور، تنوع ژنتیکی کم بوده و توانایی سازشی آنها کمتر است.

بر اساس جنسیت، بسیاری از قارچها در سه طبقه قرار می‌گیرند:

۱- قارچهای هرمافرودیت یا یک پایه (hermaphrodite or monoecious) که در این طبقه هر تال حامل هر دو اندام نر و ماده است، حال اینکه سازگار بوده یا نباشند.

۲- قارچهای دوپایه (dioecious) که در این طبقه هر تال فقط حاوی یکی از اندامهای جنسی است. یک تال حاوی اندام نر و تال دیگر حاوی اندام ماده است. تعداد کمی از قارچها در این طبقه قرار می‌گیرند.

۳- قارچهای متمایز نشده از نظر جنسیت (sexually undifferentiated)، که در این طبقه ساختمانهای فعال از نظر جنسی تولید می‌شوند که از نظر مورفولوژیکی به عنوان نر یا ماده قابل تشخیص نیستند. غالب قارچها در این طبقه قرار می‌گیرند.

حال قارچهای مرتبط با طبقات بالا، بر اساس سازگاری در یکی از گروههای زیرین قرار می‌گیرند:

الف) قارچهای هموتال (homothallic fungi): قارچهایی که هر تال از نظر جنسی خود بارور است و بنابر این می‌تواند خودش و بدون کمک تال دیگر، عمل تولید مثل را انجام دهد. پس قارچهای دوپایه هموتال نیستند و حالت mating type در این‌ها دیده نشده و دگر لقاحی ندارند (در هموتال یک فرد که از یک اسپور منفرد غیر جنسی منشا گرفته است قادر به تشکیل زیگوت به طور مستقل است).

ب) قارچهای هتروتال (heterothallic fungi) که هر تال از نظر جنسی خود عقیم است، صرفنظر از اینکه هرمافرودیت است یا خیر و نیازمند کمک تال دیگر با تیپ آمیزشی مخالف برای انجام تولید مثل جنسی است. این قارچها دگر لقاحی اجباری دارند.

ج- قارچهای هموتال ثانویه(secondarily homothallic fungi):

در این گروه از قارچها که اصولا هتروتال هستند، به هنگام تشکیل اسپور، دو هسته با تیپ‌های آمیزشی مختلف به طور منظم همراه با هم وارد یک اسپور یا لااقل برخی از اسپورها می‌شوند (اسپورهای دیکاریوتیک) و لوله تندش حاصل از جوانه زنی آنها خود بارور بوده و مانند یک قارچ هموتال عمل می‌کند. این حالت را هموتالیسم ثانویه یا هموتالیسم کاذب (pseudohomothallism) نامیده‌اند، مثلا در *Neurospora tetrasperma* یا *Agaricus bisporus* یا *Exobasidium japonicum*.

هتروتالها به دو گروه تقسیم می‌شوند:

۱- هتروتالیسم مورفولوژیکی که اندام‌های جنسی نامشابه از نظر مورفولوژیکی (نر و ماده) توسط تال‌های مختلف تولید می‌شوند و آمیزش بین آنها صورت می‌گیرد.

۲- هتروتال فیزیولوژیکی که در حقیقت فاکتورهای ژنتیکی معین کننده سازگاری یا ناسازگاری هستند و خود به انواعی تقسیم می‌شوند (تال‌های واکنش دهنده از نظر تیپ آمیزشی و یا ناسازگاری متفاوت هستند، صرفنظر از وجود و یا غیاب گامتها و یا اندامهای جنسی):

I) هتروتال دو قطبی یا یک عامله (bipolar or unifactorial): در این سیستم، سازگاری به وسیله یک جفت آلل در یک لوکوس (و روی کروموزومهای مختلف) معین شده و به صورت ـ و +، a و A نشان داده می‌شود و در بعضی از قارچها مثل *Mucor, Rhizopus, Phycomyces* دیده می‌شود (a و A نمایانگر رابطه غالب و مغلوب بودن نیست، بلکه آللهای مختلف یک لوکوس هستند).

II) هتروتال چهار قطبی یا دو عامله (bifactorial or tetrapolar): در این سیستم، سازگاری با بیش از یک جفت لوکوس که روی کروموزومهای مختلف قرار گرفته‌اند، کنترل می‌شود و در بسیاری از بازیدیومیکوتا از جمله در *Schizophyllum commune* دیده می‌شود. سازگاری توسط دو لوکوس A و B که هر کدام ممکن است دارای ۲ یا چندین آلل باشند و روی کروموزومهای مختلف قرار دارند، کنترل می‌شود.

در قارچ *Schizophyllum commune* وقتی دو تال با آللهای مشترک A و یا B آمیزش داده شوند، پلاسموگامی اتفاق می‌افتد و هتروکاریونها هم تشکیل می‌شوند، ولی بقیه مراحل ادامه پیدا نمی‌کنند. اگر هتروکاریونها دارای الل مشترک A باشند، این هتروکاریونها رشد ضعیفی داشته و ریسه‌ها خمیده بوده و به طور بد شکلی منشعب می‌شوند. وجود آلل مشترک A از تشکیل قوس اتصال جلوگیری کرده، توزیع هسته‌ها را مختل می‌کند و باعث بد شکلی مورفولوژیکی و متابولیکی می‌شود. به این واکنش، flat reaction می‌گویند. اگر ریسه‌ها دارای آلل مشترک B باشند، ریسه‌ها در محل تماس توقف رشد را نشان داده و باعث تشکیل یک منطقه روشن (بدون رشد) در حد فاصل خود می‌شوند. این‌ها از کاریوگامی و میوز جلوگیری می‌کنند. به این واکنش barrage reaction می‌گویند.

در قارچها برای توصیف مرحله جنسی از واژه تلئومورف (teleomorph) و برای توصیف مرحله غیرجنسی از واژه آنامورف (anamorph) استفاده می‌شود. همچنین از واژه‌های mitosporic fungi و meiosporic fungi به

ترتیب برای توصیف مراحل غیر جنسی و جنسی استفاده می‌شود. واژه هولومورف (holomorph) برای توصیف کل قارچ در تمامی اشکال و توانایی‌هایش اعم از اینکه بیان شده یا نشده باشد، حتی در مواردی که فقط به وسیله یکی از روش‌ها تولید مثل می‌کند، بکار می‌رود. andromorph برای بیان مرحله اسپرماتیومی قارچها استفاده شده است. تعدادی از قارچها در سیکل زندگی چندین نوع مرحله غیر جنسی تشکیل می‌دهند، به هر کدام از مراحل غیر جنسی، synanamorphs می‌گویند.

هورمون‌های جنسی در قارچ‌ها برای اولین بار در سال ۱۸۸۱ توسط *دباری* در قارچ *Achlya* شناسایی شدند. هورمون جنسی که گامت‌های متحرک را جلب می‌کند، به نام erotactin نامیده شده است. هورمون جنسی که موجب القا و تمایز ساختمان‌های جنسی می‌شود، erogen و هورمون جنسی که رشد به طرف مواد شیمیایی ساختمان‌های جنسی را سبب می‌شود، erotropin نامیده شده است. شناخته شده‌ترین هورمون‌های جنسی در قارچ‌ها عبارتند از: Sirenin، Antheridiol، Trisporic acid و فاکتور α مخمر.

Sirenin از *Allomyces* تولید می‌شود و جذب کننده اسپرم (گامت نر) است (erotactin). Antheridiol و Trisporic acid باعث القا تشکیل اندام‌های جنسی می‌شوند و erogen هستند. انتریدیول همچنین می‌تواند به عنوان عامل کشش شیمیایی هم محسوب شود و erotropin بوده و از *Achlya* ردیابی شده است. تری اسپوریک اسید توسط قارچهای *Mucor mucedo*، *Blakeslea trispora* و *Phycomyces blakesleeanus* ایجاد می‌شود. بتا کاروتن که کاروتنوئید عمده موجود در موکورال‌ها است، پیش ساز سنتز تری اسپوریک اسید است. فاکتور آلفا مخمر در مخمر *Saccharomyces cerevisiae* دیده می‌شود که توسط سلول‌های α تولید می‌شود و بر روی سلول‌های a اثر می‌کند که از تقسیم (جوانه زنی) و رشد آنها جلوگیری کرده و آنها به سلول‌های بزرگتر تبدیل می‌شوند و از تکثیر DNA بازداری می‌شود. sporopolenin (اسپوروپولنین) ماده محافظتی مقاوم در دیواره زیگوسپور است که در دانه‌های گرده نهاندانگان هم یافت می‌شود.

سیکل‌های زندگی در قارچها (fungal life cycle)

در سیکل زندگی یک قارچ از نظر ژنتیکی سه مرحله هاپلوفاز (n)، دیکاریوفاز (n+n)، و دیپلوفاز (2n) وجود دارد که بر اساس اینکه رشد و تکثیر قارچ در چه مرحله‌ای صورت می‌گیرد، شش نوع مختلف از سیکل زندگی توصیف شده‌اند.

۱- سیکل هاپلوئید، در این سیکل بعد از کاریوگامی عمل میوز انجام می‌شود و هسته دیپلوئیدی تنها به هسته زیگوت محدود شده و در قارچهای آسکومیکوتا دیده می‌شود.

۲- سیکل دیپلوئید، که در این حالت، فاز هاپلوئیدی فقط محدود به گامت‌ها است و فاز دیپلوئیدی بقیه مراحل سیکل زندگی را تشکیل می‌دهد و در افراد اوومیکوتا، میکسومیست‌ها و *Blastocladiales* دیده می‌شود.

۳- سیکل دیکاریوتیک، که در این حالت، بلافاصله بعد از میوز، پلاسموگامی انجام شده و تولید دیکاریون را می‌کند و قارچ در سیکل زندگی اغلب به صورت دیکاریوتیکی رشد و تکثیر نموده و بعد از آن وارد مرحله دیپلوئیدی می‌شود. این سیکل در سیاهک‌ها و زنگ‌ها دیده می‌شود.

٤- سیکل هاپلوئید-دیکاریوتیک، که در این حالت، میسیلیومی که از جوانه زدن میوسپور تشکیل می‌شود، در حالت هاپلوئیدی رشد و تکثیر کرده و به هنگام تشکیل دیکاریون، آن هم رشد مستقل و غیر محدودی را نشان می‌دهد و در بسیاری از بازیدیومیکوتا دیده می‌شود.

۵- سیکل هاپلوئید-دیپلوئید، که در این حالت، مراحل هاپلوئیدی و دیپلوئیدی به طور منظمی تناوب دارند و رشد در هر دو حالت اتفاق می‌افتد و در *Endomycetales* و *Blastocladiales* (جنس‌های *Allomyces*, *Coelomomyces*) دیده می‌شود، (در این حالت از واژه alternation of generation استفاده می‌شود).

٦- سیکل غیر جنسی، که در آن، قارچ همیشه به صورت غیر جنسی رشد کرده و پلاسموگامی، کاریوگامی و میوزدر آنها دیده نمی‌شود و در قارچهای ناقص دیده می‌شود.

[diplomitotic nuclear cycle، وجود دو مرحله میتوزی با پلوئیدی متفاوت در سیکل هسته‌ای است و به صورت: کاریوگامی← میتوز← میوز← میتوز و کاریوگامی نشان داده می‌شود.

haplomitotic A nuclear cycle، وجود یک مرحله میتوزی هاپلوئیدی در سیکل هسته‌ای است و به صورت: کاریوگامی← میوز← میتوز و کاریوگامی نشان داده می‌شود.

haplomitotic B nuclear cycle، وجود یک مرحله میتوزی دیپلوئیدی در سیکل هسته‌ای است که به صورت کاریوگامی← میتوز← میوز و کاریوگامی نشان داده می‌شود].

اهمیت قارچها (Importance of the Fungi)

با وجودی که قارچها از هزاران سال پیش شناخته شده‌اند، اما مطالعات طبقه بندی شده روی آنها حدود ۲۵۰ سال قدمت دارد. مردمان اولیه از تخمیر بیولوژیکی آگاه بودند. با وجودی‌که امروزه معلوم شده که تخمیر توسط تعدادی از قارچهای تک سلولی به نام مخمر انجام می‌شود، اما مصریان تخمیر را هدیه خدای بزرگ Osiris به بشر می‌دانستند. رومی‌ها ظهور قارچهای کلاهکدار چتری شکل و دنبلانها را به آذرخش‌های پرتاب شده توسط Jupiter به زمین نسبت می‌دادند. حتی امروز هم تعدادی از مردم بومی مکزیک و گواتمالایی بر این عقیده‌اند که ظهور تعدادی از قارچهای کلاهکدار مانند *Amanita muscaria* تا حدودی با آذرخش و رعد و برق همراه است. استفاده از قارچهای توهم‌زا (hallucinogenic) از جمله *Psilocybe cubensis* در مراسم مذهبی بعضی از مناطق مکزیک متداول است. موضوع دیگر پرتوافکنی (درخشندگی =bioluminescense) در قارچها است. ساختمانهای تولید مثلی که به وسیله تعدادی از قارچها تولید می‌شوند، و در برخی از موارد، چوب‌هایی که توسط ریسه‌ها مورد نفوذ قرار گرفته‌اند، ممکن است نور قابل مشاهده‌ای را تولید کنند که در تاریکی باعث درخشندگی آنها می‌شود. این

درخشندگی شبانه موجب جلب توجه و وحشت مردم می‌شده است. مشاهدات در مورد قارچهای پرتوافکن به زمان ارسطو برمی‌گردد. ظاهرا مردم مدتهای مدیدی قطعاتی از چوبهای پرتوافکن را به منظور معین کردن مسیرهای حرکتشان در شب مورد استفاده قرار می‌دادند و حتی در مواردی سربازان به منظور شناسایی نیروهای خودی، قطعاتی از همین چوبها را روی کلاهخودهای خود قرار می‌دادند. نور تولید شده توسط قارچهای نور افکن تحت عنوان شب تاب (fox fire) نامیده شده است. قارچ *Armillaria bulbosa* که انگل اختیاری ریشه درختان است، طبق نظر *اسمیت* و همکاران (۱۹۹۲)، ممکن است از جمله مسن‌ترین و بزرگ‌ترین موجود زنده دنیا باشد. آنها گزارش کردند که یک کلون از این قارچ وجود دارد که حدود ۳۰ ایکر از جنگلهای میشیگان را در بر می‌گیرد و بیش از ۱۰ تن وزن داشته و سن آن هم حدود ۱۵۰۰ سال تخمین زده شده است. در مجموع، اهمیت قارچها به دلیل فواید یا زیانهایشان است که زندگی بشر را تحت تاثیر قرار می‌دهند، ولی همانطور که در شکل نشان داده شده است، مهمترین نقشی که قارچها در زمین بازی می‌کنند، به طور اختصاصی معین نشده است.

بدون شک، قارچها از مهمترین عوامل پوسیدگی و فساد در سطح زمین هستند، مخصوصا در اکوسیستم‌های جنگلی از عاملین اصلی تجزیه سلولز و لیگنین (اجزا عمده چوب) بوده و عناصر مختلف مانند نیتروژن، فسفر، پتاسیم، گوگرد، آهن، کلسیم، منیزیوم و روی را آزاد می‌کنند. قارچها به دلیل اینکه سرعت ورود مواد غذایی بعد از مرگ درختان را به اکوسیستم معین می‌کنند، در تولید بیومس (توده زنده) دخالت دارند. این گروه از موجودات مستقیما مسئول تخریب تعدادی از فراورده‌های چوبی از جمله چوبهای استفاده شده در ریل‌های راه‌آهن، دیرک‌های تلفن، برق و الوار می‌باشند. اگر فراورده‌های چوبی در برابر رطوبت حفظ نشوند، یا توسط بعضی از مواد محافظت کننده تیمار نگردند، تقریبا مورد حمله تعدادی از قارچهای پوساننده چوب قرار می‌گیرند. یکی از گونه‌های مهم پوساننده چوب، *Serpula lacrimans* است که عامل پوسیدگی خشک بوده و از عوامل مهم پوسیدگی و ایجاد خسارت در کشتی‌های جنگی چوبی، ساختمانها و فراورده‌های چوبی در اروپا است. قارچها می‌توانند از مواد مختلفی به عنوان غذا استفاده کنند و از این رو قادر به حمله به تعدادی از فراورده‌های مورد استفاده انسان از جمله پارچه، وسایل چرمی، بعضی از فراورده‌های نفتی (برخی سوخت‌ها و روغن ماشین) و تقریبا تمام مواد غذایی می‌باشند، ضمن اینکه در شرایط آب و هوایی مرطوب باعث تیرگی لنزهای دوربین‌های عکاسی، بینوکولرها و تلسکوپها می‌گردند. در تلاش به منظور حفاظت غذاها از حملات قارچها و همچنین باکتریها، تعدادی از روشها استفاده شده‌اند که می‌توان به شور کردن، خشک کردن، منجمد کردن، حرارت دادن، اشعه دادن و استفاده از مواد شیمیایی اشاره کرد.

علاوه بر فساد مواد غذایی، بعضی از قارچها تولید مواد بسیار سمی را می‌کنند که قارچ زهر (mycotoxin) نامیده شده‌اند. این مواد سمی روی برخی از مواد گیاهی تولید می‌شوند که یا به طور مستقیم به عنوان غذا و یا علوفه بری دامها مصرف می‌شوند، یا به طور غیر مستقیم به وسیله حیوانات خورده شده و از طریق فراورده‌های حیوانی وارد زنجیره غذایی انسان می‌شوند. خوردن قارچهای سمی هم باعث ایجاد مسمومیت می‌شود.

ochratoxins که توسط قارچهای *Aspergillus ochraceous* و *Penicillium viridicatum* (تولید کننده قوی‌تر از این توکسین) روی ذرت، بادام زمینی، لوبیا، ارزن و غذاهای مخلوط حیوانات تولید می‌شوند، در ایجاد یک نوع بیماری کلیه‌ای در انسان در رومانی، بلغارستان و یوگسلاوی دخیل دانسته شده‌اند. انواع A, B و C از این مواد سمی مشخص شده‌اند که نوع B سمی نیست. **aflatoxins** که توسط قارچهای *Aspergillus flavus* و *A. parasiticus* (تواناترین تولید کننده) و تعدادی از گونه‌های *Penicillium* (روی انواعی از مواد غذایی مانند بادام زمینی، گردو، ذرت، ارزن و حتی در بذر پنبه، گوشت، تخم مرغ و فراورده‌های لبنی) تولید می‌شوند، باعث ایجاد سرطان روی تمام حیوانات آزمایش شده گردیده‌اند و از بالقوه‌ترین ترکیبات سرطان‌زای شناخته شده هستند و در انسان در ایجاد سرطان کبد دخیل هستند.

fumonisins که توسط قارچ *Fusarium moniliforme* در ذرت تولید می‌شود، در ایجاد سرطان مری در انسان، یک بیماری کشنده عصبی در اسب و بیماری کشنده تنفسی در خوک دخیل بوده است. **zearalenones** یا توکسین استروژنیک که توسط گونه‌های *فوزاریوم* در ذرت تولید می‌شود و حیواناتی که از این ذرت آلوده تغذیه می‌کنند، به نشانه‌های استروژنیک مبتلا می‌شوند. در قو نشانه‌های مسمومیت شامل بزرگ شدن اندام‌های جنسی است که موجب ناباروری و سقط می‌شود. این ماده هورمون جنسی *فوزاریوم* است که بیوسنتز آن در دمای کم (۱۴-۱۲ درجه سانتیگراد) تشدید می‌شود و بیوسنتز آن را می‌توان با vapona بازداری نمود.

patulin توسط گونه‌های *Aspergillus* و *Penicillium* تولید می‌شود، سرطان‌زا است و در آب میوه‌ها (بویژه آب سیب) و نان کپک زده هم وجود دارد. در ضمن دارای خاصیت ضد قارچی و باکتریایی هم است.

trichothecenes توسط بسیاری از گونه‌های قارچ‌های ناقص مانند *Fusarium, Trichoderma, Stachybotrys, Myrothecium, Cephalosporium* و *Trichothecium roseum* تولید شده و دارای سمیت حاد سلولی بوده و شدیدا بازدارنده از سیستم ایمنی بدن هستند. **اسید پنیسیلیک (penicillic acid)** توسط *Penicillium puberulum* و *Aspergillus ochraceous* تولید می‌شود (در آرد ذرت)، دارای خاصیت سرطان‌زایی در موش است. **اسپورودسمین (sporodesmin)** که توسط *Pithomyces chartarum* در مراتع تولید می‌شود، در گاو موجب اگزمای پوستی می‌شود و این سم دارای سمیت سلولی بوده و روی سیستم‌های آنزیمی تاثیر دارد و با تیابندازول می‌توان این قارچ را کنترل نمود.

آفلاتوکسینها ترکیبات هتروسیکلیک اکسیژن‌دار هستند که ۸ نوع آنها شناخته شده‌اند. این ترکیبات در ۳ گروه G, B و M قرار داده شده‌اند. گروه B به دلیل ساتع کردن رنگ آبی در زیر نور UV و گروه G به دلیل ساتع کردن رنگ سبز در زیر نور UV به این نام نامیده شده‌اند. گروه M بر اساس اولین ردیابی آنها در شیر حاصل از دامهای تغذیه شده با آرد بادام زمینی آلوده، به این نام نامیده شده است. آفلاتوکسین B1 با DNA باند شده و از نسخه برداری آن ممانعت می‌کند و سبب توقف پروتئین سازی می‌شود و باعث سرطان کبد در انسان می‌شود. باکتری *Flavobacterium* می‌تواند به طور کامل آفلاتوکسین را از شیر آلوده تصفیه نماید.

قارچ *Claviceps purpurea* که به تعدادی از گیاهان باریک برگ از جمله چاودار حمله می‌کند، در خوشه به جای دانه ساختمان مقاوم و تیره رنگ قارچی را ایجاد می‌کند که اسکلروت نام دارد. بیماری تولید شده هم ارگوت (ergot) نامیده شده است. اسکلروت حاوی تعدادی از آلکالوئیدهای سمی است که باعث گرفتگی رگ‌ها شده و روی سیستم مرکزی عصبی اثر می‌گذارند و برای انسان‌ها که از آرد آلوده به اسکلروتها تغذیه می‌کنند و همچنین دیگر گیاهخواران اهلی و وحشی سمی هستند. به دلیل روشهای نامناسب حذف اسکلروتها به هنگام برداشت و قبل از آرد کردن، آرد تهیه شده حاوی مواد سمی بوده و به علت مصرف آن، انسانها دچار بیماریهای خطرناکی شده‌اند، مانند آتش مقدس (St. Anthony´s fire or holly fire) که به دلیل نرسیدن خون به مقدار کافی به بخش‌هایی از بدن فرد مبتلا، فرد در آن بخش‌ها احساس سوزش و سوختگی می‌کرده است. مواد شیمیایی موجود در اسکلروتها باعث سقط جنین می‌گردد و به نظر می‌رسد که زادآوری کم و مرگ و میر بالا در قرن‌های ۱۸–۱٤ در اروپا به علت مسمومیت‌های ناشی از این قارچ بوده است. به طور معمول، مسمومیت ناشی از مواد سمی ارگوت به نام ارگوتیسم (ergotism) نامیده شده است. الکالوئیدهای ارگوت را در دو گروه قرار داده‌اند. ۱– آمیدهای لیسرژیک دی متیل آمید (lysergic acid dimethylamide = LSD) و ۲– کلاوین‌ها (clavines). از گروه اول می‌توان به ارگوتامین، ارگوتوکسین، ارگوبازین و ارگوکسین اشاره نمود.

تعدادی از قارچهای کلاهک دار حقیقتا سمی هستند و در بسیاری از موارد، عدم اطلاع دقیق از خوراکی یا سمی بودن آنها، منجر به مسمومیت‌های قارچی شده است. تاثیر مسمومیت‌های قارچی متغیر بوده و به عوامل متعددی بستگی دارد. نشانه‌ها می‌توانند بلافاصله بروز کرده و یا ممکن است تا چند ساعت دیرتر بروز کنند و از دردهای معده–روده تا صدمات شدید کلیه و کبد که باعث مرگ می‌شوند، تغییر نمایند. بعضی از سمی‌ترین قارچها در جنس *Amanita* قرار دارند و مواد سمی آنها را می‌توان در دو گروه قرار داد: phallotoxins که باعث مرگ سریع فرد مسموم می‌شوند و amatoxins که اثر آنها با مقداری تاخیر همراه است، ولی ۲۰–۱۰ برابر سمی‌تر از فالوتوکسین‌ها هستند. از فالوتوکسین‌ها می‌توان به phalloidin اشاره کرد که روی ساختمان شبکه اندوپلاسمی سلولهای کبد اثر می‌کند و از سنتز گلیکوژن به وسیله سلول‌های کبد جلوگیری می‌کند. از آماتوکسین‌های مهم، *آلفا آمانیتین* است که به هسته حمله می‌کند.

مواد سمی تولید شده توسط قارچ‌های دیگر شامل سیکلوپپتیدها است که توسط گونه‌های *Lepiota* و *Galerina* تولید می‌شوند و کشنده هستند. orellanine که توسط *Cortinarius orellanus* تولید می‌شود، دارای دوره کمون طولانی (۱۵–۳ روز) است و در برابر گرما و خشک شدن بسیار مقاوم است. موسکارین توسط *Amanita muscaria* تولید می‌شود که به عنوان حشره‌کش هم استفاده شده است و *Clitocybe napipes* بالقوه‌ترین تولید کننده این سم است. psilocybin و psilocin مواد خلسه‌آوری هستند که توسط گونه‌های *Psilocybe, Stropharia, Coenocybe* تولید می‌شوند و بر روی سیستم مرکزی عصبی انسان تاثیر می‌گذارند و در بعضی از مراسم مذهبی مورد استفاده‌اند.

از نظر تولید بیماریهای گیاهی، قارچها برای انسان بسیار مهم هستند. اغلب گونه‌های گیاهی در معرض حمله تعداد زیادی از قارچها قرار می‌گیرند و پیامدهای ناشی از این حملات متغیر بوده و ممکن است از خسارتهای جزئی تا مرگ افراد یک گونه خاص تفاوت کند. بعضی از بیماریهای گیاهی مسیر تاریخ را عوض کرده‌اند و عادات اجتماعی را در مقیاس‌های منطقه‌ای یا وسیع‌تر تحت تاثیر قرار داده‌اند، مثلا سفیدک دروغی سیب‌زمینی، سفیدک دروغی انگور، سیاهک ذرت، زنگ‌های گندم، ارگوت چاودار، پژمردگی هلندی نارون [(*Ophiostoma novo-ulmi*) که باعث حذف ۱۰ درصد از نارونهای آمریکایی که از زیباترین درختان سایه‌دار است، شده است] و سوختگی شاه بلوط [(*Cryphonectria parasitica*) که باعث ریشه کنی شاه بلوط آمریکایی شده است].

عفونت‌های قارچی انسان و حیوانات به نام میکوز (mycosis) نامیده شده است. عده‌ای از آنها میکوزهای سطحی و عده‌ای داخلی هستند. بعضی از عفونت‌ها کشنده بوده ولی خوشبختانه تعداد بسیار کمی از کل قارچهای شناخته شده در انسان و حیوانات اهلی سالم بیماری‌زا هستند. معمولا عنوان می‌شود که عفونت‌های قارچی انسان در مناطق گرمسیری جهان شایع هستند، ضمن اینکه در سال‌های اخیر تعداد کل افراد مبتلا به بیماری‌های قارچی در جهان افزایش یافته است. بیماران مبتلا به ایدز، سرطان و بیماران دریافت کننده عضو پیوندی و مبتلایان به سوختگی‌ها به طور معمول به بیماری‌های قارچی مبتلا می‌شوند. بعضی از میکوزهای مناطق گرمسیری جهان شامل بلاستومیکوزیس (blastomycosis)، کوکسیدیوزیس (coccidiosis)، هیستوپلاسموزیس (histoplasmosis)، کاندیدیازیس (candidiasis)، کریپتوکوکزیس (crypyococcis) و ... هستند. *Candida albicans* از فرصت طلب‌ترین پاتوژن‌های انسانی است و می‌تواند در نتیجه هر عامل مستعد کننده‌ای بیماریزا شده و در قسمت‌های مختلف بدن مثل کبد، مجاری ادراری، روده، قلب، چشم، مفاصل و حتی سیستم مرکزی عصبی خسارت وارد کند. کریپتوکوکزیس در حال حاضر به دلیل بیماری ایدز توجه زیادی را به خود جلب کرده است و از عوامل تهدید کننده اصلی در بیماران مبتلا به ایدز است و در آمریکا در ۸-۷ درصد افراد مبتلا دیده شده است. اسپورهای قارچهای مختلف از جمله انواع ساپروفیت و بیماریزای گیاهی می‌توانند به هنگام استنشاق تولید آلرژی کنند.

فواید قارچها

قارچها از نقطه نظر تولید ترکیبات مهم دارویی گروه مهمی از موجودات هستند. مشهورترین ترکیبات شناخته شده، مواد ضد باکتریایی هستند که به عنوان پنی‌سیلین‌ها نامیده شده‌اند. پنی‌سیلین در ابتدا توسط *فلمینگ* از کپک *Penicillium chrysogenum* در سال ۱۹۲۸ کشف شد و به عنوان داروی معجزه‌گر استفاده شد. گروه بعدی از ترکیبات آنتی بیوتیکی، سفالوسپورین‌ها هستند که توسط *Cephalosporium acremonium* تولید می‌شوند و همانند پنی‌سیلین ها باعث کشتن باکتریها به دلیل جلوگیری از فعالیت آنزیم‌های مسئول در ساخته شدن دیواره باکتری‌ها می‌شوند. از ترکیبات جدیدتر، سیکلوسپورین‌ها هستند که به اسامی sandimmune و یا sandimman در بازار فروخته می‌شوند و از ترکیبات بسیار موثر در کاهش سیستم ایمنی بدن هستند و در عمل‌های پیوند اندامها استفاده می‌شود. این ترکیب‌ها در اوایل دهه ۱۹۷۰ از قارچهای *Cylindrocarpon lucidum* و

Tolypocladium inflatum جدا شده‌اند که هر دو خاکزی هستند. برخی از محققین یک گونه قارچی را کشف کرده‌اند که قادر به تولید Taxol است که در درمان سرطان تخمدان استفاده می‌شود. در اروپا از اسپورهای قارچ توپ پفکی برای بند آمدن خون و در آمریکای شمالی از ریسه‌های قارچ *Fommitopsis officinalis* که از چوبهای پوسیده جدا می‌شود برای قطع خونریزی‌های ناشی از بریدگیها، توسط چوب بران استفاده می‌شود. از اسکلروتهای قارچ *Claviceps purpurea* مواد شیمیایی جدا شده‌اند که با تنظیم مقدار آنها، مصرف دارویی داشته و برای کم کردن دردهای زایمان، جلوگیری از خونریزی‌های مرتبط با تولد بچه و تسکین سر دردهای میگرنی استفاده شده است. ریسه‌های تعدادی از قارچها با ریشه گیاهان ارتباط همزیستی دارند (میکوریز) و از این ارتباط هم قارچ و هم گیاه سود می‌برند. امروزه معلوم شده که بسیاری از گیاهان دارای این ارتباط میکوریزی بوده و رشد آنها بهتر است. در حال حاضر علاقه زیادی به استفاده از میکوریزها در جهت کمک به استقرار جنگل‌های پرمحصول، بهبود رشد گیاهان و ... وجود دارد.

تعدادی از قارچها به عنوان غذا توسط انسان مصرف می‌شوند و کشت قارچها به عنوان غذا در سال ۶۰۰ میلادی در چین شروع شده است. در اروپا، کشت قارچها در دهه ۱۶۵۰ در فرانسه آغاز شد. در حقیقت، بسیاری از قارچها را می‌توان در بسترهای ارزان قیمت که معمولا به عنوان مواد زائد در نظر می‌گیرند، مثل کاه گندم، کاه برنج، خاک اره، پهن و ساقه‌های توتون، کشت داد. این امر توسط صاحبان صنایع مورد توجه قرار گرفته است. از قارچهایی که بیشترین کشت را در دنیا به خود اختصاص داده است، *Agaricus brunnescense* است. قارچها علاوه بر مزه خوب دارای ارزش غذایی بالایی هستند. شاخص تغذیه‌ای در قارچها (میزان اسیدهای آمینه ضروری آنها در غذا) برای *Agaricus brunnescense* از بسیاری از سبزیجات غیر از سویا و اسفناج بیشتر است. بعضی از گونه‌ها دارای اثرات دارویی بوده و ضد تومور هستند و تعدادی هم به عنوان تقویت کننده غرایز جنسی (aphrodisiacs) مورد توجه قرار گرفته‌اند و به نظر می‌رسد که پیری را به تاخیر می‌اندازند. دو نوع از قارچها که به دلیل مزه خوب آنها قیمت بسیار بالایی دارند، دنبلانها (truffles) و قارچهای اسفنجی (morels) هستند. دنبلانها در ارتباط همزیستی با ریشه تعدادی از درختان از جمله بلوط بوده و اندام‌های باردهی آنها به صورت غده‌های کوچک در زیر زمین تشکیل می‌شوند. قارچ مولد سیاهک ذرت (*Ustilago maydis*)، که در بلال به جای دانه تولید تورم‌های بزرگ پر از اسپورهای تیره رنگ را می‌کند، در تعدادی از کشورها جمع‌آوری شده و در بسته بندیهایی با نام‌های huitlacoche یا cuitlacoche به فروش می‌رسد و به عنوان افزودنی‌های غذایی استفاده می‌شود. بعضی از گونه‌های پنی‌سیلیوم نیز مسئول طعم پنیرهای گران قیمت مانندBrie, Commembert, Roquefort و Danish Blue هستند. بعضی از آنها نیز در تولید انواع مختلفی از سوسیس‌ها و غذاهای تخمیری استفاده شده‌اند. از غذاهای تخمیری می‌توان از miso که در ژاپن از برنج درست می‌شود و tempeh و sufu که در اندونزی و چین از سویا درست می‌شود، نام برد. بعضی از مخمرها در ورآمدن خمیر نان استفاده می‌شوند و قادر به تولید مقدار بالایی از پروتئین هستند، ولی توانایی مخمرها برای تولید پروتئین و به هدف مصرف انسان به دلایلی تحقق نیافته است، زیرا

که مخمرها مقدار زیادی نوکلئیک اسید تولید می‌کنند که برای سلامتی انسان می‌تواند مضر باشد و پروتئین‌های مخمری از نظر تعدادی از اسیدهای آمینه ضروری مورد نیاز حیوانات دچار کمبود هستند. توانایی مخمر *Saccharomyces cerevisiae* در تبدیل گلوکز به الکل و CO_2 در صنایع نانوایی و الکل سازی مهم است. مخمرها در متابولیزه کردن نشاسته ناتوان بوده و هر نوع تخمیری که در بر دارنده غلات دانه ریز باشد باید دارای یک مرحله‌ای باشد که نشاسته را به قند تبدیل کند. این عمل می‌تواند با خیساندن بذر و حرارت دادن آرام آن برای تحریک جوانه زنی که آمیلاز فعالیت می‌کند، (malting) و نیز قارچهای و برای تبدیل نشاسته به قند انجام گیرد. قارچها در تولید تعدادی از ترکیبات مهم شیمیایی مانند ارگوسترول، کورتیزون، آنزیم‌هایی مانند آلفا آمیلاز، رنین، سلولاز، لاکتاز، کاتالاز، لیپاز و اسیدهایی مانند فوماریک، لاکتیک، سیتریک، سوکسینیک، اکسالیک و تنظیم‌کننده‌های رشد گیاهی مانند جیبرلین‌ها دخالت دارند. ویتامین B هم توسط قارچها تولید می‌شود.

انواعی از گیاهان از جمله علف‌های هرز مورد حمله قارچها قرار می‌گیرند. از این رو برای کنترل بیولوژیک می‌توان از آنها استفاده نمود. از علف کشهای قارچی (mycoherbicides) می‌توان به استرینی از قارچ *Colletotrichum gloeosporioides* اشاره کرد که اسپورهای آن تحت نام Collego به فروش می‌رسند و در امریکا برای کنترل *Aeschynomene virginica* (علف هرز مزارع برنج) استفاده می‌شود. امروزه تلاشها برای استفاده از مواد سمی قارچی به عنوان علف‌کش در حال انجام است. بعضی از قارچها روی زنجرک‌ها، مگس‌ها، سوسک‌ها، پشه‌ها، زنبورها، کنه‌ها و عنکبوتها تخصص یافته‌اند. این تخصص یافتگی میزبانی برای کنترل بیولوژیکی بسیار مفید است، چون ضرورت حفاظت از حشرات مفید در برابر صدمات وجود دارد.

اساس ارتباطات همزیستی بین بند پایان و قارچها در تولید سلولاز یا آنزیم‌های دیگر توسط قارچها است. مثلا در موریانه‌ها، زنبورهای چوب و مورچه‌های پرورش دهنده قارچها، قارچ نه تنها به عنوان منبع غذایی خورده می‌شود، بلکه مواد گیاهی بلع شده به دلیل فعالیت آنزیم‌های سلولاز و دیگر آنزیم‌ها قابل استفاده‌تر می‌شود. در بعضی از سوسک‌های *Ambrosia* و بعضی از سوسک‌های پوستخوار، قارچها در داخل کیسه‌های ویژه‌ای حمل می‌شوند که از فرورفتگی‌های کوچک روی کوتیکل حشره تا ساختمانهای غده‌ای بزرگ که ترشحاتی را تولید کرده و ظاهرا باعث تغذیه سلولهای قارچ می‌شوند، متفاوتند. این کیسه‌های ویژه که از قارچ پر شده‌اند، mycangium نامیده شده‌اند و برای این سوسکها، قارچ و یا مخلوط قارچ با بافت گیاه تنها منبع غذایی است. همچنین تعدادی از قارچها ارتباط دقیق‌تری با میزبانهای حشره‌ای داشته و در داخل بدن حشرات به عنوان همزیستان داخل سلولی رشد می‌کنند. اینها مخمرهای آسکومیستی هستند که مواد گیاهی را از تولیدات ثانویه سمی برای میزبانهای anobiid پاک می‌کنند. در نهایت از قارچها به عنوان موجودات متداول آزمایشگاهی برای مطالعات فرایندهای بیولوژیکی استفاده می‌شود.

بسیاری از گونه‌ها را می‌توان روی محیط‌های ساده آزمایشگاهی و در داخل لوله‌های آزمایش کشت داد و نیاز به فضای کم و وسایل ارزان قیمت بوده و نگهداری آنها هم در مقایسه با گیاهان و جانوران ساده است. در ضمن به سرعت رشد کرده و دوره نسلی کوتاه دارند و بسیاری از آنها تولید اسپورهای جنسی را می‌کنند که می‌توان آنها را

مورد تجزیه و تحلیل قرار داد. متداولترین قارچهای استفاده شده در این موارد *Neurospora, Saccharomyces, Schizophyllum* و ... هستند.

سیستماتیک قارچها (Fungal Systematics)

در دهه‌های اخیر تغییرات زیادی در مطالعه سیستماتیک و تکامل قارچها اتفاق افتاده است. پیشرفتهای مهم شامل معین شدن ماهیت مصنوعی سیستم‌های طبقه‌بندی ۳ یا ۵ سلسله‌ای موجودات و چند جدی بودن موجوداتی است که بطور سنتی به عنوان قارچ شناخته شده بودند، پذیرش تئوری و روش آنالیز داده‌های سیستماتیک فیلوژنتیک، توسعه و کاربرد تکنیک‌های مولکولی در قارچ‌شناسی و کشف تاکسونهای جدیدتر از جمله فسیل‌ها بوده‌اند.

انسان به عنوان یک موجود خشکی‌زی، از زمانی که خود را شناخت، در اطراف خود دو گروه عمده از موجودات را مشاهده کرد: گروهی که غیر متحرک و فتوسنتز کننده بودند (گیاهان عالی) و گروهی که بلع کننده غذا و متحرک بودند (جانوران عالی) و به این دلیل، مدتهای زیادی فکر می‌شد که موجودات زنده دنیا از دو حالت خارج نیستند و جهان زنده را به دو سلسله گیاهی (kingdom Plantae) و جانوری (kingdom Animalia) طبقه بندی می‌کردند. با افزایش اطلاعات و پیشرفت‌های تکنولوژیکی و مشاهده موجودات تک سلولی و ریز، معلوم شد که این سیستم طبقه بندی دارای اشکال است و تعدادی از موجودات وجود دارند که هم صفات بارز گیاهی و هم صفات بارز جانوری را دارا هستند و عده‌ای هم هیچکدام از صفات بارز گیاهی و یا جانوری را ندارند. در سال ۱۸۶۰، *هوگ* (Hogg) سلسله سومی به نام *Protoctista* را پیشنهاد کرد. در سال ۱۹۵۶، *کوپلند* (Copland) سلسله چهارم به نام مونرا (*Monera*) را اضافه نمود و در سال ۱۹۶۹، *ویتاکر* (Whittaker) سیستم پنج سلسله‌ای موجودات زنده را پیشنهاد کرد (زیرا گروهبندی‌های اصلی موجودات نمایانگر روابط بین آنها نبود) . در این سیستم،موجودات بر اساس دو صفت مهم تغذیه و ساختمان سلولی از هم تفکیک می‌شوند: **سلسله مونرا** (Kingdom *Monera*)، موجودات با سلولهای پروکاریوت (بدون هسته حقیقی) با روش تغذیه جذب کننده و تعداد کمی از آنها فتوسنتز کننده بوده و موجودات تک سلولی یا تک سلولی کلنی‌دار هستند. **سلسله پروتیستا** (Kingdom *Protista*)، موجودات یوکاریوت اولیه که روش تغذیه فتوسنتزی، جذب و بلع‌کننده داشته و به وسیله تاژک‌های خود حرکت می‌کنند و تک سلولی یا تک سلولی کلنی‌دار هستند. **سلسله گیاهان** (Kingdom *Plantae*)، که موجودات پرسلولی، یوکاریوت، فتوسنتز کننده و غیر متحرک هستند. **سلسله جانوران**(Kingdom *Animalia*) که موجودات پر سلولی یوکاریوت، متحرک و بلع کننده غذا و فاقد دیواره سلولی هستند. **سلسله قارچها** (Kingdom *Fungi*) که موجودات یوکاریوت، جذب کننده مواد غذایی، تک سلولی یا پر سلولی و اصولا غیر متحرک هستند. هدف اصلی ویتاکر آغاز تلاش برای ایجاد گروههای تک جدی و توسعه یک سیستم طبقه‌بندی سلسله مراتبی به منظور انعکاس روابط این گروهها بود. با افزایش اطلاعات در سالهای اخیر و استفاده از داده‌های مولکولی، نادرست بودن این سیستم‌های طبقه بندی معلوم گردید و مشخص شد که گروه‌بندی موجودات بیانگر روابط تکاملی آنها نمی‌باشد و از این رو سیستم‌های

طبقه بندی دائما در حال تغییر و تحول بوده‌اند. طبقه‌بندی ۸ سلسله‌ای موجودات که توسط Cavalier-Smith (1993) عنوان شده است، شامل سلسله‌های *Eubacteria*, *Archaebacteria*, *Archezoa*, *Protozoa*, *Plantae*, *Chromista*, *Animalia* و *Fungi* است که بر اساس صفات مختلف مورفولوژیکی، فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی، ریز ساختاری و مولکولی (مخصوصا ترادف بازهای rDNA) بنیان گذاری شده است.

taxonomy (آرایه بندی)، اصولی است که یک سیستم طبقه بندی را تفسیر می‌کند و از دو کلمه taxo به معنی نظم و ترتیب و nomy به معنی مجموعه علوم تشکیل شده است. به عبارت دیگر، تاکسونومی علمی است که در بر دارنده توصیف و نامگذاری، قرار دادن موجودات در سیستم‌های مناسب طبقه بندی شده و ایجاد سیستم‌های شناسایی برای گروه خاصی از قارچها است. تاکسونومیست کسی است که قارچها را مطالعه و تشخیص داده، نام گونه را برای آن نمونه اختصاص می‌دهد و طبقه‌بندی می‌نماید. انواع مختلفی از تاکسونومی عنوان شده‌اند: تاکسونومی کلاسیک (classical taxonomy) که بر مبنای مشخصات مورفولوژیکی و ظاهری موجود انجام می‌شود. تاکسونومی بیوشیمیایی (biochemical) که بر اساس ترکیبات شیمیایی موجودات استوار است. تاکسونومی عددی (numerical) که بر اساس داده‌های ریاضی و کامپیوتری استوار است. تاکسونومی مولکولی (molecular) که بر اساس داده‌های مولکولی استوار است. تاکسونومی سلولی (cytotaxonomy) که بر مبنای کروموزوم‌های سوماتیکی آن موجود استوار است.

nomenclature (نامگذاری)، اختصاص دادن اسامی درست و علمی به موجودات که باید مطابق با قوانین و اصول نامگذاری باشد. identification (شناسایی)، روندی است که در آن با استفاده از کلیدها، تصاویر و حتی میزبان، یک موجود تشخیص داده می‌شود. systematics (سیستماتیک)، مطالعه انواع موجودات زنده و روند تکاملی آنها را می‌گویند و شامل زیر علوم نامگذاری و تاکسونومی است. ontogeny (اونتوژنی)، تغییر و تحولاتی است که در یک موجود از ابتدای زندگی تا انتهای حیات خود رخ می‌دهد، به عبارتی تکامل فردی است. phyllogeny (فیلوژنی)، تغییر و تحولاتی است که در نوع یک موجود زنده در طول تاریخ تکامل آن اتفاق افتاده است، به عبارتی تکامل نوعی است. فیلوژنی بر اساس مطالعات سلول شناسی، شیمی دیواره سلولی، مورفولوژی مقایسه‌ای، صفات ریز ساختاری و تا حد کمتری فسیل‌ها استوار بوده و در سالهای اخیر با ابداع و بکار گیری روش‌های مولکولی پیشرفت‌های قابل توجهی داشته است.

monophyletic (تک جدی)، موجوداتی که دارای فقط یک جد مشترک و تمام نتاج آن هستند، یا خط سیر تک جدی را گویند. polyphyletic (چند جدی)، موجوداتی که اجداد مختلفی دارند، یا خط سیر چند جدی را می‌گویند. مفهوم قدیمی قارچها که شامل اوومیکوتا و کپک‌های لعابی می‌شد، مشخصا تک جدی است.

paraphyletic، گروهی که شامل بعضی از خویشاوندان یک جد مشترک (ولی نه همه آنها) هستند. بر اساس این توصیف، مفهوم سلسله گیاهی که شامل *Fungi* نیز باشد باید یک تاکسون پارافیلتیک باشد زیرا که برخی از نتاج جد مشترک قارچها و گیاهان که حیوانات باشند، از گروه خارج شده‌اند. گیاهان و قارچها موجودات پارافیلتیک هستند. در

سیستماتیک قارچی، تلاشها در جهت طبقه‌بندی موجودات به صورت سلسله مراتبی و در جهت ایجاد گروههای مونوفیلتیک بوده است، تا روابط گروهها مشخص شود. طبقه بندی بر اساس روابط تکاملی را phylogenetic classification می‌گویند و تاکسونها (اسامی گروههای موجودات)، مطابق با خط سیرهای تکاملی تک جدی می‌باشند. با وجودی که می‌توان موجودات را بر اساس صفات اختیاری نیز طبقه بندی نمود، اما طبقه بندی فیلوژنتیک در حقیقت کمکی برای درک تغییرات تکاملی بوده و اینکه می‌توان پیشگویی‌هایی را در باره خویشاوندان نزدیک آنها بیان نمود. صفت (character)، هر نوع ویژگی یا مشخصه‌ای از یک موجود است که می‌تواند به عنوان معیاری برای مقایسه با موجودات دیگر به کار رود. بیان‌های مختلف یک صفت را حالات صفت (character states) می‌نامند. صفات اساس ساخت درختان هستند و تمام انواع صفات (مورفولوژیکی، آناتومیکی، ریز ساختاری، بیوشیمی، ترادف بازهای نوکلئیک اسیدی، و دیگر مشخصات) باید در آنالیزهای فیلوژنتیکی استفاده شوند. این اطلاعات ممکن است در سطوح مشخص تاکسونومیکی برای فیلوژنی مفید باشند. صفات جامع مورفولوژیکی شامل شکل کلی تال قارچی و شکل، رنگ و اندازه ساختمانهای تولید اسپور هستند. مورفولوژی و اصول چرخه‌های زندگی قارچها در سال ۱۸۸۷ برای طبقه بندی استفاده شده‌اند (ساکاردو). صفات جامع مورفولوژیکی برای ایجاد تاکسونهای در سطح بالا (مثلا در آسکومیکوتا و بازیدیومیکوتا) استفاده شده‌اند. صفات آناتومیکی را می‌توان با میکروسکوپ مرکب در لامهای تهیه شده مشاهده نمود. صفات آناتومیکی شامل آرایش ریسه‌های تشکیل دهنده بافت‌های ساختمانهای تولید کننده اسپور، آرایش آسکها و بازیدیومها و ساختارهای عقیم در داخل ساختمانهای تولید کننده اسپور و آنالیز ریسه‌ها می‌باشند. از دهه ۱۹۶۰ صفات جدیدتری در اثر توسعه میکروسکوپهای الکترونی و نیز بهبود روشهای تهیه نمونه حاصل شدند. اگر چه این صفات اصولا مورفولوژیکی و آناتومیکی هستند، اما وضوح بیشتری دارند، مانند ساختمانهای مرتبط با تاژک، تقسیمات هسته‌ای، ساختمان دیواره آسک، اندامکهای جدیدتر و روابط فضایی اندامک‌ها، اونتوژنی کنیدیومها و ساختمانهای داخلی میتوکندری. برخی از صفات بیوشیمیایی برای نشان دادن شباهت‌های بین قارچها و حیوانات و تفاوتهای بین قارچها و مهم بوده‌اند. روشهای شیمیایی مانند کروماتوگرافی و الکتروفورز پروتئین در مقایسه رنگدانه‌های قارچی و ایزوزیم‌ها مفید بوده‌اند. در مخمرها که صفات مشخص و متمایز مورفولوژیکی وجود ندارند، آزمونهای استفاده از مواد غذایی، که بیانگر روندهای آنزیمی هستند، ضروری می‌باشند. نوع پوسیدگی در بازیدیومیکوتای عامل پوسیدگی چوب و روابط میزبانی در قارچهای بیماریزای گیاهی هم در طبقه بندی استفاده شده‌اند. هر دوی این صفات نمایانگر روندهای پیچیده فیزیولوژیکی هستند. گسترش جغرافیایی نیز به عنوان یک صفت و اغلب در مورد قارچهایی که دارای گسترش محدودی هستند، بکار رفته است. اخیرا روشهای مولکولی تعدادی از صفات مطلوب و مناسب را تامین نموده‌اند. تعدادی از ژنها برای قارچها ترادف یابی شده‌اند، مانند چندین ژن میتوکندریایی و چند ژن کد کننده پروتئین. اغلب مطالعات فیلوژنتیکی ترادف‌های قارچی روی ژنهای RNA ریبوزومی کد شده توسط هسته متمرکز شده‌اند (لااقل به دلایل ملاحظات کاربردی همانند تعداد کپی بالای آن، نسبت بازی غیر معمول، دسترسی به پرایمرهای rDNA. همچنین بخش‌های مختلف در ژنهای rRNA با سرعتهای

مختلف تکامل یافته و تفکیک‌ها در سطوح مختلف تاکسونومیکی را سبب می‌شوند). چون rDNA در تعداد زیادی از قارچها مطالعه شده است، داده‌های زیادی برای مقایسات وجود دارد. این بویژه در سطوح بالای تاکسونومیکی حقیقت دارد که بر اساس ژن زیر واحد کوچک RNA ریبوزومی(18S) استوار است. البته اغلب درختان فیلوژنتیکی مربوط به این مطالعات، فرضیه‌های فیلوژنتیکی ژن‌ها بوده و تاریخ تکاملی موجود را بیان نمی‌کنند. البته ما فرض می‌کنیم که این درختان ژنی تقریبا بیانگر تکامل موجودات هستند. مطالعه ژنهای بیشتر باید به آزمون بهتر این فرضیه‌های فیلوژنتیکی کمک نماید. صفات را می‌توان به دو گروه طبقه‌بندی نمود: صفات ابتدایی یا plesiomorphs و صفات پیشرفته یا apomorphs. صفات ابتدایی مشترک بین موجودات را symplesiomorphs و صفات پیشرفته مشترک بین موجودات را synapomorphs می‌گویند. گروههای مونوفیلتیک دارای صفات پیشرفته هستند. گروههای پارافیلتیک دارای صفات ابتدایی هستند. گروههای پلی‌فیلتیک دارای صفات همگرا هستند که ناشی از تکامل همگرا است. خط سیرهای با خویشاوندی نزدیک که یک جد مشترک جدیدتری را با یکدیگر دارا هستند، نسبت به دیگر خط سیرهایی که در یک مطالعه ویژه داخل شده اند، به نام گروههای خواهری (sister groups) مشخص شده‌اند. قارچها و جانوران گروههای خواهری هستند.

ساخت و ارزیابی درختان:

صفات، بلوکهای ساختمانی درختان فیلوژنتیکی هستند. یک ماتریکس داده با کدهای حالات صفات از هر صفت برای هر تاکسون باید قبل از آغاز آنالیز ایجاد شود. روشهای زیادی برای ساخت و ارزیابی درختان وجود دارد. سه نوع آنالیز متداول شامل maximum parsimony, maximum likelihood و distance می‌باشند. نسخه‌های زیادی از هر روش به صورت بسته‌های نرم افزاری کامپیوتری وجود دارد که آنالیز تعداد زیادی از تاکسونها و صفات را ممکن می‌سازد. روشهای distance یا phenetic درخت را بر اساس شباهتهای کلی صفات مورد مقایسه بین تاکسونها می‌سازند. این روشها اصولا بر اساس اینکه چگونه شباهتها را اندازه می‌گیرند و چگونه از این مقادیر برای ساخت درختان استفاده می‌کنند متفاوت می‌باشند. اگر چه معمولا حقیقت دارد که موجودات با خویشاوندی نزدیک تعداد زیادی از حالات صفات مشترک را در مقایسه با موجودات با ارتباط دور دارا هستند (اساس کلاستر بندی تاکسونها)، روشهای فنتیک اطلاعات را برای ارزیابی حالات صفات ناسازگار برای هموپلازی تامین نمی‌کنند (هموپلازی واژه‌ای است که ناسازگاری‌های رخ داده بین حالات صفاتی را که به دلیل تکامل همگرا/موازی و یا برگشت صفات و حالات صفتی که فقط یک‌بار ایجاد شده‌اند و از این رو همولوگ هستند، را بیان می‌کند). برخی از داده‌ها مانند هیبریداسیون DNA و برخی داده‌های الکتروفورز پروتئین بطور متداول با روشهای فنتیکی آنالیز می‌شوند. علی‌رغم این، صفات پیوسته و یا مستقل را می‌توان با این روش آنالیز کرد.

روش maximum parsimony بر اساس این فرض است که درختانی که نیازمند ساده‌ترین فرضیه (تعداد حداقل) تغییرات حالات صفت هستند درختان واقعی می‌باشد. این روش ارزیابی تعداد زیادی از درختان ممکن برای یک مجموعه را داده است. وقتی درخت انتخاب شد روش فرضیه‌هایی را برای حالات جدی تاکسون تامین کرده و هر

کدام از حالات صفات را در مجموعه داده به عنوان یک صفت مستقل مد نظر قرار می‌دهد. در نتیجه صفات پیوسته مورد استفاده قرار نمی‌گیرند. این روش بر اساس اصول کلادیستیک استوار است که در آن گروههای مونوفیلتیک بر اساس صفات مشترک پیشرفته توصیف می‌شوند. همانند روش قبلی گاهی اوقات بین صفات تناقض وجود دارد. این روش‌ها توسط سیستماتیستها بطور گستردهای استفاده می‌شوند. البته این روش‌ها گاهی اوقات به دلیل تفاوت در سرعت تکامل بین تاکسونها و یا صفات ممکن است نتایج گمراه کننده‌ای را ارائه دهند که توسط شاخه‌های با طول نامساوی بین تاکسونهای خواهری مشخص می‌شود. روش maximum likelihood از روشهای ارزیابی درختان است که داده‌های مربوط به صفات مستقل را همانند پارسیمونی مد نظر قرار می‌دهد. البته این دو روش بر اساس مقیاسهای مورد استفاده برای ارزیابی درختان با هم تفاوت دارند. روش maximum likelihood درختی را پیدا می‌کند که بیشترین احتمال تبدیل شدن به نوکلئوتیدهای مشاهده شده در هر مکان را دارا هستند، هر چند که تحت برخی از مدل‌های ویژه احتمال، تغییر ترادف هم نداشته باشند. این روش از داده‌های فنتیکی استفاده نمی‌کند اما تخمینی از طول انشعابات را می‌دهد. بسیاری از سیستم‌ها از این روش استفاده می‌کنند، اما یک مانع بالقوه زمانی بروز می‌کند که از صفات ترادف نوکلئوتیدی و یا آمینواسیدی استفاده شود که مدل تغییرات سرعت را باید منظور کند. این روش در دستکاری مجموعه‌های بزرگ داده‌ای در مقایسه با maximum parsimony کارایی ندارد. بحث‌های زیادی بین محققین در مورد روش‌های آنالیز وجود دارد اما روشهای جدیدی طراحی می‌شوند که قوی بودن (robustness) درختان فیلوژنی و روشها را بررسی و آزمون کنند. قوی بودن درخت اشاره به درجه‌ای می‌کند که یک درخت ویژه را بتوان با استفاده از داده‌های مختلف، زیر مجموعه‌ای از داده‌ها و یا مقیاس‌های ساخت درختان و ارزیابی مجدد آنها بدست آورد.

موجودات در سری‌های گروهی و به صورت سلسله مراتبی طبقه بندی می‌شوند. به هر کدام از این سری‌های سلسله مراتبی، تاکسون (taxon) می‌گویند (هر گروه طبقه بندی یک تاکسون است). اساسی‌ترین واحد رده‌بندی گونه است. اسامی علمی موجودات از دو کلمه تشکیل شده (binomial) که کلمه اول مربوط به اسم جنس و کلمه دوم عبارت گونه‌ای (species epithet) است و این دو کلمه با هم، گونه را تشکیل می‌دهند. برای تعریف گونه، دیدگاههای مختلفی وجود دارد و به دلیل اختلاف نظر ها، مفاهیم مختلف گونه‌ای توصیف شده‌اند. **مفهوم گونه بیولوژیکی**، که گونه شامل گروهی از موجودات است که افراد به طور بالقوه توانایی آمیزش با هم داشته و از بقیه جمعیت‌ها به واسطه تولید مثل تفکیک می‌شوند. این مفهوم در مورد قارچهایی که تولید مثل جنسی ندارند، صادق نیست. **مفهوم گونه مورفولوژیکی**، که گونه شامل گروهی از موجودات است که بر اساس شباهت‌های مورفولوژیکی با هم گروه‌بندی می‌شوند و به دلیل تفاوتها از هم متمایز می‌شوند. اساس قرار گرفتن موجودات در یک گونه، فقط شباهت‌های مورفولوژیکی است و هیچگونه ارتباط خویشاوندی بین افراد یک گونه متصور نیست. **مفهوم گونه فیلوژنتیکی**، که گونه به عنوان گروهی از افراد که دارای روابط مشترک شجره نامه‌ای هستند و به وسیله تجزیه و تحلیل فیلوژنتیکی معلوم می‌شود، مشخص می‌گردد. امروزه در قارچها این مفهوم متداول شده است، مخصوصا در

مخمرها که صفات مورفولوژیکی متمایز کننده کمتری دارند. تاکسونهایی که در طبقه بندی سلسله مراتبی ذکر می‌شوند، عبارتند از : سلسله، شاخه، زیر شاخه، رده، زیر رده، راسته، زیر راسته، خانواده، زیر خانواده، قبیله، زیر قبیله، جنس و گونه. تاکسونهای پایین‌تر از گونه شامل: زیر گونه، واریته، زیر واریته، فرم، زیر فرم، فرم اختصاصی و نژادهای فیزیولوژیک هستند. اسامی بعضی از تاکسونها در قارچ شناسی با پسوندهای ویژه‌ای معلوم می‌شوند که عبارتند از: شاخه (-mycota)، زیر شاخه (-mycotina)، رده (-mycetes) زیر رده (-mycetidae)، راسته (-ales)، زیر راسته (-ineae)، خانواده (-aceae)، زیر خانواده (-oideae)، قبیله (-eae) و زیر قبیله (-inae). اسامی علمی موجودات همیشه به صورت ایتالیک نوشته می‌شوند، در غیر ایصورت باید زیر آنها خط کشید.

در طبقه‌بندی‌های جدیدتر معلوم گردید که موجوداتی که در طبقه‌بندیهای قدیمی به عنوان قارچ نامیده می‌شدند (مخصوصا در طبقه بندی ۵ سلسله‌ای ویتاکر)، موجودات چند جدی بوده و هیچگونه قرابت خویشاوندی بین آنها متصور نیست و امروزه در سه سلسله مونوفیلتیک به نامهای *Chromista*, *Fungi* و *Protozoa* قرار داده شده‌اند. در سیستم طبقه بندی قبل از سال ۲۰۰۷، سلسله *Fungi* تحت عنوان قارچهای حقیقی نامیده شده و ۵ شاخه *Chytridiomycota*, *Zygomycota*, *Glomeromycota*, *Ascomycota* و *Basidiomycota* در آن قرار داده شده بود. سلسله *Chromista* که گاهی به صورت *Stramenopila* مد نظر قرار می‌گیرد، شامل شاخه‌های *Oomycota*, *Hyphochytriomycota* و *Labyrinthulomycota* است. چهار شاخه دیگر به نامهای *Plasmodiophoromycota*, *Acrasiomycota*, *Myxomycota* و *Dictyosteliomycota* هم در سلسله *Protozoa* (گاهی *Protista*) قرار داده شده‌اند و هر چند امروزه به عنوان قارچ شناخته نمی‌شوند، ولی به طور سنتی به وسیله قارچ شناسان مورد مطالعه قرار می‌گیرند. در سال ۲۰۰۷، تاکسونومی قارچها دچار تحول زیادی گردید و این بر اساس کار بسیار ارزنده گروههای مختلف محققین قارچ‌شناس استوار بوده و در آن از تاکسونومی مولکولی بر مبنای استفاده از ترادف چندین ژن و دیگر صفات بکار رفته در تاکسونومی قبلی استفاده گردید. در این تاکسونومی، سلسله قارچهای حقیقی به ۷ شاخه تقسیم شده است و شامل شاخه‌های *Neocallimastigomycota*, *Blastocladiomycota*, *Chytridiomycota*, *Glomeromycota*, *Ascomycota*, *Basidiomycota* و *Microsporidia* بوده و شاخه *Zygomycota* که در تاکسونومی قبلی به عنوان یک شاخه مستقل ذکر شده بود، در این سیستم هنوز مورد پذیرش قرار نگرفته است و افراد این شاخه، در این سیستم جدید به چهار زیر شاخه تقسیم‌بندی شده‌اند. این چهار زیر شاخه عبارتند از: *Mucoromycotina*, *Entomophthoromycotina*, *Zoopagomycotina* و *Kickxellomycotina*. با توجه به اینکه این زیر شاخه‌ها هنوز در هیچ شاخه‌ای قرار داده نشده‌اند، لذا برای آنها از واژه incertae sedes استفاده می‌شود.

به غیر از انسان، بقیه موجودات نامی برای خود ندارند و نامگذاری برای سهولت کار است. نام یک تاکسون اساس تبادلات است و نامگذاری برای انتخاب اسامس صحیح بکار می‌رود. نامگذاری بر اساس ویژگی‌های معمول و متداول که در موجودات وجود دارد، صورت می‌گیرد. تمامی فعالیت‌های مرتبط با نامگذاری قارچها، تحت نظام نامگذاری

گیاهان یا کد بین المللی نامگذاری گیاهی (International Code of Botanical Nomenclature = ICBN) است و در کنگره‌های گیاه شناسی که هر ٤ سال یک بار برگزار می‌شود، کمیته‌ای برای قارچها تشکیل شده و روی موضوعات مربوطه بحث کرده و بعد از تایید این موضوعات در کنگره‌ها، قابل اجرا هستند. کد دارای ٦ اصل، ٦٢ بند و پیشنهادات مختلف و نیز ٥ ضمیمه می‌باشد.

تعدادی از اصول اساسی قوانین نامگذاری قارچها عبارتند از:

١- **حق تقدم (priority)**، قسمتی از کد است که به مشخص کردن نام درست یک تاکسون کمک می‌کند. اگر یک گونه توسط چندین محقق و یا در موارد نادری توسط یک محقق در زمانهای مختلف توصیف شده باشد، نامی که زودتر از بقیه توصیف شده است، مقدم‌تر است. هر کس که با استفاده از قوانین نامگذاری، نام درستی را برای یک تاکسون منتشر نمود، بقیه بعد از وی حق استفاده از آن نام را ندارند. در مواردی که دو گزارش در یک زمان در مجلات مختلف چاپ می‌شوند و هر دو یک گونه را توصیف کرده باشند، در این صورت تاریخ دقیق شماره آن مجلات برای تعیین حق تقدم بکار می‌رود. در معرفی یک نام جدید، حتما باید شرح آن به زبان لاتین نوشته شود و در یکی از مجلات معتبر چاپ و منتشر شود و طبقه تاکسون جدید نیز معرفی شود (مثلا spec. nov.)، در غیر اینصورت، آن نام اعتبار نخواهد داشت (توصیف لاتین از سال ١٩٣٥ به بعد الزامی شد و زبان لاتین، زبان مرده‌ای است که دستور زبان آن دچار تغییر نمی‌شود).

٢- **تعیین نمونه تیپ (typification)**، عبارت است از مشخص کردن یک نمونه (کشت خشک شده یا نمونه اسلاید) که محقق بر مبنای مطالعه روی آن، نام جدید را معرفی کرده است و در تاکسونهای خانواده و پایین‌تر از آن بکار می‌رود. معین کردن نمونه تیپ برای اعتبار یافتن نام جدید ضروری است. نمونه تیپ اساس یک گونه را تشکیل می‌دهد و گونه تیپ اساس یک جنس است. یک جنس تیپ می‌تواند نمونه تیپ یک خانواده باشد (پیشنهاد شده است که از نمونه‌های DNA هم به عنوان نمونه تیپ استفاده شود. از سال ١٩٩٣ به بعد، نگهداری یک کشت قارچی در حالت غیر فعال متابولیکی به عنوان هولوتیپ برای نام جدید عمل می‌شود).

نمونه‌های مهم **تیپ نامگذاری** (nomenclatural types) در قارچها عبارتند از:

هولوتیپ (holotype)، نمونه‌ای است که توسط مصنف انتخاب شده و مشخصات آن تاکسون بر اساس مطالعه روی آن پایه گذاری شده است.

ایزوتیپ (isotype)، اگر نمونه اصلی بعد از جمع‌آوری به چند بخش تقسیم شده و در مکانهای مختلف نگهداری شود، بقیه غیر از هولوتیپ، به عنوان ایزوتیپ خواهند بود.

لکتوتیپ (lectotype)، اگر مصنف برای نام تاکسون پیشنهادی خود از هولوتیپ ذکری نکرده باشد، نمونه‌ای از مواد اصلی، توسط محققین بعدی انتخاب و به عنوان لکتوتیپ معرفی می‌شود و بقیه به صورت پاراتیپ (paratype) درمی‌آیند.

اگر هیچ نمونه‌ای از نمونه‌های اصلی و اولیه باقی نمانده باشد، نمونه جدیدی انتخاب می‌شود که تا حد امکان با پروتولوگ (توصیف اولیه تاکسون) از نظر مکان، بستره و مورفولوژی یکی باشد. به این نمونه، نئوتیپ (neotype) می‌گویند.

اگر مواد تیپ موجود باشند، ولی اجازه شناسایی درست گونه مورد سئوال را ندهد، امکان دارد یک نمونه اپی‌تیپ (epitype) انتخاب شود، نمونه‌ای که نمایانگر آن چیزی است که به احتمال زیاد مورد نظر مولف بوده است (از سال ۱۹۵۸ به بعد، باید تیپ نامگذاری ذکر شده و نام و شماره هرباریوم هم عنوان گردد).

۳- **مولفین (authority)**، نام شخصی که تاکسون را توصیف می‌کند، بطور مستقیم و بعد از تاکسون و به صورت غیر ایتالیک درج می‌شود. اگر گونه به جنس جدیدی منتقل شود، نام مولف اول را در داخل پرانتز می‌نویسند و بعد از آن، نام اصلاح کننده اسم اول نوشته می‌شود. مثلا *Mucor corymbifer* Cohn که در سال ۱۸۸٤ به وسیله Cohn توصیف شده است. در سال ۱۹۱۲، *ساکاردو* و *تروتر*، آن را مطالعه کرده و این گونه را به جنس *Absidia* منتقل کردند. پس درج درست این تاکسون چنین است:

Absidia corymbifer (Cohn) Saccardo & Trotter

در مورد ترکیب جدید (انتقال گونه به یک جنس دیگر و یا تغییر یک طبقه)، نام اصلی (basionym) و مکان توصیف اصلی باید بطور کامل درج شود (به ویژه صفحه منفردی که تاکسون در آن توصیف شده است، الزامی از سال ۱۹۵۳). تیپ نامگذاری نیز باید ذکر شود (الزامی از سال ۱۹۵۸)،

در مورد قارچهایی که در سیکل زندگی به شکل‌های مختلفی دیده می‌شوند، قانون اجازه نامگذاری هر کدام از ان مراحل را داده است، ولی نام معتبر و رسمی برای قارچ، نام مرحله جنسی است. مثلا آسکومیست *Schiffnerulla pulchra* (Sacc.) Petrak دارای مرحله کنیدیومی *Sarcinella heterospora* Sacc. و مرحله دیگری به نام *Guestieriella pulchra* S. Hughes است. هر چند که دلیل عملی برای توصیف مراحل مختلف قارچها وجود دارد، ولی آنها از نظر ژنتیکی یکی بوده و ترادف بازهای DNA اجازه می‌دهد که ماهیت ژنتیکی آنها را مشخص کنیم. مجله *Taxon*، مقالات مربوط به موضوعات نامگذاری را منتشر می‌کند و تغییرات پیشنهادی را در کد بین المللی نامگذاری گیاهان چاپ می‌کند.

همنام (homonym)، تاکسونهای مختلفی که دارای یک اسم هستند، را می‌گویند. مترادف (synonym)، اسامی متفاوتی هستند که به یک موجود داده می‌شوند که ممکن است به دلایل مشکلات نامگذاری و یا تاکسونومیکی باشد. نام رسمی (legitimate name) نامی است که مطابق با مقررات بین المللی برای یک موجود داده شده است. نام صحیح (correct name) صحیح‌ترین نام بین اسامی مترادف برای یک موجود است و هر موجود فقط یک نام صحیح دارد.

شاخه آسکومیکوتا (Ascomycota)

گروهی از قارچهای عالی هستند که به دلیل داشتن آسک (ascus) از تمامی بقیه قارچها متمایز می‌شوند. آسک (هاگدان جنسی در افراد این شاخه)، سلول کیسه مانندی است که در داخل آن اسپورهای جنسی به نام آسکوسپور تشکیل می‌شوند. آسکوسپورها بعد از کاریوگامی و میوز و در نتیجه تشکیل سلولهای آزاد (free cell formation) تشکیل می‌شوند. میسیلیومها دارای دیواره عرضی مشخصی بوده و معمولا منافذ دیواره عرضی از نوع ساده هستند. اجسام ورونینی (woronin bodies) در دو طرف منفذ دیده می‌شود که احتمالا در بستن آن نقش دارند.

آسکومیست‌ها از نظر توانایی در اشغال طیف وسیعی از مکانها، رقیب بقیه موجودات یوکاریوت هستند. بعضی از گونه‌ها را می‌توان در یک دوره زمانی طولانی در مکانهای خود پیدا کرد، در حالی‌که بعضی از آنها فقط در زمانهای بخصوصی دیده می‌شوند (آسکومیست‌های انگل گیاهان، تنها بعد از مرگ میزبان، ساختمانهای تولید مثلی خود را تشکیل می‌دهند و از این رو آسکوسپورها اغلب در ابتدای فصل بهار دیده می‌شوند). عده‌ای در پهن‌ها یافت می‌شوند و به آنها کود دوست (coprophilous fungi) می‌گویند. عده‌ای در پوست (corticolous)، در چوب (lignicolous) و یا برگ‌ها (folicolous) زندگی می‌کنند. تعداد کمی هم در زیر زمین توسعه یافته و باقی می‌مانند که به آنها hypogeous می‌گویند (آن قارچهایی که اندامهای تولید مثلی را در سطح زمین تشکیل می‌دهند، epigeous می‌نامند). تعداد زیادی از آسکومیست‌ها ارتباط همزیستی با جلبک‌های سبز یا جلبک‌های سبز-آبی دارند (گلسنگ) و تعدادی هم ارتباط همزیستی با گیاهان (میکوریز) و جانوران دارند. در گلسنگ‌ها، شریک قارچی، میکوبیونت (mycobiont) و شریک جلبکی، فتوبیونت (photobiont) نامیده شده است. ٤٦ درصد از آسکومیکوتا گلسنگ ساز بوده و ٩٦ درصد گلسنگ‌ها با آسکومیکوتا ارتباط دارند. عده‌ای در آبهای شیرین وجود دارند و به دلیل تولید کنیدی‌های مارپیچی، منشعب، و یا حلقه‌ای شکل به خوبی متمایز می‌شوند. عده‌ای در آبهای شور وجود دارند و به صورت ساپروفیت روی انواع مختلفی از مواد آلی و یا به صورت انگل یا اندوفیت روی انواعی از گیاهان و جانوران زندگی می‌کنند. آسکومیست‌ها در زندگی روزمره انسان دارای اهمیت زیادی هستند. عده‌ای از آنها از تجزیه کنندگان عمده سلولز بوده (مانند *Trichoderma* و *Chaetomium*) و مسئول تخریب فراورده‌های سلولزی هستند. تعدادی به عنوان بیماری‌زای گیاهی (زراعی، میوه، زینتی و لیفی) مهم بوده و بیماریهای مهم و اقتصادی را سبب می‌شوند. تعدادی از آنها به جانوران حمله می‌کنند، مانند قارچهای دو شکلی که در بدن پستانداران به صورت مخمری و در دمای اتاق به صورت ریسه‌ای رشد می‌کنند. گونه‌های جنس‌های *Beauveria, Fusarium, Metarrhizium* در شرایط مساعد باعث کشتن حشرات شده و به عنوان حشره‌کش‌های بیولوژیکی مورد استفاده قرار می‌گیرند. تعدادی هم مانند *Ambrosiella, Symbiotaphrina, Raffaelea* در بدن حشرات دیده می‌شوند و تامین کننده غذای حشرات بوده و یا غذای آنها را از مواد سمی پاک می‌کنند. توانایی تخمیر کنندگی بعضی از مخمرهای این شاخه اساس صنایع الکل سازی و نانوایی است. بعضی هم هورمونهای گیاهی را تولید می‌کنند و اثرات آنها در بیماریهایی که به صورت پیچیدگی‌های برگی و یا پر رشدی بافت‌ها دیده می‌شود، بروز می‌کند. هورمون

گیاهی جیبرلین که مسئول دراز شدن ساقه است، برای اولین بار در گیاه برنج آلوده به قارچ *Gibberella fujikuroi* (عامل بیماری باکانه برنج) کشف شد. آلکالوئیدهای سمی و سموم قارچی (پپتیدهای حلقوی سمی، کومارین‌ها، ترکیبات فنله، ترپنوئیدها، پلی ساکاریدها و گلیکوپروتئین‌ها) از فراورده‌های ثانوی آسکومیست‌ها هستند و باعث بد طعمی و خطرناک بودن غذاها می‌شوند. عده‌ای هم مانند *Neurospora crassa, Saccharomyces* و *Aspergillus* در مطالعات ژنتیکی موجودات یوکاریوت استفاده می‌شوند.

آسکومیکوتا دارای دو مرحله تولید مثل جنسی و غیر جنسی بوده و مراحل غیر جنسی ممکن است به صورت تک سلولی، میسیلیومی و یا دو شکلی باشد. در مرحله جنسی هم تولید آسک و آسکوسپور می‌کنند. طبقه بندی افراد این گروه بر اساس ساختمانهای تولید مثل جنسی آنها استوار است. تعداد زیادی از آسکومیکوتا، تنها به وسیله مرحله غیر جنسی‌شان شناخته می‌شوند و در عمل این گروه از قارچها را در یک گروه مصنوعی به نام قارچهای ناقص (fungi imperfecti) قرار می‌دهند. در بعضی از موارد معین کردن یک قارچ مخمری یا میسیلیومی به عنوان آسکومیکوتا یا بازیدیومیکوتا مشکل است، ولی اندامهای رویشی می‌توانند برای تفکیک استفاده شوند. تفاوتهای مخمرهای آسکومیکوتا و بازیدیومیکوتا را می‌توان به شرح ذیر ذکر نمود: در آسکومیکوتا، دیواره سلولی دارای دو لایه بوده که لایه داخلی ضخیم و شفاف و لایه خارجی نازک و متراکم است. در بازیدیومیکوتا، دیواره سلولی چند لایه‌ای بوده و لایه‌های شفاف و متراکم به طور متناوب دیده می‌شوند. همچنین رنگ آمیزی با رنگ DBB (diazonium blue B) برای مخمرها استفاده شده است که بازیدیومیکوتا با آن رنگ شده در حالی که آسکومیکوتا با آن رنگ نمی‌گیرند. جوانه زنی در سلولهای مخمری آسکومیکوتا از نوع holegenous (لایه‌های دیواره جوانه با دیواره والدی پیوسته‌اند) است، ولی در مخمرهای بازیدیومیکوتا، از نوع entrogenous (لایه‌های دیواره جوانه، جدید بوده و با لایه‌های والدی متصل نیستند) است. درصد گوانین–سیتوزین (%G+C) در DNA هسته‌ای در بازیدیومیکوتا بیش از ۵۰ درصد (۷۰–۵۰) و در آسکومیکوتا کمتر از ۵۰ درصد (۵۰–۲۸) است. ترکیب عمده پلی ساکارید دیواره سلولی در آسکومیکوتا از نوع بتا گلوکان و در بازیدیومیکوتا از نوع کیتین است. مخمرهای آسکومیکوتا معمولا تخمیر کننده قویتری هستند، نیازهای غذایی اختصاصی‌تری داشته و اغلب معطر و بی‌رنگ هستند، اما در بازیدیومیکوتا، کلنی‌ها اغلب موکوئیدتر بوده، رنگدانه‌های کاروتنوئیدی شدیدتری تولید می‌کنند و از طیف وسیعی از ترکیبات کربنی در غلظت‌های پایین‌تر، به طور موثرتر استفاده می‌کنند. مخمرهای آسکومیستی از نظر اکولوژیکی تفاوت بیشتری داشته و در آستانه‌های اکولوژیکی ویژه‌ای که در بر دارنده تعامل با با گیاهان و حشرات و دیگر حیوانات بی‌مهره است وجود دارند و برای پراکنش به آنها وابسته هستند. این آستانه‌های اکولوژیکی ظاهرا مایع بوده و غنی از کربن آلی هستند. بر خلاف آن، مخمرهای بازیدیومیکوتا به نظر می‌رسند که با کلنیزه کردن سطوح جامد فقیر از نظر مواد غذایی سازگاری یافته‌اند و ممکن است برای انتشار چندان وابستگی به ناقلان جانوری نداشته باشند. البته ژنوم مخمرها کوچکتر از بسیاری از قارچهای رشته‌ای بوده و در ترادف ژنومی خود دارای اینترن کمتری هستند.

دیواره سلولی در آسکومیکوتاهای رشته‌ای عمدتا از کیتین تشکیل شده و مقداری بتا گلوکان هم در آن وجود دارد (با چند استثنا، در دیواره سلولی چند تا از آسکومیستها، سلولز وجود دارد). در آسکومیکوتاهای مخمری، پلی‌ساکارید اصلی دیواره سلولی، مانان‌ها و بتا گلوکانها هستند و مقدار کیتین بسیار معدود بوده و آن هم محدود به محل زخم جوانه‌ها است. تولید مثل غیر جنسی از طریق تقسیم مستقیم، قطعه قطعه شدن، تشکیل کنیدی و یا کلامیدوسپور صورت می‌گیرد. کنیدیها ممکن است به طور مستقیم از ریسه‌های رویشی و یا از سلولهای بخصوص کنیدی‌زا که اغلب روی انشعابات تخصصی ریسه‌ها تشکیل می‌شوند و کنیدیوفور نام دارند، تولید گردند. بسیاری از گلسنگ‌ها، پروپاگولهای رویشی را تولید می‌کنند که سوردیوم (soredium) نامیده شده‌اند و سلولهای جلبکی هستند که با ریسه‌های قارچ پوشیده شده‌اند. این اندامها در انتشار گلسنگ‌ها دخالت دارند.

تولید مثل جنسی (sexual reproduction):

تولید مثل جنسی در آسکومیکوتا به چندین روش انجام می‌شود:

۱ – **تماس گامتانژیومی (gametangial contact)**، که متداولترین فرم تولید مثل در آسکومیکوتا است. در این حالت گامتانژیوم‌های مختلف الشکل (آسکوگونیوم و انتریدیوم) تشکیل می‌شوند. در سطح آسکوگونیوم، یک زائده ریسه مانند بوجود می‌آید که به آن تریکوژن (trichogene) می‌گویند و هسته‌های نر از طریق آن وارد آسکوگونیوم می‌شوند (پلاسموگامی). هسته‌های نر و ماده به صورت دوتایی در حاشیه آسکوگونیوم قرار می‌گیرند. در سطح آسکوگونیوم تعدادی برجستگی تولید می‌شود و دیواره آسکوگونیوم در محل این برجستگی‌ها نازک است. با بزرگ شدن برجستگی‌ها، هسته‌ها یک به یک وارد آنها شده و نهایتا با دراز شدن آنها به صورت ریسه‌هایی در می‌آیند که دیکاریوتیک بوده و به نام ریسه‌های دیکاریوتیک آسکزا نامیده می‌شوند. هسته‌های موجود در ریسه‌های آسکزا و حتی هسته‌هایی که هنوز در داخل آسکوگونیوم قرار دارند، تحت تقسیمات همزمان میتوزی (conjugate divisions) قرار می‌گیرند. دیواره‌های عرضی بین آنها طوری تشکیل می‌شود که هر سلول دارای دو هسته باشد. یکی از سلولهای ریسه‌های آسکزا دراز شده و روی خود خم می‌شود و تولید یک قلاب را می‌کند که به آن کروزیر (crozier یا سلول سر عصایی) می‌گویند. دو هسته موجود در این سلول از هم فاصله گرفته و چنان تقسیم می‌شوند که دوک‌های آنها به طور کم و بیش به صورت افقی و به موازات محور طولی ریسه قرار گیرند. در نتیجه، دو هسته دختری تازه تشکیل شده در کنار هم قرار می‌گیرند و از دو هسته باقیمانده، یکی در قاعده سلول و دیگری در نوک سلول قرار می‌گیرد. بلافاصله دو دیواره عرضی تشکیل شده و این سلول سر عصایی را به سه سلول تقسیم می‌کند. سلولهای نوک و قاعده تک هسته‌ای بوده و سلول میانی دو هسته‌ای است. سلول میانی به نام سلول مادر آسک (ascus mother cell) نامیده شده است. سلول نوک به طرف سلول قاعده‌ای خم شده و با آن تماس یافته و بعد از حل شدن دیواره سلولی آنها، هسته‌ها مجددا در کنار هم قرار می‌گیرند و حالت دو هسته‌ای حفظ می‌شود. در سلول مادر آسک، کاریوگامی انجام شده و سلول شروع به دراز شدن می‌کند و به ان آسک جوان می‌گویند. هسته دیپلوئید تحت عمل میوز قرار می‌گیرد و ٤ هسته هاپلوئید تولید می‌شود. هر کدام از هسته‌ها معمولا یک بار تحت تقسیم میتوز قرار گرفته

و نهایتا ۸ هسته هاپلوئید تشکیل می‌شود. برای تشکیل آسکوسپور، در آسکومیست‌های رشته‌ای، در ابتدا غلافی در حاشیه آسک تشکیل می‌شود که تمام هسته‌ها را احاطه می‌کند و به آن ascus vesicle یا envelope membrane system (EMS) می‌گویند. این غلاف به هنگام تشکیل آسکوسپورها به طرف داخل فرو می‌رود و آنها را در نهایت از هم جدا می‌کند. در مخمرها، غلاف، تمام هسته‌ها را احاطه نمی‌کند، بلکه هر اسپور توسط غلاف جداگانه‌ای احاطه می‌شود. بخشی از سیتوپلاسم داخل آسک که در تشکیل آسکوسپورها دخالت دارد، اسپوروپلاسم (sporoplasm) و بقیه که در تشکیل اسپورها نقشی ندارد، اپی پلاسم (epiplasm) نام دارد. اپی پلاسم، احتمالا به عنوان ماده غذایی برای اسپورهای در حال بلوغ عمل کرده و تزئینات خارجی اسپورها را هم تشکیل می‌دهد. به طور معمول تعداد آسکوسپورها در داخل هر آسک ۸ عدد است، در حالی‌که در تعدادی از گونه‌ها کمتر و در عده‌ای بیشتر از ۱۰۰۰ عدد است. آسکوسپورها از نظر شکل (نخی تا کروی، دراز و باریک و حتی کلاهی شکل) و اندازه متغیر بوده و ممکن است یک تا چند سلولی باشند. *{EMS از دو غشا واحد نزدیک به هم تشکیل شده است و منشا آنها ممکن است از غلاف هسته‌ای، اجسام گلژی و یا غشا سیتوپلاسمی آسک باشد. غشا داخلی تبدیل به غشا سیتوپلاسمی آسکوسپور می‌شود، دیواره آسکوسپور بین این دو غشا تشکیل شده و غشا خارجی به غشا احاطه کننده آسکوسپور تبدیل می‌شود}.*

۲ – **آمیزش گامتانژیومی (gametangial copulation)** که گاهی hologamy هم نامیده شده است، دو گامتانژیوم متحد الشکل یا سلول رویشی با هم تماس یافته و آمیزش می‌یابند و زیگوت تشکیل شده به طور مستقیم به آسک تبدیل می‌شود و در مخمرها دیده می‌شود. در این حالت، کاریوگامی در مدت کوتاهی بعد از پلاسموگامی صورت می‌گیرد و حالت دیکاریوتیکی بسیار کوتاه است.

۳ – **اسپرماتیزاسیون (spermatization)** که گاهی deutrogamy هم نامیده می‌شود، در این حالت آسکوگونیوم و تریکوژن وجود دارند، ولی انتریدیوم موجود نیست و هسته نر از طریق اسپرماسی، میکروکنیدیوم و یا حتی کنیدیوم تامین می‌شود. اسپرماسی‌ها سلولهای جنسی نری، تک هسته‌ای، کروی یا باریک و دراز هستند که قادر به جوانه زنی نبوده و تولید لوله تندش نمی‌کنند. این‌ها در داخل ساختمانهای ویژه‌ای به نام اسپرموگونیوم (spermogonium) تولید می‌شوند. میکرو کنیدیومها، کنیدیومهای کوچکی هستند که می‌توانند به عنوان اسپرماسی عمل کنند، در ضمن قادر به جوانه زنی هم بوده و تبدیل به میسیلیوم می‌شوند.

٤ – **سوماتوگامی (somatogamy)** که شامل آمیزش ریسه‌های رویشی غیر متمایز از دو میسیلیوم سازگار است و هسته‌ها از طریق منفذ دیواره عرضی وارد آسکوگونیوم می‌شوند. این روش در آسکومیکوتا چندان متداول نیست. (هر چند که روش متداول در بازیدیومیکوتا است).

۵ – **اپومیکسی (apomixis)** که قارچ در تمام طول دوره زندگی هاپلوئید است و در هیچ جایی عمل دیکاریوتیزاسیون صورت نمی‌گیرد، ولی قارچ تولید آسکوگونیوم، آسک و آسکوسپور را می‌کند. مثلا در *Ascobolus aquinus*

آسکها (asci)

آسک‌ها از نظر شکل بسیار متغیر بوده (کروی تا دراز و به صورت استوانه‌ای، کروی یا تخم‌مرغی) و ممکن است دارای پایه یا فاقد آن باشند. آسک‌های کروی توسط بعضی از مخمرها تشکیل می‌شوند (*Hansenula anomala*) و حتی ممکن است به طور مستقیم روی ریسه (*Endomycopsis fibuliger*) و یا در داخل آسکوکارپ (*Emericella variecolor*) تشکیل شوند. آسک‌های دراز اغلب به طور ردیفی و منظم در کنار هم قرار می‌گیرند و تشکیل یک لایه را می‌دهند که هی منیوم (hymenium) نامیده شده است. آسکها از نظر مورفولوژی دیواره به چندین گروه تقسیم می‌شوند. در آسکهای پروتوتونیک (protounicate)، دیواره آسک نازک و ناپایدار است و بعد از رسیدن آسکوسپورها، دیواره به طور خود به خودی از بین رفته و آسکوسپورها آزاد می‌شوند. این نحوه آزاد شدن آسکوسپورها، آزاد شدن غیر فعال (passive) نامیده شده است. آسک‌های یوتونیک (eutunicate) دارای دیواره پایدار بوده و بعد از بلوغ آسکوسپورها، از بین نرفته و پایدار باقی می‌ماند. این نوع به دو گروه تقسیم شده است: در آسک‌های تک جداره (unitunicate)، دیواره آسک در حقیقت از دو لایه تشکیل شده است که تقریبا به هم چسبیده‌اند و اسپورها از طریق یک درپوش انتهایی (operculum) و یا به واسطه یک سوراخ یا شکاف انتهایی به بیرون پرتاب می‌شوند. در آسک‌های دو جداره (bitunicate)، دیواره آسک از دو لایه متمایز خارجی (exotunicae) و داخلی (endotunicae) تشکیل شده است که لایه خارجی سخت و شکننده بوده و لایه داخلی کشش پذیر است و می‌تواند تا چند برابر طول اولیه خود کشیده شود. در انتهای لایه داخلی یک منفذی وجود دارد که آسکوسپورها از طریق آن به بیرون آزاد می‌شوند. به این نوع از آسک‌ها، گاهی fissitunicate و یا jack in the box می‌گویند. نحوه آزاد شدن آسکوسپور در این دو گروه به صورت فعال (active) است.

آسکوکارپ (ascocarp = ascoma)

در بسیاری از آسکومیکوتای رشته‌ای، آسک‌ها در داخل اندامهای باردهی تولید می‌شوند که آسکوکارپ نامیده می‌شوند. ریسه‌های تشکیل دهنده دیواره آسکوکارپ، اغلب از پایه آسکوگونیوم و در موارد نادری از پایه انتریدیوم منشا می‌گیرند و از نظر ژنتیکی هاپلوئید هستند. انواع مختلفی از آسکوکارپها توصیف شده‌اند:

– **کلیستوتسیوم (cleistothecium)**، که آسکوکارپ‌های کاملا بسته هستند و با محیط بیرون هیچ ارتباطی ندارند.

– **پریتسیوم (perithecium)**، آسکوکارپ‌هایی هستند که در ابتدا کم و بیش بسته هستند، ولی به هنگام بلوغ دارای منفذی هستند که از طریق آن آسکوسپورها آزاد می‌شوند.– **اپوتسیوم (apothecium)**، که آسکوکارپ‌های کاملا باز و فنجانی یا بشقابی شکل می‌باشند. در این سه گروه، تشکیل آسکوکارپ بعد از تشکیل و آمیزش اندامهای جنسی انجام می‌گیرد. – **آسکوستروما (ascostroma)**، آسکوکارپ‌هایی هستند که فاقد دیواره مستقل آسکوکارپی

بوده و آسک‌ها به طور مستقیم در داخل حفراتی که در بافت استروماتیک قارچ تشکیل می‌شوند، تولید می‌شوند. در داخل استروما ممکن است یک یا چندین حفره تشکیل شود. در مواردی که در داخل هر استروما فقط یک حفره وجود دارد، آسکوکارپ بسیار شبیه به پریتسیوم به نظر می‌رسد و به آن **پریتسیوم کاذب (pseudoperithecium)** می‌گویند.- **تیروتسیوم (thyrothecium)**، آسکوکارپ‌هایی که به شکل سپر بوده و در قسمت بالا به وسیله چند شکاف باز می‌شوند. - **هیستروتسیوم (hysterothecium)**، آسکوکارپ‌هایی که از بالا به شکل بیضی بوده و با یک شکاف طولی باز می‌شوند. در این سه گروه، تشکیل آسکوکارپ قبل از تشکیل و آمیزش اندامهای جنسی صورت می‌گیرد. در داخل آسکوکارپ، علاوه بر آسک‌ها، یک سری رشته‌های عقیم وجود دارد که در مجموع به ریسه‌ها و سلولهای عقیم که بین آسک‌ها قرار دارند و یا به داخل حفره آسکوکارپ و یا کانال روزنه آسکوکارپ وارد شده‌اند، **هاماتسیوم** (hamathecium) می‌گویند. مهمترین بافتهای هاماتسیومی عبارتند از:

۱ - **پارانشیم کاذب بین آسک‌ها (interascal pseudoparenchyma)**، بافت‌های تغییر نیافته‌ای هستند که ممکن است بین آسک‌های در حال تشکیل شدن باقی مانده باشند، مثل جنس *Wettsteinia*.

۲ - **پارافیزها (paraphyses)**، ریسه‌های دراز، استوانه‌ای یا گرزی شکل هستند که از قاعده آسکوکارپ منشا می‌گیرند و اغلب غیر منشعب بوده، ممکن است دارای یا فاقد دیواره عرضی باشند و در قسمت نوک آزاد می‌مانند. این‌ها معمولا آب جذب کرده و منبسط می‌شوند و حرکت آنها باعث تکان خوردن آسک‌ها شده و به آزاد شدن آسکوسپورها کمک می‌کنند، مثل جنس *Xylaria, Pyrenula*. در تعدادی از قارچهای اپوتسیوم دار، پارافیزها در بالای آسک‌ها به هم متصل شده و تشکیل لایه سختی را می‌دهند که **اپی‌تسیوم** (epithecium) نامیده شده است، مثل جنس *Genea* در راسته *Pezizales*.

۳ - **پری‌فیزها (periphyses)**، ریسه های کوتاه غیر منشعب در کانال روزنه‌ای پریتسیوم هستند و ظاهرا برای هدایت آسک‌ها به طرف نوک روزنه قبل از آزاد شدن آسکوسپور استفاده می‌شوند، مثل جنس *Gibberella, Pyrenula*.

٤ - **پارافیزهای راسی (apical paraphyses)**، ریسه‌های کوتاهی هستند که از بخش بالایی سطح آسک‌های در حال تشکیل شدن منشا می‌گیرند و به صورت یک لایه پرچین مانند در میان آسک‌ها به طرف پایین رشد می‌کنند و نوک آنها آزاد باقی می‌ماند. در مواردی به آنها **پری‌فیزوئید** (Periphysoids) هم می‌گویند، مثل جنس *Nectria, Metacapnodium*.

۵ - **پارافیزهای کاذب (pseudoparaphyses)**، زوائد ریسه‌ای هستند که از بخش بالایی آسک‌ها در یک آسکوستروما منشا می‌گیرند و در بین آسک‌های در حال تشکیل به طرف پایین رشد می‌کنند و به قاعده آسکوکارپ رسیده و به آن اتصال می‌یابند. قسمت بالایی آنها آزاد شده و ممکن است منشعب، دیواره دار و متصل به هم باشند، مثل جنس *Pleospora*.

٦ – **trabeculate pseudoparaphyses**، پارافیزهای کاذب فاقد دیواره عرضی بوده و اغلب باریک‌تر از پارافیزهای کاذب هستند.

٧ – در مواردی ممکن است که در داخل آسکوکارپ هیچ نوع زائده عقیم موجود نباشد، مثل جنس *Dothidea*. در تعدادی از آسکومیست‌ها هم آسک‌ها به طور آزاد تشکیل شده و آسکوکارپ وجود ندارد.

سیستمهای ناسازگاری در آسکومیکوتا (incompatibility systems in ascomycota)

در آسکومیکوتاهای هتروتال، سیستم آمیزشی توسط یک لوکوس منفرد ژنتیکی کنترل می شود و به صورت هتروتال دو قطبی است. توانایی سلولها برای آمیزش توسط سیستم‌های پیچیده ژنتیکی کنترل می‌شود. آمیزش ممکن است بین سلولها در طی پلاسموگامی در تولید مثل جنسی و یا بین ساختمانهای رویشی که با تولید مثل جنسی ارتباط ندارند، انجام شود. ناسازگاری در بیولوژی معمولا به عنوان محدود سازی توانایی آمیزشی توصیف می‌شود که توسط تعدادی از ژنهای مسئول در تعیین تمایز جنسی کنترل می‌شود. ناسازگاری هم در مرحله جنسی و هم در مرحله غیر جنسی دیده می‌شود. homogenic incompatibility واژه‌ای است که معین کننده ناتوانی افراد مشابه از نظر ژنتیکی برای آمیزش است و روندی است که دگر لقاحی را در آمیزش‌های جنسی پیش می‌برد و به وسیله ژنهای تیپ آمیزشی (mating type genes) کنترل می‌شود. در مواردی برای بیان این حالت از واژه heterogenic compatibility استفاده می‌شود. آمیزش ریسه‌های رویشی مشابه توسط ژنهای ناسازگاری هتروژنی (heterogenic incompatibility genes) کنترل می‌شود و به این روند ناسازگاری رویشی (heterogenic incompatibility) می‌گویند. در زیگومیست‌ها و دیگر گروهها که که آناستوموز ریسه ندارند، سیستم ناسازگاری رویشی هم وجود ندارد. جدایه‌هایی از یک قارچ را که با هم سازگاری رویشی دارند در گروههای سازگاری رویشی (vegetative compatibility groups) قرار می‌دهند. در بسیاری از آسکومیست‌ها که مورد مطالعه قرار گرفته‌اند، لوکوس‌های mating type کاملا نامشابه بوده و نمی‌توان آنها را به عنوان آلل‌های همولوگ در نظر گرفت. به همین دلیل، از واژه ایدیومورف (idiomorph) برای توصیف فرم‌های متناوب یک لوکوس که شباهتی از نظر ترادف بازها با هم نداشته و فقط یک مکان را در ژنوم اشغال می‌کنند، استفاده می‌شود.

طبقه بندی آسکومیکوتا (ascomycota classification)

آسکومیکوتا از نظر تاکسونومیکی گروه مشکلی بوده و غالبا هدف را بر معین کردن راسته‌های مونوفیلتیک به جای قرار دادن راسته‌ها در تاکسونهای بالاتر قرار داده‌اند. در کتاب *Dictionary of Fungi*، افراد در ٤٦ راسته، ٢٦٤ خانواده، ٣٢٢٦ جنس و ٣٢٢٦٧ گونه قرار داده شده‌اند، با وجود این Alexopoulos و همکاران(1996) ، گروه‌های عمده آسکومیست‌ها و صفات تفکیکی آنها را به این صورت خلاصه نموده‌اند:

در سالهای قبل، طبقه بندی‌های متفاوتی استفاده شده بود. بر اساس شکل و ساختمان و وجود یا عدم وجود آسکوکارپ و نوع آسک‌ها، آسکومیکوتا در ٦ رده قرار داده می‌شدند:

۱- *Pyrenomycetes*، آسکوکارپ از نوع کلیستوتسیوم یا پریتسیوم، آسکها تک جداره پایدار یا از نوع ناپایا.
۲- *Discomycetes*، آسکوکارپ از نوع اپوتسیوم و آسک‌ها تک جداره.
۳- *Loculoascomycetes*، آسکوکارپ از نوع آسکوستروما و آسک‌ها دو جداره.
٤- *Laboulbeniomycetes*، آسکوکارپ از نوع پریتسیوم، تال نه میسلیومی است و نه مخمری، بلکه به صورت یک عضو پر سلولی نهنج مانند به نام کلادوم (cladome) است.
٥- *Plectomycetes*، آسکوکارپ از نوع کلیستوتسیوم، آسک‌ها با دیواره ناپایدار و در داخل آسکوکارپ پراکنده هستند.
٦- *Hemiascomycetes*، آسکوکارپ ندارند، ریسه‌های آسک‌زا هم وجود ندارند. آسکها به طور آزاد تشکیل می‌شوند.

بر اساس انتوژنی افراد این شاخه، دو خط سیر فیلوژنتیکی دیده می‌شود: ۱- مسیر هاپلوفاز–دیپلوفاز و ۲- مسیر هاپلوفاز–دیکاریوفاز–دیپلوفاز. افراد با خط سیر ۱ در رده *Endomycetes* و افراد با خط سیر ۲ در رده *Ascomycetes* قرار داده شده‌اند.

در آخرین طبقه بندی انجام شده در سال ۲۰۰۷، افراد شاخه آسکومیکوتا، به سه زیر شاخه به نام‌های *Taphrinomycotina, Saccharomycotina* و *Pezizomycotina* طبقه‌بندی شده‌اند

فرم‌های غیر جنسی قارچها (قارچهای ناقص = asexual fungi)

گروهی از قارچهای عالی هستند که یا فرم جنسی آنها یا مطلقا موجود نیست، یا دیده و شناخته نشده است و یا در طبیعت به ندرت تشکیل می‌شود و ما غالبا با فرم‌های غیر جنسی آنها مواجه می‌شویم. بسیاری از آنها فرم‌های غیر جنسی قارچهای آسکومیکوتا و تعداد کمی از آنها فرم‌های غیر جنسی بازیدیومیکوتا هستند. اغلب این قارچها خشکی‌زی بوده و تعدادی هم در آبهای شیرین و شور زندگی می‌کنند. از نظر تغذیه‌ای، غالب این قارچها ساپروفیت یا انگل‌های ضعیف گیاهان، تعدادی شکارچی نماتودها، بعضی همزیست گلسنگ‌ها، تشکیل دهندگان میکوریز، اندوفیت‌های بازدانگان و نهاندانگان، انگل دیگر قارچها و حتی گلسنگ‌ها هستند. بسیاری از آنها انگل‌هایی هستند که به دلیل ایجاد بیماری‌های خطرناک در گیاهان و جانوران از جمله انسان، دارای اهمیت قابل توجه هستند. تعدادی در تولید تجاری بعضی از مواد شیمیایی مثل آنتی بیوتیکها دخالت دارند و تعدادی با تولید مواد سمی به طور مستقیم یا غیر مستقیم غذاها را مسموم کرده و موجب صدمه می‌شوند. قارچهای ناقص به طور معمول تولید ریسه‌های کاملا توسعه یافته و با دیواره عرضی را می‌کنند که مشابه با خویشاوندان جنسی خود هستند. کنیدیوفورها یا به صورت منفرد تشکیل می‌شوند یا مجتمع شده و تولید ساختمانهای ویژه‌ای را می‌کنند که کنیدیوماتا (conidiomata) نامیده شده‌اند. این ساختارها از نظر مورفولوژیکی متفاوت بوده و به انواع زیرین تقسیم می‌شوند:

- **سینماتا** (synnemata= coremium)، گروهی از کنیدیوفورها که معمولا در قاعده و قسمتی از طول خود به هم چسبیده‌اند، ولی غالبا در قسمت نوک منشعب می‌شوند و کنیدیوم‌ها از سلولهای کنیدی‌زا در نوک

انشعابات مختلف تشکیل می‌شوند. در عده‌ای از قارچها، قسمت ساقه مانند سینماتا در مقایسه با قسمت منشعب انتهایی درازتر بوده و شبیه یک جاروی دستی می‌باشد.

- **اسپوردوکیوم** (sporodochium)، یک ساختمان استرومایی پارانشیمی کاذب و بالشتکی شکل است که حامل کنیدیوفورهای به هم فشرده بوده که کنیدیوفورها معمولا کوتاهتر از کنیدیوفورهای سینماتا هستند و روی آنها کنیدیوم‌ها تشکیل می‌شوند.
- **پیکنیدیوم** (pycnidium)، یک ساختمان پارانشیمی کاذب فلاسکی شکل یا کروی بوده که در قسمت داخلی توسط کنیدیوفورها پر شده است. پیکنیدیومها ممکن است در سطح میزبان تشکیل شوند یا در بافت میزبان فرو رفته باشند. تعدادی از پیکنیدیومها از نظر ظاهری شبیه به پریتسیوم هستند و تنها روش شناسایی آنها برش دادن و دیدن کنیدیوفور و کنیدیوم به جای آسک و آسکوسپور است. پیکنیدیوم ممکن است کاملا بسته بوده و یا دارای یک روزنه باشد و در مواردی ممکن است دارای گردن درازی باشد که در انتها دارای منفذ است. اندازه، رنگ و شکل پیکنیدیوم‌ها در گونه‌های مختلف متفاوت است.
- **آسروول** (acervulus)، یک بستر پهن یا بشقابی شکل از بافت استرومایی قارچ است که در سطح آن کنیدیوفورهای کوتاه پهلو به پهلوی هم ایجاد می‌شوند. در طبیعت، معمولا آسروول به صورت زیر اپیدرمی یا زیر کوتیکلی تشکیل می‌شود و بعد از رشد و شکافتن بافت‌های گیاهی، در سطح آنها قرار می‌گیرد.

سلولهای ریسه که از آنها و یا در داخل آنها، کنیدیوم‌ها به طور مستقیم تشکیل می‌شوند، سلول کنیدی‌زا (conidiogenous cell) نامیده شده‌اند. سلولهای کنیدی‌زا ممکن است از نظر مورفولوژیکی شبیه به سلولهای ریسه‌های رویشی بوده و یا ممکن است ظاهری متفاوت داشته باشند. در مواردی سلول کنیدی‌زا با کنیدیوفور اشتباه گرفته می‌شود، ولی سلول کنیدی‌زا، اشاره به ریسه‌های ساده یا منشعب و تخصص یافته‌ای دارد که حاوی یک یا چند سلول کنیدی‌زا است. کنیدیها دارای تنوع مورفولوژیکی زیادی بوده و ممکن است کروی، تخم مرغی، استوانه‌ای، دراز، نخی شکل، مارپیچی و یا منشعب، یک یا چند سلولی، با دیواره عرضی یا دیواره عرضی و طولی (توتی شکل=muriform) و بی رنگ یا رنگی باشد.

بسیاری از کنیدیوم‌ها با تشکیل لوله تندشی جوانه می‌زنند و تولید میسیلیوم گسترده‌ای را می‌کنند که در نهایت تشکیل کنیدیوم‌های دیگری را خواهد داد. این روند، macrocyclic conidiation نامیده شده است. تعدادی هم با تولید کنیدیوم‌ها به طور مستقیم از روی آسکوسپور و یا کنیدیوم جوانه زده و بلاستوسپور یا میکروکنیدیوم متفاوت از نظر مورفولوژیکی از دیگر کنیدیوم‌ها را تولید می‌کنند. به این روند، microcyclic conidiation می‌گویند. کنیدیوم‌ها اغلب به صورت غیرفعال آزاد می‌شوند، ولی در تعدادی از بازیدیومیست‌ها و در جنس *Zygosporium* (یکی از جنس‌های آسکومیکوتا) به طور فعال آزاد می‌شوند.

اونتوژنی کنیدیوم (conidial ontogeny)

کنیدیومها ممکن است به چندین روش از سلول‌های کنیدی‌زا تولید شوند:

a – **بلاستیک** (blastic)، در این حالت، قبل از تفکیک کنیدیوم از سلول کنیدی‌زا توسط یک دیواره عرضی جدا کننده، کنیدیوم بزرگ و متورم می‌شود و معمولا در یک نقطه باریکی به سلول کنیدی‌زا متصل باقی می‌ماند.

b – **تالیک** (thallic)، در این حالت، کنیدیوم قبل از بزرگ و متورم شدن، توسط یک دیواره عرضی از سلول کنیدیوم‌زا جدا میشود.

c – **تالوبلاستیک** (thalloblastic)، در این حالت، کنیدیوم قبل از تشکیل دیواره عرضی جدا کننده، متورم شده، ولی در کل عرض سلول کنیدی‌زا به آن متصل باقی می‌ماند.

d – **آرتریک** (arthric)، که کنیدیوم‌های ویژه تالیک هستند که اغلب به صورت زنجیر تشکیل شده و به آسانی از هم جدا می‌شوند.

سلولهای کنیدی‌زا و کنیدیوم‌های آسکومیست‌ها معمولا دارای یک دیواره دو لایه هستند. اگر هر دو لایه دیواره سلول کنیدی‌زا در تشکیل کنیدیوم نقش داشته باشند، کنیدیومها به صورت hologenous تولید می‌شوند. اگر دیواره خارجی کنیدیوم تنها با دیواره داخلی سلول کنیدی‌زا پیوسته باشد، یا فقط لایه داخلی سلول کنیدی‌زا در تشکیل دیواره کنیدیوم نقش داشته باشد، کنیدیوم‌ها به صورت entrogenous تولید می‌شوند. در مواردی دیواره‌های سلولهای کنیدی‌زا با هیچ بخشی از کنیدیوم ارتباط ندارند و به آنها endogenous می‌گویند. کنیدیوم‌ها ممکن است به صورت منفرد (solitary) یا گروهی در یک محل تشکیل شوند. آنهایی که به صورت گروهی تشکیل می‌شوند، ممکن است به صورت زنجیری (catenate) و یا seriate باشند. در حالت زنجیری، کنیدیوم‌ها توسط لایه‌های دیواره‌ای به هم متصل هستند و به آنها زنجیرهای حقیقی می‌گویند. در آرایش از نوع seriate، ممکن است کنیدیوم‌ها تشکیل زنجیرهای کاذب (false chains) را بدهند و کنیدیوم‌ها توسط یک تیغه میانی دیواره عرضی تفکیکی کننده کنیدیوم‌ها، به هم متصل نگه داشته می‌شوند. همچنین ممکن است کنیدیوم‌ها به صورت خوشه‌های اسپوری (spore balls) تشکیل شوند که کنیدیوم‌ها معمولا در یک مایع نگه داشته می‌شوند و در هر دو حالت، کنیدیوم‌ها به آسانی از هم جدا می‌شوند. در حالت زنجیری، اگر مسن‌ترین کنیدیوم در نوک زنجیره و جوانترین آنها در قاعده زنجیره باشد، به آن basipetal و اگر جوانترین کنیدیوم در نوک زنجیره و مسن‌ترین در قاعده زنجیره باشد، به آن acropetal می‌گویند. جدا شدن کنیدیوم‌ها در ارتباط با دیواره عرضی تفکیک کننده کنیدیوم به دو صورت انجام می‌شود:

- در روش schizolytic دیواره عرضی تفکیک کننده کنیدیوم چنان شکافته می‌شود که نصف آن قاعده کنیدیوم در حال جدا شدن را تشکیل می‌دهد و نصف دیگر آن در نوک سلول کنیدی‌زا باقی می‌ماند.
- در روش rhexolytic کل دیواره عرضی با کنیدیوم جدا می‌شود و معمولا باعث گسیختگی سلول زیرین می‌شود. این روش جدا شدن به طور نادری در قارچها دیده می‌شود، ولی در افراد *Onygenales* دیده می‌شود.

رده‌بندی قارچهای ناقص

افرادی که در این طبقه قرار داده شده‌اند، مجموعه‌ای از فرم‌های ناقص قارچهای آسکومیکوتا و بازیدیومیکوتا هستند که تنها به دلیل نداشتن فرم جنسی در کنار هم قرار داده شده‌اند و هیچگونه شباهت و یا قرابت فیلوژنتیکی میان آنها متصور نیست. از این رو طبقه‌بندی قارچهای ناقص غیر طبیعی و مصنوعی است. به همین دلیل برای معین کردن تاکسونهای مختلف در این گروه از قارچها از پیشوند **شبه (form)** استفاده می‌شود. مثل شبه راسته، شبه خانواده، شبه جنس، شبه گونه.

بر اساس اندام باردهی تولید شده، *ساکاردو* این قارچها را به این صورت طبقه بندی کرده است:

Sphaeropsidales کلیه قارچهای پیکنیدیوم دار. *Melanconiales* کلیه قارچهای آسرووِل دار.

Moniliales کلیه قارچهای ناقصی که اسپورها روی کنیدیوفورها و یا مستقیما روی ریسه‌ها تشکیل می‌شوند و فاقد پیکنیدیوم و آسرووِل هستند. بعدها به این‌ها، قارچهای ناقص عقیم (mycelia sterilia) هم اضافه شدند که اسپور تولید نمی‌کنند و اغلب توسط ریسه‌های رویشی تکثیر می‌شوند (گاهی اسکلروت تشکیل می‌دهند). بعدها *ساکاردو* بر اساس صفات کنیدیوم و رنگی بودن آنها، این قارچها را در بخش‌های (sections) مختلفی قرار داد که امروزه به عنوان سیستم *ساکاردویی* معروف شده است. بخش‌های موجود عبارتند از:

۱- *Amerosporae*، کنیدیوم‌های یک سلولی، کروی، تخم مرغی تا دراز یا استوانه‌ای کوتاه.

- *Allantosporae*، کنیدیوم‌های استوانه‌ای خمیده (سوسیسی شکل) و بی رنگ تا کم رنگ.
- *Hyalosporae*، کنیدیوم‌های بی رنگ.
- *Phaeosporae*، کنیدیوم‌های رنگی.

۲- *Didymosporae*، کنیدیوم‌ها دو سلولی، تخم مرغی یا دراز با یک دیواره عرضی.

- *Hyalodidymae*، کنیدیوم‌های بی رنگ.
- *Phaeodidymae*، کنیدیوم‌های رنگی.

۳- *Phragmosporae*، کنیدیوم‌های چند سلولی، مستطیلی، با ۲ یا چند دیواره عرضی.

- *Hyalophragmiae*، کنیدیوم‌های بی رنگ.
- *Phaeophragmiae*، کنیدیوم‌های رنگی.

٤- *Dictyosporae*، کنیدیوم‌های چند سلولی، تخم مرغی یا مستطیلی با دیواره عرضی و طولی.

- *Hyalodictyae*، کنیدیوم‌های بی رنگ.
- *Phaeodictyae*، کنیدیوم‌های رنگی.

۵- *Scolecosporae*، کنیدیوم‌ها نخی شکل و دراز، دیواره دار یا بدون دیواره، روشن یا رنگی.

٦- *Staurosporae*، کنیدیوم‌ها ستاره‌ای شکل، دارای لب‌های شعاعی، دیواره دار یا بدون دیواره، رنگی یا بی‌رنگ.

۷- *Helicosporae*، کنیدیوم‌های خمیده یا مارپیچی، بی رنگ یا رنگی.

روش دیگری که در طبقه بندی استفاده شده، بر مبنای اونتوژنی کنیدیوم استوار است و قارچهای ناقص به چندین گروه تقسیم شده‌اند (روش Barron, 1968):

- *Arthrosporae*، قارچهای ناقصی که اسپور زایی در آنها ناشی از دیواره دار شدن و در نهایت قطعه قطعه شدن ریسه‌ها است مثل *Geotrichum*.
- *Blastosporae*، مفهوم عادی آن این است که قارچهایی که آرتروسپوره نباشند، بلاستوسپوره هستند. یا قارچهای ناقصی که کنیدیوفور یا سلول کنیدیوم‌زا از طریق جوانه زنی اسپورزایی می‌کنند مثل *Cladosporium*.
- *Sympodulosporae* (*Radulosporae*)، در این حالت در روی کنیدیوفور، کنیدیوم تشکیل شده و کنیدیوفور دوباره به رشد خود ادامه می‌دهد و انتهای کنیدیوفور به حالت زیکزاک است و یا روی کنیدیوفور، دندانه‌هایی دیده می‌شود که روی آنها کنیدیوم‌ها تشکیل می‌شوند، مثل *Arthrobotrys, Sporothrix*.
- *Porosporae*، در روی دیواره خارجی کنیدیوفور سوراخ‌هایی وجود دارد که از این سوراخ‌ها، کنیدیوم‌ها منشا می‌گیرند و در خارج کامل می‌شوند، مثل *Alternaria, Bipolaris, Curvularia*
- *Aleuriosporae*، انتهای کنیدیوفور مقداری متورم شده و بعدا این تورم بیشتر شده و توسط یک دیواره عرضی جدا می‌شود. اسپورها دارای دیواره ضخیم هستند. کلامیدوسپورها همیشه از این نوع هستند، مثل *Histoplasma, Blastomyces*.
- *Annelosporae*، کنیدیوفور یا سلول کنیدیوم‌زا، بعد از تشکیل کنیدیوم، مقداری رشد کرده و دراز می‌شود و انتهای کنیدیوفور همیشه به صورت حلقه حلقه است، مثل *Spilocea, Scopulariopsis*
- *Phialosporae*، سلول‌های کنیدیوم‌زا به صورت اندام‌های بطری شکلی هستند که به نام فیالید نامیده شده‌اند. کنیدیوم‌ها به روش basipetal تولید می‌شوند، مثل*Aspergillus, Penicillium, Verticillium*.
- *Botryoblastosporae*، حالتی است که در آن کنیدیوم‌ها به طور همزمان از یک سلول کنیدیوم‌زای متورم و روی دندانه‌های کوتاه تشکیل می‌شوند. کنیدیوم‌ها ممکن است به طور منفرد (مثل جنس *Botrytis*) یا به طور زنجیر اکروپتال (مثل جنس *Oedocephalum*) تشکیل شوند.
- *Meristem Arthrosporae*، که کنیدیوم‌ها به صورت زنجیرهای basipetal تشکیل می‌شوند و کنیدیوفور با رشد مریستمی طول خود افزایش پیدا می‌کند، مثلا در جنس‌های *Acrosporium* (*Oidium*) و *Trichothecium roseum*.
- *Meristem Blastosporae*، که کنیدیوم‌ها به صورت حلقه‌ای در روی کنیدیوفورها تشکیل می‌شوند و از بخش قاعده‌ای دراز می‌شوند، مثل *Arthrinium phaeospermum*.

در طبقه بندی‌های جدید افراد در سه رده قرار داده شده‌اند.

۱- *Hyphomycetes*: میسیلیوم کاملا توسعه یافته است. آسروول یا پیکنیدیوم تولید نمی‌کنند. تولید مثل توسط کنیدیوم‌هایی است که روی ریسه‌های منفرد یا دستجات ریسه‌ای (سینماتا و اسپوردوکیوم) تشکیل می‌شوند. در فرم‌های عقیم، کنیدیوم تشکیل نمی‌شود.

۲- *Coelomycetes*: میسیلیوم به خوبی توسعه یافته است. تولید مثل توسط کنیدیوم‌هایی است که در داخل پیکنیدیوم و یا آسروول تولید می‌شوند.

۳- *Blastomycetes*: میسیلیوم یا وجود ندارد و یا چندان توسعه یافته نیست. اندام رویشی از سلول‌های مخمر مانند دارای یا فاقد میسیلیوم کاذب تشکیل شده است.

رده هیفومیست بزرگترین رده‌ها است که به چهار راسته تقسیم شده است.

- راسته *Aganomycetales*

در این راسته کنیدیوم‌ها تشکیل نمی‌شوند و فقط اسکلروت‌ها و کلامیدوسپورها وجود دارند. چندین جنس در این راسته قرار داده شده‌اند که دو جنس ذکر می‌شوند:

در جنس *Rhizoctonia* ریسه‌ها با زاویه حاده تا قائمه منشعب می‌شوند. ریسه‌ها در محل انشعاب دارای فرو رفتگی هستند و بالاتر از محل انشعاب، هم در ریسه اصلی و هم در انشعاب دیواره عرضی دولیپوری وجود دارد. همچنین در ریسه‌های مسن، سلول‌های مونیلیوئید تشکیل می‌شوند که از تغییر شکل سلول‌های ریسه بوجود می‌آیند و در مواردی به عنوان کلامیدوسپور مشخص شده‌اند. گونه‌ها نکروتروف‌های اختیاری هستند و می‌توانند به مدت طولانی در خاک به صورت ساپروفیت باقی بمانند. عامل مرگ گیاهچه‌ها، پوسیدگی ریشه و سوختگی اندام‌های هوایی هستند.

اسکلروت‌های کاذب تولید می‌شوند که دارای بافت یکنواخت بوده و به اشکال و اندازه‌های مختلف هستند. مراحل جنسی در تعدادی مشخص شده و اغلب آنها در بازیدیومیکوتا و تعداد نادری در آسکومیکوتا قرار داده شده‌اند.

در جنس *Sclerotium* اسکلروتهای حقیقی تشکیل می‌شوند که قهوه‌ای تا سیاه بوده و سفت هستند. میسیلیوم‌ها در تعدادی از گونه‌ها در محل دیواره‌های عرضی دارای قوس اتصال هستند. انگل‌های مهم گیاهان بوده و بیماری‌های مهمی تولید می‌کنند. *Sclerotium rolfsii* دامنه میزبانی بسیار وسیعی دارد و باعث پوسیدگی ساقه یا یقه و مرگ گیاهچه‌ها است. مرحله جنسی آن، *Botryobasidium rolfsii* (از بازیدیومیکوتا) است و در خاک‌های سبک و شنی با رطوبت بالا شدیدتر است. آنزیم‌های پکتولیتیک و سلولولیتیک توسط پاتوژن تولید شده و در مواردی اکسالیک اسید هم تولید می‌شود که در تخریب بافت‌های گیاهی بسیار موثر است. *Sclerotium cepivorum* عامل پوسیدگی سفید پیاز است. گونه *Sclerotium oryzae* عامل پوسیدگی ساقه شالی (برنج) با مراحل جنسی *Magnaporthe salvini* (از آسکومیکوتا) و مرحله کنیدیومی *Nakataeae sigmoidea* است.

راسته *Moniliales* (*Hyphomycetales*)

راسته بزرگی است که کنیدیوفورها ممکن است micronematous بوده (کنیدیوفور از ریسه‌ها چندان متمایز نیست) و یا macronematous (کنیدیوفورها از ریسه ها کاملا متمایز هستند) باشند. کنیدیوفورها به صورت انفرادی تشکیل می‌شوند و به صورت سینماتا و یا اسپوردوکیوم نیستند. افراد به صورت ساپروفیت، انگل‌های مهم انسان، جانوران و گیاهان بوده و تعدادی هم مصارف صنعتی دارند. دارای دو خانواده است:

خانواده *Moniliaceae*

تمام ساختمان‌های قارچ (ریسه، کنیدیوفور و کنیدیوم) بی رنگ هستند. اغلب آنها به صورت ساپروفیت در خاک، بقایای آلی مرده و انواعی از مواد غذایی رشد می‌کنند. تعدادی پاتوژن‌های مهم حیوانات، گیاهان و انسان بوده و تعدادی شکارگر نماتودها هستند. تعدادی از جنس‌ها ذکر می‌شوند:

جنس *Aspergillus*

کنیدیوفور از سلول ویژه‌ای از ریسه به نام سلول پایه تشکیل می‌شود. کنیدیوفور راست و در انتها به یک وزیکل ختم می‌شود و وزیکل‌ها توسط یک یا دو ردیف از فیالیدهای بطری شکل پوشیده شده‌اند. کنیدیوم‌ها ریز و کروی و به صورت زنجیرهای دراز تشکیل می‌شوند. گونه‌ها از تولید کنندگان توانای توکسین‌های قارچی (آفلاتوکسین‌ها) بوده و در تولید بیماری آسپرژیلوزیس در انسان دخالت دارند. تعدادی در تولید اسید سیتریک مسئول هستند و بیماری‌های گیاهی مانند کپک سیاه قوزه‌های پنبه، میوه‌ها و سبزیجات را ایجاد می‌کنند.

جنس *Penicillium*

کنیدیوفورها دراز بوده و در انتها منشعب می‌شوند و مشابه نوک جارو هستند. سلول کنیدیوم‌زا از نوع فیالیدیک بوده و ممکن است به طور مستقیم بر روی کنیدیوفور (monoverticillate) و یا بر روی انشعابات کوتاه که metula نام دارند، تشکیل شوند (biverticillate). کنیدیوم‌ها به صورت زنجیری تشکیل می‌شوند. گونه‌ها در خاک و در مواد در حال فساد دیده می‌شوند. گونه‌های *P. notatum* و *P. chrysogenum* عامل تولید آنتی بیوتیک پنی‌سیلین هستند که روی باکتری‌های گرم مثبت تاثیر دارد و گریزئوفولوین که از گونه *P. griseofulvum* استخراج شده و آنتی بیوتیک ضد قارچی است که در درمان کچلی‌ها استفاده می‌شود. تعدادی هم بیماری‌زای گیاهی هستند، مانند *P. expansum* عامل کپک آبی سیب، *P. digitatum* و *P. italicum* عامل کپک سبز و آبی میوه‌های مرکبات (بترتیب) و *P. gladioli* عامل پوسیدگی انباری گلایول است. تعدادی هم سم آفلاتوکسین را تولید می‌کنند.

جنس *Pyricularia*

کنیدیوفورها کشیده، ساده و با کنیدیوم‌های گلابی شکل، ۳-۱ سلولی و به صورت سمپودیال روی کنیدیوفور تشکیل می‌شوند. گونه مهم *P. grisea* است که مرحله جنسی آن *Magnaporthe grisea* است.

جنس *Geotrichum*

در این جنس کنیدیوفور تشکیل نمی‌شود و ریسه‌های رویشی به واحدهای یک سلولی قطعه قطعه می‌شوند که آرتروسپورها هستند و انتوژنی هولوتالیک دارند. ماهیت پودری و خشک اسپورها می‌تواند آن را به عنوان آلوده کننده محیط آزمایشگاه محسوب نماید. دیواره‌های عرضی تشکیل شده به هنگام قطعه قطعه شدن، دارای چندین میکروپور بوده و اجازه انتقال ریبوزوم‌ها، شبکه اندوپلاسمی و بعضی از رسوبات سیتوپلاسمی مانند گلیکوژن را می‌دهد، ولی هسته، میتوکندری‌ها و اندامک‌های بزرگ منتقل نمی‌شوند. با بلوغ کنیدیوم‌ها، دیواره‌ها به طور کامل بسته می‌شوند. *Geotrichum candidum* عامل پوسیدگی ترش گوجه فرنگی و مرکبات است و مرحله جنسی آن، *Endomyces geotrichum* است. تعدادی از گونه‌ها بیماری‌زای انسان هستند.

جنس *Verticillium*

کنیدیوفورها باریک و راست بوده، ساده یا منشعب هستند. فیالیدها به صورت فراهم از یک نقطه و در فواصل منظم روی کنیدیوفور تولید می‌شوند (انشعابات verticillate). کنیدیوم‌ها تخم مرغی تا بیضی شکل و یک سلولی هستند. کلامیدوسپورها و میکرو اسکلروت‌ها توسط تعدادی از گونه‌ها تشکیل می‌شوند. گونه‌های *V. dahliae* و *V. albo-atrum* ساکنان خاک بوده و از عوامل مولد پژمردگی آوندی گیاهان هستند. گونه *V. lecanii* که به عنوان عامل کنترل بیولوژیک برای کنترل شته‌ها، مگس‌های سفید و دیگر حشرات استفاده می‌شود، امروزه به جنس دیگری به نام *Lecanicillium lecanii* منتقل شده است.

جنس *Trichoderma*

ساپروفیت‌های مهم خاک و آنتاگونیست‌های قارچ‌های دیگر هستند. کلنی ها سریع الرشد بوده و به رنگ‌های سبز، سفید و زرد دیده می‌شود. کنیدیوفورها بی‌رنگ با انشعابات فراوان، فیالیدها به صورت منفرد یا گروهی تشکیل می‌شوند. کنیدیوم‌ها بی‌رنگ، تک سلولی و تخم مرغی شکل هستند و به صورت توپ‌های اسپوری در دهانه فیالید تشکیل می‌شوند. تلئومورف تعدادی از آنها در جنس *Hypocrea* قرار داده شده است. آنتی‌بیوتیک‌های غیر فرار بر علیه تعدادی از قارچ‌ها تولید می‌کنند و در گونه *T. virens* آنتی بیوتیک‌های viridin و gliotoxin که ضد باکتری و قارچ هستند، تولید می‌شوند.

جنس *Clonastachys*

افراد این جنس قبلا در جنس *Gliocladium* قرار داشتند. کنیدیوفور راست بوده و دارای دیواره عرضی است که در بخش بالایی دارای انشعابات penicillate است و به صورت متراکم تشکیل می‌شوند. کنیدیوم‌ها یک سلولی، بی رنگ و به صورت متوالی تولید شده و در یک توده لعاب مانند جمع می‌شوند. در این جنس تعداد زیادی فیالید در کنار هم قرار گرفته و کنیدیوم‌های تمام آنها، به صورت توپ‌های اسپوری کروی در نوک آنها جمع می‌شوند. به نظر

می‌رسد که ماده لعابی که اسپورها در آن قرار دارند، به دلیل آبکی شدن دیواره خارجی اسپورها است. گونه *C. rosea* یکی از متداولترین گونه‌ها است که عامل کنترل بیولوژیکی پاتوژن‌های گیاهی است.

خانواده *Dematiaceae*

در افراد این خانواده، لااقل یکی از اندام‌های قارچ مانند ریسه، کنیدیوفور و یا کنیدیوم رنگی هستند. تعدادی از جنس‌ها ذکر می‌شوند.

جنس *Alternaria*

تعدادی از گونه‌ها ساپروفیت بوده، تعدادی بیماری‌زای گیاهی و تعدادی بیماری‌زای انسان و آلرژی زا هستند. تولید میکوتوکسین‌ها و فیتوتوکسین‌ها را می‌کنند. ریسه‌ها قهوه‌ای رنگ، کنیدیوفورها تیره‌تر و قطورتر از ریسه‌ها بوده، ممکن است دارای یک یا چندین محل هاگ‌زایی بر روی خود باشند. کنیدیوم‌ها ممکن است به صورت منفرد یا زنجیری تشکیل شوند. زنجیرهای کنیدیومی به صورت اکروپتال تشکیل می‌شوند. کنیدیوم‌ها دارای دیواره عرضی و طولی هستند، هر چند که در تعدادی از گونه‌ها دیواره طولی به ندرت تشکیل می‌شود. در اغلب موارد در انتهای اسپور یک زائده‌ای وجود دارد که beak (نوک) نامیده شده است و طول آن ممکن است کوتاه و یا در مواردی بسیار بلند باشد. مرحله جنسی آنها در جنس *Lewia* قرار داده شده است.

جنس *Curvularia*

ریسه‌ها، کنیدیوفورها و کنیدیوم‌ها قهوه‌ای تیره هستند. کنیدیوم‌ها دارای ۳–٤ دیواره عرضی بوده، مقداری خمیده هستند و سلول‌های میانی عریض‌تر و تیره‌تر از سلول‌های کناری هستند. کنیدیوم‌ها از نوع porosporae هستند. تعدادی ساپروفیت و تعدادی انگل گیاهان هستند. گونه *C. lunata* دارای مرحله جنسی *Cochliobolus lunata* است.

جنس *Cercospora*

جنس بزرگ و همه جایی است. کنیدیوفورها تیره رنگ و اغلب به صورت دسته‌ای تشکیل می‌شوند که انتهای آنها دارای خمیدگی‌های سمپودیال است و برجستگی مشخصی در آنها دیده می‌شود. کنیدیوم‌ها بی‌رنگ یا رنگی، سوزنی شکل و چند سلولی هستند. تعدادی انگل ضعیف و تعدادی انگل‌های بسیار مهم گیاهان هستند. تعدادی هم در انسان بیماری‌زا هستند. *C. beticola* عامل لکه گرد برگ چغندر قند، *C. arachidicola* عامل لکه برگی بادام زمینی و *C. musae* عامل لکه برگی موز (سیگاتوکا) است. مرحله جنسی گونه اخیر در جنس *Mycosphaerella musicola* قرار دارد. *C. apii* عامل لکه برگی کرفس بوده و در تولید لکه‌هایی در صورت انسان‌ها دخیل دانسته شده است.

جنس *Botrytis*

ریسه‌ها ضخیم و قهوه‌ای بوده، کنیدیوفورها قهوه‌ای رنگ و در انتها منشعب هستند و انتهای هر کدام از انشعابات متورم شده (وزیکل) و روی آن تعدادی استریگما تشکیل می‌شود. در سطح استریگما، کنیدیوم‌ها به طور همزمان تشکیل می‌شوند و ظاهر خوشه مانندی دارند. گونه *B. cinerea* عامل پوسیدگی خاکستری در تعدادی از میوه‌ها مانند انگور و توت فرنگی، *B. allii* عامل پوسیدگی گردن پیاز و *B. fabae* عامل لکه شکلاتی باقلا هستند. تلئومورف‌ها در جنس *Botryotinia* قرار داده شده‌اند.

جنس *Drechslera*

ریسه‌ها قهوه‌ای تیره، کنیدیوفورها قهوه‌ای با خمیدگی‌های سمپودیال و کنیدی‌زایی از نوع porosporae است. کنیدیوم‌ها استوانه‌ای، چند سلولی و با دیواره عرضی کاذب که جوانه زنی از تمام سلول‌های آن انجام می‌شود. مراحل جنسی در جنس‌های *Cochliobolus* و *Pyrenophora* قرار دارند.

راسته *Stilbellales*

کنیدیوفورها به صورت سینماتا یا کورمیوم تشکیل می‌شوند. اسپورها روشن یا تیره هستند. یک خانواده *Stilbellaceae* دارد. جنس‌های مهم *Graphium* و *Trichurus* هستند.

در جنس *Graphium* سینماتا بلند و تیره رنگ و در انتها توده‌ای از اسپورهای تک سلولی را تولید می‌کند که در یک لعاب چسبنده قرار دارند. کنیدیوم ها به روش annellidic تولید می‌شوند. مرحله کامل آن در جنس *Ophiostoma* قرار دارد.

راسته *Tuberculariales*

همگی تولید اسپوردوکیوم می‌کنند که در آن توده‌های اسپوری توسط یک توده بالشتک شکل و سطحی از سلول‌های کنیدیومزا یا کنیدیوفورهای کوتاه نگهداری می‌شوند. یک خانواده *Tuberculariaceae* در این راسته وجود دارد. کنیدیوم‌ها ممکن است تیره یا روشن باشند. جنس‌های مهم *Fusarium, Tubercularia, Epicoccum* و *Exosporium* هستند.

در جنس *Fusarium* کنیدیوفورها ساده، منفرد یا به صورت مجتمع و با انشعابات انتهایی که به سلول‌های اسپور زا ختم می‌شوند، مشخص می‌شوند. سلول‌های اسپور زا از نوع فیالیدی هستند. کنیدیوم‌ها چند نوع هستند: ماکرو کنیدیوم‌ها که بزرگ، هلالی و چند سلولی هستند. میکرو کنیدیوم‌ها که یک یا دو سلولی بوده، تخم مرغی یا استوانه‌ای هستند و به صورت زنجیر یا توپ‌های اسپوری تشکیل می‌شوند. کلامیدوسپورهای با دیواره ضخیم که در انتها یا میان

ریسه‌ها و حتی در سلول‌های ماکرو کنیدیوم تشکیل می‌شوند. تعدادی ساپروفیت و تعدادی انگل‌های مهم گیاهان بوده و بیماری‌های متنوعی را ایجاد می‌کنند. مراحل جنسی در جنس‌های *Nectria, Gibberella, Calonectria* از راسته *Hypocreales* قرار دارند. جیبرلین توسط افراد این جنس تولید شده است.

در جنس *Tubercularia* اسپوردوکیوم‌ها درشت و به رنگ روشن یا نارنجی هستند که از زیر پوست شکافته شده بیرون می‌زنند. کنیدیوفورها کشیده، بی‌رنگ و منشعب بوده، کنیدیوم‌ها بی‌رنگ، یک سلولی، تخم مرغی یا کشیده هستند. *T. vulgaris* که مرحله جنسی آن *Nectria cinnabarina* است، در درختان تولید بیماری می‌کند و در جنگل‌ها به عنوان انگل زخم‌ها به فراوانی یافت می‌شود.

رده *Coelomycetes*

افراد این رده تولید پیکنیدیوم و آسروول می‌کنند. بیش از ۹۰۰۰ گونه در این رده وجود دارد که در خاک‌های زراعی و غیر زراعی، بقایای برگ و یا دیگر بقایای آلی، آبهای شیرین و شور، بر روی قارچ‌های دیگر و گلسنگ‌ها، حشرات و مهره‌داران و به صورت انگل‌های گیاهی وجود دارند. اغلب آنها تولید کنیدیوم‌های لعابی را می‌کنند که با فشار آزاد نمی‌شوند، بلکه از طریق باران، آب، حشرات و یا تماس منتقل می‌شوند. سه راسته *Sphaeropsidales, Melanconiales* و *Pycnothyriales* در این رده وجود دارند.

راسته *Sphaeropsidales*

پیکنیدیوم‌ها ممکن است در داخل بستره و یا در سطح آن تولید شوند. آنها فلاسکی شکل یا کروی بوده و در بخش نوک باریک شده و دارای یک روزنه هستند. دیواره پیکنیدیوم دارای بافت پارانشیمی کاذب است. افراد در ٤ خانواده قرار داده شده‌اند.

خانواده *Sphaeropsidaceae*، پیکنیدیوم‌ها اغلب کروی و دارای یک سوراخ مدور هستند و بافت پیکنیدیوم سخت و به رنگ تیره است.

خانواده *Nectrioidaceae*، پیکنیدیوم‌ها کروی و دارای سوراخ بوده و بافت آن نرم و روشن است.

خانواده *Leptostromataceae*، پیکنیدیوم‌ها کروی نبوده، بلکه دراز و قایقی شکل است.

خانواده *Excipulaceae*، پیکنیدیوم‌ها فنجانی یا بشقابی شکل هستند.

از خانواده *Sphaeropsidaceae* چندین جنس ذکر می‌شود:

جنس *Phoma*

پیکنیدیوم در محیط فرو رفته بوده، ولی روزنه آن در خارج از بافت قرار دارد و دیواره آن سیاه رنگ است. کنیدیوم‌ها یک سلولی، روشن، گرد یا بیضی شکل و به صورت توده‌ای به خارج راه می‌یابند. سلول کنیدی‌زا انتروبلاستیک و فیالیدیک است. ساپروفیت یا پارازیت ضعیف و یا پاتوژن‌های گیاهان هستند. تلئومورف‌ها در جنس *Pleospora*

قرار دارند. تعدادی از گونه‌ها مانند *P. glomerata* تولید دیکتیوکلامیدوسپورها را می‌کنند که دارای دیواره‌های عرضی و طولی هستند. گونه *P. betae* (tel. *Pleospora bjorlingii*) عامل بیماری مرگ گیاهچه چغندر قند، *P. lingam* (tel. *Leptosphaeria maculans*) عامل ساق سیاه چلیپائیان است.

جنس *Phyllosticta*

پیکنیدیوم‌ها کروی با دیواره نازک، قهوه‌ای تیره و در بستره استرومایی فرو رفته‌اند. کنیدیوم‌ها تک سلولی و توسط یک لایه لعاب مانندی احاطه شده‌اند و دارای یک زائده انتهایی هستند. به هنگام جوانه زدن کنیدیوم‌ها تولید اپرسوریوم می‌کنند. قارچ عامل لکه برگی گیاهان بوده و باعث سوراخ شدن برگ گیاهان می‌شوند. تلئومورف‌ها در جنس *Guignardia* و *Mycosphaerella* قرار دارند. گونه *P. Citricarpa* عامل لکه سیاه مرکبات است.

جنس *Macrophomina*

پیکنیدیوم‌ها قهوه‌ای تیره، کروی تا نیم کروی و روزنه دار هستند. آنها در بافت میزبان فرو رفته بوده و بعدا شکوفا می‌شوند. دیواره پیکنیدیوم ۴-۳ لایه‌ای است و سلول‌های رنگی با دیواره ضخیم در روزنه وجود دارند. فیالیدها بی‌رنک، کنیدیوم‌ها یک سلولی، تخم مرغی و بی‌رنگ هستند. اسکلروت‌ها در ریشه‌ها، ساقه‌ها، برگ‌ها و میوه‌ها وجود دارند و در محیط کشت هم به فراوانی تولید می‌شوند. گونه *M. phaseolina* عامل پوسیدگی ذغالی در تعدادی از گیاهان بوده و پوسیدگی حاصله از نوع خشک است. قارچ از پاتوژن‌های مهم ریشه است.

جنس *Phomopsis*

دو نوع کنیدیوم آلفا و بتا در داخل پیکنیدیوم تولید می‌شود. نوع آلفا بی‌رنگ، دوکی شکل مستقیم و فاقد دیواره عرضی است و اسپورهای بتا باریک، دراز و کمی خمیده هستند که گاهی به نام stylospore نامیده می‌شوند و جوانه نمی‌زنند و نقش آنها به درستی شناخته نشده است. کنیدی‌زایی از نوع انترو بلاستیک و فیالیدیک است. تلئومورف‌ها در جنس *Diaporthe* قرار دارد. گونه *P. cinerescense* عامل شانکر انجیر، *P. vexans* عامل سوختگی برگ و ساقه و پوسیدگی میوه بادنجان، *P. mali* روی بادام و *P. leptostrmiformis* روی عدس گزارش شده‌اند.

جنس *Ascochyta*

پیکنیدیوم‌ها معمولا در زیر اپیدرم تولید شده، قهوه‌ای رنگ بوده و با یک سوراخ شکوفا می‌شوند. کنیدیوم‌ها بی‌رنگ، با دیواره نازک و در بخش میانی دارای یک دیواره عرضی هستند. انتوژنی کنیدیوم از نوع آنلیدیک است. تعدادی از پاتوژن‌های مهم گیاهان هستند. گونه *A. rabiei* عامل برق زدگی نخود فرنگی، *A. fabae* عامل لکه شکلاتی باقلا و *A. phaseolorum* روی لوبیا انگل است. تلئومورف‌ها در جنس *Didymella*، *Mycosphaerella* و *Leptosphaeria* قرار دارند.

جنس *Didymella*

افراد شبیه به جنس *Ascochyta* هستند، ولی اسپورها دو سلولی و سیاه رنگ هستند.

جنس *Septoria*

پیکنیدیوم‌ها با دیواره نازک، قهوه‌ای رنگ و روزنه دار هستند. کنیدیوم‌ها باریک، صاف، نخی شکل، بی‌رنگ و چند سلولی هستند. کنیدیوم‌ها به صورت هولو بلاستیک تولید می‌شوند. تعدادی بیماری‌زای گیاهی بوده، گونه *S. apiicola* عامل لکه برگی کرفس، *S. tritici* عامل لکه برگی گندم و *S. pyricola* (tel. *Mycosphaerella sentina*) عامل لکه سفید برگ گلابی است. تلئومورف‌ها در جنس‌های *Leptosphaeria* و *Mycosphaerella* قرار دارند.

خانواده *Nectrioidaceae*

پیکنیدیوم‌ها مومی و به رنگ روشن بوده و شبیه به پریتسیوم افراد راسته هیپوکرال هستند.

جنس *Aschersonia*

انگل مگس‌های سفید و شپشک‌ها در مناطق گرم‌تر دنیا است. تعدادی هم به صورت ساپروفیتی در سطح برگ‌ها و سر شاخه‌ها دیده می‌شوند. استرومای روشن، نیم کروی یا بالشتکی شکل تولید می‌کنند که پیکنیدیوم‌ها در داخل آن تشکیل می‌شوند. کنیدیوفورها معمولا منشعب بوده و کنیدیوم‌ها یک سلولی، دوکی شکل و روشن هستند. مرحله جنسی در جنس *Hypocrella* قرار دارند.

راسته *Melanconiales*

یک خانواده *Melanconiaceae* دارد. افراد تولید آسروول می‌کنند که ممکن است در زیر اپیدرم یا کوتیکل تشکیل شود. تعدادی انگل گیاهان بوده و تولید بیماری‌هایی به نام آنتراکنوز را می‌کنند. تعدادی از جنس‌ها ذکر می‌شوند.

جنس *Colletotrichum*

آسروول‌ها زیر کوتیکلی، زیر اپیدرمی یا اپیدرمی بوده، کنیدیوفورها بی‌رنگ تا قهوه‌ای، با دیواره عرضی و منشعب در بخش قاعده هستند. سلول‌های کنیدی‌زا به صورت فیالیدهای استوانه‌ای بوده و انترو بلاستیک هستند. گاهی در بین سلول‌های کنیدی زا زوائد دراز و سیاه‌رنگ به نام setae وجود دارند. کنیدیوم‌ها بی‌رنگ، استوانه‌ای یا داسی شکل و یک سلولی بوده و در محیط کشت تولید اسکلروت قهوه‌ای تا سیاه رنگ می‌کنند. گونه *C. gloeosporioides* عامل بیماری آنتراکنوز مرکبات، موز و تعدادی از گیاهان دیگر است و مرحله جنسی آن *Glomerella cingulata* است. تلئومورف در جنس *Glomerella* قرار دارند. *C. lindemuthianum* عامل آنتراکنوز لوبیا، *C. orbiculare* (syn. *C. lagenarium*) عامل آنتراکنوز خیار، *C. coccedes* عامل خال سیاه سیب زمینی و پوسیدگی ریشه گوجه فرنگی است.

جنس *Marssonina*

آسروول‌ها در زیر اپیدرم تشکیل می‌شوند. کنیدیوفورها کوتاه، ساده و بی‌رنگ، کنیدیوم‌ها دو سلولی هلالی شکل و در سطح برگ‌ها و بر روی دوایر متحدالمرکز تشکیل می‌شوند. گونه *M. rosae* عامل لکه سیاه رز و *M. juglandis* عامل لکه سیاه (آنتراکنوز) گردو هستند. تلئومورف‌ها در جنس *Diplocarpon* قرار دارند.

جنس *Pestalotiopsis*

کنیدیوم‌ها دوکی یا گرزی شکل بوده، ۵ سلولی و سلول‌های انتهایی بی‌رنگ و سلول‌های میانی رنگی هستند. در سلول‌های بی‌رنگ انتهایی زوائد بی‌رنگ دیده می‌شود که ممکن است منشعب هم باشند. تعدادی ساپروفیت و تعدادی انگل گیاهان هستند. گونه *P. theae* عامل لکه برگی چای است.

جنس *Entomosporium*

کنیدیوم‌ها چهار سلولی و صلیبی شکل بوده و دو سلول کناری کوچک‌تر هستند. تمام سلولها دارای یک زائده درازی هستند که ظاهر حشره مانندی دارند. سلول‌های کنیدیوم‌زا دراز بوده و یک کنیدیوم به صورت هولو بلاستیک تولید می‌کند. *E. maculatum* تنها گونه این جنس است که مرحله جنسی آن *Diplocarpon mespili* بوده و عامل لکه برگی سیب، گلابی و به است.

رده *Blastomycetes*

تاکسون قراردادی برای قرار دادن مخمرهای ناقص است که از طریق جوانه زدن و یا دو نیم شدن تکثیر می‌یابند. شامل دو راسته هستند:

راسته *Cryptococcales*

دارای یک خانواده *Cryptococcaceae* است و شامل فرم‌های ناقص مخمرهای آسکومیکوتا و بازیدیومیکوتا است. در تعدادی میسیلیوم کاذب و در مواردی میسیلیوم حقیقی تشکیل می‌شود. آرتروسپورها هم تولید می‌شوند. اصولا ساپروفیت بوده و تعدادی هم آلودگی مزمن ایجاد می‌کنند. جنس‌ها شامل *Cryptococcus, Candida, Trichosporon, Malassezia, Rhodotorula* و *Torulopsis* هستند. جنس *Rhodotorula* از مخمرهای یک سلولی بوده و مخمرهای صورتی رنگ هم نامیده شده‌اند. سلول‌ها گرد یا تخم مرغی و دراز بوده و با جوانه زنی انتهایی تکثیر می‌شوند. تعدادی میسیلیوم کاذب تولید می‌کنند. گونه *R. glutinis* دارای تلئومورف *Rhodosporidium* است که از راسته *Ustilaginsles* است.

جنس *Candida* قارچ‌های مخمری هستند که تولید میسیلیوم کاذب یا میسیلیوم حقیقی می‌کنند. جوانه زنی از تمام سطوح آن انجام می‌شود. مرحله جنسی *Candida* در جنس *Leucosporidium* قرار دارد.

در جنس *Cryptococcus* افراد تولید نشاسته می‌کنند. گونه *C. albidus* با تلئومورف *Filobasidium floriforme* و گونه *C. neoformans* با تلئومورف *F. neoformans* است.

راسته *Sporobolomycetales*

یک خانواده و ٤ جنس دارد که به نام مخمرهای آیینه‌ای (mirror yeasts) نامیده شده‌اند، زیرا بالیستوسپورها به میزان زیادی تولید شده و در سطح زیرین تشتک پتری که به صورت وارونه قرار گرفته شده باشد، جمع می‌شوند و تصویر آیینه‌ای را از کلنی‌هایی که از آنها جدا شده‌اند، ایجاد می‌کنند. افراد به صورت ساپروفیت در سطوح قندی میوه‌های رسیده، برگ‌های مسن و برگ‌های آلوده به سفیدک‌ها و زنگ‌ها رشد می‌کنند. وابستگان بازیدیومیکوتا هستند. جنس‌های *Sporobolomyces, Bullera, Itersonilia* و *Tilletiopsis* را شامل می‌شوند.

Taphrinomycotina (Archiascomycetes)

اعضا این زیر شاخه گروه پراکنده‌ای از قارچها از جمله فرم‌های ساپروفیت و انگل هستند که بر اساس آنالیز ترادف بازهای زیر واحد کوچک هسته‌ای rDNA گروه‌بندی شده‌اند. اعضا این زیر شاخه دارای تنوع بالایی از نظر مورفولوژی و اکولوژی بوده و ظاهرا قدیمی‌ترین خط سیر فیلوژنتیکی (تکاملی) را در میان آسکومیکوتا تشکیل می‌دهند و از این رو توصیف یک گروه بر اساس صفات مشترک فنوتیپی مشکل است. افراد فاقد ریسه‌های آسک‌زا و آسکوکارپ بوده و در مواردی آسک‌های آنها شبیه به اسپورانژیوم هستند و به عنوان اولین گروه جدا شونده از بقیه آسکومیکوتا مد نظر قرار می‌گیرند. افراد این زیر شاخه در ٤ رده طبقه بندی شده‌اند و شامل *Schizosaccharomycetes, Neolectomycetes, Pneumocystidomycetes* و *Taphrinomycetes* می‌باشند. علاوه بر آن، جنس *Saitoella* هنوز در رده مشخصی قرار داده نشده است (incertae sedis). به استثنا جنس *Neolecta* که آسکوکارپ اپوتسیومی تولید کرده و تنها بر اساس مطالعات ترادف بازهای rDNA در این زیر شاخه قرار داده شده است، بقیه افراد دارای برخی صفات مشترک هستند و شامل: ۱) تولید مثل جنسی با تولید آسک بوده، اما ریسه آسکزا تولید نمی‌شود و در جنس *Saitoella* تولید مثل جنسی شناخته نشده است. ۲) تولید مثل غیر جنسی با جوانه زنی مخمری و یا دو نیم شدن است. ۳) آسکوما و یا کنیدیوما تولید نمی‌کنند. ٤) مرحله رویشی مخمر مانند و یا ریسه‌ای است.

جنس *Pneumocystis* در خانواده مونوتیپیک *Pneumocystideaceae* و راسته *Pneumocystideales* قرار داده شده است و ۳ گونه یا بیشتر دارد که انسان‌ها و یا دیگر حیوانات را آلوده می‌کنند (انگل). آنها بر روی محیط‌های کشت معمول آزمایشگاهی قابل کشت نیستند. این جنس به عنوان عامل اصلی ایجاد پنومونیا در بیماران مبتلا به ایدز مشخص شده است، قبلا به عنوان پروتوزوئر شناخته می‌شد، اما در سال ۱۹۸۸ ماهیت قارچی آن (مطالعات nSSU-rRNA) معلوم گردید. سیکل زندگی در *P. carini* (بیمارگر ریه پستانداران) شامل میتوز و دو نیم شدن سیتوپلاسمی است (هاپلوئید–دیپلوئید) و امروزه گونه بیماریزا در انسان در گونه *P. jirovecii* طبقه بندی شده است.

جنس *Neolecta* در خانواده *Neolectaceae* و راسته *Neolectales* قرار داده شده است. ۳ گونه در این جنس وجود دارد که ساپروفیت و یا انگل‌های ضعیف ریشه گیاهان هستند، هر چند که اکولوژی آنها کمتر شناخته شده است. گونه‌های این جنس، اپوتسیوم پایه‌دار گرزی شکل، آسکهای استوانه‌ای، بدون پارافیز و با ۸ آسکوسپور تولید

می‌کنند. ریسه‌های آسکزا تولید شده و EMS ابتدا تمام هسته‌ها احاطه می‌کند (همانند آسکومیکوتای رشته‌ای). اجسام ورونینی در ریسه‌ها وجود داشته و سیکل زندگی در آن هاپلوئید است. افراد بر روی محیط‌های کشت قابل کشت نیستند.

جنس *Saitoella* جایگاه مشخصی ندارد و تنها گونه تیپ *S. complicata* در این جنس قرار داده شده است که یک مخمر خاکزاد و ساپروفیت بوده، ریسه حقیقی تولید نمی‌کند و ظاهر شبیه به *Rhodotorula glutinis* است که یک مخمر بازیدیومیستی است. تولید مثل جنسی برای آن گزارش نشده است. این جنس دارای تعدادی صفات مشترک متداول در آسکومیکوتا و بازیدیومیکوتا است. جوانه زنی از نوع انتروبلاستیک (شبیه مخمرهای بازیدیومیکوتا) و دیواره سلولی دارای دو لایه است (شبیه مخمرهای آسکومیکوتا). اگر چه مطالعات فیلوژنتیکی جایگاه آن را در در میان آسکومیکوتا معلوم کرده‌اند، اما محل و ارتباط آن با دیگر افراد زیر شاخه مشخص نشده است.

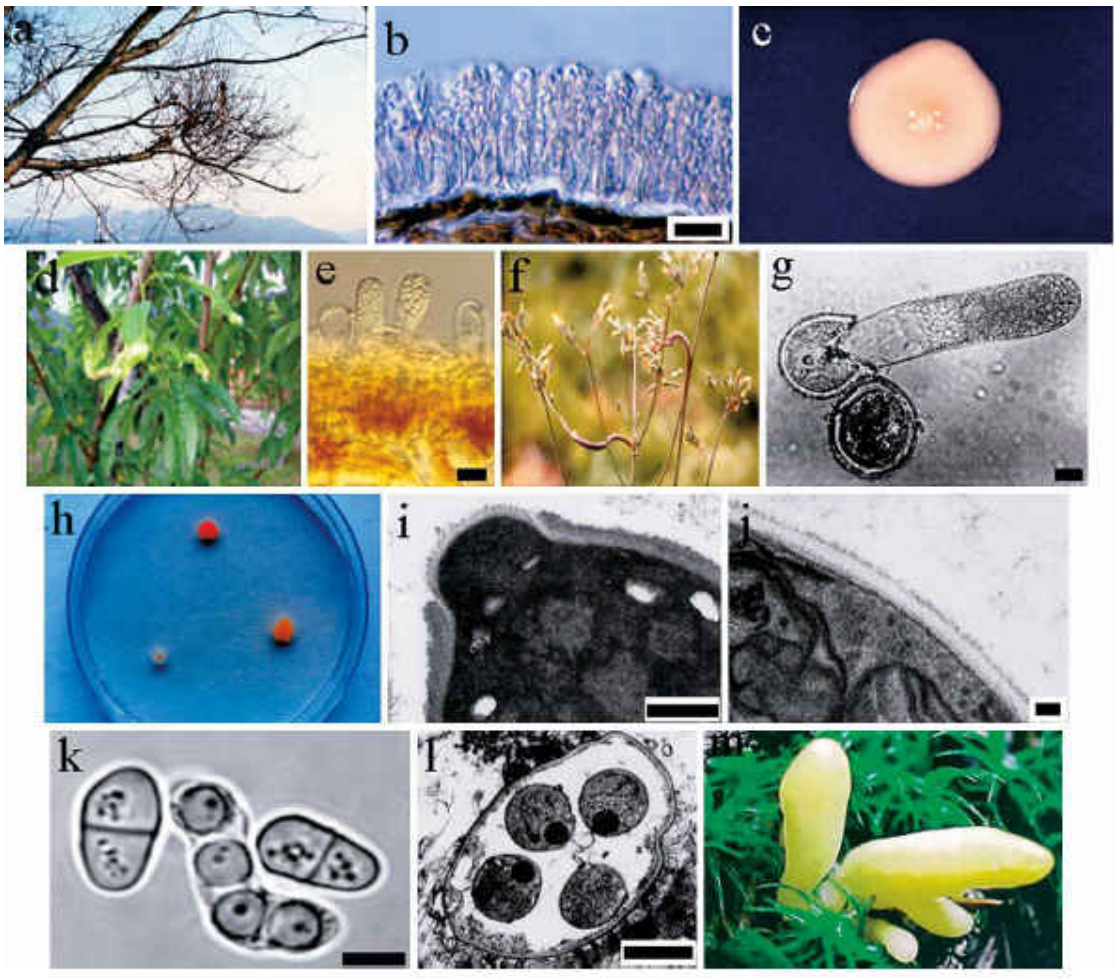


FIG. 1. Macro- and micromorphology showing the diversity of the representative taxa in the early diverging Ascomycota. a. Witches' broom disease of a Japanese cherry tree ("Sakura"): *Cerasus yedoensis*) caused by *Taphrina wiesneri* (photo by Keisuke Tubaki). b. Mature asci of *T. wiesneri* on leaf tissue of a Japanese cherry tree showing ascospore budding (blastoconidium formation) (photo by Keisuke Tubaki). c. A colony on potato dextrose agar (photo by Keisuke Tubaki). d. Symptoms of peach leaf curl disease caused by *Taphrina deformans* (photo courtesy Hideyuki Nagao). e. Hymenium of *Taphrina caerulescens*, causal agent of *Quercus* leaf curl (photo courtesy Hideyuki Nagao). f. Galls induced by *Protomyces inouyei* on stem of *Youngia japonica* (photo by Keisuke Tubaki). g. Germination of a thick-walled resting spore of *P. inouyei* in water (microphotograph by Keisuke Tubaki). h. Colonies of *Rhodosporidium toruloides* (anamorph: *Rhodotorula glutinis*) (top), *Saitoella complicata* (right) and *Taphrina wiesneri* (left) on potato dextrose agar. i. *Saitoella complicata*: TEM showing enteroblastic budding, characteristic of basidiomycetous yeast. j. *Saitoella complicate*. TEM showing the cell wall ultrastructure of the ascomycete type composed of one thin, dark layer and a broad, light inner layer. k. *Schizosaccharomyces pombe*. Fission and an ascus containing four ascospores (microphotograph courtesy Kouzaburo Mikata). l. *Pneumocystis carinii* [sic]. Mature cyst containing intracystic bodies (endospores). (From Dei-Cas and Cailliez 1998; reproduced with permission from Blackwell Publishing). m. *Neolecta vitellina*. Bright yellow fruit-bodies that can grow several cm tall (photo courtesy Sara Landvik). Bars: b, e, g = 20 µm; i = 0.5 µm; j = 0.1 µm; k = 5 µm; l = 1 µm.

راسته ***Taphrinales*** دارای دو خانواده *Taphrinaceae* و *Protomycetaceae* می‌باشد که در هر دو خانواده، افراد دارای مراحل میسیلیومی هستند که انگل نهاندانگان بوده و موجب ایجاد گال، تاول، زخم یا جاروک می‌شوند. در خانواده *Taphrinaceae*، میسیلیوم‌ها دارای دیواره عرضی بوده و به صورت بین سلولی یا زیر کوتیکلی رشد می‌کنند و آسک‌ها به صورت یک لایه (هیمنیوم) در سطح میزبان تشکیل می‌شوند. آسکوسپورها ممکن است در داخل آسک و یا در خارج از آسک جوانه زده و سلولهای مخمری را تولید کنند که با جوانه زنی و تولید میسیلیوم، بافت‌های جوان را آلوده می‌کنند. علی‌رغم اینکه آسکوسپورها با فشار آزاد می‌گردند ولی به ندرت در نمونه‌های هوا یافت می‌شوند. خانواده *Taphrinaceae* دارای یک جنس *Taphrina* با ۹۵ گونه است که همگی انگل اختیاری روی نهاندانگان و سرخس‌ها بوده و علائمی مانند گال، پیچیدگی، ضخیم شدن، لکه، جوش و جاروک (حالتی که در آن تعداد زیادی شاخه به طور مجتمع در اثر رشد جوانه‌های نابجا در گیاه تولید می‌شود) را بروز می‌دهند. از گونه‌های مهم این جنس *T. deformans* است که عامل بیماری پیچیدگی برگ هلو به ویژه بعد از یک بهار سرد و مرطوب است. در این گونه آسکوسپورها هاپلوئید، تک هسته‌ای و بی‌رنگ هستند و بعد از آزاد شدن از داخل آسک (و حتی زمانی‌که در داخل آسک هستند) به وسیله جوانه زدن مخمری تکثیر می‌یابند. این سلول‌های مخمری ممکن است به عنوان آنامورف *Taphrina* مد نظر قرار گرفته و به نام *Lalaria* خوانده شده‌اند. بلاستوسپورهای تشکیل شده در لابلای فلس‌های جوانه‌های هلو زمستانگذرانی می‌کنند. در بهار سال بعد، این بلاستوسپورها جوانه زده و هسته آنها با تقسیم میتوزی به دو هسته تبدیل می‌شود و سلول به صورت دیکاریوتیک درمی‌آید. ریسه‌های رشد کرده همگی دیکاریوتیک هستند که دیواره عرضی ساده داشته و زندگی انگلی را شروع می‌کنند. این ریسه‌ها به پارانشیم برگ نفوذ کرده و به صورت بین سلولی در میان سلول‌های مزوفیل و بین کوتیکل و اپیدرم رشد می‌کنند، ولی اندام مکینه‌ای تولید نمی‌شود. تعدادی از سلول‌های ریسه‌هایی که در زیر کوتیکل قرار دارند، مقداری بزرگ شده و عمل کاریوگامی در داخل آنها انجام می‌شود و به صورت دیپلوئید درمی‌آیند. به این سلولها، گاهی سلول آسک‌زا هم می‌گویند که نمو کرده و حجیم می‌شوند. هسته در این سلول با تقسیم میتوز به دو هسته تبدیل شده و یک دیواره عرضی این سلول را به دو سلول که هر کدام حاوی یک هسته دیپلوئید است، جدا می‌کند. سلول بالایی را سلول مادر آسک (ascus mother cell) می‌نامند و هسته آن با یک تقسیم میوز و یک تقسیم میتوز، ۸ هسته را تولید می‌کند که EMS در اطراف هر هسته تشکیل شده و آنها را به ۸ آسکوسپور تبدیل می‌نماید. سلول پائینی هم به نام سلول قاعده‌ای (foot

(cell نامیده شده که پروتوپلاسم آن تجزیه می‌شود و به صورت یک سلول کوچک و تو خالی در قاعده آسک باقی می‌ماند. با نمو آسک‌ها، از پایین به کوتیکل گیاه فشار آورده و بعد از پاره شدن کوتیکل، به صورت یک لایه‌ای در سطح اپیدرم قرار می‌گیرند. آسک‌ها تک جداره بوده و فاقد دستگاه ویژه انتهایی هستند، ولی در بخش انتهایی، دیواره آنها نازک بوده و با پاره شدن آن، آسکوسپورها آزاد می‌شوند. این گونه هموتال است. گونه‌های دیگر شامل *T. pruni* عامل انبونک آلو، *T. cerasi* عامل جاروک گیلاس، *T. coerulescense* عامل پیچیدگی و چروکیدگی برگ بلوط، *T. bullata* عامل تاولی شدن برگ گلابی، *T. betulina* عامل جاروک بید، *T. populina* عامل تاولی برگ صنوبر، *T. insititiae* عامل جاروک آلو، *T. wiesneri* عامل جاروک و پیچیدگی برگ گیلاس ژاپنی هستند. در *T. epiphylla* جفت شدن آسکوسپورها یا بلاستوسپورها منجر به ایجاد حالت دیکاریوتیکی می‌شود. افراد این خانواده بیشتر به *Ustilaginales*، *Exobasidiales* و مخمرهای قرمز شبیه هستند (گاهی اوقات آلودگی به کنه‌ها نیز نشانه‌های مشابهی در گیاهان مبتلا ایجاد می‌کند).

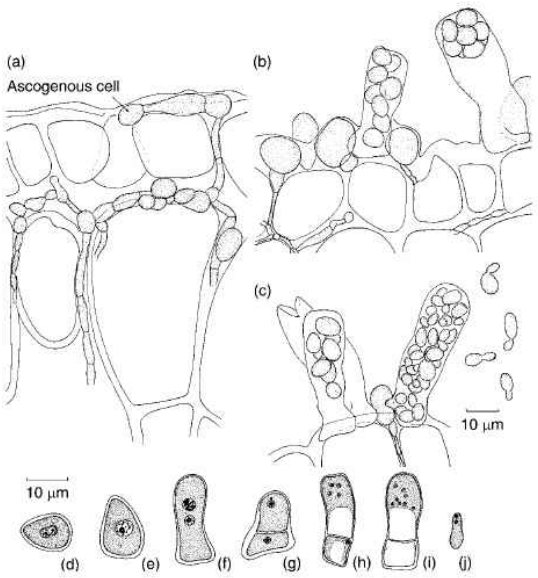


Fig 9.2 *Taphrina deformans*. (a) T.S. peach leaf showing intercellular mycelium and subcuticular ascogenous cells. (b) T.S. peach leaf showing ascogenous cells and asci, containing eight ascospores. (c) T.S. leaf showing a dehisced ascus, an eight-spored ascus and an ascus in which the ascospores are budding. Ascospores budding outside the ascus are also shown. (d–j) Cytology of ascus formation (after Martin, 1940). (d,e). Fusion of nuclei in ascogenous cell. (f) Elongating ascogenous cell containing two nuclei formed by mitosis from the fusion nucleus. The upper nucleus has begun to divide meiotically. (g) Uninucleate ascus with uninucleate basal cell. (h,i) Four- and eight-nucleate asci. (j) Binucleate germ tube in germinating ascospore.

خانواده *Protomycetaceae* دارای ۵ جنس و ۲۰ گونه است که *Protomyces* شناخته شده‌ترین جنس آنها است و باعث تولید گال و بد رنگی در میزبانهای خود از خانواده‌های *Compositae* (*Asteraceae*) و *Umbelliferae* (*Apiaceae*) می‌گردد. جنس‌های *Taphridium* و *Burenia* روی گیاهان *Umbelliferae* و جنس‌های *Protomycopsis* و *Volkartia* فقط روی *Compositae* دیده می‌شوند. این میزبانها از نوع علفی بوده و اهمیت اقتصادی چندانی ندارند.

سیکل زندگی در گونه *P. inundatus*: آسکوسپورهای تک هسته‌ای هاپلوئید جوانه زده و مرحله مخمری ساپروفیتی را آغاز می‌کنند. سوماتوگامی بین سلولهای مخمری انجام شده و بلافاصله با کاریوگامی، سلولهای دیپلوئید را تولید می‌کند که خود آنها نیز با عمل جوانه زنی تکثیر می‌یابند. این گونه هتروتال دو قطبی است. سلول دیپلوئید با جوانه زنی، ریسه دیپلوئید را تولید می‌کند که در داخل میزبان به صورت بین سلولی رشد می‌کند. با تشکیل دیواره

عرضی، ریسه‌ها به قطعات چند هسته‌ای تبدیل می‌شوند. در این زمان به دلیل رشد و تقسیم کنترل نشده سلول، بافت میزبان به صورت گال درمی‌آید. سلولهای میانی ریسه متورم شده و به ساختمانهای استراحتی تبدیل می‌شوند که به فراوانی در گال‌ها وجود دارند. در مواردی به این سلولها، سلولهای آسک‌زا می‌گویند و دیواره آنها از دو لایه تشکیل شده است. دیواره داخلی نازک و دیواره خارجی ضخیم است. دیواره داخلی با محتویات خود به یک کیسه کم و بیش استوانه‌ای تبدیل می‌شود که به آن وزیکل می‌گویند. این کیسه باید یک آسک چند هسته‌ای باشد که تعدادی از محققین به آن آسک مرکب (synascus) نام داده‌اند. در داخل این وزیکل، یک واکوئول بزرگی تشکیل می‌شود که سیتوپلاسم و هسته‌ها را به طرف کنار می‌راند. هسته‌ها تقسیم میوزی انجام داده و به آسکوسپورها تبدیل می‌شوند که با فشار و به صورت توده‌ای خارج می‌شوند و با جوانه زدن، مجددا سیکل را تکرار می‌کنند.

راسته *Schizosaccharomycetales*

مخمرهای دو نیم شونده هستند و از لعاب‌ها، عسلک‌ها، میوه و فراورده‌های میوه‌جات جدا شده‌اند. گونه *S. pombe* یک موجود مهم در مطالعات ژنتیکی و مولکولی است. گونه‌های دیگر شامل *S. octosporus* و *S. japonicus* می‌باشند. هر سه گونه به صورت مخمرهای ساپروفیتی رشد می‌کنند و از طریق دو نیم شدن تکثیر می‌یابند. گاهی اوقات به ویژه در گونه *S. japonicus*، ریسه‌های حقیقی دیواره دار تشکیل می‌شوند و ریسه‌ها ممکن است قطعه قطعه شده و آرتروسپور تولید نمایند. دیواره آسکوسپورها حاوی آمیلوز بوده و به هنگام نهادن در ید، به رنگ آبی درمی‌آید. مرحله دیپلوئیدی بسیار کوتاه بوده و فقط محدود به سلول تخم است و بلافاصله بعد از کاریوگامی، تقسیم میوز انجام می‌شود. سلولهای رویشی استوانه‌ای تا کروی و تک هسته‌ای هاپلوئید هستند و بعد از دو نیم شدن، دو سلول دختری تشکیل می‌شود که بعد از جدا شدن، دراز و بالغ شده و هر کدام دوباره این عمل را تکرار می‌کنند. هر سلول یک گامتانژیوم بالقوه است. در تولید مثل جنسی، دو سلول با تیپ آمیزشی سازگار با هم تماس پیدا کرده و هسته‌ها به داخل کانالی که در محل حل شدن دیواره‌ها تشکیل می‌شود، وارد می‌شوند. آنگاه هسته‌ها به هم رسیده و آمیزش می‌کنند. این سلول زیگوت به طور مستقیم به آسک تبدیل می‌شود که هسته یک بار با تقسیم میوزی و یک بار با تقسیم میتوزی ۸ هسته را تولید می‌کند که در نهایت به ۸ آسکوسپور تبدیل می‌شوند. با پاره شدن دیواره آسک، آسکوسپورها آزاد شده و مانند سلولهای رویشی عمل می‌کنند و سیکل تکرار می‌شود. گونه *S. octosporus* هموتال بوده ولی در گونه *S. pombe* افراد هموتال و هتروتال شناخته شده‌اند و سیستم آمیزشی دو قطبی است.

زیر شاخه *Saccharomycotina* مخمرهای آسکومیستی (the ascomycetous yeasts)

افراد این زیر شاخه یک خط سیر مونوفیلتیک مرکب از ۱۰۰۰ گونه را تشکیل می‌دهند. این مخمرها به صورت ساپروفیت و اغلب در ارتباط با گیاهان، حیوانات و سطوح آنها زندگی می‌کنند (این قارچها در تراوشات قندی گیاهان

مانند لعاب‌های خارج شده از زخم‌های درختان و شهد گلها فراوان هستند. تعدادی در سطح میوه‌های تازه یا در حال فساد و یا از فراورده‌های کارخانه‌ای میوه‌ها که غنی از مواد قندی هستند، وجود دارند. به دلیل توانایی آنها در تحمل فشار اسمزی بالا، عده‌ای در آب نمک نیز رشد می‌کنند که برای نگهداری مواد غذایی استفاده می‌شود. بقیه گونه‌ها در خاک‌ها، آبهای شیرین و شور و حتی سیستم گوارشی پستانداران وجود دارند). چند گونه به عنوان معمول‌ترین آلودگی‌های میکوتیک (قارچی) در انسان محسوب شده و کمتر از ۱۰ گونه انگل گیاهی هستند. مخمرها در روندهای صنعتی و بیوتکنولوژیکی از جمله در تخمیر (صنایع نانوایی، تولید ریبوفلاوین و استیک اسید و تولید اتانول سوختی)، صنایع الکل و سنتز پروتئین‌های نوترکیب اهمیت دارند. تعدادی میکوپارازیت (انگل دیگر قارچهای بیماریزا)، عده‌ای موجب آلوده سازی و فساد مواد غذایی، از اجزا مهم اکوسیستم و موجودات مدل در آزمایشگاه‌ها برای مطالعات علمی هستند. اندام‌های رویشی در افراد بسیار متنوع بوده، برخی یک سلولی هستند و در کل چرخه زندگی، هاپلوئید می‌باشند، بقیه دارای دو مرحله هاپلوئیدی و دیپلوئیدی بوده و فرم‌های غیر جنسی آنها ممکن است هاپلوئید، دیپلوئید و یا آناپلوئید باقی بماند. در برخی میسیلیوم کاذب و در تعدادی دیگر، میسیلیوم دارای دیواره عرضی تولید می‌شود و این ویژگی بخصوص، در محیط‌های آگاردار با مواد غذایی کم بیشتر دیده می‌شود. در برخی از گونه‌ها، منفذ دیواره عرضی ساده بوده اما در اغلب موارد، در دیواره عرضی یک سوراخ منفرد و ریز مرکزی یا تعدادی سوراخ ریز (میکروپور) وجود دارد. این قارچها فاقد ریسه آسک‌زا و آسکوکارپ هستند. آسک‌ها به طور آزاد و منفرد تشکیل شده و اغلب آنها دیواره ناپایدار دارند که با ذوب شدن یا تخریب دیواره آسک، آسکوسپورها آزاد می‌شوند. تنها در تعداد کمی، یک منطقه مشخص در آسک برای آزاد سازی آسکوسپورها وجود دارد. پلاسموگامی با آمیزش سلولهایی که به عنوان گامتانژیوم عمل می‌کنند، صورت می‌گیرد و کاریوگامی بلافاصله بعد از پلاسموگامی انجام می‌شود. مرحله دیکاریوتیکی در سیکل زندگی بسیار کوتاه است. در عده‌ای حالت دیپلوئیدی به روش جوانه زنی تکثیر می‌یابد. زیگوت یا به طور مستقیم به آسک تبدیل شده و یا به یک آسکوفور (ascophore) راست و دیواره‌دار تبدیل می‌شود که از آن، آسک‌ها تشکیل می‌شوند، مثل جنس *Cephaloascus*. EMS تک هسته‌ها را احاطه می‌کند و تولید مثل غیر جنسی با جوانه‌زنی، تولید کنیدیوم و یا قطعه قطعه شدن ریسه‌ها صورت می‌گیرد.

پلی‌ساکارید اصلی دیواره سلولی مانان‌ها و یا بتا ۱و۳ و بتا ۱و۶ گلوکانها و مقدار بسیار کمی کیتین هستند که اصولا کیتین به زخم جوانه‌ها محدود شده است. برخی افراد که فاقد مرحله جنسی هستند، بر اساس ترادف بازهای rDNA مشخص شده‌اند. اغلب این افراد توان زندگی در محیط‌های با پتانسیل پایین آب را دارا هستند و انواعی از فراورده‌های متابولیکی به ویژه پروتئین‌ها و polyoles را در پاسخ به شرایط پتانسیل پایین آب محیط خارجی تولید می‌کنند. این افراد تعداد کمتری از متابولیت‌های ثانویه سمی را تولید می‌کنند، شاید به این دلیل که، استفاده موثرتری از محیط‌هایی دارند که بقیه موجودات در آن محل زندگی نکرده و رقابت بالایی در آنجا وجود ندارد. البته حالت استثنا، افراد تولید کننده توکسینهای کشنده (یا killer toxins) هستند که مواد سمی تولید شده توسط آنها بر علیه استرین‌های حساس همان گونه ویا گونه‌های خویشاوند موثر بوده و اولین بار در مخمر *Saccharomyces*

*cerevisiae*شناسایی شده‌اند. خاصیت کشندگی در ارتباط با ویروس دارای dsRNA است و امروزه در دیگر قارچها همانند *Ustilago maydis, Kluyveromyces, Candida, Pichia* و *Cryphonectria parasitica* نیز دیده شده‌اند.

طبقه بندی اولیه مخمرها در سطوح پایین تاکسونومیکی بر اساس وجود یا غیاب ریسه و ریسه کاذب، وجود مرحله جنسی، نوع تقسیم سلولی، تخمیر قندهای ساده و رشد روی منابع مختلف کربنی و نیتروژنی استوار بود. تلاقی‌های سنتی ژنتیکی نشان داد استرین‌هایی که از نظر صفات مورفولوژیکی و متابولیکی تفاوت دارند، می‌توانند افراد یک گونه باشند و از این رو بحث زیادی در مورد اهمیت این صفات معمول تاکسونومیکی پدید آمد. به این دلیل تاکسونومیست‌های مخمری، استفاده از روش‌های مولکولی بر اساس ترادف بازهای DNA را مورد توجه قرار دادند. روشهای مولکولی که در ابتدا مورد استفاده قرار گرفتند، تعیین درصد GC در DNA هسته‌ای بود. در مخمرهای آسکومیکوتا این درصد ۵۰–۲۸ درصد و در بازیدیومیکوتا ۷۰–۵۰ مول درصد بود. استرینهایی که به میزان ۲–۱ مول درصد با هم تفاوت داشتند به عنوان گونه‌های مجزا در نظر گرفته شدند. ارزیابی کمی شباهت ژنتیکی بین استرینها و گونه‌ها بعدا با روش هیبریداسیون DNA هسته‌ای معین گردید (یعنی مقدار تشکیل هترودوپلکس بین DNA های مقایسه شده). استرین‌هایی که ۸۰ درصد یا بیشتر هیبرید می‌شدند به عنوان افراد یک گونه مخمری شناخته شدند. ارتباط این مقادیر با مفهوم گونه بیولوژیکی بررسی شد و نتایج بیانگر این بود که استرینهایی که ۷۰ درصد یا بیشتر هترودوپلکس تشکیل می‌دادند افراد یک گونه هستند. البته به دلیل کند و زمان بر بودن این روشها و اینکه وضوح در خارج از گونه‌های کاملا خویشاوند دیده نشد ترادف‌یابی‌های DNA برای درک روابط گونه‌ها استفاده شد. در آخرین طبقه‌بندی افراد این زیر شاخه در یک رده *Saccharomycetes*، یک راسته *Saccharomycetales* و ۱۳ خانواده طبقه‌بندی شده‌اند و تعداد زیادی از جنس‌ها نیز هنوز در خانواده مشخصی گروهبندی نشده‌اند (*incertae sedis*). خانواده‌های مشخص شده عبارتند از: *Ascoideaceae, Cephaloascaceae, Dipodascaceae, Endomycetaceae, Eremotheciaceae, Lipomycetaceae, Metschnikowiaceae, Phaffomycetaceae, Saccharomycodaceae, Saccharomycopsidaceae, Trichomonascaceae, Saccharomycetaceae.*

خانواده *Saccharomycetaceae*

در این خانواده، افراد دارای مشخصات زیرین هستند:

تال اغلب تک سلولی بوده و ممکن است به صورت میسیلیوم کاذب هم باشد. تولید مثل غیر جنسی با جوانه زدن از چندین محل از سطح سلول مادر است. آسکوسپورها در یک آسک آزاد تشکیل می‌شوند که می‌تواند از زیگوت و یا به طور بکرزایی از یک سلول رویشی تشکیل شود. گونه کاملا شناخته شده در این خانواده *Saccharomyces cerevisiae* است. جنس‌های دیگر شامل *Kluyveromyces, Zygosaccharomyces, Torulaspora, Kazachstania* و... هستند. در *S. cerevisiae*، جوانه زنی هم در مرحله هاپلوئیدی و هم در مرحله دیپلوئیدی

اتفاق می‌افتد و قارچ هتروتال بوده که آسکوسپورهای موجود در داخل آسک، دارای تیپ‌های آمیزشی a و α هستند. وقتی دو سلول هاپلوئیدی با تیپ‌های آمیزشی متقابل در کنار هم قرار می‌گیرند آنها هورمونهای پپتیدی و گیرنده‌های متصل به غشا پلاسمایی را تولید می‌کنند که هورمون تیپ آمیزشی مقابل را شناسایی می‌نمایند. اتصال مولکول فرمون به گیرنده مورد نظر، یک زنجیره پیام رسانی را وادار به فعالیت می‌کند که رونویسی ژنهای تیپ آمیزشی را تحریک نموده و رشد جهت‌دار دو سلول را به طرف هم تحریک می‌کند. آمیزش در ابتدا شامل افزایش توانایی سطوح دو سلول برای چسبیدن به همدیگر است که تحت نام sexual agglutination خوانده شده است و توسط گلیکوپروتئین‌ها متعادل می‌شود. به نظر می‌رسد گلیکوپروتئین‌ها اجزا فیمبریاها هستند. بعد از آن، هضم همزمان دیواره‌های جدا کننده دو سلول اتفاق افتاده و پلاسموگامی و کاریوگامی روی می‌دهد و سلول دیپلوئید تشکیل می‌شود که از طریق جوانه زدن دوباره تکثیر می‌یابد. هر کدام از سلولهای دیپلوئید در نهایت به آسک تبدیل می‌شوند. هسته دیپلوئید با تقسیم میوزی تولید ٤ هسته و در نهایت ٤ آسکوسپور کروی و با دیواره صاف را می‌کند. بعد از تخریب دیواره آسک، آسکوسپورها آزاد شده و با عمل جوانه‌زنی مرحله هاپلوئیدی را ادامه می‌دهند. در موارد نادری، میسیلیوم کاذب تشکیل می‌شود. تعدادی از جدایه‌های جنس *Kluyveromyces* دارای آنزیمهایی هستند که لاکتوز را از فراورده‌های شیری حذف می‌کنند و فراورده‌های حاصله می‌توانند مورد استفاده افرادی قرار گیرند که نسبت به لاکتوز حساسیت دارند. (علاوه بر جنس‌های *Saccharomyces* و *Dekkera*، جنس *Kluyveromyces* هم می‌تواند گلوکز را تخمیر کند). گونه *K. polysporus* به دلیل تولید آسکهای زیاد اسپوری در میان افراد این خانواده استثنا است.

خانواده *Saccharomycodaceae*

افراد این خانواده به نام مخمرهای لیموئی شکل (apiculate) نامیده شده‌اند و جوانه‌زنی از دو قطب سلول صورت می‌گیرد. در عده‌ای از آنها ، میسیلیوم کاذب نیز تشکیل می‌شود. یکی از گونه‌ها *Saccharomycodes ludwigii* است که در سیکل زندگی، مرحله هاپلوئیدی بسیار کوتاه و مرحله دیپلوئیدی بسیار طولانی است. دو آسکوسپور مجاور هم در داخل آسک (با تیپ‌های آمیزشی A_1 و A_2) آمیزش کرده و دو سلول دیپلوئید را در داخل آسک تولید می‌کنند. این سلول‌های دیپلوئید جوانه زده و هر کدام لوله تندشی تولید می‌کنند که از دیواره آسک خارج شده و به عنوان میسیلیوم جوانه‌ای (sprout mycellium) عمل می‌کند و با عمل جوانه زنی، سلولهای مخمری دیپلوئید را تولید می‌کند. این سلولهای مخمری نیز جوانه زده و تکثیر می‌یابند و در نهایت به آسک تبدیل می‌شوند. عمل میوز اتفاق افتاده و سلول‌های مخمری دیپلوئید به آسک تبدیل می‌شوند و هر کدام حاوی ٤ آسکوسپور هاپلوئید هستند. آسکوسپورها تنها مرحله هاپلوئیدی در سیکل زندگی هستند و سیکل مجددا تکرار می‌شود.

خانواده *Eremotheciaceae*

اعضا این خانواده از مهمترین پاتوژنهای گیاهی در راسته *Saccharomycetales* بوده و باعث خسارت به محصولاتی مانند لوبیا، گوجه فرنگی، خشکبارها و بویژه پنبه می‌گردند و از طریق حشرات ناجور بال (Hemiptera) به گل‌ها آورده شده و از طریق کلاله وارد گل می‌شوند (بیماریهای گیاهی ناشی از آنها stigmatomycose خوانده شده‌اند). چندین گونه دارای اهمیت اقتصادی بوده و در تولید ویتامین ریبوفلاوین به صورت تجاری استفاده می‌شوند. جنس‌های *Eremothecium* و *Coccidiascus* در این خانواده قرار داده شده‌اند. گونه‌ها معمولا دارای میسیلیوم حقیقی بوده و آسک‌ها دراز، با دیواره پایدار و همگی آسکوسپورهای ۲-۱ سلولی، داسی شکل و یا با زوائد شلاقی در یک انتها را تولید می‌کنند.

گونه *gossypi* (*Spermophthora*) *Eremothecium* عامل ایجاد استیگماتومیکوز قوزه‌های پنبه و میوه‌های گوجه فرنگی است. آسکوسپورهای دوکی شکل این قارچ به هنگام جوانه زنی ریسه‌های بدون دیواره عرضی و هاپلوئید را تولید می‌کنند. در روی ریسه‌ها، تورم‌های کیسه‌ای شکل تولید می‌شود که توسط دیواره های عرضی از بقیه ریسه جدا می‌شوند. هر کدام از این تورم‌ها حاوی چندین هسته هستند. هسته‌ها تکثیر یافته و تا ٤٠ هسته در هر تورم تولید می‌شود (به این تورم‌ها، گاهی اسپورانژیوم می‌گویند). در داخل این تورم‌ها، اسپورها (اسپورانژیوسپورها) تشکیل می‌شوند و بعد از آزاد شدن یا جوانه زده و مجددا ریسه تولید می‌کنند و یا اینکه به عنوان گامت عمل کرده و دو تا دو تا جفت می‌شوند که هسته‌ها در محل اتصال دو سلول کاریوگامی انجام داده (2N) و سپس ریسه‌های کوتاه دیپلوئیدی را تولید می‌نمایند. سلول انتهایی این ریسه متورم شده و به عنوان آسک عمل می‌کند. هسته‌ها یک بار تقسیم میوز و یک بار تقسیم میتوز انجام داده و در نهایت ۸ آسکوسپور دوکی شکل را تولید می‌کنند که به صورت دو ردیفی در داخل آسک قرار می‌گیرند و سیکل دوباره تکرار می‌شود

خانواده *Cephaloascaceae*

این خانواده شامل جنس‌های *Cephaloascus* و *Ambrosiozyma* است. برخی از گونه‌ها در درختان و یافت شده و ظاهرا در برابر مواد شیمیایی محافظتی مقاوم هستند. ریسه‌های حقیقی و کاذب تشکیل شده و جوانه‌زنی از چند قطب انجام می‌گیرد. میسیلیوم‌ها در گونه *C. fragrans* دیواره‌دار و منشعب بوده و روی محیط کشت عصاره جو به خوبی رشد می‌کنند. کنیدیوفورها از سلول‌های میسیلیومی تک هسته‌ای ایجاد شده و کنیدیوم‌های یک هسته‌ای و یک سلولی بی رنگ را تولید می‌نمایند که به صورت جوانه‌هایی از سلول‌های کنیدیوفور ایجاد شده و مجددا نیز جوانه می‌زنند و حلقه‌های مرکب را تولید می‌کنند. آنامورف‌ها از نظر مورفولوژیکی شبیه به جنس *Sporothrix* هستند که در قارچ رشته‌ای *Ophiostoma* دیده می‌شود. تشکیل آسک با بقیه افراد تفاوت می‌کند. هسته یک سلول ریسه‌ای تقسیم شده و از آن یک انشعاب تولید می‌شود. یک هسته دختری وارد انشعاب شده و سپس انشعاب خم شده و به قطعه ریسه‌ای مجاور متصل می‌گردد. هسته انشعاب وارد قطعه ریسه‌ای شده و آن را دو هسته‌ای می‌کند. کاریوگامی انجام شده و سلول زیگوت به صورت یک آسکوفور رنگی رشد می‌کند که دیواره‌دار شده و سلول‌های

تک هسته‌ای دیپلوئید را تولید می‌کند. دستجاتد آسکها در نوک هر آسکوفور تشکیل شده و یک ظاهر برس مانند را به آن می‌دهند و حاوی ٤ آسکوسپور کلاهی شکل هستند.

خانواده *Lipomycetaceae*

در افراد این خانواده میسیلیوم و میسیلیوم کاذب وجود داشته و تولید مثل غیر جنسی با جوانه زدن سلول از چندین قطب صورت می‌گیرد، ولی آرتروسپور تشکیل نمی‌شود. جنس *Lipomyces* که معمولا از نمونه‌های خاک جدا شده است و جنس‌های *Zygozyma* و *Dipodascopsis* (دارای دیواره عرضی منفذدار) در ارتباط با لعاب‌های ترشح شده توسط حشرات هستند و در حضور آسپیرین قادر به رشد نیستند. در گونه *Dipodascopsis uninucleatus*، آسکوسپور با تولید لوله تندش جوانه می‌زند و ریسه تک هسته‌ای را تولید می‌کند. گاهی اوقات تکثیر از طریق جوانه زنی هم انجام می‌گیرد. انشعابات ریسه به گامتانژیوم‌ها تبدیل شده و بعد از آمیزش آنها، سلول دیپلوئید (زیگوت) تولید می‌گردد که به آن آسک جوان می‌گویند. هسته در آسک جوان با یک تقسیم میوزی و چندین تقسیم میتوزی، تعداد زیادی هسته تولید می‌کند و با بزرگ و دراز شدن آسک، هسته‌ها به آسکوسپورها تبدیل می‌شوند. به هنگام بلوغ آسک، بقایای هر دو گامتانژیوم در قاعده آسک دیده می‌شوند. بعد از آزاد شدن آسکوسپورها در اثر تخریب نوک آسک، سیکل مجددا تکرار می‌شود.

افراد این خانواده و خانواده *Dipodascaceae* یک زمانی به عنوان قارچ های کلیدی در طرح‌های فیلوژنتیکی مد نظر قرار می‌گرفتند و منشا آسکومیست‌ها را در زیگومیست‌ها جستجو می‌کنند. با وجودی‌که آمیزش گامتانژیومهای چند هسته‌ای در هر دو خانواده شبیه آمیزش گامتانژیومی در در برخی از زیگومیست‌ها است، اما آنالیز ترادف DNA چنین خویشاوندی را تایید نمی‌کند.

خانواده *Dipodascaceae*

این خانواده دارای جنس‌های تلئومورفی *Dipodascus* و *Galactomyces* و جنس آنامورفی *Geotrichum* می‌باشد. بسیاری از گونه‌ها در ارتباط با تراوشات جانوران، حشرات و لعابها هستند و تولید آرتروسپور از مشخصات افراد این خانواده است. گونه *Dipodascus albidus* گونه متداولی است که میسیلیومها دارای دیواره عرضی بوده و چند هسته‌ای هستند و گامتانژیومها را در مجاورت هم تولید می‌کنند. دو گامتانژیوم چند هسته‌ای با هم تماس یافته (گامتانژیوم نر کوچکتر از ماده ولی شکل آنها شبیه به هم است) و در محل تماس جفت می‌شوند و هسته و سیتوپلاسم از گامتانژیوم نر وارد گامتانژیوم ماده می‌شود. کاریوگامی فقط بین دو هسته روی می‌دهد و هسته زیگوت ابتدا تقسیم میوز و سپس چندین بار با تقسیم میتوز زیاد می‌شود و گامتانژیوم ماده دراز شده و به آسک تبدیل می‌شود. در داخل آسک، آسکوسپورها تشکیل شده و با پاره شدن نوک آسک، آسکوسپورها آزاد می‌شوند و جوانه زده و ریسه جدیدی را تشکیل می‌دهند و سیکل دوباره تکرار می‌شود. تکثیر غیر جنسی با آرتروسپورهای چند هسته‌ای یا به

ندرت توسط کنیدیومهایی است که از کنیدیوفورهای با رشد نامحدود حاصل شده‌اند. در مواردی کنیدیوفورها مجتمع شده و به صورت ساختمانهای شبیه به سینماتا دیده می‌شوند.

جنس *Ascoidea* در خانواده *Ascoideaceae* قرار داده شده است که به فراوانی ریسه حقیقی تشکیل داده و اغلب بلاستوکنیدیومها را تشکیل می‌دهد که ممکن است بدون پایه بوده و یا بر روی دندانه‌هایی تشکیل شوند. آسکها به طور جانبی یا انتهایی روی ریسه‌های حقیقی تشکیل می‌شوند و بیضی شکل یا نوک تیز هستند. از مشخصه این جنس این است که آسکها به طور مکرر در داخل آسکهای قدیمی تشکیل می‌شوند. آسکوسپورها بیضی یا کلاهی شکل بوده و به تعداد ۱۶۰-۱۶ عدد در هر آسک تشکیل می‌شوند و از طریق یک منفذ در آسک آزاد می‌شوند. گامتانژیومها تشکیل نمی‌شوند و آمیزش از طریق جفت شدن دو آسکوسپور در داخل خود آسک (*A. asiatica*) و یا با آمیزش دو هسته ریسه‌ای با منشا نامشخص (*A. rubescens*) صورت می‌گیرد. این مخمرها در ارتباط با حشرات در ترشحات لعابی و تونل‌های سوسکها دیده می‌شوند.

افراد جنس *Metschnikowia* نیز در خانواده *Metschnikowiaceae* قرار داده شده‌اند که دارای آسکوسپورهای سوزنی شکل بوده، فاقد ریسه حقیقی هستند. جوانه زنی از چند قطب، آسکها دراز و پایدار بوده و ۲-۱ عدد آسکوسپور سوزنی شکل تولید می‌کنند که بدون زائده انتهایی هستند. آنها به صورت انگل‌های حیوانات بی‌مهره از جمله حشرات یا فرمهای آزاد زی در محیطهای آبی و یا خشکی زندگی می‌کنند.

افراد جنس در خانواده قرار داده شده‌اند. جوانه زنی از چند قطب و در برخی از گونه‌ها آرتروکنیدیومها تشکیل می‌شوند. ریسه کاذب و حقیقی فراوان بوده و اغلب بلاستوکنیدیوم تولید می‌کنند. آسکها تولید ۴-۱ آسکوسپور و ندرتا ۸ آسکوسپور تشکیل می‌دهند که ممکن است کلاهی شکل، کلیه‌ای شکل با زوائد انتهایی، کروی یا بیضی شکل بوده و ممکن است دارای ۲-۱ برآمدگی باشند. سطح آنها صاف یا زبر است. سیستم یوبیکینونی از نوع کوآنزیم کیو ۸ (Co-Q8)است. دیواره‌های عرضی در ریسه دارای چند سوراخ ریز و گاهی با یک سوراخ منفرد مرکزی است.

زیر شاخه *Pezizomycotina* (آسکومیست‌های رشته‌ای= Filamentous Ascomycetes)

در این گروه از قارچها تنوع مورفولوژیکی زیادی دیده می‌شود و اغلب آنها اندامهای جنسی فعال را تولید می‌کنند، هر چند که در تعدادی از آنها تحلیل رفتن اندامهای جنسی و به ویژه اندام جنسی نر دیده می‌شود. اجسام ورونینی در ارتباط با دیواره‌های عرضی تشکیل می‌شوند. در بسیاری از گونه‌ها، آسکوگونیوم، ریسه‌های آسکزا و کروزیرها تشکیل شده و توسط دیواره آسکوکارپ احاطه می‌شوند، ولی در تعداد کمی از آنها، آسکوکارپ ممکن است تشکیل نشده و ریسه‌ها به صورت یک توده پنبه مانند و سست در اطراف آسک‌ها مجتمع شوند. الگوی سیکل زندگی آنها در شکل زیر نشان داده شده است. این قارچها در فصل زمستان به صورت میسیلیوم، آسکوسپور و یا کنیدیوم بقا می‌یابند

که بسته به نوع قارچ، بستره و شرایط محیطی دارد، ولی مراحل میسیلیومی و آسکوسپوری از عوامل اصلی زمستانگذرانی هستند.

طبقه بندی آسکومیست‌های رشته‌ای

تا سال‌های اخیر، قارچ شناسان بیشتر روی صفات مورفولوژیکی برای طبقه‌بندی این قارچ‌ها تاکید داشتند. در میان صفاتی که مورد استفاده قرار می‌گرفتند، به ساختار آسکوکارپ، موقعیت آسکوکارپ در ارتباط با بستره، نوع آسک، مکان آسک در آسکوکارپ، روش آزاد سازی آسکوسپورها، وجود پارافیزها و دیگر بافت‌های عقیم و ماهیت بستره می‌توان اشاره نمود. در سال ۱۹۳۲، Nonfeldt صفات اونتوژنیک را به طبقه بندی اضافه نمود و ۳ گروه عمده را شناسایی نمود: *Plectoascales* با آسکوکارپ کلیستوتسیوم، *Ascohymeniales* با پریتسیوم و اپوتسیوم و *Ascoloculares* با آسکوستروما. در سال ۱۹۵۱، Luttrell بر ساختمان سنتروم (centrum) تاکید بیشتری نمود و چهار زیر رده را شناسایی نمود که عبارتند از: *Plectoascomycetidae*، با فرم‌های کلیستوتسیوم، *Hymenoascomycetidae* با فرم‌های پریتسیومی و اپوتسیومی، *Loculoascomycetidae* با فرم‌های آسکوستروما‌یی، *Laboulbeniomycetidae* با فرم‌های تغییر یافته آسکوکارپی که فاقد ریسه بوده و انگل اجباری حشرات هستند. در این بخش، طبقه بندی‌های بالایی همراه با فرضیه‌های فیلوژنتیکی حاصل از مطالعات مولکولی بحث می‌شوند.

Plectomycetes (*Eurotiales* and related species)

پلکتومیست‌ها دارای صفات زیرین هستند:

– آسکوکارپ‌ها اغلب از نوع کلیستوتسیوم و یا ژیمنوتسیومی هستند. کلیستوتسوم معمول دارای یک دیواره ضخیم و پیوسته (پارانشیمی کاذب) است در حالی‌که در ژیمنوتسیوم، دیواره از یک ساختار غیر پیوسته از ریسه‌ها (دارای نواحی باز و بدون دیواره) تشکیل شده است و دیواره از نوع reticuloperidium است. آسک‌های برهنه تنها در موارد نادری تولید می‌شوند. – آسک‌ها معمولا با دیواره نازک و ناپایدار بوده و گلابی یا کروی شکل هستند (آسک‌ها اغلب ۸ آسکوسپوری هستند و اسکوسپورها به صورت غیر فعال آزاد می‌شوند). – آسک‌ها در سطوح مختلفی در درون آسکوکارپ تشکیل می‌شوند که از ریسه‌های آسک‌زا با طول متفاوت بوجود می‌آیند. – آسکوسپورها کوچک، یک سلولی، و معمولا کروی یا تخم مرغی شکل هستند. – انواع مختلفی از فرم‌های غیر جنسی (کنیدیوم و کنیدیوفور) که شاخص بعضی از خانواده‌ها هستند، تولید می‌شوند. کنیدیومها به طور معمول از فیالیدها (در راسته *Eurotiales*) و یا به صورت آرتروکنیدیوم تشکیل می‌شوند و معمولا به صورت زنجیری از کنیدیومها که به طور متناوب در میان آنها سلول‌های عقیم وجود دارد، تشکیل می‌شوند. آرتروکنیدیومها، وقتی که سلول‌های مجاور تجزیه می‌شوند، آزاد می‌گردند. این نوع جدا شدن rhexolytic مشخصه میکروکنیدیوم‌های *Onygenales* و *Ascosphaerales* است. روش دیگر جدا سازی کنیدیومها نوع schizolytic است که در آن، سلول‌های مجاور زمانی جدا می‌شوند که دیواره

عرضی اتصال دهنده آنها به دو نیم شکسته می‌شود. البته این حالت در *Plectomycetes* دیده نمی‌شود. با وجود این، کلامیدوسپورهای انتهایی با دیواره ضخیم و ماکروکنیدیوم‌های بلاستیک چند سلولی ممکن است توسط برخی از پلکتومیست‌ها تشکیل شوند. بسیاری از قارچهای این گروه ساپروفیت‌های خاک بوده و توانایی تجزیه پلیمرهای پیچیده زیستی مانند سلولز و نشاسته را دارند و بقیه موجب تجزیه پروتئین‌هایی مانند کراتین می‌شوند که از اجزا تشکیل دهنده مو، پشم و شاخ است. اگر قارچهای پروتئولیتیک در دمای ۳۷ درجه سانتیگراد رشد داده شوند آنها بیماریزای بالقوه روی پستانداران بوده و برخی از جمله مهمترین و خطرناکترین پاتوژنهای قارچی انسان هستند. – تعدادی از گونه‌ها توانایی تحمل و یا حتی نیاز شرایط با پتانسیل بسیار کم آب را دارا هستند. این قارچ‌ها شامل گونه‌های مهم اقتصادی مانند پاتوژنهای حیوانات، تولید کنندگان آنتی بیوتیک‌ها، قارچ زهرها و تخمیر کنندگان مواد غذایی هستند. سه راسته در این جا بحث می‌شوند که شامل *Ascosphaerales, Onygenales* و *Eurotiales* هستند.

راسته *Ascosphaerales*

این راسته دارای ٤ جنس تلئومورفی است و شامل *Arrhenosphaera* (۱ گونه)، *Ascosphaera* (۱۱ گونه)، *Bettisa* (۱ گونه) و *Eremascus* (۲ گونه) است. ۳ گونه اول در ارتباط با کندوهای زنبور عسل بوده و جنس چهارم عامل فساد مواد غذایی است. همه جنس‌ها می‌توانند روی بسترهای غنی از قند و یا نمک رشد کرده و گاهی به آنها نیاز دارند. برخی گونه‌ها حقیقتا xerophilic هستند، یعنی می‌توانند در پتانسیل آب کمتر از ۰/۸۵ رشد کنند که معادل با محلول حاوی ٦۰ درصد قند است. این‌ها کلیستوتسیوم حقیقی تولید نمی‌کنند، اما بر اساس ترادف DNA در این گروه قرار داده شده‌اند. جنس مهم آن *Ascosphaera* است و گونه‌های این جنس اغلب در ارتباط با زنبورها می‌باشند. تعدادی ساپروفیت و تعدادی انگل حشرات هستند. از گونه‌های مهم *Ascosphaera apis* است که انگل لارو زنبورهای عسل بوده و عامل بیماری گچ سفیدی لارو زنبور عسل (chalkbrood) است. لاروهای آلوده مرده سفید رنگ و سفت بوده و شبیه تکه گچ می‌باشند و توپهای اسپوری سیاه رنگ ممکن است از طریق جلد حشره به خارج راه یابند. در برخی از سال‌ها بیماری اپیدمی شده و موجب تضعیف کلنی‌های زنبور عسل می‌گردد به ویژه اگر همراه با آلودگی‌های کنه واروآ باشد. این قارچ‌ها قادر به تحمل پتانسیل بسیار کم آب بوده و محیط‌های حاوی ٤۰–۳۰ درصد گلوکز برای کشت تعدادی از گونه‌ها مناسب است. اعضا جنس *Ascosphaera* غالبا دو پایه بوده و نیازمند دو فرد برای تولید مثل جنسی هستند. دو فرد سازگار در کنار هم قرار گرفته و یکی از آنها تولید آسکوگونیوم و تریکوژین را می‌کند، ولی فرد دیگر اندام‌های اندام‌های تخصص یافته جنسی را تولید نکرده و بنابر این آمیزش از طریق تریکوژین و یک ریسه نر انجام می‌شود. سلول پائین‌تر از تریکوژین که آسکوگونیوم است، پهن‌تر شده و بعد از پلاسموگامی محتویات ریسه نر را دریافت می‌کند. به این آسکوگونیوم، سیست (cyst) و یا nutriocyte هم می‌گویند. سیستم آسک‌زا در داخل این سیست تشکیل شده وتعدادی از سلولهای دو هسته‌ای، به کروزیر (سلول سر عصایی) تبدیل شده و آسک‌ها به صورت توده‌های به هم فشرده تولید می‌شوند. دیواره سیست

ضخیم و رنگی می‌شود و به عنوان دیواره کلیستوتسیوم عمل می‌کند. دیواره آسک‌ها پاره شده و آسکوسپورها به صورت تجمعاتی در داخل سیست دیده می‌شوند. *A. atra* یک گونه هموتالیک است.

جنس *Erymascus* که قبلا به عنوان مخمر در نظر گرفته می‌شد به دلیل داشتن منافذ ساده دیواره عرضی همراه با اجسام ورونینی از مخمرها جدا شد. در این جنس آسکوکارپ وجود ندارد. گونه مهم *E. fertilis* است که میسیلیوم گسترده با دیواره‌های عرضی را تولید می‌کند و در هر سلول فقط یک هسته وجود دارد. کنیدیوم‌های با دیواره ضخیم در انتها و یا میان ریسه‌ها تشکیل می‌شوند و جدا شدن آنها از نوع rhexolytic است. گامتانژیوم‌ها به صورت انشعاباتی در ریسه‌های مجاور هم تشکیل شده و با آمیزش آنها (copulation) (پلاسموگامی) عمل کاریوگامی هم انجام می‌شود. زیگوت تشکیل شده توسط دیواره عرضی از قاعده گامتانژیومها تفکیک می‌شود و بعد از بزرگ شدن به آسک تغییر می‌یابد. تقسیمات میوزی و میتوزی تولید ۸ هسته را می‌کنند که به ۸ آسکوسپور تبدیل می‌شوند.

راسته *Onygenales*

در این راسته گونه‌های مهم پزشکی وجود دارند که دارای صفات زیرین هستند:

– آسک‌ها یا به طور آزاد روی میسیلیوم و یا در داخل آسکوکارپ‌های پایه دار یا بدون پایه تشکیل شده و دیواره آسکوکارپ توسط رشته‌های ریسه‌ها ساخته می‌شود که ممکن است تور مانند و یا کامل باشد. – تریکوژین تشکیل نشده و آمیزش از طریق ریسه‌های گامتانژیومی انجام می‌شود. – دیواره آسک ناپایدار بوده و شکل آسک‌ها کروی یا تخم مرغی است. آسکوسپورها تک سلولی با سطح صاف یا دارای تزئینات هستند. – کنیدیوم‌های خشک از طریق جدا شدن rhexolytic تولید می‌شوند که این حالت در افراد خارج از این راسته به ندرت دیده می‌شود.– بسیاری از گونه‌ها توانایی تجزیه کراتین را دارا هستند که از اجزا پروتئینی پوست، مو و ناخن است و به همین دلیل در ارتباط با حیوانات و تولیدات آنها از جمله فضولات، استخوان و موهای آنها هستند.

چهار خانواده *Onygenaceae, Myxotrichaceae, Gymnoascaceae* و *Arthrodermataceae* در این راسته جا داده شده‌اند. صفات مورد تاکید شامل توانایی تجزیه بسترها، تزیینات آسکوسپور و نوع آنامورفها است. در خانواده *Onygenaceae* آسکوسپورها ظاهر آبله‌ای داشته و دو نوع کنیدی (آرتروسپور و کلامیدوسپور) را تولید می‌کنند. آسک‌ها به طور آزاد و یا در داخل کلیستوتسیوم تشکیل می‌شوند. ساختار دیواره کلیستوتسیوم تنوع زیادی را نشان می‌دهد. پریدیوم در تعدادی به صورت بافت پارانشیمی کاذب، در تعدادی به صورت ریسه‌های به هم بافته شده و در تعداد دیگری هم به صورت تور مانند است که ممکن است دارای یا بدون زائده باشد. تعدادی از آنها دارای زوائدی در دیواره کلیستوتسیوم بوده و در جنس *Ajellomyces* زوائد مارپیچی هستند. گونه‌های مهم *Ajellomyces dermatitidis* (با آنامورف *Blastomyces dermatitidis*) و *A. capsulatus* (با آنامورف *Histoplasma capsulatum*) است که به عنوان انگل‌های جانوران شناخته شده‌اند و در حرارت بدن به صورت مخمری و در دمای کمتر از ۳۷ درجه سانتیگراد به صورت ریسه‌ای رشد می‌کنند. هر دو گونه تولید ماکروکنیدیوم و میکروکنیدیوم در ریسه‌ها می‌کنند. کلامیدوسپورها در این جنس وجود ندارند و فرمهای ماکروکنیدیوم دار در جنس

Chrysosporium قرار داده شده‌اند. گونه اول در مواردی باعث زخم‌های پوستی در انسان می‌شود، اما اغلب آلودگی‌ها از طریق استنشاق اسپور ها ایجاد شده و در مواردی هم کشنده هستند. گونه *Onygena eqina* هم در میان بقیه معروف‌تر است و در سم و شاخ‌های کهنه رشد و اسپورزایی می‌کند. این گونه تولید ساختمان بزرگ و پایه‌دار به نام mazaedium را می‌کند که به عنوان آسکوکارپ یک پایه‌ای نامیده شده است و به هنگام بلوغ، بافت‌های داخلی آن به رشته‌های عقیم تبدیل می‌شوند که اسپورهای خشک را نگه می‌دارند (تعدادی از محققین هم عقیده دارند که این اندام یک استرومای با چندین آسکوکارپ است). گونه *O. corvina* معمولا در ارتباط با پرهای پرندگان و مواد موجود در لانه‌های آنها است.

{geophilic، گونه‌هایی که معمولا در خاک ساپروفیت هستند، ولی گاهگاهی باعث عفونت در انسان هم می‌شوند. zoophilic، گونه‌هایی که اصولا حیوانات غیر از انسان‌ها را آلوده می‌کنند. anthropophilic، گونه‌هایی که محدود به انسان‌ها هستند}.

راسته *Eurotiales*

افراد این راسته دارای صفات زیرین هستند:

– آسک‌ها به طور آزاد و یا در داخل آسکوکارپ‌های بسته تولید می‌شوند [دیواره آسکوکارپ (peridium) ممکن است کامل بوده و یا دارای سوراخ باشد]. – تولید مثل جنسی اغلب به وسیله تریکوژین و یک ریسه غیر متمایز انجام می‌گیرد. – آسک‌ها با دیواره ناپایدار و به شکل کروی یا تخم مرغی هستند. – آسکوسپورها یک سلولی، کروی، تخم مرغی و صاف یا دارای تزئینات هستند. – کنیدیوم‌ها خشک و معمولا فیالیدی بوده و به صورت schizolytic جدا می‌شوند. – از بسترهای نشاسته‌ای، روغنی و یا سلولزی جدا شده‌اند.

افراد این راسته در دو خانواده *Trichocomaceae* و *Pseudourotiaceae* قرار گرفته‌اند.

خانواده *Trichocomaceae* (*Aspergillaceae* یا *Eurotiaceae*)

افراد این خانواده از جمله پراکنده‌ترین قارچها بوده و اغلب دارای آنامورف فیالیدی هستند، مانند جنس‌های *Aspergillus, Penicillium* و *Paecilomyces*. تنها جنس فاقد مرحله آنامورفی فیالیدی، *Monascus* است که زنجیری از کنیدی‌های بلاستیک تولید می‌کند و مرحله آنامورفی آن *Basipetospora* است. تعدادی از این قارچها در یخچال‌ها باعث فساد مواد غذایی می‌شوند. تعدادی مسئول طعم‌های خوشمزه در بعضی از غذاها هستند و تعدادی هم حرارت دوست هستند. گونه‌های *Penicillium roqueforti* و *P. commemberti* به ترتیب مسئول طعم پنیرهای گران قیمت راکفورت و کاممبرت هستند. علاوه بر آنتی‌بیوتیک پنی‌سیلین که توسط *Penicillium notatum* و *P. chrysogenum* تولید می‌شود، آنتی بیوتیک گریزئوفولوین توسط گونه *P. griseofulvum* تولید شده و در کنترل بیماری‌های قارچی پوستی موثر است.

Aspergillus fumigatus در دمای بالا و در داخل توده‌های کمپوست رشد می‌کند. در تعدادی از این قارچ‌ها تولید رنگدانه به دلیل وجود یا عدم وجود مقادیر ناچیزی از مواد کم مصرف تحت تاثیر قرار می‌گیرد. به دلیل حساسیت تعدادی از گونه‌ها، از آنها برای تشخیص وجود بعضی از مواد استفاده می‌شود. مثلا از *A. niger* برای تشخیص وجود مس در خاک در مقادیر بسیار کم استفاده شده است که توسط بسیاری از روش‌های شیمیایی قابل تشخیص نیست. در حالت عادی رنگ کنیدیوم‌های این گونه قهوه‌ای تیره تا سیاه هستند. وقتی میزان مس در خاک در حدود $۲/۵ \times ۱۰^{-۹}$ گرم است، حداکثر شدت رنگ توسط آن تولید می‌شود و وقتی میزان مس به پائین‌تر از این حد می‌رسد، رنگ کنیدیوم‌ها نسبتا روشن شده و در غیاب مس، رنگ آنها زرد می‌شود.

افراد معمولا در دو گروه قرار می‌گیرند: گروهی که شامل جنس‌های *Talaromyces* و *Byssochlamys* است که بستره‌های سلولزی را اشغال کرده و یا میکوپارازیت هستند. آسکها در داخل ریسه‌های به هم بافته شده تشکیل می‌شوند. کلیستوتسیوم با بافت پارانشیم کاذب نیست. آنامورفها از نوع *Penicillium* و *Paecillomyces* (biverticillate) هستند. گروه دوم که شامل *Eurotium, Emericella, Eupenicillium, Neosartorya* و *Hemicarpenteles* است و در بستره‌های روغنی یا نشاسته‌ای مثل بذرها وجود داشته و یا با حشرات در ارتباط هستند. دیواره کلیستوتسیوم دارای بافت پارانشیمی کاذب بوده و در مواردی کلیستوتسیوم در داخل استروما تشکیل می‌شوند. در بعضی از موارد کلیستوتسیومها وجود ندارند و آسکها به طور مستقیم در داخل استروما تشکیل می‌شوند. آسکوسپورها دارای حلقه استوایی بوده و به هنگام جوانه زنی اسپور به دو بخش جدا می‌شود (bivalvate). [شبه جنس *Paecilomyces* دارای تلئومورف *Byssochlamys*، شبه جنس *Aspergillus* دارای مراحل جنسی در ۹ جنس بوده که از جمله می‌توان به *Eurotium, Sartorya* و *Emericella* اشاره کرد.شبه جنس *Penicillium* دارای مراحل جنسی در جنس‌های *Talaromyces, Eupenicillium* و *Carpenteles* است].

ساختمانهای رویشی

میسیلیوم در افراد این خانواده شبیه به قارچهای رشته‌ای است. ریسه‌ها به خوبی توسعه یافته، شدیدا منشعب، دارای دیواره عرضی و بی رنگ بوده و سلولهای آنها چند هسته‌ای هستند. بعضی از آنها اسکلروتهای زمستانگذران را در خاک تولید می‌کنند. در فصل بعدی رشدی، اسکلروتها جوانه زده و کنیدیوم تولید می‌کنند.

تولید مثل غیر جنسی

میسیلیومهای *Aspergillus* تولید تعداد زیادی کنیدیوفور می‌کنند که اغلب به صورت انفرادی از ریسه‌های رویشی تشکیل می‌شوند. قطعه ریسه‌ای و یا سلولی که منشعب شده و کنیدیوفور را تولید می‌کند به نام سلول قاعده‌ای (foot cell) نامیده شده است. کنیدیوفورها ساختمانهای دراز و راست هستند که هر کدام به یک سلول متورم به نام وزیکل ختم می‌شوند. بعد از تشکیل وزیکل، نمو آن به یکی از دو صورت انجام می‌شود. در فرمهای biseriate یک لایه سلول به نام metula نامیده شده‌اند، روی وزیکل تولید شده و کاملا آن را می‌پوشانند. فیالیدها روی متولاها تولید شده و حامل کنیدیومها هستند. در فرمهای uniseriate متولا وجود ندارد و فیالیدها به طور مستقیم روی وزیکل

تشکیل می‌شوند. کنیدیومها به صورت زنجیرهای basipetal تولید می‌شوند. تشکیل کنیدیوم به صورت بلاستیک است. مکانیسم تشکیل کنیدیوم به این صورت است که هر کنیدیوم به صورت یک برجستگی کروی و دیواره‌دار از نوک فیالید ایجاد می‌شود. هسته فیالید تقسیم میتوزی انجام داده و یکی از هسته‌ها وارد کنیدیوم در حال تشکیل می‌شود. سپس در گردن فیالید یک دیواره عرضی تشکیل شده و کنیدیوم را از فیالید جدا می‌کند. با بلوغ کنیدیوم اولی، کنیدیوم ثانوی در زیر آن تولید شده و آن را به جلو می‌راند. مکان کنیدیوم زایی درون گردن فیالید ثابت مانده و دراز شدن فیالید صورت نمی‌گیرد. چون دیواره‌های کنیدیومهای مجاور از نظر فیزیکی تا مدتی به هم متصل باقی می‌مانند، زنجیر کنیدیومی در نوک فیالید تشکیل می‌شود. توده‌های کنیدیومی مشخص کننده رنگ کنیدیوم هستند و به صورت سیاه، زرد، قهوه‌ای، سبز و ... دیده می‌شوند که به نوع گونه و محیط کشت بستگی دارد. تشکیل کنیدیوم در جنس *Penicillium* شبیه به جنس *Aspergillus* است ولی آرایش مورفولوژیکی ساختار کنیدیوفور متفاوت است. میسیلیوم تولید کنیدیوفورهای ساده، دراز و مستقیم را می‌کند که در ۲/۳ بالایی خود به صورت ساختمانهای جارویی شکل متقارن و یا نامتقارن هستند. کنیدیوفور به نام penicillus نامیده شده است. انشعابات چند گانه انتهای کنیدیوفور موجب تولید گروهی از فیالیدها می‌کند که حامل زنجیرهای دراز کنیدیومی هستند. تنوع این ساختمانها است که برای معین کردن زیر جنسهای این جنس پلی فیلتیک بکار می‌روند. تعدادی از گونه‌ها تولید کنیدیومای سینماتایی می‌کنند و یک گونه از نظر ظاهر شبیه به اسپورانژیومهای زرد رنگ میکسومیستها است. کنیدیومهای جنس *Penicillium* کروی تا تخم مرغی بوده و رنگ توده‌ای آنها نمایانگر کلنی‌های آنها است و به صورت زرد، سبز و یا آبی رنگ دیده می‌شوند.

تولید مثل جنسی

در جنس *Eurotium* (که مراحل جنسی گروه *Aspergillus glaucus* در آن قرار می‌گیرند)، انتریدیوم و آسکوگونیوم در مجاورت هم و روی ریسه‌های رویشی تشکیل می‌شوند و در هر دو به صورت ساختمانهای دراز و چند هسته‌ای هستند که به دور هم پیچ می‌خورند. اینکه انتریدیوم فعال یا غیر فعال باشد، یک زوج هسته در آسکوگونیوم قرار می‌گیرند. اگر هسته‌ها از انتریدیوم وارد آسکوگونیوم شوند با هسته‌های آسکوگونیوم جفت می‌شوند. در بعضی از موارد، انتریدیوم‌ها فعال نیستند و هسته‌های خود آسکوگونیوم به صورت دو تا دو تا در کنار هم قرار می‌گیرند. بعد از این عمل، تعدادی ریسه آسک‌زا توسط آسکوگونیوم در داخل آسکوکارپ در حال تشکیل شدن تولید می‌شود که طول آنها مختلف بوده و به همین دلیل آسک‌ها در سطوح مختلفی در داخل آسکوکارپ (و از کروزیرها) تشکیل می‌شوند. در مراحل اولیه، کلیستوتسیوم یک لایه منفردی از سلولها را در اطراف اندامهای جنسی تولید می‌کند و در نهایت به صورت یک آسکوکارپ کوچک، کروی و با دیواره صاف و زرد رنگ بالغ می‌شود.
آسک‌ها تخم مرغی، کروی یا گلابی شکل بوده و دیواره آنها ناپایدار است که با بلوغ آسکوسپورها، دیواره پاره شده و آسکوسپورها به صورت آزاد در داخل آسکوکارپ باقی می‌مانند. آسکوسپورها بی‌رنگ، عدسی شکل پهن و فاقد تزئینات سطحی هستند. در جنس *Monascus* آمیزش انتریدیوم با تریکوژین منجر به تولید ریسه‌های آسک‌زا

می‌شود و توسط پریدیوم بسیار نازکی از ریسه‌ها که از قاعده آسکوگونیوم ایجاد می‌شوند احاطه می‌شود. پریدیوم کلیستوتسیوم از یک یا دو لایه سلول پهن شده تشکیل شده است. آسک‌ها حاوی ۸ آسکوسپور بوده در سطوح مختلفی تشکیل می‌شوند. به هنگام بلوغ، دیواره آنها تخریب شده و کل آسکوکارپ توسط اسپورها پر می‌شود. مرحله غیر جنسی در جنس *Basipetospora* بوده و غیر فیالیدی است.

در جنس *Emericella*، کلیستوتسیوم در یک استروما غوطه ور است. دیواره کلیستوتسیوم از چندین لایه از ریسه‌های ضخیم به هم بافته تشکیل شده است و به هنگام بلوغ توسط سلولهای با دیواره ضخیم به نام hülle cells پوشیده شده است. این ساختمانهای تخصصی به صورت نوکهای متورم ریسه‌ها منشا می‌گیرند که کلیستوتسیومها را احاطه می‌کنند و به عنوان استروما تفسیر شده‌اند. این سلولها اغلب کروی بوده ولی ممکن است دراز هم باشند. آنها جوانه زده و گاهی به عنوان diaspore محسوب می‌شوند. در این جنس اندام‌های جنسی دیده نشده است ولی تعدادی از محققین ساختمانهای مارپیچی را در کشتهای متقابل دیده‌اند و فکر می‌کنند که آسکوگونیومها هستند. آسکوسپورها قرمز تا آبی رنگ بوده و دیواره آنها دارای تزئینات است و از کنار به صورت چرخ چاه دیده می‌شوند (مراحل جنسی گروه *Aspergillus nidulans* در این جنس وجود دارند).

در جنس *Sartorya* انتریدیوم تشکیل نمی‌شود، دیواره کلیستوتسیوم چند لایه‌ای است و آسکوسپورها یک سلولی، بی رنگ تا زرد روشن و با شیار مرکزی هستند. آسکها ۸ آسکوسپور دارند و مراحل جنسی گروه *Aspergillus fumigatus* در آن قرار دارند.

(شبه جنس *Paecillomyces* دارای تلئومورف *Byssochlamys*، شبه جنس *Aspergillus* دارای مراحل جنسی در ۱۱ جنس بوده و از جمله آنها می‌توان به *Sartorya, Eurotium* و *Emericella* اشاره نمود. شبه جنس *Penicillium* دارای مراحل جنسی در جنس‌های *Eupenicillium, Talaromyces* و *Carpenteles* است.

در جنس‌های *Hemicarpenteles* و *Eupenicillium*، آسک‌ها به طور مستقیم در استروما و بدون دیواره کلیستوتسیوم تشکیل می‌شوند و در هر آسک، معمولا ۸ آسکوسپور تشکیل می‌شود. در جنس *Eupenicillium* استروما به اندازه مشخصی رسیده و دیواره‌ها از بافت پارانشیمی کاذب با دیواره ضخیم تشکیل شده‌اند. آسکها از ریسه‌های آسکزا که به صورت دو شاخه منشعب می‌شوند تولید می‌شوند. تولید مثل جنسی در تعدادی از گونه‌ها در اثر گامتانژیومهای فعال بوجود می‌آید، ولی در تعدادی انتریدیومها فعال نیستند. در این جنس هسته‌های آسکوگونیوم جفت شده و وارد ریسه‌های آسکزا می‌شوند. آسکوسپورها bivalvate بوده و شبیه به چرخ چاه هستند که به دلیل شیارهای استوایی است. در جنس *Byssochlamys*، تجمعات آسک‌ها توسط شبکه‌های سست و بسیار تنک ریسه‌ها احاطه می‌شود و آسک‌های کروی شکل از کروزیرها تشکیل می‌شوند. *Talaromyces flavus* دارای آنامورف *Penicillium vermiculatus* است و دارای ریسه‌های تک هسته‌ای است که روی آن آسکوگونیوم گرزی شکل تک هسته‌ای تشکیل می‌شود. یک انتریدیوم که اغلب به صورت انشعاب تک هسته‌ای از ریسه دیگری بوجود می‌آید،

به دور آسکوگونیوم می‌پیچد. در محل تماس این دو اندام، دیواره‌ها حل شده و پروتوپلاست‌ها با هم ادغام می‌شوند. ریسه‌های آسک‌زا تشکیل شده و کاریوگامی در سلول مادر آسک انجام می‌شود و آسک‌ها به صورت زنجیری تشکیل می‌شوند که گلابی یا کروی شکل هستند. در طی توسعه آسک‌ها، ریسه‌های رویشی آنها را احاطه کرده و کلیستوتسیوم را تشکیل می‌دهند. با بلوغ آسکوسپورها، دیواره آسک پاره شده و آسکوسپورها در داخل کلیستوتسیوم پراکنده می‌شوند

آسکومیست‌های پریتسیوم دار(*Pyrenomycetes*, ascomycetes with perithecia)

صفات کلی در افراد این گروه عبارتند از:

– آسکوکارپ‌ها از نوع پریتسیوم و در مواردی از نوع کلیستوتسیوم هستند که ممکن است در استر وما، subiculum و یا جدا از ساختارهای استرومایی تشکیل شوند. – آسک‌ها از نوع تک جداره بوده و تخم مرغی یا استوانه‌ای شکل هستند و از ریسه‌های آسک‌زا و کروزیرها در یک لایه هیمنیومی تشکیل می‌شوند و یا گاهی اوقات، بعدا در کل آسکوکارپ پراکنده می‌شوند. – آسک‌ها اغلب با دیواره پایدار بوده و آسکوسپورها با فشار و از طریق یک ساختمان موجود در انتهای آسک آزاد می‌شوند. در تعداد کمی از آنها، آسک‌ها دارای دیواره ناپایدار بوده و آسکوسپورها به طور غیر فعال آزاد می‌شوند. – هاماتسیوم ممکن است شامل یک یا چند نوع ریسه عقیم و یا بافت پارانشیمی کاذب باشد. تشکیل روزنه در پریتسیوم از نوع schizogenous است یعنی از طریق فشار به بافتها از طریق پریفیزها در بخش نوک پریتسیوم صورت می‌گیرد. در روش lysigenous، که در گردن پسودوتسیوم *Loculoascomycetes* دیده می‌شود، از طریق تجزیه (لیز شدن) توده از قبل تشکیل شده بافتها حاصل می‌شود. آسکوسپورها یک یا چند سلولی بوده و دارای اشکال مختلفی هستند.– آناموروف‌ها اغلب متنوع و پیچیده بوده و تعدادی از گونه‌های خویشاوند کنیدیومی، تولید مثل جنسی ندارند.

پیرنومیست‌ها به عنوان انگل‌ها و همزیست‌های بندپایان، اندوفیت‌های تعدادی از گیاهان، تولید کنندگان میکوتوکسین‌ها، انگل‌های پستانداران، انگل گیاهان (بیوتروف، نکروتروف و همی بیوتروف) و ساپروفیت‌ها مخصوصا در بسترهای حاوی لیگنین و سلولز مهم هستند. تعدادی هم مانند *Neurospora* در تحقیقات ژنتیکی به عنوان موجودات مدل استفاده شده‌اند. برخی میکوپارازیت هستند. پیرنومیست‌های بیماریزای گیاهی باعث غلبه بر سیستم دفاعی میزبان شده و ممکن است کل یک گیاه یا قسمتی از آن را بکشند. همچنین با جذب آب و مواد غذایی از گیاه میزبان، باعث تضعیف آن می‌شوند، بافت‌های آوندی را بسته و از انتقال مواد فتوسنتزی، آب و مواد غذایی جلوگیری کرده و سلولها را تخریب می‌کنند و در مواردی آنزیم‌ها، تنظیم کننده‌های رشدی یا توکسین‌های تولید شده در بیماریها دخیل هستند. افراد در ۹ راسته قرار داده شده‌اند که عبارتند از: *Hypocreales*, *Melanosporales*, *Microascales*, *Phyllachorales*, *Ophiostomatales*, *Diaporthales*, *Xylariales*, *Sordariales*, *Meliolales*.

Luttrell (1951) مفهوم سنتروم (تمام ساختارهای داخل یک آسکوکارپ) را برای مطالعات تاکسونومیکی بکار برد و مکانیسم تشکیل سنتروم، برای ارزیابی ارتباطات ما بین راسته‌ها استفاده شد. چندین نوع توسعه‌ای از سنتروم مشخص گردید. سنتروم تیپ *Nectria* توسط دسته‌های قاعده‌ای آسک‌ها با پارافیزهای انتهایی ناپایدار که از منطقه بالایی آسکوکارپ منشا می‌گیرند و به طرف پایین امتداد یافته و بین آسک‌ها قرار می‌گیرند، مشخص می‌شود. در جنس‌های *Hypomyces* و *Hypocrea*، نوع تغییر یافته‌ای از سنتروم تیپ *Nectria* وجود دارد که پارافیزها نه تنها از بخش قاعده‌ای پریتسیوم، بلکه از سرتاسر لایه داخلی پریتسیوم منشا می‌گیرند و به طرف مرکز رشد می‌کنند. سنتروم نوع *Claviceps* از دستجات قاعده‌ای آسک‌ها تشکیل شده و پارافیزهای ناپایدار از دیواره‌های کناری پریتسیوم و دورتر از توده‌های آسک‌ها بوجود می‌آیند (پارافیزهای کناری) و به همین دلیل، آسک‌ها و پارافیزها در کنار هم قرار ندارند.

راسته *Hypocreales*

صفات اساسی عبارتند از:- استرومای گوشتی و به رنگ روشن تولید می‌کنند. - آسکوکارپ‌ها اغلب پریتسیومی (به رنگ روشن یا کم رنگ) و ندرتا کلیستوتسیومی هستند. – آسک‌ها یک جداره، تخم مرغی تا استوانه‌ای با انتهای کم و بیش ضخیم که دارای یک سوراخ انتهایی هستند. – آسکوسپورها کروی تا سوزنی شکل، یک یا چند سلولی که در محل دیواره‌های عرضی از هم جدا شده و هر قطعه به عنوان یک اسپور عمل می‌کند که به آن part spore می‌گویند.– آسکوسپورها معمولا با فشار آزاد شده و کنیدیوم‌ها به صورت انتروبلاستیک از فیالیدها تولید می‌شوند. سه خانواده در این راسته مشخص شده‌اند: *Hypocreaceae*, *Nectriaceae*, *Clavicipitaceae*.

خانواده *Hypocreaceae*

سه جنس *Hypomyces*, *Hypocrea* و *Sphaerostilbella* در این خانواده وجود دارد که جنس مهم آن *Hypocrea* است. پریتسیومها در یک استرومای پهن یا بالشتکی شکل فرو رفته‌اند که در سطح برگ، پوست و چوب‌های در حال فساد تشکیل می‌شوند. آسک‌ها استوانه‌ای باریک بوده و در انتهای آسک دارای کانال باریکی هستند. ۸ آسکوسپور دو سلولی در یک ردیف در داخل آسک تولید می‌شود. اسپورها در محل دیواره عرضی باریک شده و هر کدام از سلولها جدا شده و از این رو، آسک به صورت ۱۶ آسکوسپوری به نظر می‌رسد. آنامورف‌ها در جنس‌های *Trichoderma* و *Clonostachys* (= *Gliocladium*) قرار دارند. جنس دیگر این خانواده، *Hypomyces* است که با تشکیل پریتسیوم‌های نرم، بی رنگ تا روشن و فرو رفته در یک subiculum و بدون استروما از بقیه متمایز می شود. subiculum یک توده (شبکه) ریسه‌ای ضخیم، پنبه‌ای و سست در زیر اندام‌های باردهی است. آسکوسپورها ۲-۱ سلولی بوده و بسیاری از گونه‌ها انگل قارچ‌های گوشتی (خوراکی و اپوتسیوم‌ها) هستند. کلامیدوسپورهای طلایی رنگ آنامورف *Sepedonicum* را می‌توان در کلاهکهای در حال فساد پیدا نمود.

خانواده *Nectriaceae*

در این خانواده پارافیزهای انتهایی از نوک پریتسیوم و از زیر پری‌فیزها تولید شده و به صورت یک لایه پرچین مانند به طرف پایین رشد می‌کنند و در نهایت با رشد آسک‌ها در میان آنها، تجزیه و تخریب می‌شوند. دو جنس مهم *Giberella* و *Nectria* هستند. جنس *Nectria* بزرگترین جنس این خانواده بوده و اعضا آن به صورت ساپروفیت یا انگل گیاهان زندگی می‌کنند. این جنس پریتسیومهای خود را در سطح یک استرومای بالشتک مانند تولید می‌کند و پریتسیومها به رنگ قرمز تا نارنجی هستند. در تعدادی از گونه‌ها، میکروکنیدیومها نقش اسپرماسی را بازی می‌کنند. آسکوسپورها ۲-۱ سلولی، بی رنگ و قایقی شکل هستند. *N. galligena* بیماری خطرناک شانکر را روی تعدادی از درختان سخت چوب مانند سیب و گلابی تولید می‌کند و شکل شانکر به صورت حلقه‌های متحدالمرکز است، زیرا در هر فصل رشدی، میسیلیوم بافت‌های سالم مجاور را مورد حمله قرار می‌دهد و درخت با تولید یک لایه حلقوی از کالوس واکنش نشان می‌دهد. گونه بعدی *N. cinnabarina* است که درختان سایه دار را در یک منطقه وسیع جغرافیایی مورد حمله قرار می‌دهد. این گونه انگل ضعیفی است که درختان میزبان را از طریق زخم‌ها مورد حمله قرار می‌دهد. قارچ به تنه‌ها، ساقه‌ها و سر شاخه‌های میزبانهای حساس حمله کرده و و میسیلیوم موجب تخریب درخت می‌شود و بعد از خشک شدن پوست موجب مرگ آن شده و شانکر تشکیل می‌شود. سر شاخه‌های جوان به هنگام حمله می‌میرند و این بیماری گاهی خشکیدگی سر شاخه هم نامیده شده است. بعد از رشد میسیلیوم تا حدود مشخص، آنامورف *Tubercularia* تشکیل می‌شود که به صورت اسپوردوکیومهای صورتی-نارنجی رنگ و روشن در سطح پوست منطقه آلوده دیده می‌شود. لایه سطحی اسپوردوکیوم حاوی تعداد زیادی کنیدیوفورهای ساده و یا با انشعابات پراکنده است که در نوک خود کنیدیومهای دراز یا تخم مرغی شکل را تشکیل می‌دهد. قارچ در طی فصل رشد رویشی تولید مثل کرده و تولید تعداد زیادی کنیدیوم می‌کند که توسط باد پخش شده و موجب آلودگی‌های جدید می‌شوند. در انتهای فصل، پریتسیومهای قرمز تیره و ریز در سطح قاعده همان استرومایی که حامل کنیدیوفور است تولید می‌شوند. تشکیل پریتسیوم از سمت قاعده به سمت نوک استروما ادامه یافته تا اینکه کل استروما را پر کند. پریتسیومها حاوی تعداد زیادی آسک هستند که از کروزیر تولید می‌شوند و در میان پلارافیزهای انتهایی تولید می‌شوند. هر آسک دارای ۸ آسکوسپور دو سلولی قایقی شکل است که با فشار آزاد شده و با جوانه زنی تولید میسیلیوم را می‌کند. آزاد شدن آسکوسپورها در فصل بهار صورت می‌گیرد. گونه *N. haematococca* در مرحله آنامورفی کنیدیوم‌های نوع فوزاریوم (چند سلولی و هلالی شکل) را تولید می‌کند.

جنس *Giberella* با پریتسیوم‌های آبی تیره تا ارغوانی رنگ و آسکوسپورهای دو سلولی دوکی شکل مشخص می‌شود. *G. zeae* (با آنامورف *Fusarium graminearum*) موجب پوسیدگی قرمز خوشه ذرت، *G. xylarioides* انگل قهوه بوده و باعث از بین رفتن تعداد زیادی از مزارع قهوه در اغلب مناطق آفریقا شده است و *G. fujikuroii* (با آنامورف *Fusarium moniliformis*) عامل نشا احمقی (باکانه) برنج است و منبع جیبرلیک

اسید است. این هورمون باعث دراز شدن سلول‌ها، تسریع در گل‌دهی، تولید آلفا آمیلاز به هنگام جوانه زنی بذر، القا ایجاد میوه‌های بدون بذر و ... می‌شود

خانواده *Clavicipitaceae*

این خانواده قبلا به عنوان یک راسته مستقل محسوب می‌شد ولی مطالعات بعدی خویشاوندی نزدیک آنها را با افراد راسته *Hypocreales* نشان داد و به عنوان خانواده‌ای از این راسته مشخص گردید. افراد با داشتن استرومای گوشتی به رنگ نارنجی و زرد روشن تا تیره رنگ یا subiculum، آسک‌های دراز و استوانه‌ای باریک با انتهای ضخیم و گنبدی شکل که دارای سوراخ‌های دراز و استوانه‌ای هستند و پارافیزهایی که در دیواره‌های آسکوکارپ (و نه در میان آسک‌ها) تشکیل می‌شوند، مشخص می‌شوند. آسکوسپورها نخی شکل بوده و در طول آسک جا گرفته‌اند. در تعدادی از گونه‌ها، آسکوسپورها به صورت part spore در می‌آیند و با جوانه زنی لوله تندش را تولید می‌کنند. در تعدادی از گونه‌ها جوانه زنی ممکن است با تولید کنیدیوم همراه باشد. آنامورف‌ها از نوع فیالیدی بوده و تعداد کمی هم اسپوردوکیوم یا سینماتا تولید می‌کنند. جنس‌های مهم آنامورفی، *Acremonium, Hirsutella, Gibellula* و *Aschersonia* هستند. چندین جنس مهم در این خانواده وجود دارد:

- *Claviceps* که انگل باریک برگ‌ها است.
- *Cordyceps* که روی حشرات و بازیدیوکارپ‌های زیر زمینی انگل است.
- *Torrubiella* که انگل عنکبوت‌ها است.
- *Epichlöe* که اندوفیت باریک برگ‌ها است. اندوفیت‌ها، تعدادی از قارچهای سیستمیک هستند که در داخل ساقه‌ها یا برگهای باریک برگها وجود دارند و در سطح برگ‌ها یا گل‌آذین باردهی کرده و تا حدودی باعث عقیم شدن میزبانها می‌شوند. این قارچها از طریق بذر هم پخش می‌شوند. به دلیل تولید تعدادی از متابولیت‌های ثانویه (مخصوصا آلکالوئیدها)، به عنوان بازدارنده از تغذیه و بازدارنده‌های متابولیکی حشرات عمل می‌کنند، تحمل به خشکی را در میزبانها افزایش داده و آلودگی‌های قارچی را به تاخیر می‌اندازند و موجب افزایش رشد در گیاهان می‌شوند. در بعضی از موارد، رشد گیاهان کم شده و از تولید مثل جنسی آنها بازداری می‌شود.

Clacviceps purpurea عامل بیماری ارگوت غلات (به ویژه چاودار) است. در فصل بهار، آسکوسپورهای نخی شکل آن با فشار از داخل پریتسیوم خارج شده که مصادف با مرحله گلدهی باریک برگ‌های حساس است. بعد از رسیدن آنها به گل‌های میزبان، جوانه زده و لوله تندشی خود را به داخل تخمدان می‌فرستند. با رشد و توسعه میسیلیوم در تخمدان، بافت‌های تخمدان تخریب شده و توسط پوشش میسیلیومی پنبه‌ای، نرم و سفید جایگزین می‌شود. در سطح پوشش میسیلیومی، لایه‌های آسروول مانندی از کنیدیوفورهای کوتاه تشکیل می‌شود که حامل کنیدیوم‌های ریز و تخم مرغی شکل هستند. به مرحله غیر جنسی این گونه، *Sphacelia segetum* می‌گویند. این کنیدیوم‌ها به تراوشات چسبنده و عسلک مانندی آغشته هستند که باعث جلب حشرات می‌شود. با تماس با بدن حشره، کنیدیوم‌ها

به بدن حشرات چسبیده و باعث انتشار قارچ به گلهای سالم می‌شوند. در اواخر فصل رشدی، توده میسیلیومی شروع به سخت شدن نموده و در نهایت به صورت اسکلروت با بافت پارانشیمی کاذب درمی‌آید که طول بیشتری در مقایسه با دانه‌های سالم دارد. به این اسکلروت، ارگوت هم می‌گویند. زمستانگذرانی توسط اسکلروتها انجام شده و با جوانه زنی در فصل بهار، چندین پایه استرومایی با انتهای کروی را تولید می‌کنند که در این قسمت کروی، تعدادی حفره به صورت محیطی تشکیل می‌شود و هر کدام به یک پریتسیوم تبدیل می‌شوند. آسک‌ها استوانه‌ای شکل، دراز و هر کدام حاوی ۸ آسکوسپور نخی شکل هستند که با فشار آزاد شده و سیکل را ادامه می‌دهند.

جنس *Cordyceps* تولید استرومای گرزی شکل پایه دار، دراز و مستقیم را می‌کند که قسمت بالایی و بارده آن توسط روزنه‌های بیرون آمده پریتسیوم پر شده است. اسپورها نخی شکل بوده و در داخل آسک به قطعات مختلف جدا می‌شوند. تمامی گونه‌ها به طور اختصاصی انگل حشرات، نماتودها، اسکلروتهای جنس *Claviceps* و آسکوکارپ های زیر زمینی تعدادی از گونه‌های *Elaphomyces* هستند. در گونه *Cordyceps militaris* استروما قرمز تا نارنجی است و انگل لارو و شفیره پروانه‌ها است.

راسته *Phyllachorales*

این راسته شامل جنس‌های *Phyllachora, Glomerella* و *Polystigma* است. پریتسیوم‌ها در داخل بافت استروما تشکیل می‌شوند و اغلب دارای یک clypeus هستند (clypeus یک ساختمان سپر مانند از بافت‌های استرومایی متمایز شده در اطراف دهانه پریتسیوم است). آسک‌ها مستطیلی تا استوانه‌ای با ضخامت انتهایی و دارای یک سوراخ کاملا مشخص هستند که توسط حلقه‌های باریکی احاطه شده‌اند. آسکوسپورها بی رنگ تا سیاه بوده و فاقد سوراخ یا شکاف تندش هستند. کنیدیوم‌ها در آسروول و یا در داخل حفراتی در استروما تشکیل می‌شوند.

بسیاری از گونه‌ها انگل گیاهان آوندی بوده و در تعدادی از گونه‌ها، اپرسوریوم مشخص و تیره رنگی تولید می‌شود. جنس *Glomerella* دارای بیش از ۸۰ گونه توصیف شده است که گونه *G. cingulata* (با آنامورف *Colletotrichum gloeosporioides*) به عنوان انگل بیش از ۱۰۰ گونه نهان دانه توصیف شده است. این جنس تولید پریتسیوم تیره رنگ و به طور منفرد یا گروهی را می‌کند و در روزنه پریتسیوم، پریفیزها وجود دارند. این جنس از بقیه جنس‌های راسته به دلیل نداشتن استروما متمایز می‌شود. پارافیزها ممکن است کم یا زیاد باشند. آسکوسپورها بی رنگ، یک سلولی، مستطیلی تا بیضی شکل یا خمیده و با انتهای تیز هستند. تمامی گونه‌ها مرحله آنامورفی *Colletotrichum* را تولید می‌کنند که دارای کنیدیوم‌های یک سلولی، بی رنگ، تخم مرغی، استوانه‌ای و یا خمیده در آسروول‌ها هستند. آسروول در مواردی دارای زوائد مو مانند تیره‌رنگ و دراز است که setae نامیده شده‌اند. تولید مثل جنسی بعد از مرگ میزبان انجام می‌شوند (به نظر می‌رسد که لوله تندش حاصل از جوانه زنی کنیدیوم موجب تلقیح آسکوگونیوم می‌شود). [گونه *G. tucamanesis* (با آنامورف *Colletotrichum falcatum*) عامل بیماری پوسیدگی قرمز نیشکر است].

جنس‌های *Polystigma* و *Phyllachora* دارای استروما و clypeus کاملا متمایز هستند. گونه *Polystigma ochraceum* عامل لکه آجری بادام و *P. rubrum* عامل لکه قرمز برگ آلو است. گونه *Phyllachora graminis* انگل باریک برگ‌ها بوده و پریتسیوم را در داخل بافت‌های برگ و در زیر clypeus تولید می‌کند.

راسته *Diaportales*

افراد این راسته با تولید آسکوکارپ‌های پریتسیومی در یک استرومایی از بافت میزبان و قارچ و یا به طور مستقیم روی ریسه‌های رویشی در بستره متمایز می‌شوند. آسک‌های پایدار استوانه‌ای یا گرزی شکل با سوراخ و حلقه انتهایی انکساری نور بوده و به طور دسته‌ای در قاعده آسکوکارپ تشکیل می‌شوند. در تعدادی از موارد، آسک‌ها به طور کامل از هیمنیوم جدا شده و آسک به طور کامل در حفره پریتسیوم آزاد می‌شود. آسکوسپورها بیرنگ تا قهوه‌ای و یک تا چند سلولی هستند. پریفیزها هم وجود دارند، ولی پارافیزها به هنگام بلوغ ناپدید می‌شوند. پاتوژنهای مهم گیاهی و ساپروفیت در این راسته وجود دارند.

- جنس *Diaporthe*

پریتسیوم‌ها در استروما فرو رفته‌اند و دارای گردن دراز و برآمده‌ای هستند. آسک‌ها دارای یک سوراخ و حلقه انتهایی انکساری نور بوده و آسکوسپورها دو سلولی و بی رنگ هستند. آنامورف‌ها در جنس *Phomopsis* (دارای پیکنیدیوم) قرار دارند. *D. citri* عامل بیماری ملانوز مرکبات، *D. vexans* عامل پوسیدگی میوه بادنجان و *D. phaseolorum* که به لوبیا، سویا و گیاهان دیگر حمله می‌کند. *D. woodii* عامل بیماری lupinosis در گوسفند است.

- جنس *Gnomonia*

پریتسیوم‌ها در بافت میزبان (و نه در بافت استرومایی) فرو رفته‌اند. گردن برجسته پریتسیوم از سطح میزبان بیرون زده و به عنوان محل خروج آسک و آسکوسپورها است. هر آسک در انتها دارای یک حلقه انکساری کوچکی است. *Gnomonia leptostyla* عامل بیماری آنتراکنوز گردو است که آنامورف آن (*Marssonina juglandis*) با تولید کنیدیوم‌های دو سلولی هلالی شکل در سطح آسروول متمایز می‌شود.

- جنس *Gaeumannomyces*

آسکوسپورها چند سلولی و نخی شکل هستند. تولید هیفوپودیوم کرده و از پاتوژن‌های قوی ریشه گیاهان هستند. کنیدیومها به عنوان اسپرماسی عمل می‌کنند. *G. graminis* عامل بیماری پاخوره در غلات است. رشد ساپروفیتی این پاتوژن در شرایط غلظت کم نیتروژن بهبود می‌یابد.

- جنس *Magnaporthe*

آسکوکارپ پریتسیوم و با گردن دراز است. آسکوسپورها چهار سلولی بوده و دو سلول میانی رنگی هستند. *Magnaporthe grisea* (با آنامورف *Pyricularia grisea*) عامل بیماری مخرب بلاست برنج در جهان است.

توکسین غیر اختصاصی پیریکولارین (pyricularin) در ایجاد بیماری مسئول است. در تراکم بالای کود نیتروژنه، شدت بیماری بسیار بیشتر می‌شود.

- جنس *Cryphonectria*

پریتسیوم‌ها در یک استروما تشکیل می‌شوند و دارای گردن درازی هستند و گردن تعدادی از آنها به هم متصل شده و توسط یک روزنه‌ای در سطح میزبان به خارج باز می‌شوند. آسک‌ها گرزی شکل و آسکوسپورها دو سلولی هستند. هر کدام از سلول‌ها دارای ٤-١ هسته هستند. آنامورف‌ها از نوع پیکنیدیومی بوده و کنیدیوم‌های ریز و خمیده آنها به صورت توده‌های اسپوری به هم چسبیده از دهانه پیکنیدیوم خارج می‌شوند. گونه *Cryphonectria parasitica* عامل بیماری مخرب سوختگی (بلایت) شاه بلوط است که به عنوان یکی از گیاهان مهم در تولید الوار، تانن،ها میوه و فضای سبز شهری است [جنس *Cryphonectria* قبلا با نام *Endothia* شناخته می‌شد].

راسته *Xylariales*

آسکوکارپ در افراد این راسته اغلب از نوع پریتسیومی بوده و گاهی کلیستوتسیوم است. پریتسیوم‌ها در مواردی در استروما فرو رفته‌اند و دیواره آنها تیره است. آسک‌ها نیم‌کروی، گرزی یا غالبا استوانه‌ای بوده و در انتها دارای یک حلقه‌ای هستند که به هنگام رنگ آمیزی با ید، به رنگ آبی درمی‌آید. آسک‌ها در زمانهای مختلفی بالغ می‌شوند و بنابر این آسکوسپورها سن یکسانی ندارند. آسکوسپورها بی رنگ تا تیره بوده و یک یا چند سلولی هستند. پریفیزها معمولا در دهانه پریتسیوم وجود دارند. آنامورف‌ها دارای سلول‌های کنیدی‌زای sympodial یا percurrent بوده و کنیدیوم‌ها به صورت هولوبلاستیک تشکیل می‌شوند. افراد به دو خانواده تقسیم شده‌اند: *Diatrypaceae* و *Xylariaceae*.

در خانواده *Xylariaceae*، پریتسیوم‌ها دارای پارافیز و پریفیز بوده و در استروما فرو رفته‌اند. آسک‌ها دارای حلقه آمیلوئیدی هستند. آسکوسپورها تیره رنگ و دارای یک شیار طولی هستند. در تعدادی از گونه‌ها آسکوسپورها دارای زوائد سلولی هستند. کنیدیومها به صورت منفرد تشکیل شده و به صورت schizolytic جدا می‌شوند و سلول کنیدیوم‌زا به صورت سمپودیال رشد می‌کند و در سطح استرومایی که بعدا پریتسیومها را تولید می‌کند، ایجاد می‌شوند. صفات مربوط به شکل استروما قبلا در تعیین جنس‌ها بسیار تاکید می‌شد. استروما ممکن است بالشتکی شکل (جنس *Hypoxylon*)، نیم‌کروی (*Daldinia*)، دراز و پایه دار (*Xylaria*)، بشقابی یا فنجانی شکل (*Biscogniauxia*) و استوانه‌ای شکل (*Camillea*) باشند، ولی تاکید روی یک صفت نمی‌تواند در تاکسونومی مطلوب باشد. امروزه صفات مورفولوژیکی اسپور مانند رنگ و تزیینات آن، وجود و یا عدم وجود شیارهای تندش، مورفولوژی آنامورف، نوع سیستم کروزیر و مطالعات مولکولی در توصیف جنسها استفاده می‌شود.

- جنس *Rosellinia*

پریتسیوم‌ها در داخل استروما تشکیل می‌شوند. آسکوسپورها ممکن است دارای زوائدی با غلافهای لعابی باشند. این جنس نیازمند بستره‌های مرطوب برای رشد است. حدود ۱۰۰ گونه ذکر شده است. گونه *R. necatrix* عامل پوسیدگی سفید ریشه است، هر چند که تلئومورف به میزان بسیار کمی در طبیعت تشکیل می‌شود. آنامورف آن *Dematophora necatrix* است که سینماتا تولید کرده و آن هم به ندرت در طبیعت تشکیل می‌شود. صفت تفکیکی آن، وجود ریسه‌هایی است که در محل دیواره‌های عرضی متورم شده‌اند. [گونه *R. aquila* عامل پوسیدگی ریشه توت، *R. arcuata* عامل پوسیدگی ریشه چای، *R. pepo* پوسیدگی ریشه کاکائو، *R. quercina* پوسیدگی ریشه بلوط و *R. bunodes* عامل پوسیدگی ریشه گیاهان گرمسیری است].

- جنس *Xylaria*

افراد به صورت ساپروفیت یا انگل‌های ضعیف روی گیاهان چوبی رشد می‌کنند و دارای استرومای دراز و راست هستند. شکل و اندازه استروما متغیر بوده و ممکن است نخی شکل تا ضخیم، سوسیسی شکل ساده و یا دو شاخه در قاعده یا نوک باشد. بافت آنها ممکن است گوشتی، چرمی، چوبی و یا چوب پنبه‌ای باشد.

در *X. polymorpha*، استروما گرزی شکل و دراز است و در *X. filiformis*، استروما دراز و نخی شکل است. در *X. poitei* استروما سوسیسی شکل و بزرگ است. جنسهای دیگر شامل *Hypoxylon, Daldinia, Biscogniauxia* و *Camillea* هستند.

در خانواده *Diatrypaceae* افراد تولید استروما می‌کنند و اصولا ساپروفیت بوده و در چوب‌ها یا پوست مرده سکونت دارند. *Eutypa armeniacae* عامل ایجاد کننده شانکر خطرناک درختان میوه و تاک‌ها بوده (مثل زردآلو و انگور)، آسک‌ها گرزی شکل تا استوانه‌ای، دارای حلقه انتهایی و با پایه‌های دراز و پایدار هستند. آسکوسپورهای یک سلولی، به رنگ روشن تا قهوه‌ای و سوسیسی شکل، آنها را از افراد خانواده *Xylariaceae* متمایز می‌کند.

راسته *Microascales*

افراد این راسته به دلیل نداشتن استروما، آسکوکارپ پریتسیومی (ندرتا کلیستوتسیومی)، آسک‌های کروی یا تخم مرغی با دیواره ناپایدار و آسکوسپورهای یک سلولی و آنامورف‌های مختلف متمایز می‌شوند. بسیاری از گونه‌ها برای پراکنش آسکوسپور و کنیدیوم با بند پایان ارتباط دارند. انگل‌های گیاهان، جانوران و ساپروفیت‌ها هم در میان آنها وجود دارد. علاوه بر گونه‌های خشکی‌زی، تعدادی هم اصولا آبزی هستند و مکانهای دریایی، آبهای شیرین و شور را اشغال می‌کنند. دو خانواده *Microascaceae* و *Ceratocystidiaceae* مشخص شده‌اند.

در خانواده *Ceratocystidiaceae*، جنس *Ceratocystis* ذکر می‌شود که گونه‌ها دارای پریتسیوم با گردن دراز است. آسک‌ها از ریسه آسک‌زا منشا گرفته و در دیواره داخلی پریتسیوم پراکنده‌اند. آسک‌ها با دیواره ناپایدار بوده و آسکوسپورها به طور غیر فعال از گردن پریتسیومی آزاد می‌شوند. آسکوسپورها کروی، مستطیلی یا کلاهی شکل هستند. آنامورفها در شبه جنس *Chalara* قرار دارند. تعدادی از گونه‌ها انگل بوده و تعدادی هم باعث تیره رنگ

شدن چوب‌ها می‌شوند که به آن blue stain یا sap stain می‌گویند. این تغییر رنگ باعث صدمه ساختمانی نمی‌شود، بلکه ارزش الوار را به دلیل تیره کردن آنها کم می‌کند. گونه‌های *C. coerulescens, C. virescens* و *C. piliferum* از جمله تغییر دهندگان رنگ الوار هستند و گونه‌های *C. fagacearum* و *C. fimbriata* انگل‌های مهاجم درختان سخت چوب هستند. گونه‌های بیماری‌زا باعث پژمردگی آوندی یا شانکر در مناطق آلوده می‌شوند. گونه *C. fimbriata* باعث ایجاد پوسیدگی ریشه سیب زمینی شیرین می‌شود و توسط موشهای مزرعه‌ای پخش می‌شود. اغلب گونه‌های این جنس ترکیبات فراری را تولید می‌کنند که نقش مهمی در جلب حشرات دارند. بعلاوه، حشرات، باد، پیوند ریشه و دیگر فعالیتهای انسان هم موجب گسترش آلودگی می‌شوند. *C. fagacearum* عامل پژمردگی آوندی بلوط بوده و در شرایط آب و هوایی سرد دیده می‌شود. قارچ از طریق سوسک‌های Nitidulid و همچنین از طریق پیوند ریشه درختان سالم و آلوده منتقل می‌شود. در درختان آلوده، میسیلیوم وارد آوندهای چوبی شده و بعدا به بافت‌های چوب حمله می‌کند. قارچ باعث بسته شدن آوندهای چوبی و تولید مواد سمی مانند آلفا مانان را می‌کند که موجب پژمردگی گیاه می‌شود. برگها تغییر رنگ داده، لوله‌ای شده و می‌میرند. با مرگ درخت، قارچ از طریق کامبیوم رشد کرده و وارد پوست می‌شود. تجمع میسیلیوم در بخش کامبیوم و پوست باعث تشکیل یک بالشتک قارچی به نام pressure pad می‌شود که با فشار به پوست، موجب ترکیدن آن می‌شود. کنیدیومها در این توده میسیلیومی تولید می‌شوند. با ترکیدن پوست و تولید بو، سوسک‌ها به طرف آن جلب شده و با چسبیدن کنیدیوم‌ها به بدن آنها، باعث انتشار بعدی قارچ می‌شوند.آسکوگونیومها در بالشتک قارچی تشکیل می‌شوند. قارچ هتروتال است و کنیدیوم موجب تلقیح تریکوژین می‌شود، ولی ریسه آسک‌زا و کروزیر تشکیل نشده و آسکها از حاشیه‌های داخلی پریتسیوم تشکیل می‌شوند.

راسته *Ophiostomatales*

آسکوکارپها پریتسیومی (فقط در جنس *Europhilum* از نوع کلیستوتسیوم)، آسک‌های ناپایدارکروی تا تخم مرغی، بدون پارافیز و پری‌فیز و با آنامورف‌های *Sporothrix* و *Leptographium* از صفات مهم این راسته است. بسیاری از گونه‌ها در ارتباط با سوسک‌های scolytid و platypodid هستند. تعداد کمی هم میکوپارازیت هستند، مانند *Ophiostoma epigloeum* که روی قارچ *Tremella fusciformis* دیده شده است و تعدادی هم باعث تغییر رنگ چوب می‌شوند. بقیه به عنوان پاتوژنهای سوزنی برگان محسوب شده‌اند. جنس *Ophiostoma* مهمترین جنس است. گونه *O. ulmi* یک انگل ضعیف غیر مهاجم است. در سیکل زندگی تولید دو نوع آنامورف را می‌کند که فرم *Sporothrix* به طور مستقیم روی میسیلیوم تشکیل می‌شود و فرم *Graphium* آنامورف سینماتایی است که در محفظه‌های شفیره‌ها فراوان بوده و اغلب اینوکولوم منتشر شده توسط سوسک‌ها را تولید می‌کند. ناقلین سوسکهای *Hylurgopinus rufipes* و *Scolytus multistriatus* هستند. با حمل قارچ به درختان سالم، قارچ وارد

آوندهای چوبی شده و فرم *Sporothrix* را در آوندها تولید می‌کند و کنیدیوم‌ها در جریان شیره حرکت کرده و در تمام گیاه سیستمیک می‌شوند. گونه *O. novo-ulmi* بسیار مهاجم بوده و قدرت تخریبی بسیار بالایی دارد و توکسین ceratoulmin را تولید می‌کند که در ایجاد پژمردگی دخیل است. تعدادی از صفات موجب تمایز این جنس از جنس *Ceratocystis* می‌شوند که عبارتند از:

Ophiostoma	*Ceratocystis*
– آنامورف هولوبلاستیک	آنامورف انتروبلاستیک
– عدم حساسیت در برابر سیکلوهگزیمید	حساسیت در برابر سیکلوهگزیمید
– وجود سلولز و رامنوز در دیواره سلولی	عدم وجود سلولز و رامنوز در دیواره سلولی
– از تونل‌های سوسک‌های پوستخوار باعث آلودگی میزبان میشود.	از طریق زخم‌ها موجب آلودگی میزبان می‌شود
– اصولا ساپروفیت روی بازدانگان هستند	اصولا انگل نهاندانگان هستند.

– آسکها در قاعده و یا حاشیه‌های داخلی پریتسیوم تشکیل می‌شوند آسکها در حاشیه‌های داخلی پریتسیوم تشکیل می‌شوند

راسته *Sordariales*

این راسته از نظر اقتصادی مهم نیست، ولی به عنوان موجودات آزمایشگاهی ارزش قابل توجهی پیدا کرده‌اند. مشهورترین آنها *Neurospora* است که مگس سرکه قارچ شناسی لقب گرفته است. آسکوکارپ‌ها از نوع پریتیسیوم یا کلیستوتسیوم روشن تا سیاه رنگ، دارای پریفیز و با پریدیوم غشایی یا چرمی بوده و در مواردی در subiculum فرو رفته‌اند. آسک‌ها تخم مرغی یا استوانه‌ای و هر کدام دارای یک حلقه باریک انکساری نور است. در بعضی از گونه‌ها، دیواره آسک ناپایدار است. آسکوسپورها بی رنگ تا سیاه و ۲–۱ سلولی بوده و ممکن است حاوی غلاف ژلاتینی و یا زوائد باشند. صفت جالب در افراد این راسته تمایل به تولید آسکهای زیاد اسپوری است. البته در مواردی تعداد آسکوسپورها ٤ عدد و در گونه *Monosporascus cannonballus* در هر آسک تنها یک عدد آسکوسپور وجود دارد. دارای چندین خانواده است.

در خانواده *Sordariaceae*، افراد تولید آسک‌های پایدار استوانه‌ای شکل و به صورت دستجات قاعده‌ای در پریتسیوم و آسک‌های گرزی شکل در داخل کلیستوتسیوم می‌کنند. انتهای آسک دارای یک سوراخ و حلقه انکساری نور است و از طریق آن آسکوسپورها با فشار آزاد می‌شوند. گونه‌های زیاد اسپوری هم فراوان هستند. آسکوسپورها قهوه‌ای تیره، کروی تا بیضی شکل، یک سلولی و اغلب با پوشش ژلاتینی و ۲–۱ عدد سوراخ تندش انتهایی هستند. آمیزش در گونهٔ های دگر لقاح ممکن است با تریکوژین، کنیدیوم، میکروکنیدیوم یا اسپرماسی و حتی ریسه‌های متمایز نشده انجام گردد. آسکوگونیومها مارپیچی، دارای دیواره عرضی و چند هسته‌ای هستند و ریسه‌های آسکزا و کروزیرها در تولید آسک دخالت دارند.

گونه *Neurospora sitophila* به عنوان کپک قرمز نان نامیده شده است. میسیلیوم‌ها به صورت ریسه‌های منشعب بوده و کنیدیوم‌ها تخم مرغی و چند هسته‌ای هستند که به صورت زنجیر روی کنیدیوفورهای منشعب تشکیل می‌شوند. مرحله غیر جنسی *Monilia sitophila* نام دارد. در ابتدای تولید مثل جنسی، پریتسیوم‌های اولیه تشکیل می‌شوند که دارای آسکوگونیوم چند هسته‌ای هستند. این آسکوگونیوم‌ها تولید انشعابات ریسه‌ای درازی می‌کنند که به عنوان تریکوژین عمل می‌کنند. میکروکنیدیومهای تک هسته‌ای که شبیه به آنامورف هستند، از فیالیدها به صورت زنجیری تولید می‌شوند و همانند اسپرماسی برای آمیزش با تریکوژین عمل می‌کنند. پریتسیوم‌های بالغ گلابی شکل بوده و سیاه رنگ هستند و دارای گردن کوتاه با تعداد زیادی آسک ۸ آسکوسپوری هستند. آسکوسپورها قهوه‌ای تیره بوده و در سطح خارجی خود دارای شیارهای طولی هستند که مشخصه این جنس است. پارافیزها به هنگام بلوغ تخریب می‌شوند و این گونه هتروتال است. *N. tetrasperma* یک قارچ هموتال ثانویه است. جنس *Sordaria* یک جنس متداول روی فضولات است و با تولید آسکوسپورهای قهوه‌ای تیره رنگ و با دیواره صاف که توسط غلاف ژلاتینی احاطه شده‌اند، از جنس *Neurospora* متمایز می‌شود. گردن پریتسیوم به طرف نور کشش دارد و آسکها به طور متوالی آسکوسپورها را آزاد می‌کنند. در این جنس میکروکنیدیومها با عمل اسپرماسی در گونه‌های هتروتال مشاهده شده‌اند مانند *S. brevicolis* و *S. heterothallicus*. در جنس *Gelasinospora* آسکوسپورها دارای سطح آبله‌ای هستند. جوانه زنی آسکوسپورها در این جنس مانند بقیه جنسهای خانواده مشکل بوده و نیازمند تیمار حرارتی، مواد شیمیایی و یا هر دو برای تحریک جوانه زنی است. جنس *Anixiella* از جنسهای کلیستوتسیومی است و آسکوسپورها سطح آبله‌ای دارند.

در خانواده *Tripterosporaceae* آسک‌ها پهن و با حلقه انتهایی باریک و غیر فعال یا بدون حلقه انتهایی هستند. آسکوسپورها ۲-۱ سلولی بوده و دارای زوائد ژلاتینی نیز هستند. در آسکوسپورهای دو سلولی، سلول پائینی روشن و معمولا اندازه کوچکتری دارد و سلول بالایی تیره رنگ است. جنس *Podospora* معمولا در پهن‌هایی یافت می‌شود که در محفظه مرطوب قرار داده شده‌اند. گونه *Podospora anserina* هم یک قارچ هموتال ثانویه است که میکروکنیدیوم‌ها نقش اسپرماسی را بازی می کنند.

خانواده *Cheatomiaceae*

آسک‌ها کروی یا تخم مرغی و فاقد حلقه انتهایی بوده و با دیواره ناپایدار هستند که در داخل پریتسیوم یا کلیستوتسیوم تولید می‌شوند. در سطح آسکوکارپ گونه‌های شناخته شده، زوائد مو مانند ریسه‌ای مشخصی وجود دارد. وجود این زوائد مو مانند و دراز موجب شده که نام فوق به آنها داده شود. افراد این خانواده در بستره‌های سلولزی مثل کاغذ و الیاف پنبه‌ای دیده شده و باعث خسارت می‌شوند. کاه و پهن هم از بستره‌های معمول این قارچ‌ها هستند. جنس مهم *Cheatomium* است. از افراد تولید کننده کلیستوتسیوم می‌توان به جنس‌های *Thielavia, Cheatomidium* اشاره نمود که دارای آسک‌های استوانه‌ای هستند.

راسته *Meliolales*

گونه‌های موجود در این راسته انگل‌های اجباری گیاهان آوندی بوده و از نظر انگلی بسیار تخصص یافته‌اند. میسیلیوم‌ها سیاه رنگ و دارای هیفوپودیوم بوده و در سطح برگ‌ها و ساقه‌های گیاهان میزبان رشد می‌کنند و یک پوشش نمد مانند ضخیم و تیره رنگ را تولید می‌کنند و در مجموع به آنها black mildew می‌گویند. هیفوپودیومها دو نوع هستند: هیفوپودیومهای mucronate بطری شکل بوده و به طور مستقیم روی میسیلیوم و به طرف خارج تشکیل می‌شوند. به نظر می‌رسد که این‌ها سلول‌های کنیدی‌زا بوده و کنیدیوم‌هایی تولید می‌کنند که ممکن است به عنوان اسپرماسی عمل کنند. هیفوپودیومهای capitate که به سطح میزبان چسبیده‌اند و هر کدام تولید اپرسوریومی می‌کنند که از طریق کوتیکل وارد سلولهای اپیدرم زیرین می‌شوند. میسیلیوم‌ها همچنین تولید زوائد مو مانند (setae) را می‌کنند که روی میسیلیومها پراکنده بوده و حتی در مواردی روی آسکوکارپ هم تشکیل می‌شوند. کنیدیوم در این قارچ‌ها وجود ندارند. پریتسیوم‌ها دارای روزنه کوچکی بوده و آسک‌های تک جداره را که فاقد دستگاه انتهایی مشخص هستند، در خود دارا هستند. آسکوسپورها تیره رنگ و پنج سلولی بوده و معمولا در داخل هر آسک ۲-٤ عدد (به ندرت ۸ عدد) آسکوسپور تشکیل می‌شود. این قارچ‌ها اصولا در مناطق گرمسیری وجود دارند، ضمن این که در مناطق گرم‌تر نواحی معتدل هم دیده می‌شوند.

راسته *Melanosporales*

جنس مهم در این راسته *Melanospora* است. هر چند که تعیین حدود این جنس مشکل است ولی جنس فاقد استروما بوده، تولید پریتسیوم با گردن کوتاه تا دراز و به رنگ روشن، هاماتسیوم از نوع پارانشیمی کاذب، عدم وجود پارافیز و با داشتن پریفیز، آسکهای با دیواره ناپایدار، تخم مرغی، آسکوسپورهای یک سلولی بیضی شکل، لیمویی و یا دوکی شکل با منفذ تندش انتهایی و آنامورفهای *Phialophora* و *Gonatobotrys* است. ارتباط با میزبان جالب است زیرا بعد از رسیدن به سلول میزبان، دیواره ریسه حل شده و عمل تغذیه از پروتوپلاستهای قارچ انجام می‌شود. قارچها مواد غذایی را از میزبان گرفته و رشد گیاه کاهش می‌یابد. به این شیوه fusion biotrophism می‌گویند. در گونه *M. zamiae* کروزیرها تشکیل نمی‌شوند و آسکها به طور مستقیم از سلولهای دو هسته‌ای ریسه آسکزا تولید می‌شوند. آسکوسپورها یک سلولی، بیضی شکل، سیاه رنگ و چهار هسته‌ای و با سوراخ تندش در هر دو انتها بوده و از دیواره روشن پریتسیوم هم دیده می‌شوند.

دیسکومیست‌ها (***Discomycetses*= filamentous ascomycetes with apothecia**)

این گروه از قارچ‌ها با تولید آسکوکارپ‌های اپوتسیومی که به اشکال فنجانی، بشقابی یا بالشتکی هستند، آسک‌های تک جداره، استوانه‌ای یا تخم مرغی شکل همراه با پارافیزها و آسکوسپورهایی که با فشار از داخل آسک خارج می‌شوند، متمایز می‌شوند. به طور سنتی دیسکومیست‌ها بر اساس باز شدن آسک به دو گروه operculate و

inoperculate تقسیم شده‌اند. تعدادی از گونه‌های خویشاوند با دیسکومیست‌های اپرکول‌دار، دارای آسکوکارپ‌های زیر زمینی و کاملا بسته هستند. در این نوع آسکوکارپ‌ها، آسک‌ها در محفظه داخلی بافت آسکوکارپ قرار داشته و یا در میان بافتهای ریسه‌ای پراکنده هستند و آزاد شدن آسکوسپورها به طور غیر فعال است. همچنین انتشار آنها در بردارنده قارچ خواری توسط پستانداران است. تعدادی از گونه‌های دیگر دیسکومیست‌های اپرکول‌دار آسکها را به طور مستقیم روی میسیلیوم تولید می‌کنند و آسکوکارپ وجود ندارد. علاوه بر این دو گروه، تعدادی از این قارچ‌ها تشکیل دهندگان مهم گلسنگ‌ها هستند که در راسته *Lecanorales* قرار دارند.

غالب این قارچ‌ها در بستره‌های حاوی لیگنین و سلولز (lignocellulosic) به صورت ساپروفیتی زندگی می‌کنند و تعدای از آنها روی بستره‌هایی که آتش گرفته و یا با اوره خیسانده شده‌اند، دیده می‌شوند. بقیه دیسکومیست‌های اپرکول‌دار به عنوان قارچهای پهن دوست نامیده شده‌اند (مانند جنس‌های *Ascobolous, Coprotus, Iodophanus* که می‌توانند به آسانی روی پهن‌های نگهداری شده در محفظه‌های مرطوب دیده شوند). عده‌ای انگل‌های گیاهی با دامنه میزبانی محدود و تعدادی دامنه میزبانی وسیعی دارند. تعدادی اندوفیت بوده و در ارتباط با سوزنی برگان شناخته شده‌اند. قارچ‌های جنس *Tuber* که در ارتباط میکوریزی با درختان سخت چوب مانند بلوط هستند، از جمله گران قیمت‌ترین قارچ‌ها هستند. اپوتسیوم در این قارچ‌ها از سه بخش تشکیل شده است: hymenium, hypothecium (subhymenium), excipulum.

هی‌منیوم لایه‌ای است که از آسک‌ها و پارافیزهای بین آنها تشکیل شده و سطوح داخلی یا فرورفتگی‌های ساختمانهای اپوتسیومی را پر می‌کند. آسکها گرزی شکل یا استوانه‌ای هستند. هیپوتسیوم لایه نازکی از ریسه‌های به هم بافته شده است که درست در زیر هیمنیوم قرار دارد. excipulum قسمت گوشتی اپوتسیوم است که هیمنیوم و هیپوتسیوم را نگه می‌دارد و از دو بخش بیرونی (ectal excipulum) و داخلی (medullary excipulum) تشکیل شده است. در مواردی، نوک پارافیزها منشعب شده و در بالای لایه هیمنیومی به هم متصل می‌شوند و لایه ضخیمی را تشکیل می‌دهند که اپی‌تسیوم (epithecium) نامیده شده است (در تعدادی از *Pezizales*). اپی‌هیمنیوم (epihymenium)، یک لایه نازک از ریسه‌های به هم بافته شده در سطح هیمنیوم است. در روند تشکیل اپوتسیوم، سه نوع روند توسعه‌ای توصیف شده است: eugymnohymenial, cleistohymenials و paragymnohymenial.

در این گروه از قارچ‌ها، توسعه آسکوکارپ با یک یا چندین آسکوگونیوم احاطه شده توسط ریسه‌های رویشی آغاز می‌شود. در توسعه cleistohymenial، ریسه‌های عقیم از سلول قاعده‌ای آسکوگونیوم یا از ریسه‌های رویشی مجاور آن، رشد کرده و آسکوگونیوم را در یک شبکه سستی از ریسه‌ها احاطه می‌کند. ریسه‌ها به طور مرتب منشعب شده و به صورت یک توده کروی در می‌آیند که آسکوگونیوم در مرکز آن است. به هنگام شروع به تمایز بافتهای جوان اپوتسیوم، سلول‌های لایه بیرونی رشد کرده و یک کورتکس پارانشیمی کاذب را تولید می‌کنند و لایه‌های داخلی منشعب شدن را ادامه می‌دهند و بخش داخلی کورتکس را پر می‌کنند. سپس در داخل این توده کروی، یک حفره رو

به سمت داخل کورتکس تشکیل می‌شود و تعداد زیادی از ریسه‌ها که از سلول‌های داخل حفره منشا گرفته‌اند، به سمت بالا رشد کرده و یک لایه پرچین مانندی را تشکیل می‌دهند. بقیه ریسه‌ها در مجاورت آسکوگونیوم به پارافیزها تبدیل می‌شوند. ریسه‌های آسک‌زا تولید آسک‌ها را می‌کنند. تا این مرحله آسکوکارپ بسته است و در گونه‌های زیر زمینی همیشه بسته باقی می‌ماند، ولی در بقیه، لایه کورتکس بالای منطقه هیمنیوم شکافته شده و آسک‌ها در معرض هوا قرار می‌گیرند. این حالت در *Byssonecteria* دیده شده است. در توسعه eugymnohymenial، آسکوکارپ از اول کاملا باز است و هیچوقت به وسیله ریسه‌هایی که صورت لایه پرچین مانند توسعه یافته و به پارافیزها تبدیل می‌شوند، احاطه نمی‌شود. بسیاری از اینها فاقد excipulum هستند. در توسعه paragymnohymenial، هیمنیوم تا حدودی (و نه به طور کامل) شبیه به حالت کلیستوهیمنیال محافظت می‌شود، ولی ریسه‌های عقیم که از نزدیکی آسکوگونیوم منشا می‌گیرند به طرف بالا رشد کرده و آسکوگونیوم را احاطه می‌کنند ولی به طور کامل آن را فرا نمی‌گیرند و با توسعه آسکوکارپ، آن باز می‌ماند. این حالت در افراد راسته *Ostropales* دیده می‌شود. ساختمان انتهایی آسک و روش باز شدن آن به عنوان صفات اساسی در طبقه بندی دیسکومیست‌ها استفاده شده‌اند. همچنین واکنش آسک در برابر ید هم می‌تواند صفت تاکسونومیکی باشد. آسکهای تعدادی از دیسکومیستهای تشکیل دهنده گلسنگ در بخش نوک ضخیم شده و لایه داخلی دراز شده و از لایه‌های بیرونی خارج می‌شود و اسپوها را آزاد می‌کند. به این حالت rostrate dehiscense می‌گویند. فرم‌های عمده زندگی در دیسکومیست‌ها عبارتند از:

- inoperculate discomycetes، شامل اندوفیت‌ها، انگل‌های گیاهی، گلسنگ ساز، میکوریز و قارچ‌های گلسنگ دوست هستند.
- operculate discomycetes، شامل میکوریزها، گلسنگ ساز، قارچ‌های اوره دوست و قارچ‌های موجود در بستره‌های آتش زده شده هستند.
- lecanoralean discomycetes، شامل گلسنگ ساز و گلسنگ دوست هستند.

دیسکومیست‌های بدون اپرکول

راسته *Rhytismatales*

افراد این راسته آسکوکارپ را در داخل استروما تولید می‌کند. آسکوکارپ‌ها سطح بیرونی تیره رنگی دارند و ممکن است کروی یا بشقابی و یا دراز باشند. آسکوکارپهای دراز شبیه به هیستروتسیوم هستند. هیمنیوم که از آسک‌ها و پارافیزها تشکیل شده است بعد از شکافته شدن لایه استرومایی که آنها را پوشانده است، آشکار می‌شود. آسکها فاقد اپرکول و معمولا بدون دستگاه مشخص انتهایی هستند. آسکوسپورها تخم مرغی تا نخی شکل، بی رنگ تا قهوه‌ای و با غلاف ژلاتینی هستند. جنس و گونه مهم *Rhytisma acerinum* است و عامل لکه قیری افرا است. اپوتسیومهای بشقابی شکل و کوچک این گونه در برگهای افتاده تولید شده و زمستانگذرانی می‌کنند و چندین اپوتسیوم در یک استروما وجود دارد. با رسیدن فصل بهار، استرومای پهن، مدور و سیاه رنگ توسط شیارهای شعاعی پاره شده و آسکوسپورهای دراز و سوزنی با فشار آزاد می‌شوند و توسط جریانات باد پراکنده می‌شوند. آسکوسپورها دارای

غلاف ژلاتینی هستند و توسط آن به میزبان می‌چسبند. بعد از چسبیدن، آسکوسپور جوانه زده و از طریق روزنه وارد میزبان می‌شود و سلول‌های مزوفیل و اپیدرم را آلوده کرده و با رشد و تجمع میسیلیوم در اپیدرم بالایی، بافت استرومایی تشکیل شده و به سه بخش متمایز می‌شود. ریسه‌های موجود در استروما یک ماده تیره رنگی را ترشح می‌کنند که باعث تیره شدن استروما می‌شود. بخش بالایی که سیاه رنگ است و به دلیل مواد سیاه رنگ در فضاهای بین ریسه‌ها است و بخش بالایی استروما را تشکیل می‌دهد. لایه میانی یا هیپوتسیوم که پارافیزها را تولید می‌کند و لایه زیرین که استرومای قاعده‌ای را تشکیل می‌دهد. ساختمانهایی مشابه با آسروول در استروما تشکیل می‌شوند که احتمالا به عنوان اسپرموگونیوم عمل کرده و دارای یک سوراخ کوچکی در انتها هستند. اسپرماسی‌های ریز و میله‌ای شکل از طریق این سوراخ خارج می‌شوند ولی نقش مشخصی برای آنها شناخته نشده است (نه به عنوان اسپرماسی و نه به عنوان کنیدیوم). در انتهای فصل، آسکوگونیوم‌های تشکیل شده که چند هسته‌ای بوده و حاوی تریکوژین چند هسته‌ای هستند. دیواره‌ای که این دو را از هم جدا می‌کند، حل شده و هسته‌های تریکوژین وارد سلول قاعده‌ای آسکوگونیوم می‌شوند و با هسته‌های آسکوگونیوم جفت شده و با تشکیل ریسه‌های آسک‌زا، در نهایت آسک‌ها و آسکوسپورها تشکیل می‌شوند. ظاهرا اسپرماسی‌ها در آمیزش نقشی ندارند و کروزیرها به ندرت تشکیل می‌شوند. تشکیل آسکوکارپ به تدریج در طی ماههای زمستان انجام شده و در بهار آسکها بالغ می‌شوند.

راسته *Helotiales*

این راسته بزرگترین راسته از دیسکومیست‌های بدون اپرکول است و توسط اپوتسیوم‌های بشقابی یا فنجانی شکل معین می‌شود. آسک‌ها در انتها مقداری ضخیم شده‌اند و آسکوسپورها ممکن است دارای چندین دیواره عرضی بوده و به اشکال مختلف کروی، بیضی شکل و در موارد نادری نخی شکل باشند. در مواردی آسکوسپورها نامتقارن بوده و قسمت بالایی آنها پهن‌تر است. در چندین خانواده، آسکوسپورها جوانه زده و سلولهای مخمر مانند کوچکی را تولید می‌کنند (این راسته قبلا با نام *Leotiales* شناخته می‌شد).

بسیاری از این قارچ‌ها به صورت ساپروفیت در خاک، چوبهای مرده، پهن‌ها یا مواد آلی دیگر زندگی می‌کنند. تعدادی انگل گیاهان هستند. از پاتوژن‌های مهم گیاهی می‌توان به *Monilinia fructicola* عامل پوسیدگی قهوه‌ای درختان میوه هسته‌دار، *Sclerotinia sclerotiorum* عامل افتادگی کاهو و تعداد دیگری از گیاهان، *Stromatinia gladioli* عامل پوسیدگی کورم گلایول، *Pseudopeziza trifolii* عامل لکه برگی یونجه و *Sclerotinia cepivorum* عامل پوسیدگی نرم پیاز اشاره نمود.

خانواده *Sclerotiniaceae*

خانواده بزرگی از دیسکومیست‌های بدون اپرکولوم است که از نظر بیماریهای گیاهی هم مهمترین است. اپوتسیوم‌ها از استروما یا از اسکلروت تشکیل می‌شوند. اپوتسیوم‌ها اندازه‌ای کوچک تا متوسط داشته، قهوه‌ای رنگ هستند و روی

پایه تولید می‌شوند. آسکوسپورها معمولا بی رنگ، یک سلولی، تخم مرغی یا تا حدودی دراز هستند. در این گروه از دیسکومیست‌ها، آنامورف‌ها و تلئومورف‌ها در تعیین حدود جنس‌ها مهم هستند. بسیاری از گونه‌ها در محیط کشت اسکلروت و کنیدیوم تشکیل می‌دهند. تعدادی از گونه‌ها تنها اسپرماسی و اسکلروت تولید می‌کنند. افراد این خانواده را در دو گروه قرار داده‌اند. گروهی که انگل نکروتروف گیاهان هستند و اسکلروت‌های ملانین دار با رشد محدود را تولید می‌کنند، مثل جنس‌های *Sclerotinia* و *Monilinia*. در گروه دوم، اسکلروت‌های با رشد نامحدود تشکیل می‌شود که از بافت‌های قارچ و گیاه تشکیل شده است، مثل جنس *Rustromeia*.

سیکل زندگی *Monilinia fructicola*:

در فصل بهار، آسکوسپورها یا کنیدیوم‌ها جوانه زده و با حمله به بافت‌های گیاهی، آلودگی اولیه را ایجاد می‌کند. نشانه‌های آلودگی به صورت خشکیدگی برگ، شکوفه و سرشاخه است. میسیلیوم در بافت‌های میزبان رشد کرده و تولید کنیدیوفورهای دراز، منشعب و با زنجیری از کنیدیوم‌های تخم مرغی یا لیمویی شکل را می‌کند که مربوط به مرحله آنامورفی *Monilia* است. کنیدیوم‌ها توسط باد و باران (گاهی حشرات) پراکنده شده و با رسیدن به بافت‌های میزبان سیکل‌های بعدی بیماری آغاز می‌شود. در بعضی از موارد در شاخه‌ها شانکر ایجاد می‌شود. کنیدیوم‌های ایجاد شده به میوه‌ها منتقل می‌شوند و در طی فصول مرطوب، باعث پوسیدگی قهوه‌ای میوه می‌شود. میوه‌های جوان در برابر بیماری مقاوم هستند، ولی با رسیدن آنها، مقاومت آنها کم شده و حساس می‌شوند. میوه‌های جوان در برابر آلودگی مقاوم هستند ولی با رسیدن‌آنها، مقاومت کاهش یافته و حساس می‌شوند. آلودگی از طریق سوراخهای صدمه‌ای حشرات و یا زخمها صورت می‌گیرد. میوه آلوده در ابتدا یک لکه قهوه‌ای و نرم را نشان می‌دهد که با تولید آنزیم‌های مخرب، تیغه میانی سلولهای میزبان حل شده و بافت نرم می‌شود. با تهاجم میسیلیوم به بافت‌های مورد حمله، ریسه‌ها به کل میوه نفوذ کرده و موجب مومیایی شدن آن می‌شوند. این میوه‌ها به زمین افتاده و یا روی درخت آویزان باقی می‌مانند. میوه‌های آویزان روی درخت، منبع خوبی از آلودگی‌های کنیدیومی در فصل بهار هستند، زیرا میسیلیوم موجود در آنها زنده مانده و در بهار کنیدیوم تولید می‌کند. میوه‌های مومیایی ریخته شده در کف باغ که تا حدودی هم در خاک مدفون هستند، بعد از ۳-۱ سال تولید اپوتسیوم می‌کنند. اپوتسیوم‌ها دارای ساقه درازی هستند و به تعداد زیادی روی میوه‌های مومیایی شده در کف باغ تشکیل می‌شوند و حاوی آسک و آسکوسپورها هستند که با فشار خارج می‌شوند. جریانات باد آنها را به شکوفه‌ها، سرشاخه‌ها و برگ‌های درختان منتقل می‌کند و در صورت مساعد بودن شرایط آب و هوایی، آلودگی را آغاز کرده و سیکل تکرار می‌شود.

خانواده *Dermataceae*

اپوتسیوم‌های این خانواده سطحی، شکوفا یا بدون پایه بوده و اغلب کوچک و گوشتی هستند و excipulum شامل سلول‌های کروی تا زاویه‌دار بوده و معمولا با دیواره‌های تیره رنگ هستند. آسکوسپورها بی رنگ هستند. گونه‌ها ساپروفیت روی چوب، اندوفیت‌ها و انگل‌های گیاهی هستند. جنس *Pseudopeziza*، دارای excipulum کاملا توسعه یافته در بخش قاعده است، ولی در کناره‌ها وجود ندارد. *P. trifolii* انگل خطرناک تعدادی از بقولات است.

Diplocarpon rosea (با آنامورف *Marssonina*) عامل لکه سیاه رز و *D. maculatum* (با آنامورف *Entomosporium*) عامل نقطه سیاه سیب و به بوده و کنیدی این جنس شبیه به حشرات ریز است

دیسکومیست‌های اپرکول‌دار

راسته *Pezizales*

راسته بزرگی است و شامل دیسکومیستهای اپرکول دار و فرمهای زیر زمینی است. در فرم‌های زیر زمینی آسکها ناپایدار بوده و آسکوسپورها از طریق قارچ خواری پراکنده می‌شوند. اپوتسیوم‌ها ممکن است از ابتدا باز بوده و یا در مراحل اولیه تشکیل بسته بوده و به هنگام بلوغ آسکوسپورها، باز شوند و یا در فرمهای زیر زمینی هرگز باز نشوند. اپرکول ممکن است در انتها یا نزدیک به انتهای آسک (suboperculate) قرار داشته باشد. افراد ساپروفیت بوده و روی چوب‌های مرده، خاک یا هوموس رشد می‌کنند و تعدادی هم اکتو میکوریز هستند. در اغلب موارد، تنها تلئومورف‌ها دیده می‌شوند، ولی در تعدادی هم آنامورف‌ها، شناخته شده‌اند. چندین خانواده در این راسته وجود دارد:

- **خانواده *Pezizaceae***: اپوتسیوم‌ها فنجانی یا بشقابی شکل هستند و دارای یا فاقد پایه می‌باشند. اپوتسیوم ممکن است کوچک یا بزرگ بوده و صاف، مودار، سیخ‌دار یا مخملی باشند. آسک‌ها گرزی یا استوانه‌ای شکل بوده و نوک آسک با ید به رنگ آبی درمی‌آید. آسکوسپورها با دیواره نازک، بی‌رنگ تا قهوه‌ای و همیشه تک هسته‌ای هستند. در پهن‌ها، چوب‌های در حال پوسیدن و یا در سطح زمین تشکیل می‌شوند. جنس مهم آن *Peziza* است. در این جنس، آسک‌ها و پارافیزها به طرف نور جلب می‌شوند. پارافیزها دارای دیواره عرضی بوده و اپرکول در انتهای آسک قرار دارد. آسکوسپورها بیضی شکل و با فشار آزاد می‌شوند و به هنگام آزاد شدن یک لایه ابر مانندی از اسپورها را در سطح اپوتسیوم ایجاد می‌کنند. اندام‌های جنسی وجود ندارند و پلاسموگامی از طریق سوماتوگامی بین سلول‌های ریسه‌های مختلف (گونه‌های هتروتالیک) یا سلول‌های همان ریسه (گونه‌های هموتالیک) انجام می‌شود. سلولی که هسته نر را دریافت می‌کند، دیکاریوت شده، ریسه‌های آسک‌زا تولید شده و آسک‌ها از کروزیرها ایجاد می‌شوند. گونه *Peziza ostracoderma* به نام peat mold نامیده شده و در خاک‌های گلخانه‌ها متداول است. در سطح خاک فنجان‌های قهوه‌ای رنگ تشکیل می‌شوند. آنامورف آن *Chromellasporium ollare* است. گونه *Peziza vesiculosa* که روی پهن، خاک گلخانه و زمین‌های با مقدار بالایی از مواد آلی دیده شده است دارای اپوتسیوم سفید و لایه هیمنیومی قهوه‌ای روشن است و آنامورف آن در جنس *Oedocephalum* قرار دارد.
- **خانواده *Tuberaceae***: افراد این راسته قارچ‌های دنبلانی (truffles) نامیده شده‌اند. آسکوکارپ‌ها زیر زمینی بوده و غالبا بسته باقی می‌مانند و تنها زمانی که می‌پوسند و یا توسط حیوانات قارچ خوار شکسته می‌شوند، آسکوسپورها آزاد می‌شوند. آسکوکارپ‌ها کروی یا تخم مرغی و در مواردی بی شکل بوده و سطح سفت و زگیل داری دارند. آسک‌ها کروی یا تخم مرغی پهن بوده و دارای ۲-٤ آسکوسپور با دیواره ضخیم و خاردار یا زگیل‌دار است.علاوه بر این اسپورها توسط یک ساختمان غیر عادی احاطه شده‌اند که به نام غشا post poral نامیده شده

است. مراحل غیر جنسی قبل از تشکیل آسکوسپورها تشکیل شده و شامل کنیدیومهای یک سلولی، تخم مرغی و خاردار روی کنیدیوفورهای ساده است. آسکوکارپ در برش عرضی، از یک پریدیوم خارجی با سلول‌های دارای دیواره ضخیم و یک بخش مرکزی بارده که توسط رگه‌های تیره رنگی قطع می‌شود و در نهایت نمایانگر هیمنیوم است، تشکیل شده است. دنبلان‌ها اغلب در ارتباط همزیستی با ریشه بلوط، راش و دیگر درختان یافت می‌شوند و هنوز در شرایط آزمایشگاهی کشت داده نشده‌اند. گونه *Tuber melanosporum* از گران قیمت‌ترین آنها است و گونه‌های دیگر شامل *T. aestivum* و *T. rufum* هستند. در این افراد بر خلاف دیگر آسکومیست‌های رشته‌ای، به هنگام تشکیل آسکوسپورها، EMS در اطراف هر هسته تشکیل می‌شود.

– **خانواده *Terfeziaceae***: در این خانواده هم آسکوکارپ در زیر زمین تشکیل شده و خوراکی است و به نام قارچهای دنبلانی نامیده شده‌اند. آسک‌ها تخم مرغی تا استوانه‌ای شکل و در بخش‌های لانه مانندی تشکیل می‌شوند که به وسیله بافت‌های عقیم از هم جدا می‌شوند. بر خلاف دیگر آسکوکارپ‌های زیرزمینی، آسک‌ها پایدار بوده و پارافیزها در هی‌منیوم وجود دارند. آسکوسپورها تک هسته‌ای هستند. جنس *Trefezia* در مکان‌های مختلفی از جمله نواحی صحرایی آسیای میانه گزارش شده است و در مواردی به عنوان میکوریز با جنس *Helianthemum* گزارش شده است. این جنس در کویت به خوبی شناخته شده است.

– **خانواده *Morchellaceae***: افراد این خانواده توسط اپوتسیوم‌های بزرگ، غالبا پایه دار و با کلاهک (pileus) اسفنجی شکل (جنس *Morchella*) یا زنگوله‌ای شکل (جنس *Verpa*) مشخص می‌شوند. تعدادی از صفات افراد این خانواده را از بقیه افراد راسته متمایز می‌کند. آسکوسپورها همیشه چند هسته‌ای (۶۰–۱۵) بوده و اجسام ورونینی به جای کروی بودن، مقداری کشیده‌تر هستند. آسکوسپورهای بیضی شکل جوان وتازه، دارای تعداد زیادی قطرات ریز در قطب‌ها هستند. جنس *Morchella* به عنوان قارچ‌های اسفنجی نامیده شده‌اند. اپوتسیوم با پایه ضخیم و کلاهک اسفنجی شکل هستند. رنگ آن بسته به سن قارچ و گونه آن متفاوت است. لایه هیمنیومی تنها در فرو رفتگی‌های کلاهک وجود دارند و لبه‌های فرو رفتگی عاری از هیمنیوم هستند. آسک‌ها استوانه‌ای، دراز و دارای اپرکول بوده و ۸ آسکوسپوری هستند. آسکوسپورها تخم مرغی، بی رنگ و بزرگ بوده و به هنگام بلوغ چند هسته‌ای هستند. پارافیزهای دراز بین آسک‌ها وجود دارند. این قارچ‌ها در محیط‌های کشت رشد داده شده‌اند، ولی تنها اسکلروت، میسیلیوم و آنامورف‌ها تشکیل شده‌اند و آسکوکارپ خیلی به ندرت تولید شده است. این قارچ‌ها هر چند که خوراکی هستند ولی نباید به صورت خام مصرف شوند. آنامورف‌ها در جنس *Constantinella* قرار دارند. گونه‌ها شامل *M. esculenta* (مورل معمولی)، *M. angusticeps* (مورل سیاه)، *M. semilibera* (مورل هیبرید) و *M. deliciosa* (مورل خوشمزه) هستند.

افراد جنس *Verpa* که معمولا به نام مورل‌های زنگوله‌ای نامیده شده‌اند، در اوایل بهار دیده می‌شوند. اپوتسیوم بزرگ با پایه دراز، ضخیم و سفید رنگ و تا حدودی پهن بوده و حامل کلاهک زنگوله‌ای شکل هستند که قهوه‌ای و کوچک است و به نظر می‌رسد که تناسب بین پایه و کلاهک وجود ندارد. کلاهک آسکوکارپ به قسمت مرکزی پایه متصل

شده است و حاشیه‌های آن آزاد هستند. سطح بیرونی کلاهک حامل هیمنیوم است و ممکن است صاف یا دارای شیار طولی باشد. در گونه *Verpa bohemica* آسک‌ها تنها دارای ۲ آسکوسپور بزرگ هستند. این قارچ‌ها هم خوراکی هستند، ولی نباید به صورت خام مصرف شوند.

- خانواده *Helvellaceae*:

آسکوکارپ های بزرگ و پایه دار با اشکال مختلف فنجانی شکل تا زین اسبی و گاهی پیچ و تاب خورده هستند. نوک آسک‌ها با ید به رنگ آبی درنمی‌آید. آسکوسپورها ٤ هسته‌ای و حاوی چندین قطره روغنی مشخص هستند. اجسام ورونینی دراز هستند. افراد این خانواده شامل قارچ‌های زین اسبی و مورل‌های دروغین هستند که گاهی به نام قارچ‌های مغزی شکل یا lorels معروف هستند. تعدادی از جنس‌ها ذکر شده‌اند و شامل *Rhizina, Helvella, Gyromitra* و *Wynella* هستند که اغلب خاکزی بوده و *Rhizina* در چوب‌های غرقاب تشکیل می‌شود.

جنس *Helvella* دارای پایه دراز و در مواردی چند شاخه بوده و کلاهک شبیه به زین اسب است. *H. crispa* از متداول‌ترین قارچ‌ها است. *H. undewoodi* با کلاهک پیچ خورده و لب دار نا منظم است که از بزرگترین گونه‌های این جنس است و طول پایه ۱۵ و قطر آن ۸ سانتی‌متر گزارش شده است (در فصل بهار دیده می‌شود). این قارچ‌ها دارای سم helvellic acid هستند و نباید به صورت خام مصرف شوند. به هنگام پخته شدن، سم تجزیه شده و حذف می‌شود. *H. infula* اپوتسیوم‌های کوچک و زین اسبی خود را در تابستان و پاییز تولید می‌کند.

در جنس *Gyromitra* که مورل دروغین نام دارد، اپوتسیوم کاملا بزرگ و پیچ خورده، لب دار و شبیه به مغز است. در تعدادی از گونه،ها اپوتسیوم‌ها فنجانی شکل و بدون پایه هستند. *G. esculenta* و *G. gigas* به ارتفاع ۱۲ سانتیمتر هم می‌رسند. سم gyromitrin در آب محلول بوده و باعث مسمومیت می‌شود. پیشنهاد شده که این قارچ‌ها را یکی دو بار با آب بجوشانند تا عصاره حذف شده و اثر سم از بین برود. البته این عمل قطعی نیست و ممکن است باعث سمیت زدایی آنها نشود. بعلاوه *G. esculenta* دارای ترکیباتی است که به آسانی هیدرولیز شده و تبدیل به مونو متیل هیدرازین سمی می‌شود.

آسکومیست‌های آسکوستروما دار (*Loculoascomycetes*)

در این گروه از قارچ‌ها، آسکوکارپ نوع آسکوستروما است و آسک‌ها از نوع دو جداره هستند. آسکوگونیوم در داخل یک استرومای پارانشیمی کاذب بوجود می‌آید. این اساسی‌ترین تفاوت در توسعه آسکوکارپ در *Loculoascomycetes* نسبت به بقیه آسکومیستها است، زیرا ساختمانی که حاوی آسکها خواهد بود، قبل از شروع تشکیل آسک‌ها وجود دارد، بر خلاف آسکوکارپهای دیگر مانند پریتسیومها، که دیواره‌ها در اطراف آسکها تشکیل می‌شوند. بعد از پلاسموگامی در استروما، تمایز و تخریب بافتهای استروما منجر به تشکیل حفره‌ای می‌شود که آسکهای در حال تشکیل و هر نوع بافت هاماتسیومی را که ممکن است موجود باشد، احاطه می‌کند. پس دیواره

مشخص و ویژه‌ای در اطراف ساختارهای سنتروم وجود ندارد. پارافیزهای حقیقی وجود ندارند ولی پارافیزهای کاذب و پریفیزوئیدها در افراد این گروه تشکیل می‌شوند. آسکوستروما ممکن است دارای یک حفره یا چندین حفره باشد. تمایز آسکوستروما‌ی یک حفره‌ای از پریتسیوم واقعی بسیار مشکل است، مگر این که روند توسعه‌ای آن بررسی شود. به آسکوستروما‌ی یک حفره‌ای گاهی پریتسیوم کاذب هم می‌گویند. این‌ها معمولا دارای روزنه‌ای هستند که در دهانه آن پریفیزها وجود دارند. هیستروتسیوم و تیروتسیوم از انواع تغییر یافته آسکوستروما‌ی یک حفره‌ای هستند. این قارچ‌ها اغلب در ارتباط با بستره‌های چوبی هستند که ممکن است به صورت ساپروفیت‌های تجزیه کننده سلولز، تشکیل دهندگان گلسنگ‌ها و یا مرتبطین با حشرات باشند. گونه‌های دیگر انگل‌های حشرات، گیاهان و دیگر قارچ‌ها بوده و حتی تعدادی انگل پستانداران هستند. اغلب آنها دارای میسیلیوم تیره رنگ هستند و در تعدادی هیفوپودیوم تشکیل می‌شود. آسکوسپورها و کنیدیوم‌ها در تعداد زیادی از گونه‌ها دارای دیواره عرضی و طولی هستند. مرحله جنسی بعد از مرگ میزبان تشکیل می‌شود. سه نوع تیپ توسعه‌ای سنتروم در این افراد دیده شده است:

در سنتروم تیپ *Elsinoe*، آسک‌های کروی به طور منفرد در داخل حفره تشکیل شده و حفره‌ها در بافت استرومایی پراکنده بوده و یا به صورت یک لایه بارده ردیف شده‌اند. بافتهای هاماتسیومی وجود ندارند و آزاد شدن آسکها بعد از تخریب بافت استروما انجام می‌شود. این سنتروم در افراد راسته *Myriangiales* دیده می‌شود.

در سنتروم نوع *Dothidea*، آسک‌ها به صورت دسته‌ای در داخل استروما تشکیل می‌شوند. بافت سنتروم از نوع پارانشیمی کاذب است که با بلوغ آسکوسپورها تخریب می‌شود. بعدا یک منفذ در استروما در بالای آسک‌ها تشکیل می‌شود و یا یک روزنه‌ای که توسط پریفیزها پر شده است در بالای آسک‌ها بوجود می‌آید. رشته‌های عقیم بین آسک‌ها وجود ندارند. این سنتروم در افراد راسته *Dothideales* دیده می‌شود.

در سنتروم نوع *Pleospora*، پارافیزهای کاذب از از بخش بالایی آسکوکارپ منشا گرفته و به طرف قاعده آن رشد می‌کنند و در جایی که آسکوگونیوم در آنجا وجود دارد، به آن می‌رسند. آسک‌ها بین پارافیزهای کاذب تشکیل می‌شوند. در انتهای آسک‌ها، یک سوراخی در استروما تشکیل می‌شود و آسکوکارپ شبیه پریتسیوم به نظر می‌رسند. این سنتروم در افراد راسته *Pleosporales* تشکیل می‌شود.

چندین راسته وجود دارند:

راسته *Dothideales*

افراد این راسته به دلیل تشکیل پریتسیوم‌های کاذب، عدم وجود بافت‌های هاماتسیومی در داخل حفره، دستجات قاعده‌ای آسک‌ها و آسک‌های تخم مرغی تا استوانه‌ای شکل و سنتروم تیپ *Dothidea* متمایز می‌شوند. آسکوسپورها بی رنگ تا قهوه‌ای، یک یا چند سلولی و در مواردی توتی شکل هستند. آنامورف‌ها از نوع هیفومیست یا سیلومیست هستند و افراد در ٦ خانواده قرار داده شده‌اند.

– خانواده *Dothideaceae*

پریتسیوم‌های کاذب درون بافت استروما یا بافت میزبان غوطه‌ور بوده و یا در سطح این اندام‌ها قرار دارند. در سطح داخلی روزنه، پریفیزها وجود دارند. بزرگترین جنس این خانواده *Mycosphaerella* است که بیش از ۱۰۰۰ گونه در آن گزارش شده است. اغلب گونه‌ها ساپروفیت بوده و تعدادی هم انگل‌های مهم گیاهی هستند. *M. fragariae* عامل لکه برگی توت فرنگی، *M. musicola* عامل لکه برگی موز، *M. fijiensis* عامل لکه برگی زرد رنگ موز سبز است. پریتسیوم‌های کاذب در این جنس کوچک، مجزا از هم و غوطه‌ور در بافت‌های برگ و ساقه‌های مرده و یا زمستانگذران وجود دارند. آسکوسپورها بی رنگ یا قهوه‌ای روشن و دارای یک دیواره عرضی مرکزی هستند. آنامورف‌ها متغیر بوده و تعدادی پیکنیدیومی، تعدادی آسروول‌دار و تعدادی کنیدیوفورهای آزاد تولید می‌کنند. پلاسموگامی از طریق اسپرماتیزاسیون صورت می‌گیرد. آنامورف‌ها در جنس‌های *Septoria, Ramularia, Cercospora* و *Ovularia* قرار دارند [*M. arachidicola* با آنامورف *Cercospora arachidicola* عامل لکه برگی بادام زمینی است].

- خانواده *Microthyriaceae*

در افراد این خانواده آسکوستروما سپر مانند بوده و با چندین شکاف شعاعی باز می‌شود (thyrothecium). تعدادی از گونه‌ها دیواره‌های سلول‌های میزبان را سوراخ کرده و مکینه‌های کروی یا مارپیچی تولید می‌کنند که گاهی مکینه‌های مرجانی (coroloid haustotrium) نامیده شده‌اند. در مواردی این نوع از مکینه‌ها به طور کامل توسط دیواره سلولی میزبان احاطه شده‌اند و این حالت فقط در افراد تشکیل دهنده گلسنگ وجود دارد. جنس‌های مهم شامل *Microthyrium, Trichothyrium* و *Actinopeltis* است.

راسته *Myriangiales*

در این راسته آسکوستروما دارای رشد نامحدود است که فقط منحصر به این راسته و راسته *Arthoniales* است. در داخل استروما یک یا چندین حفره بدون روزنه وجود دارد و در داخل هر حفره فقط یک آسک تشکیل می‌شود. حفرات ممکن است پراکنده بوده و یا به صورت یک لایه بارور مرتب شده باشند و بافت‌های هاماتسیومی در حفرات وجود ندارند. حفرات بر اثر شکافته شدن یا تجزیه پوشش استرومایی که حالتی مشابه با کلیستوتسیوم را دارد، باز می‌شود. آسک‌ها کروی تا گرزی شکل پهن، آسکوسپورها معمولا فاقد تقارن، یک یا چند سلولی و گاهی توتی شکل و به رنگ روشن یا قهوه‌ای هستند. گونه‌ها ساپروفیت، میکوپارازیت و یا انگل گیاهی هستند. آنامورف‌ها از نوع سیلومیست هستند. چند خانواده دارند:

- خانواده *Elsinöaceae*

افراد انگل برگ‌ها یا ساقه‌های نهاندانگان در مناطق گرمسیری یا نیم گرمسیری هستند و باعث کم رشدی موضعی در میزبانها می‌شوند. آسک‌ها به صورت نامنظم درآسکوستروما پراکنده شده‌اند. انتهای جدار درونی آسک دارای یک

حلقه‌ای است که با رنگ کرزیل بلو (brilliant chresyl blue) به رنگ ارغوانی در می‌آید. چندین گونه بیماری‌زای مهم گیاهی در جنس *Elsinöe* وجود دارد. *E. fowcetii* عامل لکه سیاه مرکبات، *E. ampelina* عامل آنتراکنوز انگور، *E. veneta* عامل آنتراکنوز تمشک است. در گونه *E. veneta*، آسک‌ها به طور انفرادی درون حفرات پراکنده تشکیل می‌شوند و آسکوسپورها را با فشار آزاد می‌کنند. آسکوسپورها ٤ سلولی، بی رنگ و توسط غلاف ژلاتینی احاطه شده‌اند که باعث چسبیدن آنها به هر نوع سطحی در شرایط مناسب می‌شوند. آسکوسپورها جوانه زده و استریگماهای کوچکی از سلول‌های آسکوسپور تولید می‌شود که در انتها دارای کنیدیوم هستند (این نوع جوانه زنی iterative germination نامیده شده است). کنیدیوم‌ها میزبان حساس (مانند گونه‌های جنس *Rubus*) را آلوده کرده و آلودگی‌های اولیه را باعث می‌شوند. میسیلیوم‌ها تشکیل استرومای زیر کوتیکلی را می‌نمایند که در آن آسروول تشکیل شده و کنیدیوم‌ها در کنیدیوفورهای کوتاه تشکیل می‌شوند. کنیدیوم‌ها هم دارای غلاف ژلاتینی بوده و موجب افزایش آلودگی می‌شوند. تمام گونه‌های جنس *Elsinöe* دارای مرحله آنامورفی *Sphaceloma* بوده‌اند. به نظر می‌رسد که اسپرماتیزاسیون در تولید مثل جنسی نقش دارد.

راسته *Capnodiales*

افراد این راسته با آسکوکارپ‌های سطحی تولید شده در یک subiculum مرکب از ریسه‌های تیره رنگ مشخص می‌شوند. پری‌فیزها وجود ندارند. آسک‌ها تخم مرغی شکل بوده و ممکن است دارای دیواره‌های آمیلوئیدی باشند که به صورت دستجات قاعده‌ای تولید می‌شوند. آسکوسپورها بی رنگ تا تیره بوده و معمولا یک یا چندین دیواره عرضی دارند. این قارچ‌ها تحت نام کپک‌های دوده‌ای معروف هستند و آنامورف‌ها از نوع هیفومیست یا سیلومیست هستند. قارچها روی ساقه و برگ و معمولا در ارتباط با تراوشات عسلک حشرات یافت می‌شوند. افراد در سه خانواده قرار داده شده‌اند.

– خانواده *Capnodiaceae*

گروه کپک‌های دوده‌ای حقیقی است که ریسه‌ها تیره رنگ، سطحی و لوله‌ای شکل هستند. آنها دارای پوشش موسیلاژی هستند. پریتسیوم‌های کاذب تخم مرغی شکل و دارای زوائد مو مانند با یک پوشش موسیلاژی چسبنده هستند. تمامی گونه‌ها که در محیط کشت مطالعه شده‌اند دارای مراحل پیکنیدیومی بوده و تولید ماکروکنیدیوم و میکروکنیدیوم کرده‌اند. پیکنیدیوم‌ها معمولا در استرومای پریتسیوم کاذب تشکیل می‌شوند. افراد این گروه به صورت اپی‌فیت روی برگ‌ها و ساقه گیاهان رشد کرده و یک پوشش متراکم و گاهی اسفنجی را در سطح گیاهان تشکیل می‌دهند که موجب کاهش میزان نور رسیده به سطوح گیاهان می‌شود. جنس‌های *Scorias, Capnodium* و *Phragmocapnis* توصیف شده‌اند.

– خانواده *Antenulariellaceae*

ریسه‌ها با موسیلاژ احاطه نشده‌اند و آسکوکارپ‌ها کروی هستند. ریسه‌ها لوله‌ای نبوده و monilioid هستند که از بخش‌های کروی تشکیل شده‌اند. آنامورف‌ها سیلومیست و یا هیفومیست هستند. افراد روی گیاهان به صورت اپی‌فیت زندگی می‌کنند.

- خانواده *Euantenarriaceae*

ریسه‌ها با موسیلاژ احاطه نشده و آسکوکارپ‌ها کروی هستند. ریسه‌ها لوله‌ای نبوده و از قطعات بشکه‌ای شکل تشکیل شده‌اند. آنامورف‌ها از نوع هیفومیست هستند.

راسته *Pleosporales*

در این گروه از قارچ‌ها، آسکوستروما ممکن است از نوع پریتسیوم کاذب، تیروتسیوم و یا استرومای بالشتکی شکل چند حفره‌ای و ندرتا ساختمان شبیه به کلیستوتسیوم باشد. آسک‌ها در میان پارافیزهای کاذب تشکیل می‌شوند که از بخش بالایی آسکوکارپ منشا می‌گیرند و به طرف قاعده رشد کرده و به آن متصل می‌شوند. پارافیزهای کاذب دارای دیواره عرضی و نسبتا عریض بوده و در مواردی به آنها cellular pseudoparaphyses می‌گویند. آسک‌ها استوانه‌ای و آسکوسپورها چند سلولی هستند. آنامورف‌ها از نوع هیفومیست یا سیلومیست بوده، تعدادی انگل گیاهی، ساپروفیت و یا تشکیل دهنده گلسنگ هستند. عده‌ای در آبهای شیرین و تعدادی در آبهای شور وجود دارند. ۲۲ خانواده در این راسته مشخص شده‌اند.

- خانواده *Pleosporaceae*

آسکوستروما از نوع پریتسیوم کاذب بوده و به ندرت شبیه به کلیستوتسیوم است و در بستره فرو رفته است.
آسکوسپورها دو سلولی تا توتی شکل بوده و آنامورف‌ها از نوع هیفومیست هستند. انواع ساپروفیت، انگل مهم گیاهان و جانوران وجود دارند. مراحل غیر جنسی در طول فصل به فراوانی تشکیل می‌شوند و تولید مثل جنسی فقط بعد از زمستان گذرانی دیده می‌شود. ارتباط بین آنامورف‌ها و تلئومورف‌ها به این صورت است:

آنامورف	تلئومورف
Alternaria	*Lewia*
Stemphylium	*Pleospora*
Drechslera	*Pyrenophora*
Bipolaris, Curvularia	*Cochliobolus*
Exserohilum	*Setosphaeria*

- خانواده *Leptosphaeriaceae*

پریتسیوم کاذب دارای آسک‌های استوانه‌ای پهن بوده و آسکوسپورها بی رنگ تا قهوه‌ای و با یک دیواره عرضی تا توتی شکل هستند. در تعدادی، اسپورها بعد از بلوغ در محل دیواره عرضی جدا شده و به عنوان part spore عمل

می‌کنند. آنامورف‌ها از نوع سیلومیست و مربوط به جنس‌های *Phoma, Septoria* و *Coniothyrium* هستند. گونه‌ها ساپروفیت یا انگل گیاهان چوبی، علفی و سر شاخه یا ساقه‌های سوزنی برگان هستند. جنس مهم *Leptosphaeria* است که جنس بزرگ و مشکلی از نظر تاکسونومیکی است و گونه‌ها انگل گیاهان هستند. *L. maculans* عامل بیماری ساق سیاه کلم است.

- خانواده *Venturiaceae*

پریتسیوم‌های کاذب کروی و یا دارای آسکوستروما‌ی با چندین حفره هستند. آسکوکارپ‌ها سفت بوده و در داخل بافت فرو رفته‌اند و تعدادی هم سطحی هستند. زوائد کوتاه مو مانند ممکن است روزنه با گردن کوتاه را پر کنند. آسک‌ها تخم مرغی تا استوانه‌ای پهن بوده، آسکوسپورها دو سلولی بی رنگ تا سبز زیتونی یا قهوه‌ای هستند. گونه‌ها ساپروفیت یا بیماریزا و آنامورف‌ها از نوع هیفومیست هستند. بزرگترین جنس آن *Venturia* است. *V. inaequalis* (با آنامورف *Spilocea pomi*) عامل بیماری لکه سیاه سیب و *V. pyrina* (با آنامورف *Fusicladium pyrinum*) عامل لکه سیاه گلابی است. کنیدیوم‌ها در هر دو گونه یک یا دو سلولی، شعله شمعی و زیتونی یا قهوه‌ای رنگ هستند. در *V. inaequalis* نکته مهم وجود اجسام متحد المرکز (concentric bodies) است که این اجسام فقط در گونه‌های گلسنگ ساز دیده می‌شوند.

گونه *Dibotryon morbosum* که قبلا در جنس *Apiosporina* قرار می‌گرفت، انگل گیاهان جنس *Prunus* است و بیماری تولید شده به نام گره سیاه گیلاس نامیده شده است. عامل بیماری استروماهای تیره رنگ و سفت قارچ همراه با بافت‌های میزبان در شاخه‌های کوچک تولید می‌کند. *Apiosporina collinsii* هم عامل جاروک در گیاه *Amelanchier* است.

- خانواده *Hysteriaceae*

افراد آسکوکارپ نوع هیستروتسیوم را تولید می‌کنند که ساختمان درازی است و توسط یک شکاف طولی باز می‌شود و در مواردی شبیه به یک اپوتسیوم است. آسک‌ها تخم مرغی تا استوانه‌ای، آسکوسپورها بی رنگ تا قهوه‌ای تیره و دو سلولی یا توتی شکل هستند. اغلب گونه‌ها روی پوست و چوب ساپروفیت و تعداد کمی هم انگل گیاهان هستند. آنامورف‌ها سیلومیست یا هیفومیست هستند، جنس‌های مهم *Hysterographium, Hysterium, Glonium, Sporidesmium* و *Septonema* هستند.

- خانواده *Botryosphaeriaceae*

افراد دارای پریتسیوم و در مواردی آسکوستروما‌ی چند حفره‌ای هستند. آسک‌ها گرزی شکل یا تخم مرغی، آسکوسپورها یک سلولی، بی رنگ، زرد یا قهوه‌ای مایل به سیاه هستند. آنامورف‌ها از نوع سیلومیست بوده، تعدادی انگل گیاهی و تعدادی ساپروفیت هستند. *Guignardia* از انگل‌های مهم گیاهی است که آسکوسپورها یک سلولی و دارای زوائد کلاهک مانندی هستند، (هر چند این جنس به جنس *Discochora* منتقل شده است، ولی نام

Guignardia حفظ شده است). *G. bidwellii* به مو و دیگر گیاهان خانواده *Vitaceae* حمله می‌کند و میسیلیوم در بافت‌های انگور رشد کرده و با کشتن سلولها، لکه‌های بزرگ نکروتیک را در برگ و دانه‌های انگور تولید می‌کند. قارچ پیکنیدیومها را در حلقه‌های متحد المرکز در برگ‌ها و دانه انگور تولید می‌کند که *Phylosticta ampelicida* نامیده شده است. کنیدیوم‌ها بزرگ و تخم مرغی شکل بوده و بعد از جوانه زنی و تولید لوله تندشی میزبان را آلوده می‌کنند. در مواردی اسپرموگونیوم‌ها که حاوی اسپرماسی چوب کبریتی هستند، تولید می‌شوند. آسک‌ها ۸ آسکوسپوری بوده و سلول قاعده‌ای عقیم و شبیه به زائده است.

راسته *Melanommatales*

افراد این راسته دارای پارافیزهای کاذب نوع trabeculate pseudoparaphyses (paraphysoides) هستند که به طرف پایین رشد نموده و اغلب باریک، بدون دیواره عرضی و غوطه ور در یک ماتریکس ژلاتینی هستند. علاوه بر اتصال به قاعده آسکوکارپ، پارافیزهای کاذب در نوک آسکها به هم متصل شده و تولید اپی تسیوم کاذب یا pseudoepithecium را می‌کنند. آسکهای با دیواره نازک بخش قاعده و دیواره‌های آسکوکارپ را پر می‌کنند. آسکوکارپها از نوع پریتسیوم کاذب، هیستروتسیوم و شبه کلیستوتسیوم هستند. آنامورفها از نوع سیلومیست و ندرتا هیفومیست هستند. افراد ساپروفیت، تشکیل دهنده گلسنگ و یا انگل گیاهی هستند.

خانواده *Melanommataceae*

آسکوستروما کروی و یا turbinate بوده و در بستره فرو رفته است، ولی به نظر سطحی می‌رسد زیرا بخشهای بالایی در سطح بستره پهن می‌شود. آسکها استوانه‌ای تا گرزی شکل و آسکوسپورها بی رنگ تا قهوه ای تیره بوده و دو سلولی تا توتی شکل هستند. آنامورفها سیلومیست و فیالیدی هستند. گونه‌ها به صورت ساپروفیت روی چوب یا انگل قارچها هستند. جنس *Melanomma* روی تعدادی از گیاهان یافت می‌شود. پیکنیدیومها معمولا شبیه پریتسیوم کاذب بوده و در یک subiculum همراه هم تولید می‌شوند. بستره‌های چوبی ممکن است توسط تعدادی از گونه‌ها سیاه رنگ شوند.

راسته *Arthoniales*

رشد آسکوستروما نا محدود است. آسکوستروما دراز و یا شبه اپوتسیومی بوده و آسکها توسط بقایای استرومایی که به صورت عمودی و جدا از هم قرار گرفته‌اند، جدا می‌شوند. این بقایا در بخش نوک به دور هم تنیده شده و تشکیل پوششی به نام pseuoepithecium را در سطح آسکها می‌کنند. آسکها در تعدادی از گونه ها از نوع semifissitunicate هستند که به هنگام آزاد شدن آسکوسپورها، فقط بخش بالایی اندوتونیکا و اکتوتونیکا جدا می‌شود. آسکوسپورها بی رنگ تا مقداری رنگی هستند. آسکها و بافتهای ژلاتینی شده آسکوکارپ در ید آمیلوئیدی یا دکسترنیوئیدی هستند. فرمهای ساپروفیت و انگل روی برگها، شاخه‌ها و گلسنگها وجود دارند. تعداد زیادی از آنها تولید گلسنگهای crustose را در پوست گیاهان یا صخره‌ها می‌کنند. جنسهای مهم شامل *Chiodecton, Roccella, Lecanactis* و *Opegrapha* هستند.

دیگر آسکومیست‌های رشته‌ای

راسته *Erysiphales*

افراد این راسته بیوتروف‌های اجباری گیاهان بوده و یک گروه بزرگی از بیماریهای گیاهی به نام سفیدک‌های پودری (حقیقی، سطحی) را ایجاد می‌کنند که به دلیل پوشیده شدن قسمت‌هایی از گیاهان آلوده توسط مواد پودر مانند و سفید رنگ به این نام نامیده شده‌اند. حدود ۱۰۰۰۰ گونه گیاهی متعلق به ۱۶۱۷ جنس و ۱۶۹ خانواده در ٤٤ راسته از گیاهان نهاندانه توسط قارچ‌های مولد سفیدکهای پودری مورد حمله قرار می‌گیرند و حدود ۹۰ درصد از آنها دو لپه‌ای هستند. آلودگی در بازدانگان و سرخس‌ها گزارش نشده است. از میزبان‌های اقتصادی می‌توان به غلات، کدوئیان، سیب، انگور و اغلب گیاهان زینتی (مثل رز) اشاره نمود. نشانه‌های بیماری سفیدک پودری در گیاهان آلوده بسیار متغیر است. تعدادی از میزبان‌ها تقریبا بدون نشانه هستند، در حالی که بقیه، نشانه‌های بد شکل شدن شدید برگ‌ها، گل‌ها و حتی سر شاخه‌ها را نشان می‌دهند. در تک لپه‌ایها، علائم شامل زرد شدن برگ‌ها، کوتولگی گیاهان و کاهش کیفیت بذرها است. از نظر پارازیتیسم، تعدادی دارای دامنه میزبانی وسیعی هستند، مثل *Erysiphe polygoni* که روی ۳۵۲ گونه میزبانی انگل است. از طرف دیگر، تعدادی هم فقط به میزبان‌های خاصی حمله می‌کنند، مثل *Blumeria graminis* که به تک لپه‌ای‌ها حمله کرده (اختصاصی میزبان) و از خسارت‌زاترین پاتوژن‌های گیاهان طبقه‌بندی می‌شود. بر اساس نوع گیاه مورد حمله، فرمهای تخصص یافته‌ای برای آن گزارش شده‌اند: *Blumeria graminis* f.sp. *tritici* روی گندم، *B. g.* f.sp. *hordei* روی جو، *B. g. avenae* روی یولاف و *B. g.* f.sp. *secalis* روی چاودار.

ریسه‌ها دارای دیواره عرضی مشخص بوده، سلولهای ریسه تک هسته‌ای هستند و توسط اپرسوریوم‌ها به میزبان می‌چسبند. در تعداد زیادی از گونه‌ها، ریسه‌ها در خارج از بافت گیاه رشد می‌کنند و مکینه‌ها که از اپرسوریوم خارج می‌شوند، فقط به داخل سلول‌های اپیدرم و در مواردی به داخل سلول‌های مزوفیل وارد می‌شوند. به این گروه، سفیدک‌های اکتوفیت (ectophytes) می‌گویند. در تعدادی از گونه‌ها، بیشتر ریسه‌ها در سطح میزبان قرار داشته، اما بعضی از ریسه‌ها وارد منافذ زیر روزنه‌ای شده و در تماس با سلول‌های مزوفیل قرار می‌گیرند و با نفوذ دادن مکینه‌ها به داخل آنها، از آنها تغذیه می‌کنند. به این گروه، سفیدکهای همی‌اندوفیت (hemiendophytes) می‌گویند (مانند افراد جنس‌های *Phylactinia* و *Pleochaeta*). گونه *Phylactinia corylea* روی بیش از ۱۰۰ گونه گیاهی انگل است. در تعدادی از گونه‌ها نیز، ریسه‌ها از طریق منافذ روزنه‌ای وارد برگ‌ها شده و بین سلول‌های مزوفیل رشد می‌کنند و مکینه‌ها را در مزوفیل اسفنجی به مقدار بیشتری تشکیل می‌دهند (نسبت به مزوفیل نردبانی). به این گروه، سفیدک‌های اندوفیت (endophytes) می‌گویند که کنیدیوفورها از طریق روزنه‌ها از بافت میزبان خارج می‌شوند، (مثل افراد جنس *Leveillula*).

آلودگی گیاهان زمانی آغاز می‌شود که یک کنیدیوم و یا آسکوسپور بر روی میزبان حساس قرار می‌گیرد. عمل جوانه زنی اسپورها سریع بوده و در مدت کوتاهی بعد از قرار گرفتن روی میزبان، مواد خارج سلولی مایع با فعالیت استرازی و کوتینازی مشاهده می‌شوند که موجب چسبیدن اسپورها به میزبان می‌شوند. با جوانه زنی این اسپورها لوله تندش اولیه تشکیل می‌شود که بر روی آن یک میخ رخنه ریز کوتیکلی بوجود می‌آید که فقط کوتیکل را (و نه دیواره سلولی زیر آن را) سوراخ می‌کند. بعد از احساس وجود میزبان، لوله تندش اولیه تولید لوله تندش اپرسوریومی را می‌کند. اپرسوریومها زوائد یا تورم‌های کوتاه ریسه‌ای هستند که میخ رخنه را تولید کرده و موجب آلودگی سلول میزبان می‌شوند. میخ رخنه زوائد باریک نفوذ کننده‌ای هستند که از اپرسوریوم تولید شده و با فشار تورژسانس و فعالیت آنزیمی دیواره سلولی میزبان را سوراخ می‌کنند. رسوبات گنبدی شکل مواد دیواره سلولی میزبان (پاپیلا=papilla خوانده شده‌اند) در پاسخ به قارچ تشکیل می‌شوند. اگر قارچ در تخریب دیواره میزبان موفق باشد، میخ رخنه به داخل سلول نفوذ می‌کند، سیتوپلاسم را به داخل رانده و بزرگ می‌شود و مکینه شکل می‌گیرد. مکینه توسط مواد خارج مکینه‌ای (extrahaustorial matrix) احاطه می‌شود که مواد ژله مانند و غیر سیتوپلاسمی هستند که به محافظت قارچ در برابر عکس‌العمل‌های میزبان کمک می‌کند. مکینه، مواد خارج مکینه‌ای و سلول میزبان محل رویدادهای پیام‌دهی مولکولی هستند و پاسخ‌های میزبان و انتقال مواد غذایی معین کننده وقوع ارتباط موفق انگلی است. تغییرات فیزیولوژیکی در داخل سلول آلوده به خارج از آن منتقل شده و انتقال مواد غذایی از گیاه به قارچ را تسهیل می‌کند. سفیدکهای پودری می‌توانند پیری بافتهای آلوده را مانع شده و منجر به بروز نشانه‌هایی می‌شوند که جزایر سبز (green islands) نام گرفته‌اند. مکینه‌ها به طور ماهرانه‌ای در ایجاد و استمرار ارتباطات انگلی با میزبان نقش داشته و سبب می‌شوند که گیاه منابع را به سمت قارچ هدایت نماید.

بعد از عفونت میزبان، ریسه‌ها دراز شده و مکررا منشعب می‌شوند و کلنی‌های کروی را تشکیل می‌دهند.ریسه‌های جوان شفاف و سفید هستند اما به هنگام بلوغ به رنگ خاکستری، قرمز و یا قهوه‌ای تغییر می‌یابند. در برخی از گونه‌ها ریسه‌های متمایز شده ثانویه تولید می‌شوند که در جنس *Cystotheca* نخی شکل تا داسی شکل، در جنس *Queirozia* چنگالی شکل، در جنس *Blumeria* داسی شکل و در جنس *Caespitotheca* ساده هستند.ریسه های رویشی در نهایت ساختارهای تولید مثلی (کنیدیوفورها و یا کاسموتسیوم‌ها) را تولید می‌کنند. کنیدیوفور ها کم و بیش عمود بر سطح میزبان تشکیل می‌شوند و اولین سلول کامل کنیدیوفور به نام foot cell نامیده شده و یک یا چندین سلول از جمله سلول زایشی مسئول در تشکیل کنیدیومها را حمل می‌کند. در جنس *Blumeria* سلول قاعده‌ای کنیدیوفور به طور مشخصی متورم است. کنیدیوفور در بسیاری از گونه‌ها غیر منشعب بوده و از ۳-۱ سلول تشکیل شده است (در تعدادی از گونه‌ها ممکن است از ٦ سلول یا بیشتر هم باشد)، اگر چه انواع منشعب برای جنس *Leveillula* ذکر شده‌اند. سلول کنیدی‌زا کنیدیوم‌ها را به صورت منفرد یا زنجیری تشکیل می‌دهد (meristem arthrosporae) و تولید کنیدیومها به روش basauxic است، یعنی هر کنیدیوم جدید در قاعده کنیدیوم قبلی تشکیل می‌شود (زنجیر acropetal). کنیدیوم‌ها یک سلولی با دیواره نازک، بی‌رنگ (فقط در جنس *Queirozia*

تیره رنگ می‌باشند) و تک هسته‌ای هستند. کنیدیوم‌ها در اغلب موارد استوانه‌ای، بیضوی، تخم مرغی تا بشکه‌ای شکل هستند. در اغلب گونه‌ها کنیدیومها یک شکلی بوده اما در گونه‌های جنس‌های *Leveillula, Pleochaeta* و *Phyllactinia* کنیدیومهای دو شکلی وجود دارند. گونه‌های جنس *Sawadaea* سین‌آنامورف تشکیل می‌دهند که ماکروکنیدیومها و میکروکنیدیومها از کنیدیوفورهایی تشکیل می‌شوند که اندازه بسیار متفاوتی دارند. کنیدیومها حاوی واکوئول و مقدار زیادی آب بوده که احتمالا به توانایی جوانه‌زنی آنها در غیاب آب آزاد کمک می‌کند. کنیدیومها در قبیله *Cystotheceae* (که شامل جنس‌های *Sawadaea, Cystotheca* و *Podosphaera* است) حاوی اندامهای فیبروزین (fibrosin bodies) هستند که اجسام انکساری نور به اشکال مختلف از جمله میله‌ای، مخروطی، صفحات راست و یا خمیده و می‌باشند. Foex عقیده دارد که آنها از کالوز تشکیل شده‌اند و Homma گزارش نموده که حاوی کربوهیدرات و نیتروژن هستند. در این گروه از قارچ‌ها، مراحل آنامورفی در ٤ جنس قرار داده شده‌اند.

– *Oidium*، نام معتبر برای آنامورف‌های سفیدک‌های پودری *Acrosporium* است، ولی از نام *Oidium* معمولا استفاده شده و به دو زیر گروه تقسیم شده است:

– *Euoidium*، کنیدیوفور ساده، فاقد انشعاب و چند سلولی است و بر روی آن زنجیری از کنیدیوم‌های بشکه‌ای شکل تشکیل می‌شود. قطر کنیدیوم با قطر کنیدیوفور قابل مقایسه است.

– *Pseudoidium*، مشابه با حالت بالایی است، ولی روی هر کنیدیوفور، فقط یک کنیدیوم تشکیل می‌شود و بعد از جدا شدن کنیدیوم اولیه، کنیدیوم دوم به جای آن تولید می‌شود.

– *Oidiopsis*، کنیدیوفور باریک و بلند، منشعب یا بدون انشعاب بوده و از روزنه خارج می‌شود. کنیدیوم‌ها به صورت منفرد تشکیل شده و دو شکلی هستند. کنیدیوم‌های اولیه کم و بیش سرنیزه‌ای بوده و نوک آنها تیز است (قطورترین بخش کنیدیوم، ثلث پائینی آن است). کنیدیوم‌های ثانویه بیضوی تا استوانه‌ای بوده و در نوک گرد یا تخت هستند. مراحل جنسی در جنس *Leveillula* قرار دارند.

– *Ovulariopsis*، کنیدیوفور باریک، بلند و غیر منشعب است و کنیدیوم‌ها یک نوع بوده، گرزی شکل و در انتها نوک تیز هستند (قطورترین بخش کنیدیوم، ثلث بالایی آن است). آنها اغلب منفرد بوده و در موارد نادری زنجیرهای کوتاه هم تشکیل می‌دهند. در این جنس، سلول ما قبل انتهایی کنیدیوفور سلول زاینده بوده و سلول انتهایی به کنیدیوم تبدیل می‌شود. مراحل جنسی در جنس *Phylactinia* قرار دارند.

– *Streptopodium* که سلول‌های قاعده‌ای کنیدیوفور حالت خمیدگی مارپیچی داشته، کنیدیوم‌ها دو شکلی هستند. کنیدیوم اولیه نوک کم و بیش تیز داشته و کنیدیوم ثانویه سر نیزه‌ای وارونه تا بیضی شکل است. مراحل جنسی در جنس *Pleochaeta* قرار دارند.

در اواخر تابستان تولید کنیدیوم کم شده و در نهایت متوقف می‌شود. تولید مثل جنسی با تشکیل گامتانژیومها (gamocysts) آغاز می‌شود. گامتانژیوم نر یا انتریدیوم (androgamocysts) و گامتانژیوم ماده یا آسکوگونیوم

(gynogamocysts) تشکیل می‌شوند. بعد از پلاسموگامی، یک هسته از انتریدیوم وارد آسکوگونیوم شده و عمل دیکاریاتیزاسیون انجام می‌گیرد. در کاسموتسیوم‌های یک آسکی، شرایط دو هسته‌ای ممکن است تا مدتهای طولانی ادامه داشته باشد، اما در کاسموتسیومهای چند آسکی، هسته‌ها ظاهرا بعد از دو هسته‌ای شدن سریعا تقسیم می‌یابند. بعد از آن، ریسه‌های تک هسته‌ای از سلولهای قاعده آسکوگونیوم (و یا انتریدیوم) رشد نموده و پریدیوم کاسموتسیوم را تشکیل می‌دهند. آسک‌ها از سلولهای دو هسته‌ای تشکیل شده و کاریوگامی و میوز در مراحل اولیه تشکیل آسک اتفاق می‌افتد. تعداد آسکوسپورها در آسک از ۲ تا ۸ عدد و بسته به گونه قارچ متغیر است. کاسموتسیوم‌های جوان در ابتدا به رنگ سفید هستند و بعدا به رنگ‌های زرد تا کهربایی، نارنجی، قهوه‌ای مایل به قرمز و سیاه تغییر می‌یابند. **(در سفیدکهای پودری، آسکوکارپها کاملا بسته بوده و شبیه به کلیستوتسیوم هستند ولی آسکها همانند آسکهای موجود در بسیاری از پریتسیومها در لایه قاعده‌ای آسکوکارپ تولید می‌شوند. آسک‌ها از نوع پایدار بوده و آسک‌ها زمانی ظاهر می‌شوند که پریدیوم در اثر شکاف عمودی یا افقی باز شود. آسکوکارپ‌ها در این افراد به دلیل تجزیه خود به خودی پریدیوم باز نمی‌شوند، بلکه در اثر متورم شدن آسک‌ها با جذب آب و افزایش فشار تورژسانس از سمت داخل، شکافته می‌شونداز این رو براون و همکاران از واژه کاسموتسیوم (casmothecium) برای تمایز آسکوکارپهای سفیدک‌های پودری استفاده نموده‌اند)** . گونه‌های هموتال و هتروتال وجود دارند. بسیاری از گونه‌ها در هوای گرم آسکوکارپ تولید نمی‌کنند و توسط کنیدیوم‌ها و میسیلیوم‌ها بقا می‌یابند. در مناطق سردسیری عامل بقا قارچ، آسکوکارپ‌ها و ریسه‌های موجود در جوانه‌های خفته است. آسک‌ها کروی یا گرزی شکل بوده و فاقد ساختمان انتهایی مشخص هستند و ممکن است دارای پایه یا فاقد آن باشند. دیواره آسک به صورت یک لایه عنوان می‌شود، هر چند که اصولا دو لایه‌ای است و در بخش انتها، دیواره نازک می‌شود. تعداد آسک‌ها در آسکوکارپ متغیر بوده و از یک آسک (جنس‌های *Cystotheca, Podosphaera*) تا تقریبا ٤٠ عدد (در جنس‌های *Leveillula, Phyllactinia* و *Pleochaeta*) گزارش شده است. پارافیزها و یا پارافیزهای کاذب که در بقیه آسکومیستها گزارش شده‌اند در این قارچها وجود ندارند.آسکوسپورها یک سلولی، نیم کروی تا بیضوی–تخم مرغی و گاهی خمیده هستند. آسکوسپورها اغلب در طی همان فصل رشدی و قبل از زمستان‌گذرانی تشکیل می‌شوند، ولی در جنس *Neoerysiphe* تنها بعد از زمستان گذرانی تشکیل می‌شوند.اغلب آسکوسپورها بیرنگ و یا نیمه شفاف هستند اما در برخی از موارد زرد رنگ می‌باشند. کاسموتسیوم‌ها در بسیاری از گونه‌ها دارای یک سری زوائد مورفولوژیکی مشخصی هستند که می‌توان آنها را در یکی از گروههای زیر قرار داد.

- زوائد ساده یا میسیلیومی (mycelioid) که شبیه ریسه‌های رویشی هستند، مثل *Erysiphe, Leveillula*.
- زوائد سر عصایی (uncinate) که قسمت انتهایی زوائد خمیده شده و به صورت حلقه در آمده است، مثل *Pleochaeta, Uncinulla*.

- زوائد درفش مانند که در قسمت قاعده متورم بوده و در قسمت نوک تیز هستند، مثل جنس *Phyllactinia*.
- زوائد با انتهای دو شاخه که بخش انتهایی زوائد به صورت دو شاخه منشعب شده‌اند، مثل *Podosphaera*. در جنس *Phyllactinia* علاوه بر زوائد درفش مانند که در استوای کاسموتسیوم قرار دارند، یک سری زوائد کوچک ترشحی (secretory appendage) یا سلولهای penicillate هم در بخش عقبی کاسموتسیوم وجود دارند و در تولید موسیلاژ مسئول بوده و باعث چسبیدن آسکوکارپ به بافت میزبان می‌شود.در گونه *Erysiphe rosae* نیز دو نوع زائده تشکیل می‌شود آنهایی که در استوای کاسموتسیوم هستند به صورت زوائد دو شاخه بوده و آنهایی که در پشت قرار دارند نوک تیز می‌باشند (در *Erysiphe flexuosa* زوائد استوایی سر عصایی و زوائد پشتی نوک تیز می‌باشند). کاسموتسیومهای بالغ یا از میسیلیوم والدی قابل جدا شدن بوده و یا به بستره تشکیل شده متصل باقی می‌مانند. آنهایی که دارای زوائد میسیلیومی هستند به میزبان متصل مانده و اغلب شکل کروی دارند، اما آنهایی که دارای زوائد درفشی، سر عصایی و یا با انشعابات دو شاخه هستند از بستره جدا می‌شوند و اغلب در بخش عقبی محدب و در بخش شکمی پهن یا مقعر هستند. زوائد ممکن است به بالا آمدن کاسموتسیوم از سطح بستره کمک کنند. پریدیوم در اغلب گونه‌ها از چندین لایه سلول تشکیل شده است سلولهای پریدیوم داخلی با دیواره نازک و بی رنگ بوده و پریدیوم خارجی با دیواره ضخیم، دارای ملانین و کاملا به هم فشرده هستند. زوائد کاسموتسیومی از سلولهای لایه خارجی پریدیوم تشکیل می‌شوند. در جنس *Cystotheca* پریدیوم از دو لایه تشکیل شده است که به آسانی از هم جدا می‌شوند و در جنس *Brasiliomyces* پریدیوم بسیار تحلیل رفته بوده و تقریبا شفاف است.

سیستماتیک سفیدک‌های پودری

تاریخ طبقه بندی سفیدک‌های پودری با لینه شروع می‌شود که او نام *Mucor erysiphe* L. را در کتاب *Species Plantarum* برای یک سفیدک ذکر نمود. در سال ۱۸۵۱، Leveillé سیستم خود در باره جنس‌های سفیدک‌های پودری را بر اساس زوائد کاسموتسیومی و تعداد آسک‌ها چاپ نمود. روش او توسط محققین بعدی دنبال شد. سیستم‌های فعلی تاکسونومیکی برای سفیدک‌های پودری نه تنها از صفات مورفولوژیکی استفاده می‌کنند، بلکه داده‌های مربوط به دامنه میزبانی و روابط فیلوژنتیکی استنتاج شده بر اساس داده‌های مولکولی را نیز شامل می‌شود. در دهه ۱۹۹۰ گزارشات در باره ترادف‌های ITS و 18S rDNA برای استنتاج روابط فیلوژنتیکی اریزیفال و دیگر گروههای اصلی آسکومیست‌ها چاپ شدند و آنالیزهای ترادف‌های ITS1-5.8-ITS2, 18S rDNA و 28S rDNA منجر به این پیشنهاد توسط محققین شد که افراد راسته اریزیفال همراه با راسته‌های *Helotiales*, *Cyttariales* و *Rhytismatales* در رده *Leotiomyetes* (دیسکومیستهای بدون اپرکول) قرار داده می‌شوند. مطالعات مولکولی نشان داد که در راسته اریزیفال، خط سیرهای فیلوژنتیکی در ارتباط با صفات آنامورفی همانند اونتوژنی کنیدیوم (تولید کنیدیومها به صورت انفرادی یا زنجیری)، مورفولوژی اپرسوریوم و وجود یا عدم وجود اجسام فیبروزین بوده و زوائد کاسموتسیومی که به طور سنتی برای تشخیص جنس‌ها استفاده می‌شدند، مبنای متمایز

کننده در حد جنس‌ها نداشته ولی برای تشخیص گونه‌ها مفید هستند. در این راسته ۵ خط سیر فیلوژنتیکی به عنوان قبیله‌های *Erysipheae, Golovinomyceteae, Cystotheceae, Phyllactineae* و *Blumerieae* مشخص شده‌است. ضمنا برخی از جنس‌های تازه توصیف شده همانند *Parauncinula* و *Caespitotheca* هنوز در هیچ قبیله‌ای قرار داده نشده‌اند.

قبیله *Erysipheae* شامل جنس‌های *Erysiphe, Brasiliomyces* و *Typhulochaeta* است. گونه‌های *Brasiliomyces* فاقد مرحله آنامورفی بوده و پریدیوم کاسموتسیوم از یک لایه منفرد سلولی (بر خلاف دیگر اریزیفال با پریدیوم چندین لایه‌ای) تشکیل شده است. امروزه مفهوم جنس *Erysiphe* اصلاح شده و برای گونه‌های دارای کنیدیوم منفرد (pseudoidium) و با اپرسوریوم لب‌دار استفاده می‌شود که نه تنها بسیاری از گونه‌هایی را که به طور سنتی در جنس *Erysiphe* قرار داده می‌شدند، بلکه آنهایی را که قبلا در جنس‌های *Micrsphaera, Uncinula* و *Uncinuliella* قرار می‌گرفتند، نیز شامل می‌شود. در برخی از منابع جنس *Erysiphe* به بخش‌های *Erysiphe, Micosphaera* و *Uncinula* تقسیم می‌شود تا گروهبندی‌های مصنوعی بر اساس زوائد کاسموتسیومی را نشان دهد. جنس *Typhulochaeta* شامل گونه‌های تولید کننده کاسموتسیوم با سلول‌های زائده مانند تخصص یافته و ذوب شونده است که ترک خورده و مواد موسیلاژینی را آزاد می‌کنند.

قبیله *Golovinomyceteae* شامل جنس‌های *Golovinomyces, Neoerysiphe* و *Arthrocladiella* بوده و همگی آنامورفهای euoidium (زنجیر کنیدیومی) را تولید می‌کنند. جنس‌های *Golovinomyces* و *Neoerysiphe* شامل گونه‌هایی است که قبلا در جنس *Erysiphe* قرار داشتند. این دو جنس بر اساس مورفولوژی اپرسوریوم از هم تفکیک می‌شوند. گونه‌های جنس *Golovinomyces* اپرسوریوم متورم و گونه‌های جنس *Neoerysiphe* اپرسوریوم لب‌دار تولید می‌کنند. جنس *Arthrocladiella* فقط شامل یک گونه *A. mougeotii* است که آنامورف آن شبیه جنس *Golovinomyces* است، اما زوائد کاسموتسیومی انشعابات دو شاخه‌ای دارند.

قبیله *Cystotheceae* شامل اریزیفال‌های با آنامورف euoidium است که زنجیرهای کنیدیومی تشکیل داده و دارای اجسام فیبروزینی هستند. سه جنس *Cystotheca, Podosphaera* و *Sawadaea* در این قبیله وجود دارد. گونه‌های جنس *Podosphaera* و *Cystotheca* کاسموتسیوم‌های حاوی یک آسک را تولید می‌کنند، اما جنس *Sawadaea* چند آسکی است. در جنس *Cystotheca* پریدیوم از دو لایه دیواره‌ای قابل جدا شدن از هم تشکیل شده است و ریسه‌های هوایی داسی شکل را تولید می‌کند. جنس *Podosphaera* شامل گونه‌هایی است که قبلا در جنس *Sphaerotheca* طبقه‌بندی می‌شدند و پریدیوم کاسموتسیوم چند لایه‌ای است. جنس *Sawadaea* شامل گونه‌های تشکیل دهنده سین‌آنامورفهای میکروکنیدیوم و ماکروکنیدیوم است.

قبیله *Phyllactineae* شامل گونه‌های با میسیلیومهای اندوفیت است. گونه‌های جنس *Leveillula* کاسموتسیومها با زوائد میسیلیومی و کنیدیومهای دو شکلی تولید می‌کنند. کنیدیومهای اولیه معمولا سر نیزه‌ای (انتها نوک تیز) و کنیدیومهای ثانویه انتهای نوک تیز ندارند. گونه‌های جنس *Phyllactinia* کنیدیومهای لوزی شکل و یا سر نیزه‌ای

تولید کرده و کاسموتسیومها دارای دو نوع زوائد (درفشی و penicillate) منحصر به فرد هستند. گونه‌های جنس *Pleochaeta* کاسموتسیومهای با زوائد دو شاخه تولید کرده و سلول‌های قاعده کنیدیوفور دارای خمیدگی‌های مارپیچی هستند. در جنس *Queirozia* فقط یک گونه وجود دارد که ریسه‌های آن خارجی و داخلی (همی‌اندوفیت) بوده، ریسه‌های هوایی با انشعابات دو شاخه تولید می‌کند، زوائد کاسموتسیومی سر عصایی هستند و آنامورفهای دماتیاسه با کنیدیوم‌های منفرد تولید کرده که لیمویی شکل می‌باشند.

قبیله *Erysipheae* شامل یک جنس *Erysiphe* است و فقط روی گیاهان *Poaceae* وجود دارد. تنها گونه این جنس *B. graminis* آنامورف euoidium تولید کرده و سلول قاعده کنیدیوفور دارای تورم کاملا مشخصی است. مکینه‌ها دارای چندین لب بوده و زوائد کاسموتسیومی میسیلیومی هستند.

چند گونه در هیچکدام از قبیله‌های فوق جا داده نشده‌اند. گونه *Oidium phyllanthi* ارتباط نزدیکی با قبیله *Golovinomyceteae* (بر اساس ترادف‌های 18S و 28S)دارد، اما به عنوان عضو این قبیله در نظر گرفته نشده است. جنس *Parauncinula* برای دو گونه با زوائد سز عصایی و آسکوسپورهای خمیدهابداع شده ولی آنامورف آن شناخته نشده است. در جنس *Caespitotheca* زوائد سر عصایی و به طور دسته جمعی در بالای کاسموتسیوم تولید می‌شوند و آنامورف آن euoidium بوده و مکینه‌ها مرجانی شکل منی‌باشند. هر دو جنس اخیر در مطالعات فیلوژنتیکی مکان قاعده‌ای را در راسته اشغال نموده‌اند.

میزبان	نوع زوائد آسکوکارپ	تعداد آسک	آنامورف	جنس سفیدک
چغندر، کدوئیان، شبدر	ساده	>1	*Oidium*	*Erysiphe*
گل‌سرخ، هلو، خیار	ساده	1	*Oidium*	*Sphaerotheca*
غلات	ساده	>1	*Oidium*	*Blumeria*
یونجه، بادنجان	ساده	>1	*Oidiopsis*	*Leveillula*
سیب، زردآلو	دو شاخه	1	*Oidium*	*Podosphaera*
شمشاد	دو شاخه	>1	*Oidium*	*Microsphaera*
انگور، بید مشک	سرعصایی	>1	*Oidium*	*Uncinulla*
بادام، زرشک، بلوط، توس	درفش مانند	>1	*Ovulariopsis*	*Phyllactinia*

جنس *Blumeria* به دلیل داشتن تورم در سلول قاعده‌ای کنیدیوفور، تولید مکینه‌های پنجه‌ای شکل، تولید میسیلیوم‌های ثانویه و اختصاص یافتن آن روی غلات از جنس *Erysiphe* جدا شد و مطالعات مولکولی، تفکیک این جنس به عنوان یک جنس مستقل را تایید نمود. جنس *Erysiphe* به عنوان قدیمی‌ترین جنس این راسته در نظر گرفته شده است و بر اساس مشخصات مورفولوژیکی به سه بخش (section) تقسیم شده است:

- *Erysiphe* section *Erysiphe* که کنیدیومها به صورت منفرد تشکیل شده (تیپ pseudoidium) و اپرسوریومها کم و بیش لب دار هستند. آسکها ۸-۲ آسکوسپوری بوده و گونه *E. polygoni* نمونه تیپ آن است.

- *Erysiphe* section *Golovinomyces* که کنیدیومها به صورت زنجیری تولید شده، اپرسوریومها کم و بیش متورم بوده و در مواردی نامشخص هستند. آسکها دارای ٤-۲ آسکوسپور هستند. نمونه تیپ آن *E. cichoracearum* است.

- *Erysiphe* section *Galeopsidis* که کنیدیومها به صورت زنجیری و اپرسوریومها لب دار هستند. آسکها قبل از زمستانگذرانی تولید نمی‌شوند و در طی سال همیشه نا بالغ هستند. نمونه تیپ آن *E. galeopsidis* است.

در سال ۲۰۰۱، با تاکید بر مطالعات مولکولی و الکترون میکروسکوپی، سیستم تاکسونومیکی این قارچ‌ها دستخوش تغییر شده است که می‌توان به موارد زیر اشاره نمود.

- مشخصات آنامورف‌ها برای تاکسونومی در سطح جنس‌ها به عنوان صفات پایه‌ای هستند، ولی تلئومورف‌ها اهمیت کمی برای تاکسونومی در سطح جنس داشته و در تاکسونومی در سطح گونه‌ای، صفات مفیدی را تامین می‌کنند.

تغییرات زیر در حد جنس برای این راسته ایجاد شده است.

- جنس‌های *Uncinula*, *Microsphaera* و *Erysiphe* Sect. *Erysiphe* با آنامورف‌های *Pseudoidium* به عنوان جنس اصلاح شده *Erysiphe* مشخص شده‌اند و در سه بخش *E.* Sect. *Microsphaera*, *E.* Sect. *Uncinula* و *E.* Sect. *Erysiphe* قرار داده شده‌اند.

- بخش‌های *Erysiphe* Sect. *Golovinomyces* و *E.* Sect. *Galeopsidis* اکنون به عنوان جنس‌های مستقل *Golovinomyces* و *Neoerysiphe* مشخص شده‌اند.

- جنس *Sphaerotheca* به عنوان مترادف با *Podosphaera* در نظر گرفته شده و جنس جدید و اصلاح شده *Podosphaera* ایجاد شده است. جنس *Podosphaera* به بخش‌های مورفولوژیکی (و نه فیلوژنتیکی) *P.* Sect. *Sphaerotheca* و *P.* Sect. *Podosphaera* تقسیم شده است.

راسته *Laboulbeniales*

این گروه بزرگ از آسکومیست‌های ویژه پریتسیوم دار است که تعداد زیادی از آنها فاقد میسیلیوم هستند. صفات مورفولوژیکی معین کننده این راسته شامل تال‌های بی رنگ تا تیره رنگ، آسک‌های قاعده‌ای و با دیواره ناپایدار که به طور متوالی تکامل می‌یابند، عدم وجود بافت‌های هاماتسیومی و آسکوسپورهای دو سلولی که انتهای یکی از سلول‌ها مقداری تغییر یافته و تیره رنگ شده و به عنوان بخش متصل شونده به میزبان (و مرتبط با بند پایان) عمل می‌کند، است. در افراد این گروه دو خط سیر وجود دارد: گروه اول که شامل ٤ خانواده *Laboulbeniaceae*, *Ceratomycetaceae*, *Herpomycetaceae* و *Euceratomycetaceae* است، گونه‌ها فاقد میسیلیوم بوده و تال به طور کامل از آسکوسپور تولید می‌شود. آنها انگل اجباری حشرات، کنه‌ها و تعدادی از بند پایان هستند و

همیشه روی یک میزبان رشد می‌کنند. گروه دوم شامل تنها یک خانواده *Pyxidiophoraceae* است که افراد دارای ۲ حالت سیکل زندگی مستقل و متمایز هستند. مرحله میسیلیومی در مواد آلی در حال تجزیه شدن یافت شده و انگل دیگر قارچ‌ها است و تولید پریتسیوم می‌کند. آسکوسپورها توسط بند پایان (به ویژه کنه‌ها) پراکنده می‌شوند. هر آسکوسپور به یک تال آنامورفی تولید کننده کنیدیوم روی بدن بند پایان تبدیل می‌شود و ممکن است با تولید مکینه وارد بدن بند پا شود. وجود حالات مختلف سیکل زندگی روی میزبانهای مشخص که دگر پایه بودن (heteroecious) نامیده شده است، فقط در جنس *Coelomomyces* از کیتریدیومیست‌ها، تعدادی از قارچ‌های مولد زنگ و افراد این خانواده دیده شده است.

- خانواده *Pyxidiophoraceae*

دارای دو جنس *Mycorhynchidium* (کلیستوتسیومی) و *Pyxidiophora* (پریتسیومی) است. جنس دوم در تعدادی از مکان‌ها مانند پهن‌ها، مواد گیاهی در حال فساد و لانه‌های سوسک‌های پوستخوار یافت می‌شود. در این مکان‌ها سوسک‌ها، کنه‌ها و دیگر قارچ‌ها هم یافت می‌شوند. کنه‌ها بسیار کم تحرک بوده و روی سوسک‌ها سوار می‌شوند و نوسط آنها جابجا می‌شوند. به این حالت phoresy می‌گویند. آسکوسپورها در جنس *Pyxidiophora* توسط کنه‌ها حمل می‌شوند که خود بر روی سوسک‌ها سوار شده‌اند و به این حالت hypophoretic می‌گویند. از نظر سیکل زندگی، آسکوسپورها به طور غیر فعال آزاد شده و در نوک دهانه با گردن دراز پریتسیومی قرار می‌گیرند. انتهای یکی از سلول‌های آسکوسپور دارای محل اتصال بوده و به دلیل تولید مواد چسبنده، به کنه‌های عبوری متصل شده و با تشکیل هوستوریوم وارد بدن کنه می‌شود. سلول‌های آسکوسپور ممکن است چندین بار تقسیم شده و کنیدیوم را در نوک آسکوسپور تولید کنند. نام این مرحله (آنامورف) *Thaxteriola* است. کنیدیوم‌ها جوانه زده و تعدادی سلول مخمر مانند را تولید می‌کنند که با جوانه زنی آنها میسیلیوم تولید می‌شود. میزبان‌های قارچی شامل دیسکومیست‌های موجود در پهن، فوزاریوم در دانه‌های انبار شده و ... هستند (صفات مهم و تفکیکی این جنس داشتن پریتسیوم با دیواره مرکب از یک لایه سلول، تولید آنامورف‌ها توسط گونه‌های مختلف و تولید تنها آسکوسپور در هر آسک است). ۳

در خانواده *Laboulbeniaceae*، تال غیر میسیلیومی از آسکوسپور تولید می‌شود. از هر تال یک یا چندین مکینه میخ مانند یا منشعب و فاقد دیواره عرضی، تولید شده و وارد کوتیکل حشره میزبان می‌شود. میسیلیوم یا کنیدیوم قابل مقایسه با دیگر آسکومیست‌ها تشکیل نمی‌شود. آلوده شدن حشرات منجر به صدمات جدی در آنها نمی‌شود، ولی ممکن است طول عمر حشره را کوتاه کند. تعدادی از گونه‌ها دارای دامنه میزبانی وسیعی بوده و تعداد زیادی از آنها دارای تخصص یافتگی میزبانی هستند. در تعدادی از آنها، تخصص یافتگی مکانی (positional specificity) دیده می‌شود که در محل‌های ویژه‌ای از بدن میزبان یافت می‌شوند. تعدادی روی جنسیت میزبان تخصص یافته‌اند (sex of host specificity) و تنها یک جنس از میزبان مورد حمله قرار می‌گیرد. آلودگی مستقیم (direct infection)، اشاره به انتقال قارچ از یک سوسک به دیگری دارد، خود آلودگی (autoinfection) اشاره به انتقال آسکوسپورها به

بخش دیگری از بدن همان حشره دارد و آلودگی غیر مستقیم (indirect infection)، اشاره به آلوده شدن حشره از یک بستره آلوده شده دارد.

در *Laboulbenia*، آسکوسپور دو سلولی بوده و سلولی از آسکوسپور که سلول قاعده‌ای تال را ایجاد خواهد کرد، اول از پریتسیوم خارج خواهد شد. سلول قاعده‌ای به میزبان متصل شده و بزرگ می‌شود. مکینه از طریق جلد میزبان رشد می‌کند و سپس سلول قاعده‌ای چندین بار تقسیم شده و به یک رسپتاکل چند سلولی تبدیل می‌شود که در نهایت پریتسیوم و زوائد ثانویه را تشکیل خواهد داد. زوائد اولیه یا انشعابات کناری آن به انشعابات انتریدیومی تبدیل می‌شوند که فیالید و اسپرماسی را تولید می‌کنند.زوائد ثانویه به صورت زوائدی از سلول رسپتاکل تولید می‌شوند. بسیاری از گونه‌ها یک پایه بوده و تعدادی هم دو پایه هستند پریتسیوم پایه دار از زائده‌ای از سلول رسپتاکل تولید می‌شود. تقسیمات بعدی سلول‌های آسکوکارپ در حال تشکیل تولید اندام جنسی ماده به نام carpogonium و سلول‌هایی که بعدا دیواره احاطه کننده را تشکیل خواهند داد، می‌نماید. carpogonium از سه سلول carpogenic, trichophoric و trichogene تشکیل شده است که سلول کارپوژنیک در نهایت پریتسیوم را تشکیل می‌دهد. سلول‌های دیواره معمولا از دو لایه بیرونی و داخلی تشکیل شده‌اند.

راسته *Spathulosporales*

راسته کوچکی است که اعضا آن روی جلبک‌های قرمز جنس‌های *Ballia* و *Galaxaura* و از اقیانوس اطلس، هند، آرام و از سواحل ژاپن گزارش شده‌اند. آسکوسپورها یک سلولی، آسک‌ها با دیواره ناپایدار و آسکوکارپ از نوع پریتسیوم است. *Spathulospora phycophila* که روی جلبک *Ballia* گزارش شده است، تولید تال داخل سلولی می‌کند که در داخل سلول پیچیده بوده و شبیه به اندوفیت سوزنی برگان است. پریتسیوم دارای دیواره ضخیم و چرمی بوده و تیره رنگ است و توسط زوائد خمیده‌ای احاطه شده است که در خارج از میزبان تشکیل می‌شود. *Hispidicarpomyces galaxauria* که روی جلبک *Galaxaura* گزارش شده است، دارای میسیلیوم بین سلولی تیره رنگ و پارافیزهای پهن و لایه پهن هیمنیومی است.

شاخه بازیدیومیکوتا (*Basidiomycota*)

قارچهایی که این شاخه را تشکیل می‌دهند، به طور معمول تحت نام بازیدیومیست شناخته می‌شوند و گروه بزرگ و پراکنده‌ای از قارچ‌های عالی هستند. بازیدیومیست‌ها شامل فرم‌هایی هستند که معمولا به نام: قارچهای کلاهک دار خوراکی (mushrooms)، کلاهک دار سمی (toadstools)، ستاره زمینی (earth star)، لانه پرنده‌ای (birds nest fungi)، ژله‌ای (jelli fungi)، طاقچه‌ای (bracket or shelf fungi)، توپ پفکی (puff balls)، شاخی بدبو (stink horn fungi) و قارچ‌های مولد بیماری‌های سیاهک و زنگ می‌باشند.

بازیدیومیست‌ها با تولید ساختمان اختصاصی و میکروسکوپی به نام بازیدیوم (basidium) مشخص می‌شوند که در سطح آن، اسپورهای جنسی قارچ به نام بازیدیوسپور تشکیل می‌شوند. بازیدیوسپور بعد از انجام اعمال پلاسموگامی،

کاریوگامی و میوز تشکیل شده و مراحل کاریوگامی و میوز در داخل بازیدیوم انجام می‌گیرد. به طور معمول در روی هر بازیدیوم، ٤ بازیدیوسپور تشکیل می‌شود. بازیدیوسپورها در بسیاری از گونه‌ها، توسط یک مکانیسم ماهرانه و با فشار از روی بازیدیوم آزاد می‌شوند که به آنها بالیستوسپور (ballistospore) می‌گویند. بازیدیومیست‌ها گروه مهمی از قارچهای عالی بوده و شامل گونه‌های مفید و مضر می‌باشند. قارچ‌های مولد زنگ و سیاهک هر سال میلیونها دلار خسارت به محصولات کشاورزی وارد می‌کنند. تعداد دیگری از این قارچ‌ها به گیاهان زینتی، سایه‌دار و جنگلی حمله کرده و خسارات زیادی وارد می‌کنند. بسیاری از بازیدیومیست‌های دیگر مسئول تخریب فراورده‌های چوبی همانند الوار، تخته‌های راه آهن، تیرهای چراغ برق و تلفن بوده و هزینه‌های مرتبط با تلاش‌های انجام گرفته در جهت حفظ فراورده‌های چوبی و مواد غذایی از حمله و تخریب توسط آنها بسیار بالا است. از طرف دیگر، قارچ‌هایی که به گیاهان مرده چوبی حمله می‌کنند از عوامل اصلی فساد سلولز و لیگنین می‌باشند که هر دو ترکیب از اجزا عمده اکوسیستم‌های جنگلی هستند. بعضی از این قارچ‌ها به عنوان عوامل بیولوژیکی سفید کننده در تولید خمیر کاغذ، کاغذ و همچنین در حذف مواد سمی از محیط نقش دارند. بازیدیومیست‌های دیگر در اکوسیستم‌های جنگلی طبیعی و احداث شده به عنوان گونه‌های میکوریز نقش مهمی دارند. یک گونه از افراد این شاخه به نام *Filobasidiella neoformans* (با آنامورف *Cryptococcus neoformans*) از پاتوژن‌های مهم و خطرناک انسان مخصوصا در بیماران مبتلا به ایدز است. بسیاری از بازیدیومیست‌ها به عنوان قارچ‌های خوراکی کشت می‌شوند، مانند *Agaricus brunnescense, Pleurotes ostreatus, Lentinula edodes*. تعدادی هم سمی بوده و در موارد زیادی مسمومیت‌های منجر به مرگ توسط آنها گزارش شده است.

ساختمان‌های رویشی (somatic structures)

هر چند که بعضی از بازیدیومیست‌ها تمایل به رشد مخمری دارند، اما میسیلیوم‌ها در دیگر گونه‌ها از ریسه‌های کاملا توسعه یافته و با دیواره عرضی تشکیل شده‌اند که در بستره رشد کرده و مواد غذایی را از آن می‌گیرند. ریزومورف‌ها در تعدادی از گونه‌ها (اکتومیکوریزها و پوسانندگان مختلف چوب) تولید شده و در انتشار، اشغال مکان‌های جدید و تجمع مواد غذایی نقش مهمی دارند. ریزومورف‌ها اغلب در لایه آلی خاک و لایه‌های حاوی بقایای گیاهی فراوان هستند. در گونه‌های جنس *Marasmius*، که در جنگل‌های نواحی گرمسیری و یا مناطق گرم نواحی معتدل دیده می‌شود، ریزومورف‌های هوایی تشکیل می‌شوند. قطر ریزومورف اغلب بین ۲-۰/۵ میلی‌متر و در برخی ٥-٤ میلی‌متر است. میسیلیوم در بسیاری از بازیدیومیست‌های هتروتال دارای سه مرحله متمایز رشدی (نمو) است که به نام میسیلیوم اولیه (primary)، ثانویه (secondary) و ثالثیه (tertiary) نامیده شده است و قبل از تکمیل سیکل زندگی قارچ دیده می‌شوند. میسیلیوم اولیه یا هوموکاریون دارای هسته‌های مشابه از نظر ژنتیکی بوده و از جوانه زدن یک بازیدیوسپور بوجود می‌آید. البته در مواردی ممکن است قطعات میسیلیومی در ابتدا چند هسته‌ای بوده ولی با تشکیل دیواره‌های عرضی به بخش‌های یک هسته‌ای (مونوکاریون) تبدیل می‌شوند. اگر چه به نظر می‌رسد میسیلیوم‌های اولیه در بازیدیومیست‌ها قادر به رشد نامحدود هستند، ولی اصولا به میسیلیوم‌های ثانویه یا هتروکاریون

تبدیل می‌شوند. به دلیل اینکه بسیاری از بازیدیومیست‌ها هتروتال هستند، تشکیل میسیلیوم ثانویه در بردارنده واکنش بین دو میسیلیوم هموکاریوتیک سازگار است. در نتیجه آمیزش دو سلول تک هسته‌ای از میسیلیوم‌های هموکاریوتیک سازگار و یا در نتیجه عمل اسپرماتیزاسیون، سلول هتروکاریوتیک دو هسته‌ای تشکیل می‌شود. از این سلول دو هسته‌ای، ریسه دو هسته‌ای تشکیل می‌شود. در یک حالت، سلول دو هسته‌ای رشته‌ای تولید می‌کند که هر دو هسته وارد ان شده و همزمان تقسیممیتوزی انجام می‌دهند. دو هسته دختری تشکیل شده از هسته‌های مادری فاصله گرفته و با تشکیل دیواره عرضی در داخل رشته، هر سلول به صورت دو هسته‌ای باقی می‌ماند و این عمل ادامه یافته و میسیلیوم گسترده دو هسته‌ای ایجاد می‌شود. در حالت دوم، هسته‌های موجود در سلول دو هسته‌ای همزمان تقسیم میتوزی انجام داده هسته‌های دختری به داخل میسیلیوم‌های اولیه‌ای که دارای تیپ آمیزشی متقابل است وارد می‌شود (به عبارت ساده هسته a وارد ریسه b و بالعکس می‌شوند). هسته‌های تازه وارد شده این عمل را تکرار می‌کنند و از یک سلول وارد سلول مجاور خود شده تا اینکه کل ریسه دو هسته‌ای می‌شود. یک پدیده جالب در بیشتر بازیدیومیست‌ها برای اطمینان از حفظ و ابقا حالت دیکاریوتیکی در سلول‌ها یا بخش‌های تازه تشکیل شده میسیلیومی وجود دارد و در بردارنده یک ساختمان ویژه‌ای است که قوس اتصال (clamp connection) نامیده شده است و در طی تقسیم همزمان هسته‌ها در نوک ریسه‌های در حال رشد تشکیل می‌شود. وقتی که نوک یک ریسه دو هسته‌ای آماده تقسیم می‌شود، یک زائده کوتاه (قوس اتصال) بین دو هسته a و b تشکیل می‌شود و با رشد به سمت عقب به صورت یک قلاب درمی‌آید. یک هسته در قاعده قلاب قرار گرفته و هسته‌ها به طور همزمان تقسیم می‌شوند، به طوری که یکی از هسته‌های دختری (b) در داخل قوس اتصال و دیگری b' در سلول در حال تقسیم باقی می‌ماند. هسته دوم هم در جهت محور طولی ریسه تقسیم شده و یک هسته (a) در قاعده سلول و دومی (a') در نوک همین سلول قرار می‌گیرد. بعد از این عمل، قوس اتصال خم شده و به سلول ریسه متصل می‌شود و پلی را برای انتقال هسته دختری b به سلول ما قبل انتهایی ایجاد می‌کند. یک دیواره عرضی در نزدیکی قوس اتصال در محل منشا تشکیل شده و دیواره دوم به طور عمود در زیر قوس اتصال بوجود می‌آید. دیواره بین سلول قلاب مانند و سلول ریسه حل شده و با ورود هسته b، دو هسته در مجاورت هم قرار می‌گیرند و به این ترتیب سلول والدی به دو سلول دو هسته‌ای (یکی با هسته‌های a' و b' و دومی با هسته‌های a و b) تبدیل می‌شود. وجود قوس‌های اتصال معمولا نمایانگر حالت دو هسته‌ای ریسه‌ها است، اما در تعدادی از گونه‌ها، میسیلیوم‌های دو هسته‌ای، فاقد قوس اتصال بوده و در مواردی نیز، میسیلیوم‌های هموکاریوتیک دارای قوس اتصال می‌باشند. این قوس‌های اتصال شبیه به سلول‌های سر عصایی شکل (crozier) در ریسه‌های آسک‌زای قارچ‌های آسکومیکوتا هستند.

میسیلیوم ثالثیه در بازیدیومیست‌ها به وسیله بافت‌های سازمان یافته ویژه‌ای نمایان می‌شود که بازیدیوکارپ (اسپوروفور) گونه‌های پیچیده را تشکیل می‌دهد. این بازیدیوکارپ‌ها زمانی تشکیل می‌شوند که میسیلیوم‌های ثانویه بافت‌های پیچیده‌ای را تشکیل دهند. ریسه‌های تشکیل دهنده بازیدیوکارپ در تعدادی از گونه‌ها ممکن است از نظر

مورفولوژیکی به چندین نوع تمایز یابند. مثلا در افراد راسته *Aphyllophorales* حداقل سه نوع مختلف ریسه وجود دارد که عبارتند از: ریسه‌های generative, skeletal و binding.

در سال‌های اخیر توجه زیادی به صفات ریز ساختاری دیواره عرضی در بازیدیومیست‌ها شده است و دارای اهمیت بالای تاکسونومیکی می‌باشند. در تعدادی از گونه‌ها دیواره عرضی به طرف منفذ مرکزی باریک می‌شود، در حالی که در بقیه، دیواره عرضی در نزدیکی منفذ میانی متورم و ضخیم شده و تشکیل یک تورم بشکه مانند را می‌کند که دیواره عرضی دولیپوری (dolipore septum) نامیده شده است. گاهی اوقات، این دیواره عرضی در هر دو طرف به وسیله یک ساختمان غشایی گنبدی شکل احاطه می‌شود که به آن septal pore cap (SPC) یا پرانتوزوم (peranthosome) می‌گویند. به نظر می‌رسد که SPC شبکه اندوپلاسمی تغییر یافته است و از اجزا فعال و ذاتی دستگاه دیواره عرضی است. انواع مختلفی از SPC مشخص شده‌اند که در بعضی از گونه‌ها فاقد سوراخ (imperforate)، اما در بسیاری از گونه‌ها دارای سوراخ (perforate) است. عنوان شده که SPC به عنوان یک غربال عمل کرده و از ورود بعضی از اجزا سلولی از یک بخش به بخش دیگر بازداری کرده ولی اجازه ورود به بقیه مواد را می‌دهد. همچنین تخریب دستگاه دیواره عرضی درست قبل از انتقال هسته‌ها در طی دو هسته‌ای شدن گزارش شده است. باید متذکر شد که ریز ساختار منفذ دیواره عرضی در سیستماتیک بازیدیومیست‌ها بسیار اهمیت دارد و به نظر می‌رسد که در طول تکامل حفظ شده است و اعلب مطالعات تاکسونومی مولکولی با طبقه‌بندی این قارچها بر اساس ساختار دیواره عرضی مطابقت دارند.

بسیاری از بازیدیومیست‌ها، بازیدیوم‌های خود را در داخل اندام‌های باردهی که اشکال مختلف دارند، تولید می‌کنند و **بازیدیوکارپ** (basidiocarp= basidioma) نامیده شده‌اند. تنها قارچ‌های مولد بیماریهای سیاهک، زنگ و مخمرهای بازیدیومیستی بازیدیوکارپ تولید نمی‌کنند. اندازه بازیدیوکارپ‌ها متغیر بوده و از حالت میکروسکوپی تا اندازه‌ای معادل ۱۴۷ سانتیمتر (در قارچ *Rigidioporus ulmarius*) گزارش شده است. بافت بازیدیوکارپ ممکن است ژلاتینی، غضروفی، چوب پنبه‌ای، اسفنجی، گوشتی، کاغذی، چوبی و یا به اشکال مختلف دیگر باشد.

بازیدیوکارپ ممکن است از ابتدا باز باشد و بازیدیوم‌های خود را از ابتدا آشکار کند، در تعدادی نیز ممکن است در ابتدا بسته و در مراحل بعدی باز شود و در تعدادی هم ممکن است همیشه بسته باقی بماند و در این افراد، اسپورها تنها بعد از تخریب بازیدیوکارپ یا شکافته شدن آن توسط فشارهای خارجی از جمله تغذیه توسط حیوانات و حتی حشرات، آزاد می‌شوند. در بسیاری از گونه‌ها بازیدیوم‌ها به صورت لایه‌های مشخص که هیمنیوم نام دارند، تولید می‌شوند. در یک بازیدیوکارپ، هیمنیوم شامل لایه‌ای متشکل از بازیدیوم‌ها و دیگر عناصر عقیم است. دو نوع از عناصر عقیم شامل: بازیدیول (basidiole) که بازیدیوم‌های عقیم یا سلول‌های مشابه با بازیدیوم هستند و سیستیدیوم (cystidium) که بزرگتر و درازتر از سایر عناصر هیمنیومی بوده و احتمالا با به دام انداختن هوا در کمک به تبخیر رطوبت و دیگر مواد فرار کمک می‌کنند، هر چند عمل دقیق آنها معلوم نیست. سیستیدیوم‌ها اگر چه در تمام گونه‌ها

وجود ندارند اما دارای اهمیت تاکسونومیکی بوده و انواع مختلفی از آنها مشخص شده‌اند. [هم بازیدیوم‌ها و هم سلول‌های عقیم از یک بافت مشخص مورفولوژیکی بوجود می‌آیند که زیر هیمنیوم (subhymenium) نامیده شده است. هر بافت عقیمی که هیمنیوم‌های مجاور را جدا می‌کند به عنوان تراما (trama) نامیده شده است].

بازیدیوم (basidium) به عنوان ساختمانی که در سطح خود حامل تعداد معینی (اغلب ٤ عدد) بازیدیوسپور است که در نتیجه عمل کاریوگامی و میوز تولید می‌شوند، توصیف می‌شود. بازیدیوم ساده و گرزی شکل در بازیدیومیست‌های بزرگتر و پیچیده‌تر به عنوان فرم شاخص بازیدیوم مورد توجه قرار گرفته است است. این نوع بازیدیوم از سلول انتهایی یک ریسه دو هسته‌ای منشا می‌گیرد و توسط یک دیواره عرضی از بقیه ریسه جدا می‌شود که بر روی خود دارای یک قوس اتصال است. در ابتدا، بازیدیوم باریک و دراز است، ولی به زودی بزرگتر و پهن‌تر می‌شود. همزمان با این تغییرات، دو هسته موجود در داخل بازیدیوم جوان، کاریوگامی انجام داده و هسته دیپلوئید زیگوت سریعا تقسیم میوزی می‌یابد و ٤ هسته هاپلوئید تولید می‌کند. سپس، چهار زائده کوچک که استریگما (sterigma) نامیده شده‌اند در انتهای بازیدیوم ایجاد شده، نوک آنها دراز می‌شود و در نهایت ٤ بازیدیوسپور آغازین تشکیل می‌شوند. طی این مدت، یک واکوئول در قاعده بازیدیوم تشکیل شده و اندازه آن افزایش می‌یابد و محتویات بازیدیوم را به داخل بازیدیوسپورهای آغازین منتقل می‌کند. در مواردی تعداد بازیدیوسپورها ٢ عدد و در مواردی بیش از ٤ عدد است. تمام بازیدیوم‌ها، ساختمانهای ساده و گرزی شکل توصیف شده در بالا نیستند و انواع مختلفی از بازیدیومها وجود دارند. واژه شناسی مورد استفاده برای توصیف بازیدیومها و بخش‌های مختلف آنها متفاوت است. به طور سنتی دو تیپ اصلی از بازیدیوم مشخص شده‌اند: holobasidium، که بازیدیوم تک سلولی بوده و فاقد دیواره‌های عرضی یا طولی است و phragmobasidium، که بازیدیوم یک سلولی نبوده و توسط دیواره‌های عرضی و یا طولی به چهار سلول تقسیم شده است که تشکیل دیواره‌های عرضی و طولی با تقسیم میوزی همراه است. نوع دیگری از بازیدیوم هم مشخص شده و تلیوبازیدیوم (teliobasidium) نام دارد و در قارچ‌های مولد بیماری سیاهک، زنگ و تعدادی از مخمرها تشکیل می‌شود. این نوع از بازیدیوم در اثر جوانه زنی اسپورهای استراحتی و با دیواره ضخیم به نام تلیوسپور تشکیل می‌شود که به شکل یک لوله کوتاه تندشی بوده و در سطح خود حامل بازیدیوسپورها است. در برخی از منابع، واژه heterobasidium نیز استفاده شده است که اشاره به هر نوع بازیدیوم غیر از بازیدیوم یک سلولی گرزی شکل ویژه بازیدیومیست‌های پیچیده دارد.

در سیستم ارائه شده توسط (١٩٥٤) Donk و (١٩٥٤) Talbot، بر اساس رفتار هسته‌ها، بازیدیوم به ٣ قسمت تفکیک شده است:

- probasidium (پروبازیدیوم)، بخشی از بازیدیوم که در آن کاریوگامی روی می‌دهد.
- metabasidium (متابازیدیوم)، بخشی از بازیدیوم که در آن میوز انجام می‌شود.
- sterigma (استریگما)، یک برجستگی از دیواره متابازیدیوم است که از طریق آن هسته‌ها از متابازیدیوم به داخل بازیدیوسپورهای در حال تشکیل شدن وارد می‌شوند.

در تعدادی از بازیدیوم‌ها، پروبازیدیوم و متابازیدیوم از نظر مورفولوژیکی از هم قابل تفکیک هستند، ولی در بقیه، این دو واژه اشاره به مراحل مختلف نموی در داخل یک ساختمان می‌کند. در مبحث هولوبازیدیوم‌ها، دو واژه دیگر نیز به چشم می‌خورد:

- chiastobasidia، بازیدیومهایی هستند که دوک‌های هسته‌ای به حالت عمود بر محور طولی بازیدیوم تشکیل می‌شوند و هسته‌ها در یک سطح در داخل بازیدیوم قرار دارند. معمولا در این نوع، بازیدیومها گرزی شکل هستند.
- stichobasidia، بازیدیومهایی هستند که دوک‌ها به موازات محور طولی بازیدیوم قرار گرفته و هسته‌ها در سطوح مختلفی در داخل بازیدیوم قرار دارند. در این حالت، بازیدیوم‌ها معمولا استوانه‌ای شکل هستند.

بازیدیوسپور (basidiospore)

بازیدیوسپور به طور معمول ساختمان یک سلولی، هاپلوئید و تک هسته‌ای است که بعد از عمل میوز روی بازیدیوم تشکیل می‌شود، هر چند در مواردی دو هسته وارد بازیدیوسپور می‌شوند. در بسیاری از گونه‌ها، بازیدیوسپور جوانه زده و ریسه اولیه را تولید می‌کند که جوانه زنی مستقیم (direct germination) نامیده شده است. در تعدادی از گونه‌ها، بازیدیوسپور بعد از جوانه زنی اسپورهایی را تولید می‌کند که اسپور ثانویه نامیده شده‌اند، یا اینکه جوانه زده (budding) و تولید تعداد زیادی کنیدیوم یا میکروکنیدیوم را می‌کند که از جوانه زنی آن‌ها، ریسه‌های اولیه تشکیل می‌شوند. به این حالت، جوانه زنی غیر مستقیم (indirect germination) می‌گویند و شبیه به جوانه زنی تکراری در آسکومیست‌ها است. بازیدیوسپور اغلب تک سلولی بوده و ممکن است کروی، تخم مرغی، دراز، سوسیسی شکل و یا حتی چند وجهی بوده و بی رنگ یا رنگی باشد. شکل، رنگ، اندازه و تزئینات سطح بازیدیوسپور از صفات مهم تاکسونومیکی در سطوح پایین‌تر تاکسونومیکی (مثلا در راسته *Agaricales*) هستند. بازیدیوسپور معمولا در نوک استریگما به صورت مایل (نا متقارن) قرار می‌گیرد و اغلب با فشار از استریگما آزاد می‌شود. بسیار نزدیک به محل اتصال بازیدیوسپور به استریگما، بازیدیوسپور دارای یک برجستگی کوچکی است که زائده نافی (hilar appendix) نامیده شده است. یک حباب یا قطره کوچکی همزمان با بلوغ بازیدیوسپور در قسمت زائده نافی تشکیل می‌شود و احتمالا در آزاد شدن فعال بازیدیوسپور نقش دارد. *بالر* (Buller) از جمله اولین افرادی بود که آزاد شدن بازیدیوسپور را به دقت بررسی کرده و فرض نمود که قطره از مایع تشکیل شده است. *ولز* (Wells) وضعیت ریزساختاری منطقه نافی را بررسی کرد و ماهیت مایع بودن قطره بالر را تایید نمود و پیشنهاد کرد که قطره در حقیقت در اثر بسط دیواره استریگما تشکیل می‌شود. مطالعات McLaughlin و همکاران نشان دادند که قطره در حال بزرگ شدن در قارچ *Boletus rubinellus* در برخی از مراحل توسعه‌ای، توسط یک غشا سه لایه‌ای که به بخش pellicle (یک پوشش نازک غشایی در سطح خارجی بازیدیوسپور) بازیدیوسپور پیوسته است، احاطه می‌شود. این نوع اسپورها، بالیستوسپور (ballistospore) نامیده شده‌اند. بازیدیوسپورهایی که با فشار آزاد نمی‌شوند، به نام

statismospore نامیده شده‌اند و بازیدیوسپورها به صورت متقارن بر روی استریگماهای پهن تشکیل می‌شوند، افراد رده *Gasteromycetes* از جمله مثالهای بساری مشهودی هستند که بازیدیوسپورها غیر پرتاب شونده هستند. البته در برخی از قارچهای مولد سیاهک، که بطور معمول فاقد مکانیسم آزاد سازی فعال بازیدیوسپور هستند، اسپورهای غیر جنسی دارای مکانیسم فعال آزاد سازی هستند.

تولید مثل غیرجنسی (asexual reproduction)

تولید مثل غیر جنسی در این قارچها شامل جوانه زدن، قطعه قطعه شدن میسیلیوم، تولید کنیدیوم، آرتروسپور و اوئیدیا (oidia) صورت می‌گیرد. تولید کنیدیوم در قارچ‌های مولد بیماری سیاهک متداول است و کنیدیوم‌ها از جوانه زنی بازیدیوسپور یا ریسه‌ها تولید می‌شوند. در قارچ‌های مولد زنگ، اسپورهای تابستانه (یوریدیوسپورها) از نظر منشا و عمل کنیدیوم هستند. بقیه بازیدیومیست‌ها هم گاهی همراه با تشکیل بازیدیوکارپ، کنیدیوم تشکیل می‌دهند. ریسه‌ها در تعدادی از بازیدیومیست‌ها به قطعات یک سلولی شکسته می‌شوند که به آرتروسپور تبدیل می‌شوند. این قطعات ریسه‌ها ممکن است بر اساس ماهیت میسیلیوم والدی، تک هسته‌ای، دو هسته‌ای یا چند هسته‌ای باشند. اوئیدیا توسط انشعابات ویژه و کوتاه ریسه‌ها به نام اوئیدیوفور (oidiophore) تولید می‌شوند که به طور متوالی کنیدیوم‌ها را در نوک اوئیدیوفور تولید می‌کنند و در یک گلبول چسبنده‌ای جمع می‌شوند. اوئیدیوم‌ها استوانه‌ای، تک هسته‌ای و با دیواره صاف هستند (مثلا در *Coprinus lagopus*). اوئیدیوم‌ها هم در عمل اسپرماتیزاسیون نقش دارند و هم جوانه زده و میسیلیوم هاپلوئید را تولید می‌کنند. تعدادی از بازیدیومیست‌ها، تولید مثل جنسی شناخته شده‌ای ندارند و شامل مخمرها و برخی از قارچ‌های میسیلیومی هستند، ولی بر اساس مقایسات مورفولوژیکی به عنوان بازیدیومیست شناخته شده‌اند.

تولید مثل جنسی (sexual reproduction)

تولید مثل جنسی در این قارچ‌ها به تولید بازیدیوم ختم می‌شود که حامل بازیدیوسپورهای هاپلوئید است. کاریوگامی و میوز در داخل بازیدیوم انجام می‌شود. هسته‌های سازگار (گامتهای فعال) اغلب از طریق آمیزش میسیلیومهای اولیه سازگار در کنار هم قرار می‌گیرند. معمولا اندام‌های جنسی در قارچ‌های بازیدیومیست (غیر از قارچ‌های مولد زنگ) دیده نمی‌شوند. روند تولید مثل جنسی در بازیدیومیست‌ها اغلب به جفت شدن میسیلیوم‌های رویشی (سوماتوگامی) محدود شده است. روندهای تماس گامتانژیومی و آمیزش گامتانژیومی در دیگر قارچها به وسیله اسپرماتیزاسیون ریسه‌های پذیرنده در افراد راسته *Uredinales*، آمیزش ریسه های رویشی توسط اوئیدیا در *Hymenomycetes* و یا سوماتوگامی جایگزین شده است. در این قارچ‌ها، مراحل هاپلوئیدی و دیپلوئیدی کوتاه بوده و مرحله دیکاریوتیکی بسیار طولانی است.

از نظر سازگاری جنسی، اغلب قارچ‌های بازیدیومیکوتا هتروتال و حدود ۱۰ درصد از آنها هموتال هستند. از گونه‌های هتروتال، ۲۵–۲۰ درصد هتروتالیسم دو قطبی داشته و آمیزش توسط آلل‌های موجود در یک لوکوس منفرد ژنتیکی کنترل می‌شود، مثل قارچ‌های مولد زنگ، بسیاری از قارچ‌های مولد سیاهک و بعضی از گونه‌های

Aphyllophorales و *Rhodosporidium toruloides*. در بسیاری از گونه‌های هتروتال دیگر، آمیزش پیچیده‌تر بوده و در بر دارنده بیش از یک جفت ژن است که روی کروموزوم‌های مختلف قرار دارند. با توجه به اینکه اصولا فکر می‌شد این نوع از هتروتالیسم توسط دو جفت ژن کنترل می‌شود، به عنوان دو عامله یا چهار قطبی مشخص شد. اما در بعضی از گونه‌ها، از جمله آنهایی که دارای هولوبازیدیوم هستند، اصولا بیش از دو جفت ژن در آمیزش مسئول بوده و استفاده از واژه دو عامله می‌تواند مشکل ساز باشد. بسیاری از اطلاعات مربوط به سیستم‌های آمیزشی بر اساس مطالعه روی قارچ‌های *Ustilago maydis, Schizophyllum commune* و *Coprinus cinereus* حاصل شده‌اند. در گونه *Schizophyllum commune* آمیزش به وسیله چهار لوکوس تیپ آمیزشی (Aα, Aβ, Bα, Bβ) که روی دو کروموزوم قرار دارند، کنترل می‌شود (در بازیدیومیست‌ها بیش از دو آلل در هر لوکوس وجود دارد و به آنها multiple allels می‌گویند). Aα و Aβ لینکاژ نزدیکی داشته Bβ و Bα هم در کنار هم هستند و هر جفت روی یک کروموزوم جداگانه قرار دارند. در *S. commune*، Aα دارای ۹ آلل، Aβ دارای ۳۲ آلل و Bα و Bβ نیز هر کدام دارای ۹ آلل هستند. تنها آمیزش‌هایی به طور کامل دارای سازگاری بوده و تولید مثل موفقی دارند که هموکاریونهای آمیزش کننده در هر دو لوکوس متفاوت باشند. آمیزش کامل هوموکاریون‌های سازگار شامل مهاجرت هسته‌ها، تقسیمات میتوزی، حل شدن و تشکیل مجدد دیواره‌های عرضی، جفت شدن هسته‌ها و تشکیل میسلیوم‌های دیکاریوتیک که با تقسیمات همزمان هسته‌ها و تشکیل قوس اتصال همراه است، می‌باشد. لوکوس A در جفت شدن هسته‌ها، تشکیل اولیه قوس اتصال، تقسیم همزمان هسته و تشکیل دیواره عرضی در قوس اتصال نقش دارد. لوکوس B در مهاجرت هسته‌ها و اتصال نوک سلول قوس اتصال با ریسه والدی نقش دارد (در مواردی مثل گونه‌های جنس *Armillaria*، میسلیوم‌ها ممکن است از نظر ژنتیکی دیپلوئید و پایدار باشند).

در تعدادی از بازیدیومیست‌ها پدیده‌ای به نام پدیده *بالر* (buller phenomenon) وجود دارد که در طی آن، یک ریسه مونوکاریوتیک از یک قارچ چهار قطبی، بعد از تماس با یک ریسه دیکاریوتیک آمیزش نموده و ریسه هموکاریون به ریسه دیکاریون تبدیل می‌شود. این پدیده در قارچ *Coprinus cinereus* و تعدادی از بازیدیومیست‌ها و حتی آسکومیست‌ها گزارش شده است.

طبقه بندی بازیدیومیست‌ها

Patouillard (1900) قارچ‌های بازیدیومیست را بر اساس مورفولوژی بازیدیوم، به ویژه بر اساس نحوه جوانه زنی بازیدیوسپور، به دو رده *Homobasidiomycetes* و *Heterobasidiomycetes* تقسیم بندی نمود. هتروبازیدیومیستز توسط بازیدیوم‌های دارای یا بدون دیواره عرضی و با تولید بازیدیوسپورهایی که قادر به جوانه زنی مستقیم و غیر مستقیم هستند، متمایز می‌شوند. در هوموبازیدیومیستز، بازیدیوم‌ها از نوع بدون دیواره عرضی بوده و بازیدیوسپورها فقط قادر به جوانه زنی مستقیم هستند. Talbot (1968) با تاکید بر دیواره‌های عرضی در بازیدیوم، رده‌های *Phragmobasidiomycetes, Holobasidiomycetes* و *Teliomycetes* را مشخص نمود.

هولوبازیدیومیست‌ها با داشتن بازیدیوم‌های بدون دیواره عرضی (و یا با تشکیل دیواره عرضی در بازیدیوم بعد از کامل شدن تقسیم میوزی) مشخص می‌شوند و شامل تعداد زیادی از بازیدیومیست‌ها از جمله قارچ‌های کلاهک دار خوراکی و سمی، *Boletes*، توپ پفکی، شاخی بد بو و لانه پرنده‌ای هستند. فراگموبازیدیومیست‌ها شامل فرم‌هایی است که بازیدیوم‌ها دارای دیواره‌های عرضی یا طولی هستند و تشکیل دیواره‌ها همراه با تقسیم میوزی است. در قارچ‌های *Tremelloid* که شامل دو جنس *Tremella* و *Exidia* است، بازیدیوم‌ها دارای دیواره طولی هستند و قارچ‌های *Auricularioid* از جمله جنس *Auricularia*، بازیدیومها دارای دیواره عرضی هستند. تلیومیست‌ها قارچ‌های مولد سیاهک، زنگ و تعدادی از مخمرهای بازیدیومیستی هستند که تلیوسپورهای با دیواره ضخیم تولید کرده و به عنوان پرومیسیلیوم عمل می‌کنند. بازیدیوم‌ها ممکن است دارای یا فاقد دیواره عرضی باشند.

واژه‌های دیگری هم استفاده شده‌اند. *Hymenomycetes*، قارچ‌های بازیدیومیستی هستند که بازیدیوم‌ها را در یک هیمنیوم کاملا مشخص تولید می‌کنند و هیمنیوم به هنگام اسپور زایی و قبل از بلوغ بازیدیوسپورها آشکار می‌شود. *Gasteromycetes*، گروهی از بازیدیومیست‌ها هستند که در آنها هیمنیوم مشخص در زمان آزاد شدن بازیدیوسپورها از بازیدیوکارپ‌های بسته دیده نمی‌شود. اگر هیمنیوم کاملا توسعه یافته در هر کدام از این قارچ‌ها یافت شود، تنها در مراحل اولیه تشکیل بازیدیوکارپ دیده می‌شود. توافق بر این است که افراد بازیدیومیکوتا گروه خواهری آسکومیکوتا هستند. در داخل بازیدیومیست‌ها سه خط سیر اصلی تکاملی وجود دارد:

۱ – گروهی که شامل *Ustilaginales* و *Exobasidiales* است.

۲ – گروهی که شامل *Uredinales* و راسته‌های دارای منفذ ساده در دیواره‌های عرضی است.

۳ – گروهی که شامل *Tremellales* و تمامی *Hymenomycetes* دیگر است.

آلکسوپولوس و همکاران (۱۹۹۶) هم طبقه بندی زیرین را ارائه داده‌اند:

راسته *Agaricales*

این راسته بزرگ شامل قارچ‌های بازیدیومیستی است که اندام‌های باردهی بزرگ و چتری شکل را تولید می‌کنند. مشخص‌ترین قسمت‌های آنها پایه (stipe) و کلاهک (pileus) است. در سطح زیرین کلاهک، تیغه‌های شعاعی (gills) وجود دارد که هولوبازیدیوم‌های نوع کیاستوبازیدیال را در هر دو طرف تیغه تولید می‌کنند. در تعدادی هم که با عنوان *Boletes* نامیده شده‌اند، در سطح زیرین کلاهک لوله‌هایی تشکیل می‌شوند و بازیدیوم‌ها در سطح داخلی لوله‌ها ایجاد می‌شوند. اندام‌های باردهی (اسپوروفورها) معمولا گوشتی بوده و در موارد نادری سفت هستند. این قارچ‌ها در طیف وسیعی از مکانها یافت می‌شوند. بسیاری از گونه‌ها مخصوصا گونه‌های میکوریز ارتباط اختصاصی با بعضی از گیاهان دارند. عده‌ای به طور معمول در خاک، عده‌ای در برگ‌های مرده (folicolous)، عده‌ای روی چوب‌ها (lignicolous)، عده‌ای روی پهن‌ها (coprophilous) تشکیل می‌شوند و در این مکانها به صورت ساپروفیت زندگی می‌کنند. تعداد کمی هم انگل بازیدیوکارپ‌های قارچ‌های دیگر هستند (fungicolous). مکان‌ها و

بسترهای مختلف این قارچها، بیان کننده این حقیقت است که افراد این راسته دارای فرمهای انگلی، ساپروفیتی و میکوریز هستند. بعضی از قارچها خوراکی و تعدادی هم سمی هستند. تعدادی از اصول برای شناسایی قارچهای خوراکی از قارچهای سمی ذکر شدهاند، ولی هیچکدام دقیق و مورد اعتماد نبوده و تنها روش درست، شناسایی قارچ در سطح گونه است. ١٤ گونه از افراد این راسته به عنوان غذا کشت شدهاند که ٦ گونه در مقیاس وسیع تجاری و صنعتی کشت میشوند.

میسیلیومهای اولیه معمولا از جوانه زنی بازیدیوسپورهای هموکاریوتیک تولید میشوند. بعد از آمیزش هموکاریونهای سازگار، میسیلیوم ثانویه تشکیل میشود که در اغلب گونههای ساپروفیت در خاک باقی مانده و در طول زمان افزایش مییابد. میسیلیومهای ثانویه تمایل به رشد به خارج از محل اولیه را دارند و یک کلنی بزرگ کروی و غیر قابل رویت را تولید میکنند که در زمان مناسب بازیدیوکارپها را به صورت دایرهای شکل (حلقه پریان= fairy ring) تولید میکند [مثل گونههای *Marasmius oreadus* و *Chlorophyllum molybdites*]. تشکیل حلقه پریان اغلب در چمنزارها، زمینهای بازی گلف و چمنهای شهرها مشهودتر است. در داخل حلقه مربوط به تشکیل بازیدیوکارپ، حلقه دیگری وجود دارد که در آن باریک برگها سبز تیره هستند و به دلیل مواد نیتروژنه حاصل از مرگ و تجزیه میسیلیومهای مسن تر است که در اختیار چمنها قرار میگیرد. تعدادی هم تمایل به تولید رشتههای میسیلیومی و ریزومورفها را دارند. یک پدیده جالب، خاصیت پرتوافکنی (bioluminescense) است که بخشهایی از آنها در شب میدرخشد. به نظر میرسد که درخشندگی توسط یک ژن کنترل میشود. تعدادی از گونهها از تشکیل دهندگان میکوریزهای خارجی هستند. این نوع ارتباط در مواردی به عنوان پارازیتیسم دو طرفه متعادل از نظر فیزیولوژیکی بیان شده است ولی تعدادی عقیده دارند که گیاه در این رابطه مهاجمتر است. قارچهای تشکیل دهنده میکوریز به یکی از روشهای زیرین به میزبان خود فایده میرسانند:

– ناحیه فعال فیزیولوژیکی ریشه را افزایش میدهند.

– توانایی گیاه را برای کسب آب و مواد غذایی همانند نیتروژن، فسفر، پتاسیم و کلسیم از خاک افزایش میدهند.

– تحمل گیاه را در برابر خشکی، حرارت زیاد خاک، اسیدیته زیاده از حد خاک به دلیل مقادیر بالای فلزاتی مثل گوگرد، منگنز و آلومینیوم افزایش میدهند.

– باعث حفاظت گیاه در برابر بعضی از قارچهای بیماریزای گیاهی و نماتودها شده که ریشه را مورد حمله قرار میدهند.

– عکسالعملهای هورمونی را تحریک میکنند و سبب میشوند که ریشههای تغذیه کننده برای مدت طولانی از زمان در مقایسه با ریشههای غیر میکوریزی از نظر فیزیولوژیکی فعال باشند.

به جای این فعالیتها، قارچ کربوهیدراتها و ویتامینها را از ریشه گیاه دریافت میکند. با توجه به اینکه بسیاری از میکوریزها همزیستهای اجباری گیاهان هستند، این مواد برای رشد قارچها ضروری هستند. اکتومیکوریزها در طبیعت پراکنده بوده و روی ١٠ درصد از فلور دنیا دیده میشوند. تعدادی از این قارچها در محیطهای کشت رشد داده

شده‌اند. عوامل موثر بر توسعه میکوریز چندان مشخص نشده‌اند ولی عنوان شده است که میکوریزها در خاکهای ضعیف از نظر مواد غذایی بهتر تشکیل می‌شوند و عواملی مانند pH، تهویه و رطوبت هم مهم هستند. حرارت هوا و نور آفتاب باید برای عمل فتوسنتز به قدر کافی باشند زیرا کربوهیدراتهای تشکیل شده در این روند برای رشد گیاه و توسعه میکوریز استفاده می‌شوند.

تولید مثل غیر جنسی توسط کلامیدوسپورها، اسکلروت‌ها، میکرواسکلروت‌ها، اسکلروت‌های کاذب و اوئیدیوم‌ها صورت می‌گیرد (oidia اسپورهای با دیواره نازک هستند که شبیه به قطعات میسیلیومی بوده و عمل دوگانه دارند، در بعضی از گونه‌ها با جوانه زنی میسیلیوم را تولید می‌کنند و در موارد دیگر، می‌توانند به عنوان اسپرماسی عمل کرده و موجب تلقیح ریسه استرین مقابل می‌شوند. تولید مثل جنسی با سوماتوگانی ریسه‌های سازگار یا آمیزش ریسه سازگار با اوئیدیوم‌ها انجام می‌شود). کاریوگامی و میوز در داخل بازیدیوم انجام می‌شود و منجر به تشکیل بازیدیوسپور می‌شود. بازیدیوکارپ معمول در اغلب افراد این راسته، یک قارچ چتری کاملا توسعه یافته است که بافت‌های تشکیل دهنده آن از ریسه‌های به هم فشرده دیکاریوتیک تشکیل شده‌اند و از ریسه‌های رویشی که در داخل بستره رشدی قارچ وجود دارند، تولید می‌شوند. سه نوع اصلی از تشکیل بازیدیوکارپ در بسیاری از گونه‌ها دیده شده است که بر اساس توصیف مکان هیمنیوم در ارتباط با وجود یا عدم وجود بافتهای محافظ است و عبارتند از:

pseudoangiocarpous, hemiangiocarpous و gymnocarpous.

در تشکیل بازیدیوکارپ به روش hemiangiocarpous، هیمنیوم یا لایه بارده، از همان اولین مراحل تشکیل توسط بافت‌های بازیدیوکارپ احاطه شده است. به طور معمول، کناره‌های کلاهک به وسیله غشایی به بخش پایه متصل شده است که به آن، چادرک داخلی (inner veil) می‌گویند. هیمنیوم تا زمانی که کلاهک رشد نکرده و چادرک داخلی را پاره نکند، آشکار نمی‌شود. این عمل در مدت کوتاهی قبل از بلوغ اسپورها روی می‌دهد و بازیدیوسپورها از روی بازیدیوم آزاد می‌شوند. این چادرک معمولا از حاشیه کلاهک پاره شده و به شکل یک حلقه‌ای به پایه متصل باقی می‌ماند و به آن annulus می‌گویند. در گونه‌های دیگر، پرده طوری پاره می‌شود که به صورت یک پوشش پرده مانندی به طرف پائین کلاهک آویزان می‌شود و به آن cortina می‌گویند. در گونه‌های دیگر، مانند گونه‌های جنس *Amanita*، کل بازیدیوکارپ اولیه به وسیله یک چادرک عمومی (universal veil) پوشیده شده است. با بزرگ شدن بازیدیوکارپ و رشد کلاهک، این چادرک عمومی پاره شده و یک جسم فنجان مانندی را در بخش قاعده‌ای و اغلب متورم شده پایه، باقی می‌گذارد که volva نامیده شده است. در بعضی موارد، بقایای قسمتی از این پرده عمومی که کلاهک را می‌پوشاند به صورت فلس‌هایی (scales) در سطح کلاهک دیده می‌شود. زوائد باقی مانده در بازیدیوکارپ در نتیجه این نوع توسعه در طبقه بندی گونه‌ها خیلی مهم است. در دو روش باقی مانده، هیمنیوم از ابتدا در سطح بیرونی بازیدیوکارپ تشکیل می‌گردد. در روش gymnocarpous، هیمنیوم همیشه برهنه باقی مانده و هرگز پوشیده نمی‌شود. در روش pseudoangiocarpous، هیمنیوم در ابتدا باز بوده و بعدا توسط حاشیه‌های خم شده کلاهک و در مواردی با رشد زیاده از حد پایه احاطه می‌شود و بنابر این هیمنیوم پوشیده باقی می‌ماند تا اینکه

کلاهک بالغ شده و بزرگ شود و هیمنیوم آشکار می‌شود. در این دو روش اخیر، هیچ زائده اضافی روی پایه یا کلاهک تشکیل نمی‌شود. هیمنیوم در افراد این راسته از بازیدیوم‌ها و ساختمانهای عقیم (بازیدیول و سیستیدیول) تشکیل شده است که یا در دو طرف تیغه‌ها (gills) که در زیر کلاهک آویزان هستند و یا در داخل ساختمان‌های لوله مانند (در *Boletes*)، تشکیل می‌شوند. تیغه‌ها معمولا نوارهای باریکی از بافتها هستند که از حاشیه کلاهک به طرف ساقه امتداد دارند.تیغه‌ها بر اساس شکل و بلوغ همزمان یا غیر همزمان هیمنیوم در سطح آنها به دو گروه aequi-hymeniferous و inaequi-hymeniferous طبقه بندی شده‌اند. در فرم اول، تیغه‌ها در برش عرضی گوه‌ای شکل بوده و هیمنیوم به طور همزمان در تمام سطح آن بالغ شده و بازیدیوسپورها را پخش می‌کند. در فرم دوم، که تیغه‌های نوع *Coprinus* هم نامیده شده‌اند، تیغه‌ها عرض یکسانی داشته و بازیدیوم‌های تشکیل شده در این تیغه‌ها اسپورهای خود را به طور غیر همزمان بالغ کرده و اغلب بلوغ از پایین شروع شده و به سمت بالا ادامه دارد. بعد از آزاد شدن اسپورها از بخش پایینی، بافتهای تیغه‌ها به طور خود به خودی تجزیه می‌شوند. یک یا چند لایه از ریسه‌ها بین سطوح هیمنیومی در هر طرف تیغه قرار می‌گیرند. ساختمان این بخش از تیغه‌ها به نام hymenophoral trama نامیده شده است. بافت تراما از نظر تاکسونومیکی دارای اهمیت بالایی است و در شناسایی تعدادی از آگاریکالها استفاده می‌شود. دو نوع اساسی از بافت تراما وجود دارد که به نام‌های homoiomerous و heteromerous نامیده شده‌اند. در حالت homoiomerous، تراما از ریسه‌های کم و بیش شبیه به هم تشکیل شده است، ولی در heteromerous، سلول‌های بزرگ کروی تا تخم مرغی که sphaerocysts نامیده شده‌اند، در میان ریسه‌های معمول وجود دارند. تیغه‌ها ممکن است به پایه متصل نبوده و به آنها free می‌گویند. در حالتی که تیغه‌ها به پایه متصل باشند چندین فرم شناسایی شده است: اگر تیغه‌ها در بخش عریضی به پایه متصل باشند به آنها adnate می‌گویند. اگر تیغه‌ها در بخش باریکی به پایه متصل باشند به آنها adnexed می‌گویند. در مواردی تیغه‌ها به پایه متصل شده‌اند و تا فاصله‌ای هم به طرف پایین امتداد دارند که به آنها decurrent می‌گویند. همچنین توده‌های ریسه‌ای که ما بین کلاهک و تیغه‌ها یا لوله‌های حامل بازیدیومها قرار دارند به نام همبافت یا context نامیده شده‌اند. در گونه *Flammulina velutipes* سیستیدیومها در سطح بازیدیوکارپ قرار دارند و در جنس *Coprinus* سیستیدیومها به اندازه‌ای دراز هستند که موجب جدا ماندن تیغه‌ها از هم می‌شوند. در اغلب افراد این راسته بر روی هر بازیدیوم ٤ بازیدیوسپور تشکیل می‌شود . بعد از بلوغ، اسپورها با فشار آزاد شده و در اثر جاذبه به پایین کلاهک می‌افتند. برای بررسی صفات میکروسکوپی بازیدیوسپور، تهیه اثر انگشت اسپوری (spore print) بسیار مهم است. بعد از بریدن پایه از زیر کلاهک، کلاهک بر روی کاغذی که نیمی از آن سیاه و نیمی سفید است قرار داده شده و توسط یک محفظه شیشه‌ای پوشانده می‌شود. بعد از چند ساعت اسپورها در سطح کاغذ رسوب می‌کنند و این کاغذ در داخل یک پاکت کاغذی نگهداری شده و برای مطالعات بعدی استفاده می‌شود. رنگ، شکل، اندازه و تزیینات سطحی بازیدیوسپور از صفات مهم تاکسونومیکی هستند. علاوه بر آن بازیدیوسپور در معرف ملزر (حاوی آب، یدید

پتاسیم، ید و کلرال هیدرات) نهاده می‌شوند. واکنش آمیلوئیدی رنگ آبی مایل به سیاه و واکنش دکسترنوئیدی تولید رنگ زرد یا قهوه‌ای قرمز را می‌کند. افراد این راسته در چندین خانواده قرار داده شده‌اند:

خانواده *Agaricaceae*

خانواده بزرگی است که حاوی ۲۵ جنس است و شناخته شده‌ترین آن‌ها، *Agaricus* است. بازیدیوکارپ دارای کلاهک سفید تا قهوه‌ای یا قهوه‌ای مایل به خاکستری، تیغه‌های آزاد، دارای حلقه ولی بدون volva است. پایه آن به آسانی از کلاهک جدا می‌شود. تیغه‌ها در ابتدا سفید تا صورتی بوده و بعدا به رنگ بازیدیوسپورها (قهوه‌ای شکلاتی) تغییر می‌یابند. این جنس در چمنزارها و معمولا در فضای آزاد یافت می‌شود و اغلب افراد خوراکی هستند ولی تعدادی از گونه‌ها مانند *A. xanthodermus* موجب صدمه به معده و روده می‌شوند. ارتباط میکوریزی در این افراد دیده نمی‌شود. از گونه‌های خوراکی *A. campestris, A. brunnescense* و *A. rodmani* هستند که به صورت تجاری تولید می‌شوند. تعدادی از محققین جنس‌های *Lepiota* و *Chlorophyllum* را هم در این خانواده قرار داده‌اند. افراد جنس *Lepiota* شبیه به افراد جنس *Amanita* بوده ولی فاقد volva هستند.

خانواده *Boletaceae*

در افراد این خانواده، تیغه‌ها در سطح زیرین کلاهک تشکیل نمی‌شوند، بلکه در سطح زیرین کلاهک تعدادی سوراخ ریز (لوله) وجود دارد که بازیدیوم‌ها و عناصر عقیم در سطح داخلی انها تشکیل می‌شوند (استثنا در جنس *Phylloporus* است که در زیر کلاهک، تیغه‌ها تشکیل می‌شوند). بازیدیوسپورها از نوع پرتاب شونده هستند و بافت کلاهک نرم و تخریب شونده است. در بسیاری از گونه‌ها کل لایه حاوی لوله‌ها به راحتی از بازیدیوکارپ جدا می‌شود. رنگ کلاهک متغیر بوده و ممکن است سیاه، قرمز، قهوه‌ای و زرد باشد. سطح کلاهک هم ممکن است صاف یا دارای موهای دراز، سیاه مایل به خاکستری و زبر باشد (مثل جنس *Strobilomyces*). اغلب گونه‌ها اکتومیکوریز بوده و میزبان‌ها شامل راش بلوط، صنوبر و دیگر گیاهان چوبی هستند و در مواردی تخصص یافتگی میزبانی هم دیده می‌شود. *Boletus* یکی از جنس‌های آن است که بعضی از گونه‌ها سمی و تعدادی هم خوراکی هستند. رنگدانه‌های مشخصی در افراد این خانواده یافت می‌شود که همان مشتقات pulvinic acid بوده و در گاستروميستها و دنبلانهای کاذب هم یافت می‌شوند.

خانواده *Tricholomataceae*

خانواده بسیار بزرگی است که افراد آن اساسا اسپورهای سفید رنگ دارند. جنس‌های مهم این خانواده، *Termitomyces, Flammulina, Clitocybe, Marasmius, Pleurotus Laccaria, Tricholoma* و *Armillaria* هستند. جنس *Termitomyces* در ارتباط با موریانه‌ها بوده و جنس *Flammulina* به طور تجاری و به عنوان گونه خوراکی در ژاپن کشت می‌شود. جنس *Armillaria* بیشترین مطالعه را به خود اختصاص داده است. گونه‌های این جنس در تمام دنیا پراکنده بوده و از عوامل مهم پوسیدگی ریشه در تعداد زیادی از درختان

می‌باشند. گونه‌های متداول این جنس شامل *A. mellea, A. tabescens* و *A. ostoyae* هستند. هسته‌ها در ریسه‌ها از نوع دیپلوئید بوده و این بر خلاف حالت معمول در بازیدیومیست‌ها (دیکاریوتیک) است. سازگاری از نوع دو فاکتوره بوده و با آمیزش هموکاریونهای سازگار، ریسه‌های دو هسته‌ای تشکیل می‌شوند. قوس‌های اتصال در مراحل اولیه تشکیل می‌شوند، ولی بعد از کاریوگامی هسته‌ها، آنها ناپدید می‌شوند. ریزومورف در افراد این راسته تشکیل می‌شود که عامل بقا و حفظ آن در شرایط نامساعد است. در گونه *A. mellea*، سطح کلاهک صاف و به رنگ عسلی بوده و میسیلیوم‌ها و ریزومورف‌ها خاصیت پرتو افکنی دارند. جنس *Pleurotus* که قارچ صدفی نامیده شده است، خوراکی بوده و در طبیعت به فراوانی دیده می‌شود. کلاهک‌ها روی کنده‌ها و یا تنه درختان به صورت لایه‌های مطبق تشکیل می‌شوند که اغلب فاقد پایه بوده و یا پایه کوتاه جانبی دارند. گونه *P. ostreatus* به موجودات ریز خاک حمله می‌کند. ریسه‌های هوایی در این گونه قطراتی تولید می‌کنند که به هنگام تماس با بدن نماتدها، باعث تخریب بدن آنها می‌شود. در شرایط کمبود مواد غذایی، ریسه‌ها به طور قوی به کلنی باکتری‌های *Pseudomonas* و *Agrobacterium* جذب شده و قادر به جذب مواد غذایی از سلول‌های تخریب شده باکتری می‌شوند، (گونه *P. ulmarius* دارای پایه بلندی است که به مرکز کلاهک متصل می‌شود).

خانواده *Amanitaceae*

جنس معروف این خانواده *Amanita* است که دارای اسپورهای سفید رنگ، تیغه‌های آزاد و دارای volva و annulus است. بسیاری از افراد اکتومیکوریز هستند. بازیدیوکارپ‌ها بسیار زیبا و جذاب بوده، در *A. virosa* کاملا سفید، در *A. caesarea* به رنگ زرد–نارنجی و در *A. muscaria* زرد، نارنجی یا قرمز درخشان است و دارای فلس‌های سفید رنگ است. تعداد کمی از گونه‌ها خوراکی هستند ولی اغلب آنها سمی بوده و کشنده هستند. ۹۵–۹۰ درصد از مرگ‌های ناشی از مسمومیت‌های قارچی (mycetismus) توسط گونه *A. phalloides* ایجاد می‌شوند که به عنوان فنجان مرگ نامیده شده است. این گونه دارای کلاهک سبز زیتونی بوده و عرض کلاهک تا ۱۲ سانتیمتر هم می‌رسد. پایه، تیغه‌ها، حلقه و volva همگی سفید رنگ هستند و volva معمولا در داخل خاک قرار دارد. سمی بودن این قارچ‌ها به دلیل وجود مواد سمی آنها است که از پپتیدهای حلقوی بوده و به دو گروه amatoxins و phallotoxins تقسیم شده‌اند. از آماتوکسین‌ها، آلفا آمانیتین را می‌توان نام برد که از فعالیت آنزیم RNA Polymerase بازداری می‌کند. از فالوتوکسین‌ها می‌توان به phalloidin اشاره کرد که با اکتین باند شده و از فعالیت آن بازداری می‌کند (در بعضی از موارد برای وجود آماتوکسین‌ها در قارچ‌ها از آزمون meixner استفاده می‌کنند. در این آزمون، پایه یا کلاهک قارچ به سطح یک کاغذ حاوی لیگنین فشرده می‌شود و بعد از خشک‌شدن، یک قطره از اسید هیدروکلریک غلیظ به آن اضافه می‌شود. در صورت آبی شدن رنگ لکه در مدت ۱۰–۵ دقیقه، توکسین در بافت مورد بررسی وجود دارد. از گونه *A. muscaria* به عنوان حشره کش استفاده می‌شود که احتمالا به دلیل وجود ماده شیمیایی ibotenic acid است).

خانواده *Coprinaceae*

افراد این خانواده در چوب‌های مرده، پهن، خاک و بقایای گیاهی زندگی نموده و تعدادی هم انگل قارچ‌های دیگر هستند. جنس‌های معمول *Coprinus, Psathyrella, Panellus* هستند که همگی اسپورهای سیاه تا قهوه‌ای مایل به ارغوانی تولید می‌کنند. در جنس *Coprinus* اسپورها سیاه رنگ و تیغه‌ها از نوع inaequi-hymeniferous هستند. تیغه‌ها بعد از مدتی به صورت یک مایع تیره رنگ تغییر می‌یابند که از کلاهک‌های در حال تخریب ریزش می‌کند. گونه *C. comatus* در مراحل اولیه رشدی خوراکی است. کلاهک دراز و استوانه‌ای و با تعداد زیادی فلس است و در پایه دارای حلقه است. گونه *C. cinereus* هم یکی از موجودات مدل در مطالعات ژنتیکی و ریخت‌زایی است.

خانواده *Russulaceae*

افراد این خانواده به دلیل تولید ترامای با بافت هترومر (heteromerous) از بقیه افراد راسته مشخص می‌شوند. اسپورها سفید تا زرد رنگ، دارای تزئینات آمیلوئیدی و فاقد قوس اتصال هستند. بسیاری از گونه‌ها اکتومیکوریز بوده و تیغه‌ها به پایه متصل هستند. دو جنس *Russula* و *Lactarius* مشخص شده‌اند. در جنس *Russula* افراد دارای پایه کوتاه و ضخیم بوده و کلاهک‌ها معمولا به رنگ روشن و براق هستند. در جنس *Lactarius* اگر بازیدیوکارپ به صورت تازه برش داده شود، یک مایع شیری رنگی از آن خارج می‌شود که این مایع در لوله‌های شیرابه‌ای جریان دارد که در کل کلاهک پراکنده شده‌اند. رنگ آنها متغیر بوده و یک صفت مهم تاکسونومیکی است. گونه *L. indigo* جالبی است، بازیدیوکارپ آن بی رنگ بوده و به هنگام برش به رنگ سبز تغییر می‌یابد.

راسته *Aphyllophorales*

گروه مهمی از قارچ‌های بازیدیومیکوتا با ۱۲۰۰ گونه توصیف شده است. در تعدادی از آنها، بازیدیوکارپ باریک و چندان مشخص نیست، ولی در بقیه کاملا مشخص و متمایز است. بر اساس اشکال مختلف و بزرگ بازیدیوکارپ و هیمنوفور (بافت قارچی که مستقیما هیمنیوم را نگه می‌دارد)، اسامی مختلفی به آنها داده‌اند: از جمله، قارچ‌های منفذ دار (pore fungi)، گرزی شکل (club fungi)، مرجانی (coral fungi)، دندانه‌ای (tooth fungi)، طاقچه‌ای (shelf and brachet fungi). در مجموع این قارچ‌ها، هیمنومیست‌هایی هستند که هولوبازیدیوم دارند، ولی معمولا تیغه‌ها (gills) را ندارند. هیمنیوم روی بازیدیوکارپ‌های مشخص از نوع gymnocarp تولید می‌شود. هیمنیوم ممکن است در یک طرف بازیدیوکارپ (unilateral) و یا در تمام سطح آن تولید شود (amphigenous). بافت بازیدیوکارپ ممکن است کاغذی، چرمی یا چوبی بوده ولی نرم یا گوشتی نیست. افراد این راسته در تجزیه سلولز و لیگنین نقش مهمی دارند. تعداد زیادی از آنها ساپروفیت بوده و در خاک، پوست، بقایای برگ و چوب‌های مرده یافت می‌شوند. تعدادی هم انگل یا پاتوژن روی درختان جنگلی و سایه دار، گیاهان غیر چوبی و گیاهان غیر آوندی و حتی قارچ‌های دیگر از جمله قارچ‌های گلسنک ساز می‌باشند. تعدادی ارتباط میکوریزی با

درختان جنگلی دارند. بسیاری از گونه‌ها چوب‌های درختانی را که از قبل مرده‌اند، تجزیه می‌کنند، در عین حال، تعدادی از جمله افراد خانواده‌های *Hericaceae* و *Polyporaceae, Stereaceae, Hymenochaetaceae* برای نفوذ از طریق زخم‌ها تخصص یافته‌اند که وارد درختان زنده شده و راه خود را به چوب نرم (heart wood) باز می‌کنند.

در تعدادی از خانواده‌ها از جمله *Corticiaceae* و *Lachnocladiaceae*، مکان‌های باز و زود خشک شونده مانند پوست، شاخه‌های زنده یا مرده که هنوز به درخت متصل هستند را اشغال می‌کنند. اغلب این قارچ‌ها دارای یک هیمنیوم تغییر یافته‌ای هستند که catahymenium نامیده شده است. در این هیمنیوم، ساختمان‌های عقیم باعث احاطه شدن بازیدیوم‌ها و محافظت از آنها می‌شوند و نهایتا بازیدیوم با رشد از میان بافتهای عقیم بالغ می‌شود.

هیمنیوم در تعدادی از این قارچ‌ها قادر به تولید مجدد بازیدیوسپور بعد از دوره‌های مکرر خشک و خیس شدن است.

روند پوسیدگی چوب توسط میکروارگانیزم‌ها بسیار متغیر بوده و به عامل پوساننده، گونه گیاهی و حتی ریز محیطی که این عمل در آن انجام می‌شود، بستگی دارد. بعد از حمله اولیه باکتری‌ها و آسکومیکوتا، ارگانیزم‌های مهاجم‌تر مولد پوسیدگی وارد عمل می‌شوند که بعضی از آسکومیست‌های عامل پوسیدگی نرم، بازیدیومیست‌های عامل پوسیدگی سفید و تعداد کمی از بازیدیومیست‌های عامل پوسیدگی قهوه‌ای را شامل می‌شوند. *Aphyllophorales* به عنوان بازیدیومیست‌های اولیه پوساننده چوب هستند. بعضی از آنها مانند *Tremellales, Gasteromycetes, Dacrymycetalse, Auriculariales* و *Agaricales* از قارچ‌های مهم پوساننده چوب هستند.

پوسیدگی ایجاد شده توسط قارچهای بازیدیومیکوتا به دو صورت سفید و قهوه‌ای طبقه بندی می‌شود. پوسیدگی سفید متداول بوده و قارچ‌های عامل پوسیدگی، معمولا اجزا دیواره سلولی (سلولز، همی‌سلولز و لیگنین) را به طور همزمان و به نسبت یکسان حذف می‌کنند. تعدادی از قارچ‌های مولد پوسیدگی سفید، لیگنین و همی‌سلولز را به صورت انتخابی حذف می‌کنند، ولی بخش سلولزی کمتر حذف می‌شود (selective delignification). در مواردی قارچ به به هر دو روش فوق عمل می‌کند و چوب ماهیت فیبری خود را حفظ می‌کند ولی به تدریج استحکام خود را از دست می‌دهد. پوسانندگان قهوه‌ای باعث غیر پلیمریزه شدن وسیع اجزا پلی‌ساکاریدی دیواره سلولی (سلولز و همی‌سلولز) شده و لیگنین را به مقدار جزئی تغییر می‌دهند. این قارچ‌ها قادر به تجزیه سلولز خالص نبوده و به نظر می‌رسد که تجزیه سلولز وابسته به حضور همی‌سلولز است. بقایای پوسیدگی قهوه‌ای که به عنوان هوموس نامیده شده است باعث افزایش تهویه خاک، ظرفیت نگهداری آی خاک، تسریع در تشکیل اکتومیکوریز، تثبیت نیتروژن توسط موجدات غیر همزیست، کاهش اسیدیته خاک، افزایش تبادل کاتیونی مواد غذایی و بهبود دمای خاک می‌شود. اغلب افراد خانواده *Polyporaceae* پوسانندگان قهوه‌ای هستند.

افراد این راسته بازیدیوکارپ‌های مختلفی را تولید می‌کنند. در تعدادی از گونه‌ها بازیدیوکارپ شبیه به یک لایه نازکی از مواد بر روی شاخه‌ها یا کنده‌های افتاده درختان دیده می‌شود، در بقیه بازیدیوکارپ مقداری ضخیم بوده و شبیه به یک لایه پوسته‌ای شکل چسبیده به بستره دیده می‌شود که به این فرمها resupinate می‌گویند. بعضی‌ها گرزی

شکل، قیفی شکل یا فنجان مانند بوده و تعدادی به صورت ساختمانهای مرجان مانند راست که از بستره بیرون آمده‌اند، دیده می‌شوند، اما در فرم‌های معمول‌تر، به صورت ساختمان‌های چتری شکلی هستند که ممکن است دارای پایه یا فاقد پایه باشند. تعدادی به عنوان effused-reflexed نامیده شده‌اند که در آن، کناره بازیدیوکارپ از بستره بالا آمده و بعد خم شده و به صورت ساختمان طاقچه مانند دیده می‌شود. سطح کلاهک از نظر بافت، رنگ، ضخامت و ساختار در میان گونه‌ها بسیار متفاوت است. بافت بین سطح کلاهک و هیمنیوم context نامیده شده است. هیمنیوم در سطح هیمنوفور تولید می‌شود که ممکن است صاف، دندانه دار، لوله‌ای یا تیغه‌ای باشد. فرم‌های دارای هیمنیوم لوله‌ای، polypore نامیده شده‌اند. دیواره لوله‌ها از بافت عقیم تشکیل شده است که به آن تراما (trama) می‌گویند و بازیدیوم‌ها از آن تولید می‌شوند. قطر سوراخها و شکل آنها متغیر بوده و صفات میکروسکوپی بازیدیوکارپ برای شناسایی بسیاری از گونه ها مفید هستند. مهم‌تر ساختار ریسه‌ای بازیدیوکارپ، ساختمان‌های عقیم هیمنیوم و زیر هیمنیوم و مورفولوژی بازیدیوم و بازیدیوسپور است. بر اساس سیستم آنالیز ریسه‌ها که توسط کورنر (Corner, 1932) ابداع شده است، سه نوع ریسه در بازیدیوکارپ دیده می‌شود: ریسه‌های زایا (generative hyphae) که در تمام بازیدیوکارپ‌ها وجود دارند و تبدیل به بازیدیوم‌ها و ریسه‌های رویشی می‌شوند. دیواره ریسه‌ها اغلب نازک بوده، دارای دیواره عرضی هستند و ممکن است دارای قوس اتصال باشند. در تعدادی از گونه ها دیواره ریسه‌های زایا ضخیم شده و به نام sclerified generative hyphae نامیده شده‌اند. ریسه‌های رویشی (vegetative hyphae) فاقد دیواره عرضی بوده و از دو نوع هستند: ریسه‌های اتصال دهنده (binding hyphae) که معمولا منشعب و سینوسی بوده، دیواره‌ها نازک تا ضخیم هستند و رشد ممکن است مقداری محدود باشد. ریسه‌های اسکلتی (skeletal hyphae) اغلب غیر منشعب، دیواره‌ها ضخیم و رشد آنها ممکن است نامحدود باشد. اگر بازیدیوکارپ فقط از ریسه‌های زایا تشکیل شده باشد، به این نوع ساختار بازیدیوکارپی monomitic می‌گویند. بازیدیوکارپ‌های dimitic علاوه بر ریسه‌های زایا یکی از دو نوع ریسه دیگر (اتصال دهنده یا اسکلتی) را هم دارند. بازیدیوکارپ‌های نوع trimitic، هر سه نوع ریسه را دارا هستند. چندین نوع از عناصر عقیم در هیمنیوم افراد این راسته وجود دارند: setae، که ساختارهای با دیواره ضخیم، نوک تیز و قهوه‌ای رنگ هستند و با KOH تیره می‌شوند. این زوائد موئی مشخصه گونه‌های خانواده *Hymenochaetaceae* هستند. در مواردی این زوائد مو مانند منشعب بوده و ستاره‌ای شکل هستند که asterosetae نامیده شده‌اند. cystidia، زوائد عقیمی هستند که در هیمنیوم یا زیر هیمنیوم وجود دارند و معمولا باریک و بلند بوده و به بالاتر از هیمنیوم امتداد دارند. دیواره‌های سیستیدیوم ممکن است نازک یا ضخیم بوده و به دلیل وجود کریستال‌های اکسالات کلسیم پوسته پوسته به نظر برسند. cystidioles، شبیه بازیدیوم‌های نابالغ هستند ولی نوک آنها باریک و تیز شده است. dendrohyphidia ساختمان‌های منشعب هستند که نقش ترشحی داشته و در هیمنیوم وجود دارند. dichohyphidia که شبیه به دندروهیفیدیا هستند، ولی به صورت دو شاخه منشعب شده‌اند (همگی این‌ها جز زوائد عقیم هستند). این دو گروه آخری مشخصه فرمهای *Lachnocladiaceae* هستند و در معرف ملزر قرمز رنگ می‌شوند که همان واکنش دکسترنوئیدی است.

طبقه بندی *Aphyllophorales*

این راسته بسیار بزرگ و نامتجانس بوده و حدود ۲۳ خانواده در آن قرار داده شده‌اند.

خانواده *Polyporaceae*

بزرگترین خانواده است و بیش از ۷۰۰ گونه دارد که از نظر ساختار میکروسکوپی، صفات مربوط به پوسیدگی و واکنشهای شیمیایی رنگ آمیزی تفاوت زیادی نشان می‌دهند. ساختمان ریسه می‌تواند از نوع monomitic, dimitic و یا trimitic باشد. پوسانندگان قهوه‌ای و سفید در این خانواده وجود دارند. بازیدیوسپورها بی رنگ و فاقد تزئینات هستند. در هیمنیوم و ترامای بازیدیوکارپ، زوائد مو مانند وجود ندارند و با اضافه کردن KOH، به رنگ سیاه تغییر نمی‌یابند.

جنس *Fomes* دارای بازیدیوکارپ‌های طاقچه مانند بوده و بافت آنها سخت و چوبی است. سیستم ریسه‌ای آنها از نوع Trimitic بوده و در سطح بیرونی ساقه‌های درختان و کنده‌های در حال مردن تشکیل می‌شوند. اندام‌های باردهی که گاهی اوقات به نام conk نامیده شده‌اند، چندین ساله بوده و در مواردی تا ۸۰ سال هم گزارش شده‌اند. در حال حاضر دو گونه (*F. fascicatus, F. fomentarius*) در این جنس وجود دارد. پوسانندگان قهوه‌ای به جنس *Fomitopsis* منتقل شده‌اند. جنس *Polyporus* دارای بازیدیوکارپ یک ساله و پایه دار است. تعدادی از گونه‌ها از مهمترین انگل‌های پوساننده چوب در درختان بوده و اغلب پوسیدگی سفید ایجاد می‌کنند. *P. squamosus* عامل پوسیدگی نارون و چنار است و *P. sulphureus* عامل پوسیدگی چوب درختان بلوط است. تعدادی از افراد این خانواده به گیاهان زنده حمله می‌کنند و انگل‌های خطرناکی هستند. یکی از این انگل‌ها، *Heterobasidion annosum* است که به سطح کنده‌های تازه بریده درختان حمله نموده و به سرعت آنها را احاطه می‌کند و از آنجا به ریشه‌ها گسترش می‌یابد. قارچ از طریق پیوند طبیعی ریشه‌ها، درختان مجاور را مورد حمله قرار می‌دهد. درختان آلوده در برابر باد بسیار حساس هستند و ممکن است به همان حالت ایستاده خشک شوند. برای حفاظت سطوح کنده‌ها و عدم جوانه زنی اسپورها، از مواد شیمیایی مانند اوره، کروزوت (creosote) و برات مایع (liquid borate) استفاده می‌کنند، هر چند استفاده از گرانولهای خشک برات که به سطح کنده‌ها پاشیده شده است، نتیجه بهتری داده است. کنترل بیولوژیکی این قارچ هم موفقیت آمیز بوده و در آن از قارچ *Phlebiopsis gigantea* (*Peniophora*) استفاده شده است. این قارچ به سرعت کنده‌های تازه بریده درختان را اشغال می‌کند و با قارچ انگل رقابت نموده و از رشد آن بازداری می‌کند. اسپورهای قارچ هیپرپارازیت را به داخل روغن اره‌های برش اضافه می‌کنند که به هنگام بریدن چوب‌ها، در محل برش آزاد می‌شوند و با رشد در آن محل، از خسارت بازداری می‌شود. متداول‌ترین گونه این خانواده *Trametes versicolor* است که پوساننده سفید چوب‌های سخت و مرده است.

خانواده *Schizophyllaceae*

یکی از گونه‌های شناخته شده در این خانواده *Schizophyllum commune* است که بازیدیوکارپ آن فنجانی شکل، به رنگ خاکستری و پوشیده از مو است. قطر آن معمولا ۱-٤ سانتی متر بوده و توسط یک پایه باریکی به پوست یا کنده‌های درختان متصل می‌شود. سیستم ریسه‌ای از نوع مونومیتیک و ریسه‌ها دارای قوس اتصال هستند. مهمترین وجه تفکیکی آن، رشد حاشیه‌های بازیدیوکارپ است و منجر به تشکیل تیغه‌های کوتاه (split gills) شده و حتی ممکن است به هنگام خشک شدن، بر روی هیمنیوم خم شده و آن را بپوشاند. این گونه از قارچ‌های مولد پوسیدگی سفید است و از بیش از ٦٠ بستره از جمله گیاهان زنده، کنده‌های در حال پوسیدن و شاخه‌ها گزارش شده است. همچنین از این گونه در سطح وسیعی در مطالعات روندهای آمیزش (mating)، فیزیولوژی، ژنتیک و مورفوژنز استفاده شده است.

خانواده *Clavariaceae*

بازیدیوکارپ‌ها به صورت گرزی شکل ساده و یا دارای انشعاب بوده و بر اساس شکل بازیدیوکارپ، گاهی به عنوان قارچ‌های گرزی شکل (club fungi) یا مرجانی (coral fungi) نامیده شده‌اند. بازیدیوکارپ‌ها دارای رنگ روشن (زرد تا نارنجی) هستند. بسیاری از گونه‌ها دارای سیستم ریسه‌ای مونومیتیک بوده ولی در تعدادی از موارد سیستم از نوع دی میتیک است. گونه‌ها معمولا به صورت ساپروفیت در خاک یا چوب‌های مرده وجود دارند، ولی تعداد کمی هم میکوریز بوده و تعدادی هم گلسنگ ساز هستند. جنس‌های مهم شامل *Clavaria*, *Clavulina* و *Clavicorona* هستند.

خانواده *Corticiaceae*

گونه‌های موجود در این خانواده دارای اندام‌های باردهی تحلیل رفته (resupinate) هستند. تعداد زیادی از آنها شدیدا لیگنین دوست بوده (lignicolous) و تعدادی هم در ارتباط با گیاهان علفی و بقایای گیاهی هستند. ساختمان‌های ریسه‌ای معمولا از نوع monomitic هستند و قوس‌های اتصال ممکن است موجود بوده یا موجود نباشند. تعدادی از گونه‌ها دارای رسوبات اکسالات کلسیم هستند. بعضی از گونه‌ها، میکوپارازیت بوده و *Laetisaria arvalis* یکی از میکوپارازیت‌ها است که انگل قارچ‌های دیگر و حتی موجودات شبه قارچی *Oomycota* است و در حال حاضر استفاده از آن به عنوان کنترل کننده بیولوژیکی پیشنهاد شده است. تعدادی از گونه‌های جنس *Hyphoderma* تولید ساختارهای ویژه‌ای را می‌کنند که stephanocyst نامیده شده‌اند و به صورت ساختمان مرکب از دو سلول است که سلول قاعده‌ای فنجانی شکل و سلول بالایی کروی است. اینها به عنوان اندامهای چسبنده برای شکار نماتدها توصیف شده‌اند. موسیلاژ فیبری در سطح این اندام به کوتیکل نماتد چسبیده و از آن محل، قارچ با تشکیل زائده نفوذی به نماتد حمله کرده و نهایتا میسلیوم از نماتد مرده خارج می‌شود و استفانوسیستهای جدیدی را تشکیل می‌دهد. در جنس *Botryobasidium* بازیدیوکارپ شبیه به تکه‌ای از شبکه تار

عنکبوتی است (arachnoid) و یکی از جنسهای مهم تولید کننده کنیدیوم است که کنیدیومها کروی تا تخم مرغی شکل و با دیواره ضخیم هستند. مرحله غیر جنسی به نام *Haplotrichum* مشخص شده است.

رده *Gasteromycetes*

این رده شامل اجتماع پلی‌فیلتیک از قارچ‌های بازیدیومیکوتا است که بازیدیوسپورها در داخل بازیدیوکارپ بالغ شده و از روی بازیدیوم با فشار آزاد نمی‌شوند. بازیدیوکارپ دارای یک پوشش یا دیواره خارجی مشخصی است که پریدیوم (peridium) نامیده شده است. این پوشش ممکن است نازک تا ضخیم بوده و به روش‌های مختلفی بعد بلوغ اسپورها باز می‌شود یا اینکه ممکن است به طور ثابتی بسته باقی مانده و اسپور فقط بعد از تخریب پریدیوم توسط عوامل مختلف خارجی، آزاد شوند. قسمت زایای (بارده) یک بازیدیوکارپ که در داخل پریدیوم وجود دارد، به نام گلبا (gleba) نامیده شده است. بافت گلبا ممکن است فقط از ریسه‌های با دیواره نازک زاینده (generative) پر شده باشد [monomitic]، یا از دو نوع ریسه زایا و اسکلتی تشکیل شده باشد [dimitic]. در گاستروميست‌ها به ریسه‌های ضخیم اسکلتی، کاپیلیشیم (capilitium) هم می‌گویند و از صفات مهم تاکسونومیکی هستند. هیمنیوم فقط در مراحل اولیه تشکیل بازیدیوکارپ وجود دارد و در مراحل بلوغ دیده نمی‌شود. بازیدیوم‌ها از نوع هولوبازید بوده و بازیدیوسپورها از نوع غیر پرتاب شونده (statismospore) هستند که بر روی استریگماهای کوتاه یا دراز به صورت متقارن قرار می‌گیرند و از نوک استریگما می‌افتند. در مواردی بخشی یا تمام استریگما هم با اسپور کنده می‌شود. بسیاری از گاستروميست‌ها بیش از ٤ بازیدیوسپور در هر بازیدیوم تولید می‌کنند. اسپورها استوانه‌ای، تخم مرغی یا کروی و با سطح صاف، زگیل دار یا مشبک هستند. معمولا دیواره‌ها ضخیم و چند لایه‌ای بوده و سیتوپلاسم اسپور در بسیاری از گونه‌ها تقریبا توسط یک یا چند جسم لیپیدی پر شده است. بازیدیوکارپ‌ها در بسیاری از گونه‌ها در سطح زمین دیده می‌شوند، ولی در تعدادی، در زیر زمین تشکیل می‌شوند. بازیدیوکارپ‌های تعدادی از این قارچ‌ها (قارچ‌های شاخی بدبو= stinkhorns) برای جلب حشرات با هدف پراکندن اسپورهای آنها سازش پیدا کرده‌اند. بازیدیوسپورها دارای پوشش موسیلاژی هستند که به بدن حشرات می‌چسبند. در گونه‌های با بازیدیوکارپ زیرزمینی، تعدادی از حشرات و پستانداران ممکن است در انتشار اسپورها نقش داشته باشند. بسیاری از آنها ساپروفیت یا میکوریز هستند و گونه‌های جنس *Nia* از عوامل پوسیدگی چوب‌ها در مکان‌های دریایی هستند. این رده شامل قارچ‌های توپ پفکی، ستاره زمینی، شاخی بدبو و لانه پرنده‌ای است. یکی از گونه‌های مهم میکوریزی *Pisolithus tinctorius* است که با درختان کاج ارتباط اکتومیکوریزی دارد. تعدادی از گونه‌ها از جمله *Calvatia gigantea* از قارچ‌های خوراکی هستند و بازیدیوسپورها در تعدادی از گونه‌ها، در بند آمدن خون از بریدگی‌ها استفاده شده‌اند. ۹ راسته در این رده وجود دارد که ۵ راسته *Sclerodermatales, Lycoperdales, Phallales, Nidulariales* و *Tulosyomatales* به طور مختصر ذکر می‌شوند.

راسته *Lycoperdales*

این راسته شامل قارچ‌های توپ پفکی و تعدادی از ستاره زمینی‌ها است. به هنگام بلوغ، گلبای پودری که معمولا دارای اسپورهای روشن و کاپیلیشیم کاملا توسعه یافته است، توسط یک پریدیوم مرکب از ٤-٢ لایه احاطه می‌شود. افراد در ٥-٤ خانواده قرار داده شده‌اند. دو خانواده معمول این راسته *Lycoperdaceae* و *Geastraceae* است.

خانواده *Lycoperdaceae*

افراد این خانواده قارچ‌های توپ پفکی معمول را شامل می‌شوند. تعدادی از آنها بر روی کنده‌های در حال پوسیدن درختان، روی تنه درختان و در زمین، ولی داخل چوب‌ها رشد می‌کنند. تعدادی هم در زمین‌های بازی گلف، مراتع و چمنزارها دیده می‌شوند. بسیاری از گونه‌ها خوراکی بوده و تعداد کمی هم باعث بیماری‌های روده‌ای می‌شوند. اندام‌های باردهی توسط پریدیوم دو لایه‌ای به نام‌های exoperidium و endoperidium احاطه شده‌اند. جنس‌های مهم این خانواده *Lycoerdon* و *Calvatia* هستند.

در جنس *Calvatia*، هر دو لایه پریدیومی نازک و شکننده بوده و هیچ نوع فرایند خاصی برای آزاد سازی اسپورها انجام نمی‌گیرد. *C. gigantea* که به نام توپ پفکی درشت جثه نامیده شده است، بازیدیوکارپ‌های بزرگ، سفید رنگ و تا حدودی گرد را تولید می‌کند که قطر آنها ٨٠-٧٠ سانتیمتر و یا بیشتر است. تا حدود $١٠^{١٢} \times ٧$ اسپور در داخل هر بازیدیوکارپ تولید می‌شود. *C. cyathiformis* گونه دیگری است که بازیدیوکارپ گلابی شکل دارد و بازیدیوکارپ چندان بزرگ نیست. بازیدیوکارپ دارای یک پایه عقیمی است که بعد از آزاد شدن اسپورها هم سالم باقی می‌ماند. پریدیوم در بخش انتها ترک خورده و با گذشت زمان قهوه‌ای می‌شود و گلبا ارغوانی رنگ است. رشته‌های میسیلیومی به بخش قاعده‌ای پایه متصل باقی می‌مانند. ماده شیمیایی calvatin در آن وجود دارد که خاصیت ضد توموری دارد.

جنس *Lycoperdon* شامل تعدادی از مهمترین قارچ‌های توپ پفکی است. اندام‌های باردهی آن گرد یا گلابی شکل هستند. exoperidium شکننده بوده و زگیل دار، خار دار و یا ظاهر گرانوله‌ای دارد و بعد از ترک خوردن، پریدیوم داخلی غشایی را آشکار می‌کند که دارای یک منفذ انتهایی است. به هنگام تماس پریدیوم داخلی با هر ماده‌ای، اسپورها به صورت توده‌ای از داخل آن آزاد می‌شوند.

خانواده *Geastraceae*

قارچ‌هایی که در این خانواده قرار دارند، به نام ستاره زمینی (earth stars) نامیده شده‌اند. پریدیوم از سه لایه تشکیل شده‌است. لایه خارجی و میانی (exoperidium, mesoperidium) از هم قابل جدا شدن نیستند و به صورت شیارهای شعاعی شکافته شده و در شرایط رطوبتی به صورت ستاره‌ای با ١٢-٤ عدد شعاع باز می‌شوند. در انتهای

پریدیوم داخلی، یک سوراخی تشکیل می‌شود که اسپورها از طریق آن آزاد می‌شوند. در تعدادی از گونه‌ها، منطقه اطراف روزنه به نام peristome نامیده شده است و به طور مشخص و یا بسیار ظریف شیاردار است.

راسته *Tulostomatales*

این قارچ‌ها تحت نام توپ پفکی‌های پایه دار (دارای ساقه) نامیده شده‌اند. بازیدیوکارپ‌ها اغلب در بالای سطح خاک تشکیل می‌شوند ولی در تعدادی از گونه‌ها ممکن است در مراحل اولیه تشکیل در زیر خاک تشکیل شده و بعدا در بالای سطح خاک قرار گیرند. دو خانواده *Calostomataceae* با یک جنس *Calostoma* و خانواده *Tulostomataceae* با ۸ جنس مشخص شده‌اند. در جنس *Calostoma* پریدیوم خارجی ژلاتینی وناپایدار است. در جنس *Tulostoma* بازیدیوکارپ کوچک بوده و طول پایه ۵-٤ سانتیمتر و کلاهک تا ۱ سانتیمتر است. در *Battarea* طول پایه تا ۳۰ سانتیمتر و کلاهک ۵-۲/۵ سانتیمتر است.

راسته *Sclerodermatales*

در افراد این راسته پریدیوم ضخیم و سفت بوده و گلبا سیاه رنگ است. این راسته شامل ۳ خانواده و ٦ جنس است که تعدادی از آنها میکوریز خارجی هستند. افراد جنس *Scleroderma* با درختان و درختچه‌ها ارتباط میکوریزی دارند و گاهی به عنوان توپ‌های زمینی (earth balls) نامیده شده‌اند. بازیدیوکارپ‌ها تخم مرغی و در مواردی به اندازه توپ گلف بوده و نسبتا زیر زمینی هستند. پریدیوم بسیار ضخیم، سفت و پایدار است که به هنگام بلوغ به طور نامنظم شکافته شده و توده سیاه رنگ گلبا را اشکار می‌کند. بازیدیوسپورها در اندام‌های کوچک، قهوه‌ای مایل به ارغوانی و نخودی شکل به نام پریدیول (peridiole) بوجود می‌آیند، ولی به هنگام پاره شدن پریدیوم، فقط توده سیاه رنگ اسپورها مشاهده می‌شود. افراد جنس *Astraeus* ارتباط میکوریزی با گیاهان داشته و در جهان شایع هستند و به نام ستاره‌های زمینی دروغین نامیده شده‌اند. به هنگام مرطوب بودن محیط، بازیدیوکارپ‌ها شبیه بازیدیوکارپ‌های جنس *Geastrum* به صورت شعاعی باز می‌شوند ولی در شرایط خشک، پریدیوم خارجی شکافته شده به طور شعاعی، دوباره جمع شده و پریدیوم داخلی را می‌پوشاند و به این عمل، حرکت هیگروسکوپی (hygroscopic movement) می‌گویند. این عمل ممکن است چندین بار تکرار شود.

گونه *Pisolithus tinctorius* تنها گونه این جنس است و با بسیاری از درختان (به ویژه جنس *Pinus*) ارتباط میکوریزی دارد. بازیدیوکارپ‌ها تخم مرغی-گرزی شکل بوده و ممکن است ارتفاع آنها به بیش از ۱۸ سانتیمتر برسد و در فصل تابستان و پاییز در مجاورت درختان در سطح زمین دیده می‌شوند. این گونه در احداث جنگل‌ها و احیا زمین‌ها بسیار مفید بوده است، زیرا در مواردی که همراه با ریشه نهال‌های کاج بوده است، رشد نهال‌ها را در شرایط نامساعد از جمله حرارت بالای خاک، حاصلخیزی کم و شرایط اسیدی خاک افزایش داده است.

راسته *Phallales*

این قارچ‌ها به دلیل بوی بدی که از بازیدیوکارپ‌های بالغ بعضی از گونه‌ها تولید می‌شود، به نام قارچ‌های شاخی بدبو نامیده شده‌اند. این بو به وسیله ترکیبی از چندین ماده شیمیایی از جمله سولفید هیدروژن و متیل مرکاپتان تولید می‌شود. بسیاری از این قارچ‌ها ساپروفیت بوده و بازیدیوکارپ‌های تولید شده توسط آنها ابتدا در زیر زمین تشکیل می‌شوند، ولی به هنگام بلوغ، در سطح زمین قرار می‌گیرند. در جنس *Protubera* بازیدیوکارپ زیر زمینی بوده و بوی متصاعد شده از آن شبیه به سیب و موز رسیده به مقدار زیاده از حد است. بعضی از گونه‌ها ارتباط میکوریز خارجی با درختان و درختچه‌ها دارند. دارای ٦ خانواده است که دو خانواده *Phallaceae* و *Clathraceae* ذکر می‌شوند. در خانواده *Phallaceae*، ساختمان ساده و ستونی شکل تولید می‌شود که در سطح بیرونی و نزدیک به انتها حامل گلبا است و به آن رسپتاکل (receptacle) می‌گویند. در خانواده *Clathraceae*، رسپتاکل یک ساختمان سوراخ دار تو خالی و نیم کروی بوده یا به صورت یک ساختمان مرکب از ٤-٣ عدد ستون پایه مانند است که در قسمت نوک به هم متصل شده و بافت گلبا در سطح داخلی رسپتاکل تشکیل می‌شود. بازیدیوم‌ها دارای ٨-٦ عدد بازیدیوسپور بوده که با موسیلاژ پوشیده شده‌اند. حشرات عامل انتشار اسپورها بوده و به قطعات دهانی آنها چسبیده و حتی از دستگاه گوارش آنها رد می‌شوند. در جنس *Phallus*، رسپتاکل ضخیم، اسفنجی و دارای یک کلاهک آبله‌ای است که در سطح بیرونی آن گلبا وجود دارد. در جنس *Dictyophora* یک بخش دامن مانندی به نام indusium از قاعده رسپتاکل آویزان می‌شود که سفید رنگ بوده و سوراخ دار است و رسپتاکل در قسمت نوک تیز می‌شود. در جنس *Pseudocolus* که در خانواده *Clathraceae* قرار دارد، ٤-٣ پایه رسپتاکل که توسط گلبا پوشیده شده‌اند، در نوک به هم می‌رسند. همچنین دارای یک ساقه کوتاهی است که پایه‌ها از روی آن خارج می‌شوند. در جنس *Mutinus* رسپتاکل رو به سمت نوک کاملا باریک می‌شود. در جنس *Clathrus* رسپتاکل سوراخ دار یا مشبک است و بخش داخلی آن تو خالی است.

راسته *Nidulariales*

این قارچ‌ها به طور معمول قارچ‌های لانه پرنده‌ای نامیده شده‌اند. بازیدیوکارپ‌های آنها به قطر ١٥-٠/٥ میلی متر بوده و مشابه با لانه پرندگان است. به هنگام بلوغ، بازیدیوکارپ به صورت یک ساختمان فنجانی شکل و تو خالی بوده و در داخل خود دارای تعدادی جسم عدسی شکل است که به آنها پریدیول (peridiole) می‌گویند. به هنگام بارندگی و در اثر برخورد قطرات باران، این ساختمان‌ها از درون فنجان خارج می‌شوند. این قارچ‌ها از تجزیه کنندگان مواد سلولزی هستند و بازیدیوکارپ‌ها معمولا در روی تراشه‌های چوب‌ها، خاک اره، بقایای برگ‌ها و ساقه‌ها یا شاخه‌های مرده درختان وجود دارند. تعدادی در خاک و بعضی‌ها از جمله *Cyathus stercoreus* فقط در پهن‌های علف خواران (گاو یا اسب) وجود دارند. تعداد کمی از گونه‌ها در محیط‌های کشت رشد داده شده و اسپور تولید نموده‌اند. راسته به دو خانواده تقسیم شده است: *Sphaerobolaceae* و *Nidulariaceae*.

خانواده *Nidulariaceae*

دارای ٦ جنس است. هر محفظه گلبایی دارای هیمنیومی است که در آن بازیدیوم‌ها و زوائد عقیم قرار دارند و این محفظه گلبایی به پریدیول‌های کوچک عدسی شکل تغییر می‌یابد.

در جنس *Cyathus*، هر پریدیول توسط یک رابط باریک میسیلیومی به نام فونیکل (funiculus) به سطح داخلی اندام فنجانی شکل متصل شده است. خود فونیکل به سه قسمت مشخص به نام‌های غلاف (sheat)، بخش میانی (middle piece) و purse تفکیک شده است. غلاف که قسمت پایینی فونیکل است، ساختمان لوله‌ای داشته و به دیواره داخلی اندام بارده متصل است. بخش میانی شامل دسته‌ای از ریسه‌ها است که غلاف را به قسمت purse متصل می‌کند. نوک purse به یک فرو رفتگی کوتاهی در پریدیول وصل می‌شود. purse در قسمت زیرین بسته بوده و در داخل خود یک زائده نخی شکل، شدیدا پیچ خورده و کشش پذیر را جای داده است که طناب فونیکلی (funicular cord) نامیده شده است. قسمت پائینی این طناب چسبنده بوده و به نام hapteron نامیده شده است. به هنگام بارندگی، پریدیول آزاد می‌شود و به هنگام بیرون آمدن، طناب فونیکلی را هم در پشت سر خود حمل می‌کند که hapteron چسبنده آن به هنگام تماس با هر جسمی، به آن چسبیده و پریدیول به صورت آویزان باقی می‌ماند. پریدیول‌ها دوره زنده ماندن بالایی داشته و تا چندین سال دوام دارند. پریدیول‌ها روی چوب‌های پوسیده جوانه زده و به طور مستقیم تولید ریسه‌های دیکاریوتیک را می‌کنند. به نظر می‌رسد که بازیدیوسپورها در سیکل زندگی نقشی ندارند. آن گونه‌هایی که روی پهن گاو یا اسب دیده می‌شوند، به نظر می‌رسد که به هنگام عبور پریدیول‌ها از کانال گوارشی حیوانات علفخوار، جوانه زنی آنها القا می‌شود.

در جنس *Sphaerobolus* بازیدیوکارپ چنان درست شده است که بعد از باز شدن پریدیوم در بخش نوک، نیمه بالایی گلبا را آشکار می کند و محفظه کوچک گلبایی (تنها یک پریدیول دارد) با فشار آزاد می‌شود. پریدیوم از ٦ لایه تشکیل شده است. وقتی‌که بازیدیوکارپ باز می‌شود، سه لایه بیرونی فنجان بیرونی و دو لایه داخلی فنجان داخلی را تشکیل می‌دهند. داخلی‌ترین لایه در نهایت به خودی خود تخریب می‌شود و مایعی را تشکیل می‌دهد که در آن توده گلبایی قرار دارد. بعد از باز شدن پریدیوم در قسمت نوک، **گلیکوژن** موجود در سلول‌های دراز بخش پائینی لایه پنجم پریدیوم به قند گلوکز تبدیل می‌شود که با افزایش غلظت اسمزی موجب جذب آب شده و فشار داخلی افزایش می‌یابد، بطوری که باعث پاره شدن ناگهانی فنجان داخلی درست در پایین بخش گلبا شده و باعث پرتاب شدن گلبا و راندن آن به هوا می‌شود. توده گلبایی حاوی بازیدیوسپورهای تخم مرغی با دیواره ضخیم و gemmae با دیواره نازک است که از بخش انتهایی یا میانی ریسه‌ها تشکیل می‌شوند. در هر بازیدیوم ٨–٤ بازیدیوسپور تشکیل می‌شود.

راسته *Uredinales*

افراد این راسته از نظر اقتصادی از تمام بازیدیومیکوتاهای دیگر مهم‌تر هستند. همه آنها انگل گیاهی و عوامل مولد بیماری‌های زنگ بوده و خسارات شدیدی به محصولات کشاورزی و زراعی وارد می‌کنند. حدود ٧٠٠٠ گونه از این

موجودات در ۱٦٤ جنس قرار داده شده‌اند. میسیلیوم‌ها به صورت بین سلولی رشد می‌کنند و اندام‌های مکینه‌ای آنها وارد سلول‌ها شده و مواد غذایی را از سلول‌ها می‌گیرند. قوس اتصال در افراد این راسته تشکیل نمی‌شود، بلکه دو هسته موجود در نوک ریسه به طور همزمان تقسیم میتوزی انجام داده و از هم فاصله می‌گیرند و بعد از تشکیل دیواره عرضی، حالت دو هسته‌ای حفظ می‌شود. ساختمانی که در آن کاریوگامی انجام می‌شود، یک اسپور با دیواره ضخیم به نام تلیوسپور (teliospore) یا پروبازیدیوم است. با توجه به اینکه کاریوگامی در این اندام تشکیل می‌شود، می‌تواند به عنوان قسمتی از بازیدیوم در نظر گرفته شود. با جوانه زنی هر کدام از سلول‌های تلیوسپور، یک لوله تندشی کوتاه و با رشد محدود بوجود می‌آید که بازیدیوم یا پرومیسیلیوم (promycellium) نامیده شده است. میوز در آن اتفاق می‌افتد و بعد از تشکیل استریگما در سطح آن، بازیدیوسپورها هم تشکیل می‌شوند. افراد این راسته بازیدیوکارپ تشکیل نمی‌دهند.

با وجودی که بعضی از مراحل سیکل زندگی زنگ‌ها در محیط‌های کشت مصنوعی رشد داده شده است، اما این قارچ‌ها احتمالا در طبیعت به صورت بیوتروف اجباری زندگی می‌کنند و قادر به بقا به صورت ساپروفیتی نیستند. ورود آنها به داخل میزبان از طریق منافذ روزنه‌ای یا به طور مستقیم از سلول‌های اپیدرمی است. بسیاری از قارچ‌های مولد زنگ، میزبان‌های خود را نمی‌کشند، ولی در مواردی آلودگی‌های سنگین و مکرر بعضی از میزبان‌های چوبی چند ساله مانند سیب و قهوه و آلودگی دائمی کاج باعث زوال فزاینده و حتی در مواردی مرگ نهایی آنها می‌شود. علائم آلودگی متنوع بوده و به صورت بدشکلی بافت‌ها، کوتولگی و زرد شدن، ایجاد شانکر، انشعابات غیر عادی شاخه‌ها که موجب جاروک می‌شود، کاهش کیفیت میوه و برگ ریزی، دیده می‌شود. گونه‌ای به نام *Puccinia monoica* که موجب آلودگی گیاه *Arabis* (از گیاهان خانواده *Brassicaceae*) می‌شود، از تشکیل گل در گیاه بازداری می‌کند و به جای آن، برگ‌های آلوده اندام‌های جنسی پاتوژن را تولید می‌کنند که از نظر اندازه، رنگ و حتی تولید شهد، شبیه به گل‌های خود گیاه هستند و تحت نام گل‌های کاذب (pseudoflowers) نامیده شده‌اند. حشرات به این گل‌های کاذب جذب شده و باعث پراکنش اسپرماسی قارچ می‌شوند.

ارزش اقتصادی گیاهان آلوده به زنگ به چندین روش کاهش می‌یابد. در گیاهان سوزنی برگ، تشکیل گال‌ها و شانکرها باعث بد شکلی آنها شده و ارزش چوب به عنوان الوار کم می‌شود. این حالات غیر عادی باعث حساس‌تر شدن گیاهان در برابر صدمات ناشی از باد و یا تهاجم توسط دیگر پاتوژنها می‌شوند. فیزیولوژی گیاهان آلوده تغییر کرده و سرعت تعریق افزایش می‌یابد ولی سرعت تنفس و فتوسنتز کاهش می‌یابد و کیفیت محصول کم می‌شود. در بسیاری از زنگ‌ها سیکل زندگی پیچیده بوده و انواع مختلفی از اسپورها و مراحل اسپوری تشکیل می‌شوند. هر کدام از این مراحل توسط اعداد رومی مشخص شده‌اند.

– مرحله o که مرحله اسپرموگونیومی بوده و حامل اسپرماسی (spermatia) و ریسه‌های پذیرنده (receptive hyphae) است. هر دو اندام از نظر ژنتیکی هاپلوئید هستند.

– مرحله I که مرحله اسیومی بوده و حاوی اسیوسپورها است و از نظر ژنتیکی دیکاریوتیک هستند.

– مرحله II که مرحله یوردینیومی بوده و حاوی یوردینیوسپورها است که دیکاریوتیک هستند.

– مرحله III که مرحله تلیومی بوده و حاوی تلیوسپورها است که در ابتدا دیکاریوتیک بوده و با کاریوگامی به صورت دیپلوئید درمی‌آیند.

– مرحله IV که مرحله بازیدیومی بوده و حاوی بازیدیوسپورها است که هاپلوئید هستند.

تمام زنگ‌ها هر ۵ مرحله بالا را تولید نمی‌کنند و بنابر این بر اساس الگوی سیکل زندگی، گونه‌ها در چندین طبقه قرار می‌گیرند:

– فرم‌های ماکروسیکلیک (macrocyclic)، که هر ۵ مرحله را در سیکل زندگی دارا هستند.

– فرم‌های میکروسیکلیک (microcyclic)، که فاقد مراحل اسیومی و یوردینیومی بوده و تلیوسپورها تنها مرحله دو هسته‌ای هستند، مثل زنگ ختمی.

– فرم‌های دمی سیکلیک (demicyclic)، که مرحله یوردینیومی را ندارند، مثل زنگ سیب–سرو.

– زنگ‌های ناقص (imperfect rusts) که فاقد مرحله تلیومی هستند.

در تعدادی از زنگ‌ها اسپرموگونیوم تولید نمی‌شود و به نام cataspecies نامیده شده‌اند. بسیاری از این پاتوژنها نیازمند دو گیاه میزبان که از نظر تاکسونومیکی فاصله زیادی با هم دارند، بوده تا بتوانند سیکل زندگی خود را کامل کنند. این نوع زنگ‌ها را دگر پایه (heteroecious) می‌گویند. در زنگ‌های دگر پایه مراحل o و I روی یک میزبان و مراحل II و III روی میزبان دیگر تشکیل می‌شود. گیاهان میزبان مراحل o و I تحت عنوان میزبان واسط (alternate hosts) و گیاهان میزبان مراحل II و III میزبان اولیه (primary host) نامیده می‌شوند. مرحله بازیدیومی انگل نبوده و همیشه از تلیوسپور تشکیل می‌شود. تعداد دیگری از زنگ‌ها وجود دارند که سیکل زندگی خود را بر روی یک میزبان تکمیل می‌کنند، به این نوع زنگ‌ها خود پایه (autoecious) می‌گویند. در مواردی تلیوسپورهای قارچ‌های میکروسیکلیک از نظر مورفولوژی شبیه اسیوسپورها هستند، ولی به هنگام جوانه زدن تولید بازیدیوم و بازیدیوسپورمی‌کنند (به جای تولید لوله تندشی). به این فرم‌های میکروسیکلیک، اندوسیکلیک (endocyclic) می‌گویند. فرم‌های دمی سیکلیک مانند هتروسیکلیک‌ها ممکن است خود پایه یا دگر پایه باشند. زنگ سیب–سرو (با عامل *Gymnosporangium juniperi-virginianae*) از زنگ‌های دمی سیکلیک و دگر پایه و زنگ نارنجی تمشک (*Gynoconia peckiana*) از زنگ‌های دمی سیکلیک و خود پایه است. زنگهای میکروسیکلیک همگی خود پایه هستند [زنگ ختمی با عامل *Puccinia malvacearum* ساده‌ترین سیکل زندگی را در میان زنگ‌ها دارد و فقط مراحل تلیومی و بازیدیومی در آن تشکیل می‌شود. تلیوسپور برای جوانه زدن فاقد مرحله استراحتی است و به این فرم از زنگ، گاهی leptoform می‌گویند. در گروه دیگری که hemiform نامیده می‌شوند، فقط مراحل یوردینیومی، تلیومی و بازیدیومی تشکیل می‌شوند. مثال آن زنگ گل داوودی (*Puccinia chrysanthemi*) است. در جنس *Endophyllum* مراحل تلیومی و یوردینیومی تشکیل نمی‌شوند و به آنها

endoform می‌گویند. در *Puccinia punctiformis* مرحله اسیومی وجود ندارد و به آن brachyform می‌گویند].

- مرحله اسپرموگونیومی یا پیکنیومی (spermogonium or pycnium)

ساختمان‌های مونوکاریوتیک و هاپلوئید هستند که از ریسه‌های هاپلوئید ناشی از جوانه زنی بازیدیوسپورها تشکیل می‌شوند و حاوی اسپرماسی (spermatia) و ریسه‌های پذیرنده (receptive = flexous hyphae) هستند. اسپرماسی‌ها، سلول‌های جنسی نر و تک سلولی هستند و گاهی پیکنیوسپور هم نامیده شده‌اند. ریسه‌های پذیرنده همانند تریکوژین در قارچ‌های آسکومیست عمل می‌کنند. محل قرار گرفتن اسپرموگونیوم ممکن است در زیر کوتیکل، زیر اپیدرم و یا زیر پوست باشد و از نظر شکل ممکن است فلاسکی شکل، مخروطی و یا پهن و گسترده باشد. تا به حال ۱۲ تیپ مختلف مورفولوژیکی در اسپرموگونیوم شناسایی شده است و در ٦ گروه مختلف قرار داده شده‌اند. فرم فلاسکی شکل متداولترین آنها است. اسپرماسی‌ها به روش basipetal روی اسپرماتیوفورها تشکیل می‌شوند. ریسه‌های پذیرنده به صورت زوائد درازی از دیواره داخلی پیکنیوم منشا می‌گیرند و از روزنه موجود در نوک پیکنیوم خارج می‌شوند. موهای محکمی هم در قسمت دهانه پیکنیوم وجود دارند که پری‌فیز نامیده شده‌اند. اسپرماسی و ریسه پذیرنده موجود در یک پیکنیوم با هم ناسازگار بوده و قادر به تلقیح خود نیستند. انواع سازگار به وسیله عوامل مختلف مانند حشرات و قطرات باران به هم رسیده و بعد از تماس، دیواره‌ها حل شده و هسته اسپرماسی به طرف پایین ریسه‌های پذیرنده حرکت می‌کند و با رسیدن به سلول‌های تک هسته‌ای در ریسه‌های دیواره پیکنیوم، آنها را دو هسته‌ای می‌کند و عمل دو هسته‌ای شدن قارچ آغاز می‌شود. این عمل را spermatization می‌گویند. این اندام‌ها اغلب در بخش بالایی برگ تشکیل می‌شوند. در مواردی که پیکنیوم تشکیل نمی‌شود، عمل دو هسته‌ای شدن ریسه‌ها با عمل سوماتوگامی ریسه‌های سازگار در داخل بافت میزبان انجام می‌شود.

- مرحله اسیومی (aecium)

اسیوم اشاره به جوش‌ها یا تاول‌هایی در سطح میزبان دارد و شامل گروهی از سلولهای ریسه‌ای دو هسته‌ای استکه در داخل بافت پارازیته شده میزبان وجود دارند و به زنجیرهای اسیوسپوری دو هسته‌ای تبدیل می‌شوند. ما بین اسیوسپورها سلول‌های کوچک عقیم وجود دارد که سلول‌های جدا کننده (disjunctor cells) نامیده شده‌اند. جوانترین اسپور در بخش قاعده و مسن‌ترین آنها در نوک زنجیر قرار دارد. سطح خارجی اسیوسپورها دارای خار است. اسیوم‌ها معمولا به صورت دسته‌ای تشکیل می‌شوند و گاهی به نام cluster cups نامیده شده‌اند. با تشکیل اسیوسپورها، سلول‌های کناری موجود در قاعده اسیوم به طور متوالی تقسیم شده و تولید دیواره‌ای را می‌کنند که زنجیرهای اسپوری را احاطه می‌کند. به این دیواره، پریدیوم (peridium) می‌گویند. در اسیوم‌های نابالغ، پریدیوم کل زنجیرهای اسپوری را به طور کامل احاطه می‌کند و به صورت گنبدی در سطح آنها دیده می‌شود. با بلوغ اسیوم، اسپورها به پریدیوم فشار آورده، آن را پاره کرده و آزاد می‌شوند. پریدیوم پاره شده یک لایه‌ای را در کنار فنجان اسیومی تشکیل می‌دهد و در مواردی تا فاصله‌ای از بافت‌های آلوده میزبان به خارج ادامه می‌یابد (peridial lip). به

هنگام بلوغ اسیوم، سلول‌های جدا کننده تخریب شده و اسپورها از هم جدا می‌شوند. اسیوسپورها در گونه‌های دگر پایه، فقط میزبان اولیه را آلوده می‌کنند. بر اساس مشخصات پریدیوم، اسیوم‌ها را به چند فرم تقسیم کرده‌اند:

– aecidium، ساختمان‌های فنجان مانندی هستند که پریدیوم کاملا متمایزی دارند و لبه‌های آن کوتاه و راست است. سلول‌های تشکیل دهنده پریدیوم منشوری شکل بوده و اسیوسپورها به صورت زنجیری تشکیل می‌شوند و سطح آنها خار دار است. این فرم در جنس‌های *Uromyces* و *Puccinia* و همچنین شبه جنس *Aecidium* دیده می‌شود.

– roestelia، ساختمان‌های دراز و با پریدیوم کاملا تمایز یافته هستند که لبه‌های آن تا فاصله‌ای به خارج از میزبان امتداد دارند و با پاره‌شدن به طرف عقب خم می‌شوند (شبیه شاخ). سلول‌های پریدیومی باریک و دراز هستند و اسیوسپورها زنجیری و با سطح خار دار هستند. این فرم در جنس *Gymnosporangium* و شبه جنس *Roestelia* دیده می‌شود.

– peridermium، پریدیوم کاملا بزرگ و مشخص است و به صورت یک ساختمان نازک از سطح میزبان به طرف خارج بیرون زده است. سلول‌های پریدیوم باریک و دراز هستند و در جنس‌های *Cronartium, Coelosporium, Pucciniastrum* و شبه جنس *Peridermium* وجود دارد.

– caeoma، که پریدیوم ندارد و اسپورها به طور معمول از یک گروهی از سلول‌های دو هسته‌ای قاعده‌ای موجود در بافت‌های میزبان تشکیل می‌شوند و با دراز شدن زنجیرهای اسپوری، در نهایت باعث پاره شدن اپیدرم میزبان شده و اسپورها آزاد می‌شوند. اسپورها زنجیری و خار دار هستند و در جنس‌های *Melampsora, Phragmidium* و *Gymnoconia* و شبه جنس *Caeoma* دیده می‌شوند.

دو نوع دیگری از اسیوم‌ها هم گزارش شده‌اند که شامل uraecium و elatraecium هستند. در uraecium، اسیوم از نوع یوردینیوئید بوده و جوش‌ها شبیه به یوردینیوم‌ها هستند، ولی با اسیوم‌ها در ارتباط هستند و به عنوان اسیوم عمل می‌کنند. اسیوم‌ها دارای پایه بوده و سطح آنها خار دار است و از نظر مورفولوژیکی شبیه به یوردینیوسپورها هستند. در جنس‌های *Uropyxis, Pileolaria* و *Ravenelia* دیده شده است. در elateraecium، که فقط در جنس *Hiratsukamyces* دیده می‌شود، اسیوم از نوع caeoma است و پریدیوم ندارد، ولی در میان اسیوسپورها، ریسه‌های قابل ارتجاعی وجود دارد که به خارج از جوش امتداد داشته و اسپورها را با خود همراه دارند. آلودگی میزبان در اثر اسیوسپورها، منجر به تشکیل ریسه‌های دو هسته‌ای شده که به صورت بین سلولی رشد می‌کنند و تولید مکینه‌هایی می‌کنند که مکینه‌های دو هسته‌ای (dikaryotic haustoria) نامیده شده‌اند.

– مرحله یوردینیومی (uredinia)

ساختارهای جوش مانند، شبیه به آسروول و به رنگ قرمز هستند که تولید اسپورهای تکرار شونده به نام یوردینیوسپورها را می‌کنند. این اسپورها مخرب‌ترین مرحله زنگ‌ها را تشکیل می‌دهند که از ریسه‌های دو هسته‌ای تشکیل می‌شوند. به هنگام تشکیل اسپورها، سلول‌های اسپور زا جوانه‌هایی را تشکیل می‌دهند که بزرگ شده و با

تشکیل یک دیواره عرضی به دو بخش تقسیم می‌شوند. سلول بالایی بزرگ شدن را ادامه داده و تبدیل به خود اسپور می‌شود، ولی سلول پائینی به صورت یک ساختمان پایه مانند تغییر می‌یابد که به آن پایه اسپور (pedicel) می‌گویند. با تشکیل و بلوغ اسپورها، آنها از طرف داخل به اپیدرم میزبان فشار آورده و در نهایت آن را پاره می‌کنند.

یوردینیوسپورها یک سلولی، پایه دار، و با سطح خار دار بوده و در بخش داخلی دیواره دارای محل‌های باریک شده‌ای به منظور تندش اسپورها هستند. در تعدادی از زنگ‌ها، در میان یوردینیوسپورها، پارافیزها وجود دارند (*Melampsora*) و در تعدادی هم، یوردینیوم دارای پریدیوم کاملا مشخص است (*Milesia*, *Pucciniastrum*) و در تعدادی هم (*Puccinia*) هیچکدام از ساختمان‌های فوق دیده نمی‌شود. در تعدادی از جنس‌ها مانند *Coelosporium* و *Chrysomyxa*، اسیوسپورها به صورت زنجیری تشکیل می‌شوند و سطح آنها خار دار است و از نظر ظاهر شبیه به اسیوسپورها هستند و به نام aecial uredinia یا repeating aecia نامیده شده‌اند (در گونه *Gymnosporangium gaeumannii*، یوردینیوسپورها به صورت دو سلولی هستند). در تعدادی از زنگ‌ها، یوردینیوسپورها مقداری تغییر شکل پیدا کرده‌اند و دیواره آنها ضخیم شده و تیره رنگ هستند و می‌توانند مدت‌های طولانی در شرایط نامساعد دوام آورند و باعث بقا قارچ می‌شوند. به این نوع اسپورها، amphispores می‌گویند و در گونه‌های *P. vexans*، *P. atrofusca*، *Hyalospora polypodii* و گونه‌های *Urediniopsis* تشکیل می‌شوند. بر اساس مشخصات ساختمان‌های احاطه کننده، محل قرار گرفتن جوش‌ها و فرم اسپورها، ۱٤ نوع مختلف مورفولوژیکی از یوردینیوم مشخص شده است. یوردینیوسپورها در سطح گونه اساس شناسایی هستند، ولی در سطح جنس چندان اهمیت ندارند. شکل اسپور، تعداد و نحوه آرایش سوراخ‌های تندشی از صفات مهم تاکسونومیکی هستند. (در فرم‌های پیشرفته، توزیع سوراخ‌های تندش در بخش استوایی اسپور است). بعضی از یوردینیوسپورها تولید ترکیباتی می‌کنند که از جوانه زنی خود بازداری می‌کنند. این عمل سبب می‌شود که اسپورها قبل از آزاد شدن جوانه نزنند و به موثر بودن آنها به عنوان اینوکولوم کمک می‌کند (در آزمایشات اثبات بیماری‌زایی در زنگ‌ها و با استفاده از سوسپانسیون یوردینیوسپوری، شستشوی اسپورها در آب به حذف این مواد بازدارنده کمک می‌کند و عدم شستشوی آنها، ممکن است از جوانه زنی آنها بازداری کند). بعد از قرار گرفتن یوردینیوسپورها در سطح میزبان، روندهای مشخصی روی داده و منجر به آلودگی می‌شود. این روند را به سه مرحله تقسیم نموده‌اند:

– مرحله شناسایی (recognition phase)، که شامل روندهایی است که از جوانه زنی یوردینیوسپور دو هسته‌ای در سطح میزبان آغاز شده و منجر به تشکیل اپرسوریوم در سطح روزنه می‌شود.

– مرحله پیام رسانی (signal phase)، که شامل تبادل پیام بین میزبان و قارچ است.

– مرحله انگلی (parasitic phase)، که شامل جذب مواد غذایی توسط مکینه‌ها است.

در طی مرحله اول، لوله تندش حاصل از یوردینیوسپور سطح میزبان را شناسایی می‌کند و به کریستال‌های موم، لبه‌های کوتیکلی سلول‌های اپیدرمی و دیگر پیام‌ها مانند شیب pH پاسخ می‌دهد (thigmotropism). رشد جهت دار باعث افزایش شانس تماس با روزنه‌ها می‌شود. در محل تماس رشد لوله تندش متوقف شده و نوک آن به اپرسوریوم متمایز

می‌شود که در بالای روزنه قرار دارد. تمایز اپرسوریوم در بر دارنده تورم نوک ریسه، مهاجرت سیتوپلاسم و دو هسته به داخل بخش متورم، تقسیمات همزمان میتوزی هسته‌ها و تشکیل دیواره عرضی برای جدا کردن تورم از بقیه لوله تندش است. از اپرسوریوم زائده نفوذی خارج شده و وارد بافت میزبان (فضای زیر روزنه‌ای) می‌شود. زائده نفوذی در فضای زیر روزنه متورم و حجیم می‌شود و به آن substomatal vesicle می‌گویند. هسته و سیتوپلاسم از اپرسوریوم وارد آن شده و به طور همزمان تقسیم می‌شود و یک رشته‌ای شروع به رشد کردن از آن می‌کند که ریسه آلوده کننده اولیه نامیده شده است. این ریسه رشد کرده و با سلول مزوفیل تماس پیدا می‌کند. یک دیواره عرضی تشکیل شده و سلول مادری مکینه‌ای را از بقیه ریسه جدا می‌کند و تشکیل مکینه آغاز می‌شود. سلول مادری مکینه‌ای به طور محکمی به سلول میزبان و احتمالا به دلیل تولید مواد خارج سلولی توسط پاتوژن متصل می شود.زائده باریکی از سلول مادر مکینه خارج شدن و دیواره میزبان را سوراخ می‌کند و غشا سیتوپلاسمی را به طرف داخل فشار می‌دهد. نوک این زائده که توسط غشا پلاسمایی سلول میزبان پوشیده شده است متورم شده و به مکینه تمایز می‌یابد. با رشد ساختمان‌های قارچی در فضای زیر روزنه‌ای مرحله پیام دهی آغاز شده و مرحله انگلی با اخذ مواد غذایی از میزبان آغاز می‌شود.

- مرحله تلیومی (telium)

جوش‌هایی هستند که حامل اسپورهای با دیواره ضخیم و تخصص یافته به نام تلیوسپور هستند. تلیوسپورها دارای پایه بوده و در میان آنها پارافیزها وجود دارند. در بسیاری از زنگ‌ها، یوردینیوم‌ها به تلیوم‌ها تبدیل می‌شوند. تلیوم‌ها تلئومورف زنگ‌ها را تشکیل می‌دهند و بنابر این درتمام زنگ‌های کامل دیده می‌شوند. تلیوسپورها ممکن است یک، دو یا چند سلولی باشند و از سلول‌های دو هسته‌ای تلیومی تشکیل می‌شوند. هر سلول تلیوسپوری دو هسته‌ای است و در نهایت در هر سلول عمل کاریوگامی انجام می‌شود و سلول به صورت تک هسته‌ای دیپلوئید تغییر می‌یابد. در تعداد کمی از زنگ‌ها، مانند جنس‌های *Coelosporium, Cronartium, Kuhneola* و *Chrysomyxa*، تلیوسپور بلافاصله بعد از تشکیل جوانه می‌زند و به آنها leptospore می‌گویند، ولی در اغلب زنگ‌ها، بعد از طی شرایط سرمایی جوانه زنی انجام می‌شود. مورفولوژی تلیوسپورها در تفکیک جنس‌ها و خانواده‌ها مهم است. تلیوسپور ممکن است دارای پایه (pedicellate) و یا بدون پایه (sessile) باشد. همچنین ممکن است تلیوسپورها کاملا از هم جدا بوده و یا در یک ماتریکس ژلاتینی غوطه ور باشند و از کناره‌ها یا انتها به هم متصل شده و ستونک‌ها را تشکیل دهند. با جوانه زنی تلیوسپور، لوله‌ای تشکیل می‌شود که بازیدیوم نام دارد.

- مرحله بازیدیومی (basidium)

لوله‌های با رشد محدودی هستند که از جوانه زنی تلیوسپورها تشکیل می‌شوند. هسته دیپلوئید از تلیوسپور وارد بازیدیوم شده و عمل میوز در آن انجام می‌شود. هسته‌های هاپلوئید تشکیل شده از هم فاصله گرفته و با تشکیل دیواره عرضی، بازیدیوم به ٤ سلول یک هسته‌ای تبدیل می‌شود. در هر سلول، یک استریگما تشکیل شده و در نوک آن یک بازیدیوسپور گلابی یا کلیه‌ای شکل ایجاد می‌شود که با فشار از روی استریگما آزاد می‌شوند. بازیدیوسپورهای

بالغ دارای دیواره نازک بوده و فاقد تزئینات سطحی هستند. هر اسپور دارای یک زائده نافی شکل است که محل اتصال آن را به استریگما مشخص می‌کند. جوانه زنی به دو صورت مستقیم و یا غیر مستقیم است که در جوانه زنی مستقیم، لوله تندش تشکیل شده و در جوانه زنی غیر مستقیم، اسپور ثانویه تشکیل می‌شود که از نظر ظاهری شبیه به بازیدیوسپور والدی است. جوانه زنی مکرر با تولید اسپورهای پیاپی این شانس را به بازیدیوسپور می‌دهد تا اگر روی بستره نامناسب قرار گیرد، بعد از هر بار آزاد سازی امکان قرار گرفتن روی یک میزبان مناسب برای آن فراهم شود. لوله تندش ناشی از جوانه زنی تلیوسپور، دارای اپرسوریوم در انتها است که با تشکیل زائده نفوذ کننده از آن، وارد بافت میزبان شده و تشکیل مکینه‌های یک هسته‌ای را می‌کند که با رشد به صورت بین سلولی، اسپرموگونیوم‌ها تشکیل می‌شوند. بازیدیوم‌های تشکیل شده در سه گروه قرار می کیرند:

– خارجی (external)، که بازیدیوم از طریق سوراخ‌های تندش خارج شده و بازیدیوم‌ها به طور کامل در خارج از تلیوسپور تشکیل می‌شوند. – داخلی (internal)، که در اثر تقسیم محتویات خود تلیوسپور به چهار سلول بوجود می‌آیند و هر سلول جوانه زده و تولید بازیدیوسپورها را در خارج از تلیوسپور می‌کند، مانند جنس‌های *Coelosporium, Chrysospora* و *Ochropsora*.– نیمه داخلی (semi internal)، که بخشی از تلیوسپورها به قسمتی از بازیدیوم تبدیل شده و بخش‌های دیگر بازیدیوم به خارج از تلیوسپور امتداد می‌یابند، مثل جنس *Zaghouania*.

طبقه بندی زنگ‌ها

از نظر طبقه بندی، اجماع کلی در طبقه بندی زنگ‌ها وجود ندارد و از ۱۴–۲ خانواده در این راسته ذکر شده است. مورفولوژی تلیوسپور و اسپرموگونیوم در تفکیک خانواده‌ها مهم هستند: خانواده‌ها شامل *Pucciniastraceae, Coleosporiaceae, Cronartiaceae, Micronegeriaceae, Phakopsoraceae, Melampsoraceae, Chaconiaceae, Uropyxidiaceae, Pileolariaceae, Raveneliaceae, Phragmidiaceae, Sphaerophragmiaceae, Pucciniaceae* و *Pucciniosiraceae* هستند.

در خانواده *Pucciniaceae* تلیوسپورها دارای پایه بوده و در خانواده *Melampsoraceae* تلیوسپورها فاقد پایه هستند و از کناره‌ها به هم متصل شده و ستونک‌ها را تشکیل می‌دهند. در خانواده *Coelosporiaceae* بازیدیوم‌ها داخلی هستند و در *Cronartiaceae* تلیوسپورها به صورت زنجیری تشکیل می‌شوند. با توجه به اینکه طبقه بندی افراد این راسته بیشتر روی مورفولوژی تلیوم‌ها استوار است، در صورت عدم وجود تلیوسپورها، طبقه بندی آنها مشکل می‌شود. بنابر این در مواردی که فقط مراحل یوردیومی و یا اسیومی در زنگ‌ها پیدا شده‌اند، آنها را به طور موقتی در گروهی به نام uredinales imperfecti قرار داده‌اند تا تلیوسپورها مشخص شوند. شبه جنس‌های *Aecidium, Roestelia, Caeoma* و *Peridermium* نمایانگر مراحل اسیومی و شبه جنس *Uredo* نمایانگر مرحله یوردینیومی است. میزبان در شناسایی زنگ‌ها بسیار مهم است و از این رو به هنگام جمع‌آوری زنگ‌ها، باید مشخصات کامل گیاهان و نمونه‌های بخش‌های مختلف گیاه جمع آوری و مشخص شوند.

خانواده *Pucciniaceae*

جنس‌ها در این خانواده بر اساس مورفولوژی تلیوسپورها، صفات اسیومی و الگوهای سیکل زندگی تفکیک می‌شوند. تعدادی از جنس‌های مهم عبارتند از:

جنس *Uromyces*

تلیوسپورها یک سلولی و پایه دار با ضخامت انتهایی هستند. گونه‌های این جنس بیماری‌های مهمی را در تعدادی از گیاهان به ویژه روی بقولات تولید می‌کنند. زنگ لوبیا *Uromyces appendiculatus*، زنگ نخود *U. ciceris*، زنگ باقلا *U. fabae*، زنگ نخود فرنگی *U. pisi*، زنگ میخک *U. dianthi*، زنگ لوبیا چشم بلبلی *U. vignae* را می‌توان نام برد. زنگ نخود فرنگی دگر پایه و بقیه خود پایه هستند و همه ماکروسیکلیک هستند.

جنس *Puccinia*

بزرگترین جنس این خانواده است که گیاهان نهاندانه را در تمام جهان مورد حمله قرار می‌دهد. تلیوسپورها دو سلولی بوده و پایه دار هستند. البته در تعداد کمی از گونه‌ها، تلیوسپورهای یک سلولی تشکیل می‌شوند و به آنها mesospore می‌گویند، مانند گونه *P. heterospora* که روی گیاهان خانواده *Malvaceae* دیده می‌شود. *P. graminis* عامل زنگ ساقه غلات و باریک برگ‌ها است و ماکروسیکلیک و دگر پایه است. میزبان اولیه آن غلات و باریک برگ‌ها و میزبان واسطه آن زرشک و ماهونیا است. این گونه دارای چندین زیر گونه یا فرم تخصصی (*formae specialis*=f. sp.) است که از نظر پارازیتیسم روی گروههای مختلفی از غلات تخصص یافته‌اند. این فرم‌های اختصاصی از نظر مورفولوژیکی بسیار شبیه به هم هستند، اما از نظر توانایی در پارازیته کردن یک گونه میزبانی یا گروهی از گونه‌های میزبان، تفاوت دارند. *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* روی گندم، *P. g.* f. sp. *hordei* روی جو، *P. g.* f. sp. *secalis* روی چاودار و *P. g.* f. sp. *avenae* روی یولاف.

سیکل زندگی زنگ ساقه گندم به این صورت است:

بر روی گندم، آلودگی‌های اولیه توسط یوردیوسپورهای منتقل شده از مکان‌های دور دست که زنگ زودتر در آنها تشکیل شده است و یا توسط اسیدیوسپورهای تشکیل شده روی میزبان واسط انجام می‌شوند. هر دو نوع اسپور دو هسته‌ای بوده و بعد از جوانه زدن روی بافت گندم، لوله تندشی حاصله از طریق روزنه‌ها وارد بافت شده و ریسه‌ها به صورت بین سلولی رشد می‌کنند و مواد غذایی را توسط مکینه‌ها می‌گیرند، بدون اینکه میزبان را بکشند. بعد از مدتی، ریسه‌ها در زیر اپیدرم جمع شده و یوردینیوم‌ها را تشکیل می‌دهند که به صورت جوش‌های زرد تا قهوه‌ای دیده می‌شوند. بعد از تخریب اپیدرم، یوردیوسپورها آشکار شده که یک سلولی و پایه دار هستند. یوردیوسپورها به اندازه کافی اندوخته غذایی دارند تا بتوانند در مسافت‌های طولانی زنده بمانند. یوردیوسپورها دارای ٤ عدد سوراخ تندش استوایی هستند و بلافاصله قادر به جوانه زنی و افزایش آلودگی هستند. در اواخر فصل، تلیوم‌ها تشکیل می‌شوند که به صورت جوش‌های دراز و سیاه رنگ هستند و حامل اسپورهای دو سلولی پایه دار و با دیواره ضخیم می‌باشند. هر سلول تلیوسپور دارای یک سوراخ تندشی است. در هر سلول تلیوسپور عمل کاریوگامی انجام شده و سلول‌ها تک هسته‌ای دیپلوئید می‌شوند. در اوایل بهار سال بعد و با مساعد شدن شرایط آب و هوایی، هر سلول جوانه زده و تولید

پرومیسیلیوم را می‌کند. هسته دیپلوئید وارد آن شده و عمل میوز در آن روی می‌دهد و ٤ هسته با دو نوع تیپ آمیزشی ـ و + تشکیل می‌شوند. در هر پرومیسیلیوم، ۳ دیواره عرضی تشکیل شده و آن را به ٤ سلول هاپلوئید تقسیم می‌کند. در هر سلول یک عدد استریگما تشکیل شده و بر روی هر کدام یک بازیدیوسپور تشکیل می‌شود. بازیدیوسپورها با فشار آزاد شده و تنها در میزبان واسط آلودگی ایجاد می‌کنند. بازیدیوسپورها توسط باد به برگ زرشک منتقل شده، جوانه زده و تولید لوله تندش می‌کنند که به طور مکانیکی اپیدرم را سوراخ کرده و در میزبان به صورت بین سلولی رشد می‌کند(مواد غذایی توسط مکینه‌ها جذب می‌شوند). پیکنیوم‌ها در سطح بالایی برگ تشکیل شده و پیکنیوسپورها از طریق روزنه انتهایی به خارج راه می‌یابند. بعد از انتقال آنها بر روی ریسه پذیرنده سازگار، هسته اسپرماسی وارد ریسه پذیرنده شده و ریسه‌های پایینی را دو هسته‌ای می‌کنند. هسته تازه وارد شده با تقسیمات میتوزی تکثیر یافته و سلول‌های مجاور را هم دو هسته‌ای می‌کند و در نهایت اسیوم‌ها تشکیل می‌شوند. سلول‌های قاعده اسیوم به سلول‌های مادر اسیوسپور تبدیل می‌شوند که زنجیرهای اسپوری را تشکیل می‌دهند. سلول‌های قاعده‌ای پیرامونی، به صورت یک غشا در می‌آیند که اسیوسپورها را احاطه می‌کنند و پریدیوم نام دارند. اسپورها معمولا چند وجهی هستند و ذخیره غذایی کافی دارند. این اسپور ها فقط میزبان اولیه را آلوده می‌کنند.

گونه‌های مهم دیگر شامل *P. cronata* زنگ طوقه یولاف، *P. hordei* زنگ برگی جو، *P. recondita* f. sp. *tritici* زنگ قهوه‌ای گندم، *P. striiformis* زنگ زرد گندم، *P. allii* زنگ پیاز، *P. arachidis* زنگ بادام زمینی، *P. cacabata* زنگ پنبه و *P. carthami* زنگ گلرنگ است.

P. hordei زنگ برگی جو و میزبان واسط آن *Ornithogalum* است. *P. cronata* زنگ تاجی یولاف و میزبان واسط آن *Rhamnus* است. *P. recondita* عامل زنگ برگی یا قهوه‌ای چاودار است و میزبان واسط آن *Anchusa* است. *P. triticina* عامل زنگ قهوه‌ای گندم است و میزبان واسط آن *Isopyrum* است. به نظر می‌رسد که زنگ‌های زرد گندم و بادام زمینی فاقد میزبان واسط هستند. زنگ بادام زمینی تنها گونه‌ای از جنس *Puccinia* است که به بقولات حمله می‌کند و فقط از روی مرحله یوردیومی‌اش شناخته می‌شود. زنگ زرد توسط تلیوسپور و یوردیوسپورها که روی غلات تشکیل می‌شوند، مشخص می‌شود.

جنس *Gymnosporangium*

تعداد زیادی از گونه‌ها دو پایه و دمی‌سیکلیک (فاقد مرحله یوردیومی) هستند. اسپرموگونیوم‌ها و اسیوم‌ها روی گیاهان خانواده *Rosaceae* و مرحله تلیومی روی گیاهان خانواده *Juniperaceae* تشکیل می‌شوند. گونه *G. juniperi-virginianae* مهمترین گونه‌ای است که درختان سیب را آلوده نموده و خسارت زیادی وارد می‌کند و مراحل اسیومی و پیکنیومی آن روی سیب تشکیل می‌شوند. آلودگی گیاهان سدر توسط اسیوسپورهای تولید شده از برگ‌های سیب در فصل تابستان است. آلودگی تا بهار سال بعد به صورت نهان باقی می‌ماند و در این زمان گال‌های بزرگ قرمز رنگی را تولید می‌کنند که از ریسه‌های دو هسته‌ای تشکیل شده‌اند. از این گال‌های متصل به میزبان، یک

سری ساختمان‌های انگشتی شکل نارنجی رنگ و ژلاتینی تولید می‌شود که شاخ تلیومی (telial horn) نامیده شده‌اند و در سطح خود توسط تلیوسپورهای با دیواره صاف و دو سلولی پوشیده شده‌اند. بعد از جوانه زنی، پرومیسیلیوم و بازیدیوسپورها تشکیل می‌شوند که با باد پخش شده و موجب آلودگی برگ‌های سیب می‌شوند. در سطح بالایی برگ، اسپرموگونیوم‌ها و در سطح زیرین، اسیوم‌ها تشکیل می‌شوند که از نوع *Roestelia* هستند. با آزاد شدن آنها، سیکل تکرار می‌شود.

جنس *Hemileia*

در این جنس پیکنیوم و اسیوم شناخته نشده است. یوردینیوم ها در فضای زیر روزنه‌ای تشکیل شده و معمولا کلیه‌ای شکل هستند و یک طرف آنها صاف و طرف دیگر خار دار است. تلیوسپورها یک سلولی، با دیواره نازک و بدون سوراخ تندشی بوده و بلافاصله بعد از بلوغ با دراز شدن نوک اسپور جوانه می‌زنند. *H. vastatrix* عامل زنگ قهوه است که یک زنگ میکروسیکلیک و خود پایه است که موجب نابودی درختان قهوه در سیلان شده است (بازیدیوسپورها قهوه را آلوده نمی‌کنند و نقش آنها دقیقا معلوم نیست).

جنس *Phragmidium*

تلیوسپورها دارای چندین دیواره عرضی بوده و پایه دار هستند. هر سلول دارای ۳-۲ عدد سوراخ تندشی است. اسیوم‌ها از نوع *Caeoma* هستند. پیکنیوم‌ها در زیر کوتیکل تشکیل می‌شوند. یوردینیوسپورها توسط یک حلقه محیطی از پارافیزها احاطه شده‌اند. *P. mucronatum* و *P. tuberculatum* از انگل‌های مهم رزهای زینتی هستند و *P. rubidaei* به تمشک حمله می‌کند.

خانواده *Melampsoraceae*

تلیوسپورها بدون پایه بوده و از پهلو به هم متصل شده‌اند و به صورت ستون‌هایی در میزبان دیده می‌شوند. جنس‌های مهم آن *Melampsora, Cronartium, Coelosporium* و *Masseela* هستند.

جنس *Cronartium*

یک زنگ ماکروسیکلیک و دگر پایه است که اسپرموگونیوم و اسیوم بر روی کاج و یوردینیوم و تلیوم بر روی دو لپه‌ای‌ها تشکیل می‌شود. در این جنس تلیوسپورها بدون پایه بوده و از پهلو و انتها به هم وصل شده‌اند و به صورت ستون‌هایی دیده می‌شوند که از سطح زیرین برگ‌ها بیرون می‌آیند. قارچ به صورت میسیلیوم‌های مونوکاریوتیک و تک هسته‌ای در بافت‌های آلوده کاج و یا به صورت میسیلیوم‌های دیکاریوتیک در ساقه انگور فرنگی زمستانگذرانی می‌کند. اسپرموگونیوم‌ها در منطقه پوست شاخه‌های آلوده تشکیل شده و به صورت تاول‌هایی دیده می‌شوند. اسیوم‌ها در فصل بهار تشکیل شده اما بلوغ آنها با شرایط آب و هوایی تفاوت می‌کند. تاول‌های کرم رنگ که با پاره کردن اپیدرم توسط اسیوم‌ها بوجود می‌آیند، مشخصه بیماری هستند. اسیوسپورها بعد از آزاد شدن باعث آلودگی انگور فرنگی می‌شوند. یوردینیوم‌ها و تلیوم‌ها در سطح زیرین برگ تشکیل شده و یوردیوسپورها و تلیوسپورها را تولید

می‌کنند که سیکل آلودگی توسط یوردیوسپورها تکرار می‌شود. تلیوسپورها از هم جدا نشده و به همان صورت جوانه می‌زنند و تولید پرومیسیلیوم و ٤ عدد بازیدیوسپور را می‌کنند. بازیدیوسپورها با باد پخش شده و بعد از رسیدن به کاج سفید، جوانه زده و لوله تندش را تولید می‌کنند که به طرف پایین تنه و شاخه‌ها منتقل شده و تولید لکه‌های نکروتیک و فرو رفته را می‌کند و با توسعه لکه‌ها، رشد شاخه‌ها کم شده و در برابر باد شکننده می‌شوند.
اسپرموگونیوم‌ها در مرکز لکه‌ها تشکیل شده، ولی در سال‌های بعد در کناره لکه‌ها تشکیل می‌شوند. اسیوم‌ها در همان محلی که قبلا پیکنیوم‌ها تشکیل شده بودند، تشکیل می‌شوند.

جنس *Melampsora*

تلیوسپورها یک سلولی، بدون پایه و به صورت یک لایه پرچین مانند تشکیل می‌شوند. تلیوم‌ها توسط اپیدرم پوشیده شده‌اند و اسیوم‌ها از نوع *Caeoma* هستند. *M. lini* عامل زنگ کتان است که یک زنگ خود پایه و ماکروسیکلیک است. قارچ هتروتالیک است.

رده *Ustomycetes*

قارچ‌های مولد بیماری‌های سیاهک هستند. در شرایط آزمایشگاهی به صورت مخمری تکثیر یافته و در گیاهان به صورت انگلی و میسیلیومی رشد می‌کنند. هفت راسته در این رده قرار داده شده‌اند که عبارتند از: *Cryptobasidiales, Cryptomycocolacales, Exobasidiales, Graphiolales, Platygloeales, Sporidiales* و *Ustilaginales*.

راسته *Ustilaginales*

افراد این راسته گروهی از قارچ‌های بیماری‌زای گیاهی هستند که تحت عنوان قارچ‌های مولد سیاهک نامیده شده‌اند. این نام اشاره به توده‌های سیاه رنگ و گرد مانند تلیوسپورها دارد که در گیاهان آلوده تشکیل شده و ظاهری شبیه به دوده دارند. حدود ۱۳۵۰ گونه مولد سیاهک وجود دارد که در بیش از ۵۰ جنس قرار داده شده‌اند. این قارچها به ٤۰۰۰ گونه گیاه نهاندانه در بیش از ۷۵ خانواده حمله می‌کنند و نشانه‌های متنوعی را تولید می‌کنند. مشخصه مهم افراد این راسته تشکیل بازیدیوسپورهای (اسپوریدی‌های) غیر پرتاب شونده است که به طور مستقیم بر روی بازیدیوم تشکیل می‌شوند (فاقد استریگما هستند). تلیوسپورها که به نام‌های اوستیلوسپور، اوستوسپور، کلامیدوسپور، اسپورهای استراحتی و یا اسپورهای سیاهک نامیده شده‌اند به صورت بین سلولی یا انتهایی بر روی میسیلیوم‌های دیکاریوتیک تشکیل می‌شوند و تزئینات سطحی بسیار متفاوتی دارند. سیاهک‌ها انگل اختیاری گیاهان بوده و بخشی از چرخه زندگی خود را به صورت ساپروفیتی و بخش دیگر را به صورت انگلی در داخل بافت‌های گیاهان طی می‌کنند.
سیاهک‌ها دارای اهمیت اقتصادی بالایی بوده و خسارت زیادی را به بسیاری از گیاهان زراعی و زینتی وارد می‌کنند. بخش‌های مختلفی از یک گیاه مانند برگ، ساقه، ریشه و حتی بخش‌های مختلف گل‌ها مورد حمله قرار می‌گیرند. علاوه بر خسارت مستقیم به گیاهان، اسپورها ممکن است به هنگام برداشت در ماشین‌های برداشت جمع شده و

تراکم آنها موجب انفجار و آتش گرفتگی آنها شود. همچنین اسپورها می‌توانند خاصیت آلرژی زایی (حساسیت‌زا) داشته باشند. تغییر رنگ و بوی بد ناشی از دانه‌های آلوده توسط تلیوسپورهای سیاهک (به دلیل ماده شیمیایی تری متیل آمین) باعث کم شدن کیفیت و ارزش دانه‌ها می‌شود. تعدادی از سیاهک‌ها هم به عنوان موجودات مهم آزمایشگاهی برای متخصصین ژنتیک و زیست شناسان مولکولی محسوب می‌شوند، مانند *U. maydis*. یک گونه از سیاهک (به نام سیاهک بساک که توسط *Microbotryum violaceum* تولید می‌شود) به چندین علف باریک برگ از خانواده *Caryophyllaceae* حمله می‌کند و آلودگی سیستمیک را سبب می‌شود که باعث عقیم شدن کامل گیاه می‌شود. تلیوسپورها در بساک آلوده تولید می‌شوند و توسط حشرات به میزبان‌های مجاور منتقل می‌شوند.

در اغلب سیاهک‌ها، ریسه‌ها معمولا محدود به بعضی از بافت‌های میزبان هستند، ولی در بقیه ممکن است به طور سیستمیک درآیند. در تعدادی از سیاهک‌ها، آلودگی‌های چند ساله (دائمی) دیده می‌شود که پاتوژن می‌تواند زمستان را در بافت‌های میزبان بقا یابد و در شروع فصل بعدی، بافت‌های تازه رشد کرده از همان ابتدا آلوده می‌شوند (مثل سیاهک نواری برگ بعضی از چمن‌ها توسط *Ustilago striiformis*). ریسه‌های قارچ‌های سیاهک معمولا باریک، دارای دیواره عرضی و به صورت بین سلولی رشد می‌کنند. در مواردی گفته می‌شود که مکینه‌ها توسط بعضی از گونه‌ها تشکیل می‌شوند، ولی اطلاعات حاضر دلالت بر این دارد که ساختمان‌های تشکیل شده تفاوت مورفولوژیکی واضحی از ریسه‌های ساده داخل سلولی ندارند. ریسه‌ها در بسیاری از گونه‌ها به طور غیر محدود در بین و داخل سلول‌ها رشد می‌کنند، بدون اینکه سلول‌های میزبان را بکشند. در حقیقت بسیاری از سلول‌ها عکس العمل کمتری به حضور ریسه‌ها نشان می‌دهند و ممکن است رشد، تقسیم و تمایز خود را ادامه دهند، حتی اگر حاوی ریسه هم باشند. در بسیاری از گیاهان آلوده تا زمان اسپور زایی قارچ، گیاهان فاقد علائم مشخص هستند. در تعدادی ازقارچ‌های مولد سیاهک، دیواره عرضی احاطه کننده منفذ متورم شده و بنابر این تعدادی از محققین به این نوع دیواره عرضی، دیواره عرضی دولیپوری نام داده‌اند، هر چند که در آنها درپوش منفذ دیواره عرضی (SPC) وجود ندارد که از اجزا اصلی تشکیل دهنده دیواره‌های عرضی دولیپوری است. همچنین ساختمان‌های شبیه به قوس اتصال (clamp connection) در ریسه‌های تعدادی از قارچ‌های مولد سیاهک گزارش شده است، ولی اینکه آیا این ساختمان‌ها در ارتباط با تقسیمات همزمان هسته‌ای در نوک ریسه‌های در حال رشد هستند، هنوز به طور کامل ثابت نشده است.

مرحله هموکاریوتیکی قارچ‌های مولد سیاهک غیر بیماریزا هستند و به آسانی در روی محیط‌های کشت و بر روی محیط‌های غذایی ساده قابل رشد هستند. در شرایط آزمایشگاهی، هموکاریون‌ها معمولا به صورت مخمری رشد می‌کنند و با عمل جوانه‌زنی جمعیت‌هایی از سلول‌های منفرد تک هسته‌ای را تولید می‌کنند که اسپوریدیوم (sporidia) نامیده شده‌اند [در سیاهک ذرت، میسیلیوم‌های آلوده کننده در مراحل اولیه آلودگی هاپلوئید هستند و حالت دو هسته‌ای بلافاصله با آمیزش میسیلیوم‌های هاپلوئید انجام می‌شود]. بسیاری از قارچ‌های مولد سیاهک هتروتال هستند و آمیزش اسپوریدیوم‌های سازگار برای تولید دیکاریونهای بیماری‌زا ضروری است. دیکاریون‌های تعداد زیادی از گونه‌ها در محیط‌های کشت و با مقابله نمودن اسپوریدیوم‌های سازگار تولید شده‌اند ولی نگهداری

دیکاریون‌ها در محیط‌های کشت بسیار سخت است. البته در سیاهک‌های نیشکر (*Ustilago scitaminea*) و پا کوتاه گندم (*Tilletia controversa*) تلیوسپورها در محیط‌های کشت تشکیل شده‌اند. سیکل زندگی در سیاهک‌ها بسیار ساده‌تر از زنگ‌ها است. تلیوسپور بعد از جوانه زنی تولید بازیدیوم را می‌کند و روی آنها بازیدیوسپورها (گاهی به نام اسپوریدیوم) تشکیل می‌شوند. تلیوسپورها به صورت توده‌هایی تشکیل می‌شوند که به آنها سوروس (sorus) می‌گویند و ممکن است در اندام‌های مختلف یک گیاه تشکیل شوند. نشانه‌های تشکیل تلیوسپور، تشکیل تعداد زیادی از میسیلیوم در محل اسپور زایی است. در بعضی از گونه‌ها، رشد ریسه‌ها به مقدار گسترده در فضاهای بین سلولی انجام می‌شود، ولی در بقیه، ریسه‌های شدیدا منشعب و گاهی مارپیچی در داخل سلول‌های میزبان تشکیل می‌شوند که به طور مثال در *U. striiformis* دیده شده است. در این قارچ، با تشکیل تلیوسپورها سلول‌های حاوی آنها شروع به مردن می‌کنند و با تخریب تعداد زیادی از سلول‌های مزوفیل، اندازه سورها افزایش می‌یابد و به طور کامل فضای بین حلقه‌های آوندی مجاور را پر می‌کند. سورهای بالغ به صورت نوارهای سیاه رنگ و دراز دیده می‌شوند که ممکن است کل پهنک برگ را احاطه کنند. در نهایت، لایه‌های اپیدرم بالایی و پائینی برگ‌های آلوده توسط سورها پاره شده و برگ‌ها ظاهر پاره شده‌ای پیدا می‌کنند. در بسیاری از بیماری‌های سیاهک، رشد و گسترش ریسه‌های اسپور زا منجر به کلروزه شدن و یا تورم بافت‌های میزبان می‌شود. گال‌های تشکیل شده در اثر حملات قارچ سیاهک معمولی ذرت (*Ustilago maydis*)، ناشی از پر رشدی و پر تکثیری سلول‌های میزبان مدتی کوتاه قبل از اسپورزایی قارچ است. در تعداد کمی از جنس‌ها مانند *Entyloma* و *Enthorrhizae* و تعداد کمی از گونه‌های *Tilletia*، تلیوسپورها به صورت منفرد در نوک ریسه‌های ویژه اسپور زا تشکیل می‌شوند و ممکن است به هنگام بلوغ دارای یک زائده خلفی (دم مانند) به نام پدیسل (pedicell) باشند. در اغلب گونه‌ها تلیوسپورها به صورت بین ریسه‌ای از ریسه‌ها و بعد از جدا شدن آنها از هم تشکیل می‌شوند و از نظر چگونگی تشکیل شباهت بالایی با تشکیل کلامیدوسپورها دارند.

ممکن است تمام ریسه به هنگام تشکیل تلیوسپور، به تلیوسپور تبدیل شود، ولی در تعداد کمی از گونه‌ها، تعدادی از ریسه‌ها عقیم بوده و به تلیوسپور تبدیل نمی‌شوند. این میسیلیوم‌های عقیم ممکن است یک پوشش خارجی را در اطراف تلیوسپورها تشکیل دهند که به آن پریدیوم می‌گویند و یا ممکن است به صورت یک توده متراکم مرکزی تغییر یابند که به آن کولوملا می‌گویند. این اندام‌ها می‌توانند به عنوان صفات مهم تاکسونومیکی محسوب شوند. مشخصات تلیوسپورها مانند اندازه، شکل، رنگ و تزئینات سطح آنها دارای اهمیت بالای تاکسونومیکی است و از میان آنها، تزئینات سطح تلیوسپور لااقل در سطح گونه بسیار مهم است. سطح تلیوسپور ممکن است صاف، خار دار، زگیل دار یا مشبک باشد و تلیوسپورها ممکن است به صورت منفرد، دو تایی و یا به صورت مجتمع (spore balls) تشکیل شوند. توده‌های اسپوری ممکن است به سلول‌های عقیم و سلول‌های زایا متمایز شوند و تنها سلول‌های زایا قادر به جوانه زنی هستند. تلیوسپورها اندام‌های بقا قارچ بوده و قادر به بقا در خاک به مدت چندین سال هستند. جوانه زنی تلیوسپورها تحت تاثیر حرارت، رطوبت و وجود یا عدم وجود بعضی از مواد و نور است. بازیدیوسپورهای اولیه تشکیل شده گاهی به نام اسپوریدی‌های اولیه (primary sporidia) نامیده شده‌اند که بعد از میوز به طور مستقیم

روی پرومیسیلیوم (بازیدیوم) تشکیل می‌شوند. پرومیسیلیوم‌ها ممکن است ساده یا منشعب بوده، دارای یا فاقد دیواره عرضی باشند. در تعداد کمی از قارچ‌ها، بازیدیوسپور تشکیل نمی‌شود و آمیزش تنها بین خود سلول‌های پرومیسیلیوم انجام می‌شود. بازیدیوسپورها به صورت جانبی یا انتهایی روی پرومیسیلیوم بوجود می‌آیند. تعداد بازیدیوسپورهای تشکیل شده متغیر بوده و معمولا عمل جوانه زنی اتفاق می‌افتد و تعداد زیادی اسپوریدیوم ثانویه تشکیل می‌شوند که گاهی به آنها کنیدیوم می‌گویند [در موارد نادری، تعدادی از سیاهک‌ها قادر به تشکیل نوعی از اسپوریدیوم هستند که می‌تواند با فشار آزاد شود و شبیه به بالیستوسپور عمل می‌کند. مثال خوب آن *Tilletia foetida* (عامل سیاهک پنهان گندم) است که بازیدیوسپورها قادر به تشکیل دو نوع مختلف از اسپوریدیوم هستند که یک نوع آن نخی شکل بوده و با فشار آزاد نمی‌شود، ولی نوع دوم که سوسیسی شکل و یا حتی داسی شکل است، یک نوع بالیستوسپور بوده و می‌تواند با فشار آزاد شود].

طبقه بندی سیاهک‌ها

از نظر تاریخی افراد این راسته به دو خانواده *Ustilaginaceae* و *Tilletiaceae* تقسیم شده‌اند و این تقسیم بندی بر اساس نحوه جوانه زنی تلیوسپور استوار بوده است. در خانواده *Pucciniaceae*، پرومیسیلیوم دارای دیواره‌های عرضی بوده و بازیدیوسپورها به صورت کناری و انتهایی روی آن تشکیل می‌شوند، در خانواده *Tilletiaceae*، پرومیسیلیوم یک سلولی بوده و بازیدیوسپورها فقط در انتهای بازیدیوم تشکیل می‌شوند. با وجود این، شرایط محیطی می‌توانند روی جوانه زدن تلیوسپورها تاثیر بگذارند و تلیوسپورها در تعدادی از گونه‌ها، جوانه نزده‌اند. به همین دلیل *ونکی* (Vanky, 1985) تمام گونه‌ها را در خانواده *Ustilaginaceae* قرار داده است. طبقه بندی گونه‌ها بر اساس مورفولوژی تلیوسپورها، سورها، نشانه‌های ایجاد شده در میزبان و دامنه میزبانی آنها استوار بوده است. خانواده سوم به نام *Graphiolaceae* برای جنس *Graphola* ایجاد شده است که بر اساس عملکرد هسته‌ها در طی جوانه زنی اسپورها و اینکه تشکیل اسپورها شبیه به اعضا راسته *Ustilaginales* است، بوده است.

خانواده *Ustillaginaceae*

افراد این خانواده تولید پرومیسیلیومی می‌کنند که دارای دیواره‌های عرضی و چهار سلولی است. بازیدیوسپورها به طور جانبی و انتهایی بر روی روی پرومیسیلیوم تشکیل می‌شوند. پرومیسیلیوم از تلیوسپور دیپلوئید تشکیل می‌شود که به صورت یک لوله کوتاه تندشی است. هسته دیپلوئید وارد آن شده و تحت عمل میوز قرار می‌گیرد. چهار هسته تشکیل شده به طور کم و بیش یکسان در پرومیسیلیوم پخش می‌شوند و با تشکیل سه دیواره عرضی، پرومیسیلیوم به چهار سلول تبدیل می‌شود. هر کدام از هسته‌ها با تقسیم میتوزی تکثیر یافته و هسته‌های دختری وارد جوانه‌های در حال تشکیل بر روی هر سلول پرومیسیلیوم می‌شوند، در حالی که یکی از هسته‌ها در سلول پروبازیدیوم باقی می‌ماند. این عمل می‌تواند چندین بار تکرار شود. این جوانه‌ها به بازیدیوسپورها (یا

اسپوریدیوم‌های اولیه) تبدیل می‌شوند. خود بازیدیوسپورها هم با عمل جوانه زنی، تولید تعداد زیادی اسپوریدیوم ثانویه را می‌کنند. چندین جنس در این خانواده وجود دارد و شامل *Sphacelotheca*, *Ustilago* و *Tolyposporium* است.

جنس *Ustilago* جنس بزرگی است که افراد روی گیاهان خانواده گرامینه بیماری‌زا هستند و بیماری‌های مهم و خطرناکی تولید می‌کنند. گونه‌های مهم عبارتند از: *U. tritici* عامل سیاهک آشکار گندم، *U. nuda* عامل سیاهک آشکار جو، *U. maydis* عامل سیاهک معمولی ذرت، *U. scitaminea* عامل سیاهک نیشکر، *U. avenae* عامل سیاهک آشکار یولاف. در تعدادی از گونه‌ها مانند *U. nuda* و *U. tritici* بازیدیوسپور تشکیل نمی‌شود و لقاح بین انشعابات خود پرومیسیلیوم صورت می‌گیرد. در گونه *U. maydis* سیستم آمیزشی توسط دو لوکوس ژنتیکی a و b کنترل می‌شود. لوکوس a دارای دو آلل a_1 و a_2 است و به عنوان mating locus نامیده شده است، زیرا آمیزش لوله‌های آمیزشی را کنترل می‌کند. لوکوس b دارای ۲۵ آلل است و به عنوان pathogenecity locus نامیده شده است، زیرا پروتئینهای تنظیم کننده را رمز می‌کند. خود لوکوس b دارای دو ژن است که به صورت bE و bW مشخص شده‌اند.

خانواده *Tilletiaceae*

افراد این خانواده دارای پرومیسیلیومی هستند که فاقد دیواره عرضی است. هسته دیپلوئید تلیوسپور بالغ درست قبل از جوانه زدن تحت عمل میوز قرار می‌گیرد. بعد از ۵–۲ بار تقسیم میتوزی، هسته‌های هاپلوئید وارد پرومیسیلیوم شده و معمولا ۸ اسپوریدیوم در نوک پرومیسیلیوم تشکیل می‌شود. هر هسته وارد یکی از اسپوریدیوم‌ها می‌شود. در داخل اسپوریدیوم، هسته تقسیم میتوزی انجام داده و یکی از هسته‌های تشکیل شده

به پرومیسیلیوم برمی‌گردد و هسته دوم در داخل اسپوریدیوم باقی می‌ماند. اسپوریدیوم‌های سازگار در همان حالی که روی پرومیسیلیوم قرار دارند، دو تا دو تا جفت شده (با تشکیل اندام H) و پلاسموگامی انجام می‌شود. بعد از پلاسموگامی، در روی یکی از شاخه‌های H اسپوریدیوم ثانویه هلالی شکل تشکیل می‌شود که دارای دو هسته است. هر کدام از هسته‌ها با تقسیم میتوزی تکرار شده و یکی از هسته‌ها دوباره به داخل بخش اولیه H وارد می‌شوند. با جوانه زنی اسپوریدیوم ثانویه، ریسه دو هسته‌ای تشکیل می‌شود و میزبان را آلوده می‌کند و میسیلیوم‌های موجود در میزبان دوباره تلیوسپورها را تشکیل می‌دهند. جنس‌های مهم عبارتند از:

جنس *Tilletia*

چندین گونه دارد. *T. caries* و *T. foetida* هر دو عامل سیاهک پنهان گندم هستند. در گونه اول سطح تلیوسپور خار دار بوده و در گونه دوم تلیوسپور صاف است. *T. controversa* عامل سیاهک پاکوتاه گندم است و سرما دوست بوده و در دمای ۱۲–۶ درجه سانتیگراد تولید بیماری می‌کند. *T. barclayana* عامل سیاهک برنج است. *T.*

indica عامل سیاهک هندی گندم است که بر روی پرومیسیلیوم تعداد زیادی اسپوریدیوم تشکیل می‌شود. این قارچ امروزه به جنس *Neovossia* منتقل شده است.

جنس *Urocystis*

در این جنس تلیوسپورها به صورت گروهی جمع شده و تشکیل توپ‌های اسپوری (spore balls) را می‌دهند که دارای ٤-١ اسپور هستند. در اطراف هر اسپور یک لایه محیطی از سلول‌های عقیم قرار گرفته است. *U. cepulae* عامل سیاهک پیاز و *U. tritici* عامل سیاهک برگی گندم هستند.

جنس *Entorrhizae*

افراد این جنس ریشه گیاهان خانواده *Cyperaceae* و *Juncaceae* را آلوده می‌کنند و تنها صفت مشخصه این بیماری تولید جوش‌های گال مانند روی ریشه‌ها است.

خانواده *Graphiolaceae*

افراد این خانواده انگل نخل‌ها هستند. جوش‌ها در زیر اپیدرم میزبان تشکیل می‌شوند و با پاره کردن اپیدرم اسپورها آشکار می‌شوند. یک پریدیوم تیره رنگ بیرونی وجود دارد که بخش مرکزی اسپور زا را احاطه می‌کند و ممکن است تا فاصله‌ای به خارج از حاشیه پریدیوم باز شده امتداد داشته باشد. یک پریدیوم داخلی به رنگ روشن هم ممکن است موجود باشد. اسپورها به صورت زنجیرهای موازی تشکیل شده و از کناره‌ها جوانه می‌زنند و هر کدام ٤-٢ یا بیشتر اسپوریدیوم تشکیل می‌دهند. علاوه بر زنجیره اسپورها و اسپوریدیوم‌ها، حلقه‌های ریسه‌های عقیم در کل زنجیر اسپورها وجود دارند. دو جنس *Graphiola* و *Stylina* گزارش شده‌اند. در جنس *Graphiola*، دستجات ریسه‌های عقیم بین اسپورها وجود دارند و ریسه‌های اسپور زا به هنگام بلوغ به تک سلول‌های تشکیل دهنده‌شان تبدیل می‌شوند، ولی در جنس *Stylina*، ریسه‌های عقیم بین اسپورها وجود ندارند و ریسه‌های اسپور زا به هنگام بلوغ، به تک سلول‌های تشکیل دهنده‌شان تبدیل نمی‌شوند. گونه *Graphiola phoenicis* بر روی برگ‌های نخل زینتی متداول است.

تفاوت‌های اجمالی سیاهک‌ها و زنگ‌ها

صفات مورد مقایسه	زنگ‌ها	سیاهک‌ها

تعداد اسپوریدی	٤ عدد	غیر محدود
استریگما	وجود دارد	وجود ندارد
مکانیسم آزاد شدن	فعال	غیر فعال
قوس اتصال	وجود ندارد	وجود دارد
پارازیتیسم	انگل اجباری	انگل اختیاری
اندم‌های جنسی	وجود دارند	وجود ندارند
دگر پایه بودن	معمول است	وجود ندارد
پلی‌مورفیسم	مشخص است	وجود ندارد
اسپورهای کامل	انتهایی	بین ریسه‌ای

دیگر راسته‌های قارچ‌های بازیدیومیکوتا

تعدادی از محققین بعضی از راسته‌های بازیدیومیکوتا را به طور جداگانه مورد بررسی قرار داده‌اند. مورفولوژی بازیدیوم، ترکیبی از صفات ریز ساختاری و ترادف بازهای rDNA برای تفکیک و تمایز این راسته‌ها استفاده شده‌اند. تعدادی از این راسته‌ها با *Hymenomycetes* خویشاوندی دارند و شامل راسته‌های *Tremellales, Dacrymycetales, Auriculariales, Tulasnellales* و *Ceratobasidiales* هستند. تعدادی از راسته‌ها با قارچ‌های مولد زنگ خویشاوندی دارند و شامل راسته‌های *Sporidiales* و *Septobasidiales* هستند و بقیه با قارچ‌های مولد سیاهک‌ها خویشاوندی دارند و شامل راسته *Exobasidiales* و تعداد کمی از قارچ‌های با منفذ ساده که قبلا در راسته *Auriculariales* قرار داده می‌شدند، است. راسته‌هایی که با هیمنومیست‌ها خویشاوندی دارند، در مجموع تحت نام قارچ‌های ژله‌ای (jelly fungi) نامیده شده‌اند که به دلیل ماهیت ژلاتینی بازیدیوکارپ آنها است.

واژه شناسی استفاده شده برای توصیف بخش‌های مختلف بازیدیوم به این صورت است: هیپوبازیدیوم (hypobasidium)، که بخش قاعده‌ای بازیدیوم است و زوائد دراز و نوک تیز حاصل از آن که در نوک خود حامل بازیدیوسپورها است، اپی‌بازیدیوم (epibasidium) و بخش بسیار کوتاه نوک این زوائد به عنوان استریگما (sterigma) نامیده شده است. هیمنیوم در این قارچ‌ها بسیار ساده بوده، بازیدیوم‌ها قادر به بقا در شرایط نامساعد محیطی هستند و بازیدیوکارپ‌ها قادر به تحمل چندین دوره خیس شدن و خشک شدن هستند و هنوز قادر به تولید چندین محصول از بازیدیوسپور هستند.

راسته *Tremellales*

افراد این راسته یک خط سیر کاملا مشخص داشته و زودتر از بقیه اشتقاق پیدا کرده‌اند. مشخصات کلی آنها چنین است:

– سیکل زندگی دو شکلی دارند که مرحله مخمری به صورت هاپلوئید و مرحله ریسه‌ای به صورت دیکاریوتیک است و دارای قوس اتصال هستند.– بازیدیوم‌ها از نوع tremelloid هستند، یعنی بازیدیوم چهار سلولی بوده ولی دیواره‌های تفکیک کننده سلول‌ها از نوع **طولی** هستند.– سیستم آمیزشی از نوع دو عامله تغییر یافته است که لوکوس A دارای ۲ آلل و لوکوس B دارای چندین آلل است.– دیواره عرضی از نوع دولیپوری و دارای سیستم غشایی کیسه‌ای شکل است.

هفت خانواده و ۱۷ جنس در این راسته شناسایی شده‌اند. اغلب آنها انگل قارچ‌های آسکومیکوتا یا بازیدیومیکوتا هستند. بسیاری از گونه‌های انگل، اندام‌هایی به نام انشعابات مکینه‌ای (haustorial branches) تولید می‌کنند که به ریسه‌های میزبان چسبیده و وارد آنها می‌شوند. در *Tetragoniomyces uliginosus* که انگل قارچ *Rhizoctonia* است و در تعدادی از گونه‌های انگل جنس *Tremella*، غشا پلاسمایی انشعابات مکینه‌ای قارچ انگل و ریسه‌های میزبان از طریق سوراخ‌های ریزی در دیواره‌های آنها به هم متصل می‌شوند و پروتوپلاست دو گونه به طور مستقیم به هم تماس می‌یابند. *Tremella mesentrica* بازیدیوکارپ لب دار، ژلاتینی و زرد براق داشته و در هوای مرطوب روی کنده‌های مرده تشکیل می‌شود. در *T. fuciformis* بازیدیوکارپ از چندین لب تشکیل شده و بازیدیوکارپ بزرگ و سفید رنگ تا گاهی شفاف است. هیمنیوم در هر دو سطح لب تشکیل می‌شود. این گونه به طور پرورشی به عنوان غذا کشت شده و در چین به عنوان دارو استفاده شده است. بازیدیوسپورها با عمل جوانه زنی تولید تعداد زیادی سلول مخمری می‌کنند و با آمیزش سلول‌های سازگار، ریسه‌های دیکاریوتیک با قوس اتصال تشکیل می‌شوند و سیکل ادامه می‌یابد.

Wells (1994) افراد خانواده *Filobasidiaceae* را هم در این راسته قرار داده است. مطالعات محققین بعدی درستی این کار را ثابت نمود. افراد این خانواده فاقد بازیدیوکارپ ماکروسکوپی هستند و با وجودی که دیواره عرضی دولیپوری هم تشکیل می‌دهند، ولی فاقد درپوش منفذ دیواره عرضی (SPC) هستند. سلول‌های مخمری و دیکاریونهای میسیلیومی با قوس‌های اتصال تشکیل می‌شوند. سه جنس در این خانواده قرار دارند که عبارتند از: *Cystofilobasidium* که تلیوسپور تولید نموده، بازیدیوم از نوع هولوبازید، بازیدیوسپور انتهایی و فاقد استریگما است. *Filobasidium* که فاقد تلیوسپور بوده، هولوبازیدیوم باریک، بازیدیوسپور انتهایی و بدون استریگما و اسپورها غیر زنجیری هستند. *Filobasidiella* که فاقد تلیوسپور بوده، هولوبازیدیوم باریک، بازیدیوسپور انتهایی و بدون استریگما و اسپورها زنجیری هستند.

Filobasidiella neoformans مرحله جنسی پاتوژن انسانی به نام *Cryptococcus neoformans* است و یک گونه هتروتال بوده و دو تیپ آمیزشی a و α دارد. سلول‌های هاپلوئید از طریق جوانه زدن تکثیر یافته و کلنی‌های سفید تا کرم رنگ، صاف و لزج روی محیط آگاری تولید می‌کنند. آمیزش آنها منجر به تولید ریسه دیکاریوتیک می‌شود که دارای قوس اتصال است. این ریسه‌ها تولید بازیدیوم‌های انتهایی گرزی شکل تا نیم کروی را می‌کنند و زنجیرهای بازیدیوسپوری از چهار نقطه روی بازیدیوم به صورت basipetal تولید می‌شوند. اسپورها خشک و فاقد

کپسول هستند، اما سلول‌های حاصل از جوانه زنی، توسط یک غشا بی رنگ یا کپسول پوشیده شده‌اند که از جنس موکو پلی‌ساکارید است. بیماری تولید شده توسط این قارچ، cryptococcosis نامیده شده است و با ورود قارچ به داخل ریه‌های بیمار در ریه مستقر شده و تمایل زیادی به عبور از خون و رسیدن به مغز دارد و در مواردی باعث مرگ بیمار می‌شود. این بیماری در مبتلایان به بیماری ایدز بسیار شایع است.

راسته *Auriculariales*

افراد این راسته به دلیل تولید بازیدیوم‌های auricularioid از بقیه راسته‌ها متمایز می‌شوند. این بازیدیوم‌ها توسط دیواره‌های عرضی به ٤ سلول تقسیم می‌شوند. از هر کدام از سلول‌ها یک زائده بلندی تشکیل می‌شود که در جهت محور طولی بازیدیوم است. به این زائده‌ها اپی‌بازیدیوم و یا استریگما هم می‌توان گفت. تعدادی از صفات دیگر این راسته عبارتند از: دیواره عرضی از نوع دولیپوری و با SPC کاملا مشخص، ولی بدون سوراخ و به صورت یک تکه است. میسیلیوم‌های هاپلوئیدی و دیکاریوتیکی تولید می‌کنند. در بسیاری از افراد سیستم آمیزشی از نوع دو عامله است.

این راسته بزرگترین راسته قارچ‌های ژله‌ای است که ٦ خانواده و ٣٠ جنس دارد و اغلب به صورت ساپروفیتی رشد می‌کنند. در بسیاری از گونه‌ها بازیدیوکارپ روی چوب‌ها، شاخه‌های مرده و کنده‌ها تشکیل می‌شود. بازیدیوکارپ‌ها معمولا گوش مانند بوده، به رنگ قهوه‌ای کهربایی و قطر ١٥–١٠ سانتیمتر هستند. در تعدادی از آنها، بازیدیوکارپ خوراکی است. ریسه‌های دیکاریوتیک دارای قوس اتصال هستند.

در جنس *Phlogiotis*، بازیدیوکارپ شبیه به نیمه قیف بوده و به رنگ صورتی تا قرمز مایل به نارنجی روشن است. بازیدیوم‌ها در سطح بیرونی قیف تشکیل می‌شوند. در جنس *Pseudohydnum*، بازیدیوکارپ دارای پایه بوده و کلاهک باد بزن مانندی دارد. در سطح زیرین کلاهک، زوائد دندان مانندی وجود دارد که توسط بازیدیوم‌ها پوشیده شده‌اند. کلاهک سفید تا شفاف است. در جنس *Tremellodendron*، بازیدیوکارپ راست بوده و شدیدا منشعب است و تا حدی شبیه به قارچ‌های مرجانی است. جنس‌های دیگر شامل *Auricularia, Exidia* و ... هستند.

راسته *Dacrymycetales*

افراد این راسته از پوسانندگان قهوه‌ای چوب‌ها هستند و در روی چوب‌های سوزنی برگان که در نیمکت‌های پارک‌ها استفاده شده‌اند، تشکیل می‌شوند. بازیدیوکارپ‌های ژله‌ای آنها معمولا زرد رنگ بوده و این رنگ به دلیل کاروتنوئیدها (نه بتا کاروتن) است. تنوع بالایی در مورفولوژی بازیدیوکارپ دیده می‌شود. در تعدادی از گونه‌ها بازیدیوکارپ فاقد پایه بوده و به صورت بالشتکی شکل دیده می‌شود و در بقیه به صورت پهن، فنجانی شکل، راست و اشکال دیگر است (نور برای تشکیل رنگدانه در بازیدیوکارپ ضروری است). صفت مهم افراد این راسته تشکیل بازیدیوم‌های یک سلولی است که به صورت چنگال دو شاخه هستند و در روی هر استریگما فقط یک بازیدیوسپور تشکیل می‌شود. دیواره عرضی دولیپوری و SPC فاقد سوراخ است. در بسیاری از گونه‌ها بازیدیوسپورها بعد از آزاد شدن به چندین

قسمت تقسیم می‌شوند که هر کدام از این قسمت‌ها با جوانه زدن ممکن است تشکیل میسیلیوم و یا تشکیل میکروکنیدیوم‌ها را بدهند (اسپورهای ثانویه پرتاب شونده تشکیل نمی‌شوند). ۷ جنس در این راسته مشخص شده است که بر اساس مورفولوژی بازیدیوکارپ از هم متمایز می‌شوند.

در جنس *Dacrymyces*، بازیدیوکارپ‌ها بالشتکی شکل و دارای سطح صاف یا چروکیده هستند و بافت آنها ژلاتینی است. در جنس *Calocera*، بازیدیوکارپ باریک بوده و رو به سمت انتها باریک می‌شود و معمولا منشعب و براق هستند. از گونه‌هایی که به خوبی مطالعه شده است *Dacrymyces deliquescens* است که بازیدیوسپورهای این گونه دراز، خمیده و یک هسته‌ای بوده و به هنگام جوانه‌زنی توسط ۳ دیواره عرضی به ٤ سلول تقسیم می‌شوند. بازیدیوسپورها به دو صورت جوانه می‌زنند. یک یا چندین کنیدیوم کوچک از هر سلول بازیدیوسپور جوانه می‌زند. این کنیدیوم‌ها بعد از جوانه زنی میسیلیوم را تولید می‌کنند. در مواردی خود سلول‌های بازیدیوسپور به طور مستقیم جوانه زده و تولید میسیلیوم تک هسته‌ای را می‌کنند. مکانیسم تشکیل ریسه دیکاریوتیک معلوم نیست، ولی بعد از تشکیل ریسه دیکاریوتیک، در نهایت بازیدیوکارپ تشکیل می‌شود. بازیدیوکارپ‌ها در اول نارنجی بوده و بعدا به رنگ زرد درمی‌آیند. اندام‌های باردهی نرم و ژلاتینی بوده و از ریسه‌های دیکاریوتیک با قطر کوچک (و با قوس اتصال) تشکیل شده‌اند و توسط مواد ژلاتینی احاطه شده‌اند. در طی دو سال اول تشکیل بازیدیوکارپ، بازیدیوسپورها تشکیل نمی‌شوند، بلکه اوئیدیوم‌های دو هسته‌ای بر روی اوئیدیوفورها تشکیل می‌شوند. با جوانه زنی اوئیدیوم‌ها، ریسه‌های دیکاریوتیک تشکیل می‌شوند. بازیدیوم‌ها معمولا در بازیدیوکارپ‌های ٤-۳ ساله شروع به تشکیل شدن می‌کنند و از نوک ریسه‌های دو هسته‌ای بوجود می‌آیند که به صورت لایه هیمنیومی دیده می‌شوند. بازیدیوم‌ها به صورت چنگال دو شاخه هستند و نوک آنها از لایه ژلاتینی بیرون زده است. از چهار هسته ناشی از تقسیم میوزی، دو هسته وارد بازیدیوسپورها شده و دو هسته باقیمانده تخریب شده و از بین می‌روند. بازیدیوسپورها سیکل را دوباره تکرار می‌کنند.

راسته *Ceratobasidiales*

افراد این راسته هولوبازیدیوم‌هایی را تولید می‌کنند که دارای چهار اپی‌بازیدیوم مشخص یا استریگما هستند. بازیدیوسپورها از نوع تکرار شونده هستند. SPC دارای سوراخ است. ٦ جنس در این راسته مشخص شده‌اند که *Ceratobasidium* و *Thanatephorus* مهمترین آنها هستند. *C. anceps* روی تعدادی از گیاهان از جمله سرخس‌ها انگل است، ولی بقیه گونه‌ها در جنس‌های *Thanatephorus* و *Ceratobasidium* با ارکیده‌های خشکی زی ارتباط میکوریزی دارند. *T. cucumeris* مرحله جنسی پاتوژن خطرناک خاکزی *Rhizoctonia solani* است که قادر به حمله به تعدادی از گیاهان و تولید بیماری‌های مختلف پوسیدگی ریشه، شانکر، مرگ گیاهچه، پوسیدگی میوه و حتی بیماری‌های اندام‌های هوایی است. اسکلروت‌های کاذب آن می‌توانند تا چندین سال در خاک زنده باقی بمانند. ریزوکتونیاها به عنوان قارچهای با میسیلیوم عقیم شناخته می‌شوند که دارای چندین صفت

مشخصه هستند، مانند: الگوی انشعاب قائمه یا حاده در ریسه‌ها، دارا بودن دیواره عرضی دولیپوری، نداشتن قوس اتصال و باریک شدن ریسه در محل انشعابات. بسته به گونه قارچ، هر کدام از ریسه‌ها ممکن است دارای ۱، ۲ و یا چند هسته باشند. بر اساس توانایی ریسه‌ها در آناستوموز با هم، چندین گروه مختلف آناستوموزی مشخص شده‌اند.

راسته *Tulasnellales*

افراد این راسته تیپ بازیدیومی کاملا مشخص دارند. بازیدیوم گرزی شکل بوده و قبل یا بعد از میوز، چهار زائده اسپور مانند کروی یا تخم مرغی که اپی‌بازیدیوم یا استریگما نامیده شده‌اند، در بخش گرزی شکل تشکیل می‌شوند. در شرایط مناسب هر زائده به یک اندام لوله‌ای تبدیل می‌شود که در نوک خود حامل بازیدیوسپور است. این بازیدیوسپورها قادر به تولید اسپورهای ثانویه هستند و با فشار آزاد می‌شوند. این راسته شامل افراد ساپروفیت است و تعدادی هم با ارکیده‌ها دارای ارتباط میکوریزی هستند. *Gloeotulasnella calospora* یک گونه میکوریز است و دارای پراکنش وسیع است که مرحله میسیلیومی آن *Rhizoctonia* است. یک خانواده با ٤ جنس مشخص شده است و جنس‌های دیگر شامل *Tulasnella, Pseudotulasnella, Stilbotulasnella* هستند. بسیاری از گونه‌ها تولید بازیدیوکارپ‌هایی می‌کنند که چندان مشخص نیستند و چرم مانند، پهن و یا شبیه تار عنکبوت هستند. در گونه *Tulasnella araneosa*، SPC فاقد سوراخ است.

بازیدیومیکوتای با دیواره عرضی ساده

راسته *Sporidiales*

این راسته برای قرار دادن مخمرهای بازیدیومیستی توسط Moore (1980) ایجاد شد. تعدادی از محققین افراد این راسته را به عنوان مخمرهای تولید کننده تلیوسپور طبقه بندی نموده‌اند. جنس *Rhodosporidium* به عنوان مرحله جنسی *Rhodotorula glutinis* توصیف شده که در راسته *Cryptococcoales* از قارچ‌های ناقص طبقه بندی می‌شد. سیکل زندگی *Rhodosporidium sphaerocarpum* به این صورت است:

کلنی مخمری تولید شده به رنگ نارنجی تا قرمز است. سلول‌های تشکیل دهنده کلنی‌ها، یک هسته‌ای و هاپلوئید بوده و با جوانه زنی تکثیر می‌یابند. دیواره سلولی در محل زخم جوانه‌ها به صورت چند لایه‌ای دیده می‌شود (مخمرهای آسکومیستی در محل زخم جوانه‌ها به صورت یک لایه هستند). سلول‌های سازگار به صورت دو تایی با هم جفت شده و تشکیل میسیلیوم دیکاریوتیک را می‌کنند که دارای قوس اتصال هستند. میسیلیوم‌های دو هسته‌ای در نهایت تولید تلیوسپورهای بین و انتهای ریسه‌ای را می‌کنند که در آنها کاریوگامی اتفاق می‌افتد. بعد از جوانه زدن تلیوسپور، میوز روی داده و پرومیسیلیوم دیواره دار می‌شود. بازیدیوسپورها تشکیل شده و با جوانه زنی سلول‌های مخمری هاپلوئیدی (بلاستوکنیدیوم‌ها) را تشکیل می‌دهند. به دلیل تشکیل تلیوسپور، تعدادی از محققین این قارچ‌ها را با سیاهک‌ها طبقه بندی می‌کنند، ولی ترادف بازهای rDNA خویشاوندی آنها را با زنگ‌ها نشان می‌دهد. گونه *Aessosporon salmonicolor* که مرحله جنسی مخمر *Sporobolomyces salmonicolor* است، به

عنوان مخمر آئینه‌ای شناخته شده است و اغلب از برگهای گیاهان آلوده به زنگ و سیاهک جدا شده است. در جنس *Aessosporon* بالیستوسپورها در نوک استریگما تشکیل می‌شوند که از سلول‌های رویشی منشا گرفته‌اند.

راسته *Septobasidiales*

این راسته دارای ۱۷۰–۱۶۰ گونه است که در جنس‌های *Septobasidium* و *Uredinella* قرار دارند. هر دو جنس ارتباط همزیستی اجباری با شپشک‌ها دارند. بازیدیوکارپ‌ها خشک، پوسته‌ای و غیر ژله‌ای هستند. با وجودی‌که بازیدیوم‌ها دارای دیواره عرضی هستند، ولی به دلیل نداشتن قوس اتصال و عدم وجود دیواره عرضی دولیپوری از راسته *Auriculariales* متمایز می‌شوند. دیواره عرضی شبیه به دیواره عرضی قارچ‌های مولد زنگ می‌باشد. همچنین تلیوسپورهای با دیواره ضخیم تولید می‌کنند که به عنوان پروبازیدیوم عمل می‌کند، ولی ترادف بازهای rDNA، آنها را در کنار قارچ‌های مولد زنگ قرار داده است.

در جنس *Septobasidium* بازیدیوسپورها در طی شرایط آب و هوایی مرطوب تشکیل می‌شوند. بازیدیوسپورها با تماس به بدن حشرات به آن می‌چسبند و بعد از جوانه زنی، ریسه‌ها وارد بدن حشرات شده و به صورت بین سلولی رشد می‌کنند. از این ریسه‌ها، یک سری مکینه‌های مارپیچی تشکیل می‌شوند که مواد غذایی را جذب می‌کنند. آناستوموز ریسه‌های سازگار موجب تشکیل ریسه‌های دیکاریوتیک شده و بعد از خروج از سطح میزبان، در سطح خارجی بدن حشره یک پوشش ریسه‌ای را تشکیل می‌دهند. ریسه‌ها با جذب مواد غذایی رشد خود را ادامه داده و ساختمان‌های ویژه‌ای را تشکیل می‌دهند که fungal garden نامیده شده است. این اندام دارای اطاقک‌ها و کانال‌هایی است که چند ساله هستند. حشرات معمولا نمی‌میرند، بلکه عقیم باقی می‌مانند. در بخش بیرونی این اندام، لایه هیمنیومی تشکیل می‌شود که شامل بازیدیوم‌ها و ریسه‌های عقیم است. پروبازیدیوم‌ها با دیواره ضخیم بوده و دو هسته‌ای هستند و شبیه به تلیوسپور زنگ‌ها است. کاریوگامی در پروبازیدیوم انجام می‌شود و بعد از تشکیل متابازیدیوم، هسته دیپلوئیدی وارد آن شده و با عمل میوز، چهار هسته هاپلوئیدی و در نهایت ٤ بازیدیوسپور تشکیل می‌شود.

در جنس *Uredinella*، قارچ محدود به تک حشرات بوده و یک ساله است. لایه بیرونی هیمنیوم از پروبازیدیوم‌های اولیه تخم مرغی تا گرزی شکل تشکیل شده است که تلیوسپور نامیده شده‌اند. آنها دو هسته ای بوده و با کاریوگامی به حالت دیپلوئید تبدیل می‌شوند. علاوه بر بازیدیوم‌ها، اسپورهای دو هسته‌ای دیگری تشکیل می‌شوند که یوردینیوسپور نامیده شده‌اند. این جنس از نظر فیلوژنتیکی خیلی مهم است، چون رابط بین *Septobasidiales* و *Uredinales* است.

راسته *Exobasidiales*

راسته کوچکی است که روی گیاهان گلدار به صورت انگل زندگی می‌کند و در مجموع به عنوان انگل‌های گیاهی تشکیل دهنده گال نامیده شده‌اند. این قارچ‌ها مخصوصا بر روی گیاهان خانواده‌های *Theaceae,*

Commelinaceae و *Ericaceae* خسارتزا هستند و تشکیل گال بیشتر به دلیل هیپرتروفی سلول‌های میزبان است که بافت آلوده به رنگ قرمز درمی‌آید. بازیدیوم یک سلولی و با چهار بازیدیوسپور است که به صورت یک لایه هیمنیومی در خارج از بافت میزبان دیده می‌شود و فاقد بازیدیوکارپ مشخص است. افراد این گروه تمایل زیادی به تولید بازیدیوسپورهای با دیواره عرضی نشان می‌دهند و جوانه زنی غیر مستقیم داشته و اسپورهای ثانویه را تولید می‌کنند. دیواره عرضی ساده و تمایل بعضی از گونه‌ها برای رشد به صورت مخمری در محیط‌های کشت افراد این راسته را از بقیه راسته‌ها جدا می‌کند. یک خانواده *Exobasidiaceae* و ۵ جنس وجود دارد که شناخته شده‌ترین آنها *Exobasidium* است. بسیاری از افراد این جنس موجب تشکیل گال روی برگها، گل‌ها و ساقه‌های میزبان می‌شوند [گونه *Exobasidium vexans* عامل تاولی شدن برگ چای است. در سطح برگ‌ها تشکیل لکه‌های کوچک تاول مانند را می‌کند که به دلیل حمله دیگر پاتوژن‌ها، منجر به مرگ برگ‌ها و شاخه‌ها می‌شوند. این بیماری در نواحی تولید چای در آسیا اندمیک بوده و خسارت شدیدی وارد می‌کند و خوشبختانه در ایران گزارش نشده است. *E. vaccini* عامل برگ قرمزی ذغال اخته است و به ریزوم‌های میزبان حمله کرده و در گیاه سیستمیک می‌شود. برگ‌ها در شاخه‌های آلوده به رنگ قرمز تغییر می‌یابند و سطح زیرین برگ توسط یک لایه‌ای از رشد قارچی که شامل بازیدیوم‌ها و بازیدیوسپورها است، احاطه می‌شود. برگ خم شده و می‌میرد و از گیاه می‌افتد].

گونه‌های این جنس تولید ریسه‌های بین سلولی، باریک و منشعب را می‌کنند که فاقد قوس اتصال بوده و دیواره عرضی ساده و با یک سوراخ مرکزی است. مکینه‌های کوتاه و لب دار در تعدادی از گونه‌ها تشکیل می‌شوند که با مکینه‌های قارچ‌های دیگر متفاوتند. هر لب مکینه‌ای دارای یک جسم داخل سلولی غشایی است و به صورت یک ساختار کلاهک مانند در انتهای لب مکینه‌ای قرار دارد. ریسه‌های بین سلولی در نهایت اپیدرم میزبان را شکافته و به صورت یک لایه‌ای مرکب از بازیدیوم‌ها در سطح آن قرار می‌گیرند. تعداد بازیدیوسپورها در هر بازیدیوم متفاوت بوده و از ۸-٤ عدد متغیر است. بازیدیوسپورها به شکل موز بوده و به طرف هم خم می‌شوند. هر اسپور دارای hilum کاملا مشخص است. بازیدیوسپورها با فشار آزاد شده و توسط یک یا چند دیواره عرضی به چند قسمت تقسیم می‌شوند. جوانه زنی با تولید ریسه یا اسپور ثانویه همراه است. گونه‌های این جنس هموتال هستند. تعدادی از محققین بر تشابهات جنس‌های *Exobasidium* و *Taphrina* تاکید کرده‌اند. هر دو جنس انگل گیاهان گلدار بوده و گال تولید می‌کنند که از نظر ظاهر شبیه به هم هستند. در هر دو ریسه‌ها به صورت بین سلولی بوده و هی‌منیوم در سطح میزبان تشکیل می‌شود. البته ممکن است این شباهت به دلیل تکامل موازی آنها بوده و اهمیت فیلوژنتیکی نداشته باشد.

شاخه زیگومیکوتا (*Zygomycota*)

گروهی از قارچهای عالی هستند که به دو رده *Zygomycetes* و *Trichomycetes* طبقه بندی شده‌اند. تریکومیست‌ها گروهی از قارچ‌های حقیقی هستند که از نظر اکولوژیکی و مورفولوژیکی از بقیه قارچ‌ها متفاوت بوده و محل دقیق آنها در میان قارچ‌ها به درستی شناخته نشده است، هر چند که در شاخه زیگومیکوتا قرار داده شده‌اند.

مشخصه اصلی افراد رده زیگومیست تولید اسپور جنسی (استراحتی) با دیواره ضخیم به نام زیگوسپور (zygospore) است. زیگوسپور در داخل زیگوسپورانژیوم بوجود می‌آید و بعد از آمیزش دو گامتانژیوم تشکیل می‌شود. به دلیل عدم تشکیل زیگوسپور توسط تمام افراد این خانواده، تعدادی از صفات مورفولوژیکی، بیولوژیکی و اکولوژیکی برای توصیف رده استفاده شده‌اند. این صفات عبارتند از: وجود ریسه‌های coenocytic (فاقد دیواره‌های عرضی منظم)، تولید مثل غیر جنسی با اسپورانژیوسپور و عدم وجود سلول‌های متحرک و سانتریول. در اغلب افراد این گروه، تاکید عمده بر روی تولید مثل غیر جنسی بوده و اغلب کلیدها فقط بر اساس صفات مورفولوژیکی تولید مثل غیر جنسی استوار است.در این گروه چهار خط سیر فیلوژنتیکی مشخص شده است.

۱- اغلب گونه‌ها میسیلیوم گسترده‌ای داشته و سطح بالای تمایز در ساختار تولید مثل غیر جنسی وجود دارد. تولید مثل جنسی با دگر لقاحی (هتروتالیسم) مشخص می‌شود که توسط کنترل ماهرانه هورمونی معلوم می‌گردد. این خط سیر توسط راسته *Mucorales* نمایان می‌شود.

۲- گونه‌های هموتال که ساختمانهای تولید مثل غیر جنسی نسبتا غیر تمایز یافته دارند و رشد رویشی آنها محدود بوده و در *Entomophthorales* نمایان می‌گردد.

۳- گونه‌های هتروتال با تولید مثل غیر جنسی ماهرانه و رفتار انگلی که در *Zoopagales* دیده می‌شود.

٤- افراد راسته *Endogonales* چهارمین خط سیر تکاملی را بروز می‌دهند و اغلب گونه‌هخای میکوریزی را تشکیل می‌دهند.

میسیلیوم در برخی از افراد این رده از ریسه‌های بدون دیواره عرضی تشکیل شده و جنس دیواره سلولی از کیتین، کیتوزان و پلی گلوکورونیک اسید است. در بقیه فرم‌ها، میسیلیوم به مقدار زیادی تحلیل رفته و ممکن است در فواصل کم و بیش منظم دارای دیواره عرضی باشد. همچنین تال‌های فاقد دیواره سلولی هم در تعدادی از افراد تشکیل می‌شوند. تعدادی از گونه‌ها توانایی رشد به صورت میسیلیومی و مخمری را دارا هستند (dimorphic). تولید مثل غیر جنسی از طریق تشکیل اسپورانژیوسپورهای غیر متحرک است و سانتریول و سلول‌های متحرک تاژک دار در آنها دیده نمی‌شود. در راسته *Entomophthorales*، تولید مثل غیر جنسی از طریق تشکیل کنیدیوم‌های هولوبلاستیک است. در تعدادی از گونه‌ها، ممکن است کلامیدوسپور، آرتروسپور و همچنین اوئیدیوم (oidium) نیز تشکیل شود. آن چیزی که به عنوان اسپورانژیوم متداول در زیگومیست‌ها مورد توجه قرار می‌گیرد، یک ساختمان نسبتا بزرگ و معمولا دارای کولوملا (columella) است که به طور انتهایی روی یک ریسه تخصصی به نام اسپورانژیوفور (sporangiophore) تولید می‌شود و رابط بین ریسه و اسپورانژیوم است. کولوملا یک ساختمان عقیم مرکزی و همان ادامه اسپرانژیوفور است که در داخل اسپورانژیوم قرار دارد. کل محتویات اسپورانژیوم از طریق روند تفکیک شدن به صورت بخش‌های منفرد و تک هسته‌ای تبدیل شده و در نهایت با ترشح دیواره در اطراف آنها به اسپورانژیوسپورها تبدیل می‌شوند. تعداد اسپورانژیوسپورها در داخل اسپورانژیوم متغیر بوده و از ۱۰۰-۵۰ عدد و گاهی تا ۱۰۰۰۰۰ عدد هم متغیر است.

تمامی اسپورانژیومهای زیگومیکوتا بزرگ و زیاد اسپوری نیستند. در تعدادی از گونه‌ها، ساختمانهای کوچک‌تر و با تعداد کمی اسپور تشکیل می‌شود که ممکن است دارای کولوملا بوده یا فاقد آن باشند. به آنها، اسپورانژیولا (sporangiola) می‌گویند (در اسپورانژیولا، تعداد معمول اسپور ۸-۶ عدد است، ولی از ۳۰-۱ عدد یا بیشتر هم گزارش شده است). در بعضی از گونه‌ها، اسپورانژیولا به صورت ساختمانهای دراز و استوانه‌ای تغییر شکل داده‌اند و اغلب دارای یک ردیف اسپور هستند و به نام مروسپورانژیوم (merosporangium) خوانده شده‌اند. اسپورانژیولاهای تک اسپوری هم در زیگومیست‌ها وجود دارند که شبیه به کنیدیوم (پروپاگول‌های غیر جنسی قارچهای آسکومیکوتا و بازیدیومیکوتا) بوده و از این رو برخی از محققین به آنها کنیدیوم می‌گویند لازم به ذکر است که کنیدیوم حقیقی در افراد راسته موکورال وجود ندارد و نحوه تشکیل اسپورانژیول تک اسپوری کاملا متفاوت از کنیدیوم است زیرا که دیواره عرضی قاعده‌ای که اسپورانژیول را از اسپورانژیوفور جدا می‌کند، بخشی از دیواره سلولی نیست. اعضا این رده از بسترهای مختلفی مانند خاک، پهن، میوه‌ها، گل‌ها و دانه‌های انبار شده، اندام‌های گوشتی گیاهان، قارچ‌های کلاهک‌دار، بی‌مهره‌گان و مهره‌داران از جمله انسان جدا شده‌اند. روش‌های تغذیه‌ای به صورت ساپروفیت، انگل‌های ضعیف و اختیاری گیاهان تا انگل‌های تخصص یافته و شکارچیان حیوانات تا انگل‌های اجباری قارچ‌های حقیقی از جمله بقیه زیگومیست‌ها است. تعدادی از گونه‌ها شریک قارچی گیاهان به ویژه تک لپه‌ای‌ها هستند (میکوریز). بعضی از گونه‌ها هم به نام قارچ‌های قندی (sugar fungi) نامیده شده‌اند، زیرا فاقد آنزیم‌های لازم برای تجزیه کربوهیدرات‌های پیچیده بوده و از قندهای ساده، اسیدهای آمینه و مواد آلی نسبتا ساده تغذیه می‌کنند. بیشتر این قارچها در محیط‌های طبیعی به سرعت رشد کرده و اسپورزایی می‌کنند.

طبقه‌بندی زیگومیست‌ها

تاکید زیادی روی صفات مربوط به تولید مثل غیر جنسی در افراد این گروه شده است و بسیاری از کلیدها اصولا بر اساس صفات مورفولوژیکی ساختمان‌های تولید مثل غیر جنسی ارائه شده‌اند. تعداد راسته‌های موجود در این خانواده در مواردی ۷ و در مواردی ۹ راسته گزارش شده‌اند و شامل: *Mucorales, Endogonales, Entomophthorales, Glomales, Dimargaritales, Kickxellales, Zoopagales* می‌باشند. در مواردی دو راسته *Harpellales* و *Asellariales* هم در این رده بررسی می‌شوند. البته راسته *Glomales* به یک شاخه جدیدی به نام *Glomeromycota* منتقل شده است.

راسته *Mucorales*

از بزرگترین (تعداد گونه) و متنوع‌ترین (مورفولوژیکی) راسته‌های رده *Zygomycetes* است. میسیلیوم‌ها در افراد این راسته کاملا توسعه یافته بوده و اغلب فاقد دیواره عرضی هستند که جریان فعال سیتوپلاسمی در آنها دیده می‌شود. در مواردی که دیواره عرضی وجود دارد فاقد سوراخ با پلاک‌های اختصاصی است (بر خلاف افراد راسته‌های *Dimargaritales* و *Kickxellales*). آناستوموز بین ریسه‌های رویشی که شدیدا منشعب هستند، دیده نمی‌شود و از این رو شبکه به هم پیوسته ریسه‌ای که مشخصه اغلب قارچها است، در آنها دیده نمی‌شود. دیواره‌های عرضی فقط

برای تعیین حدود اسپورانژیومها و یا گامتانژیومها و نیز ریسه‌های آسیب دیده و یا مسن تشکیل می‌شوند. دیواره‌های عرضی با چندین سوراخ (micropore) که تعیین کننده محدوده گامتانژیوم‌ها هستند در تعدادی از گونه‌ها تولید شده و به عنوان دیواره‌های عرضی متداول در موکورال مشخص شده‌اند. ریسه‌ها دارای اندامک‌های معمول موجود در قارچهای حقیقی هستند و کیتوزوم‌ها برای اولین بار در در قارچ *Mucor rouxii* که از افراد راسته موکورال است، کشف شده‌اند. هسته‌ها در سرتاسر ریسه بدون دیواره عرضی پراکنده شده‌اند. افراد این راسته سرعت رشد بالایی دارند و در جدا سازی قارچ‌ها از خاک، مواد آلی، پهن یا هوا از جمله متداولترین قارچ‌ها در محیط‌های کشت هستند. سرعت بالای رشد این قارچ‌ها یک صفت مشخصه آنها در توانایی رقابتی در خاک است. تعدادی از آنها بیماریزای گیاهی بوده و *Choaneophora cucurbitarum* به گل‌ها و میوه‌های کدوئیان و بسیاری از گیاهان مهم اقتصادی حمله کرده و خسارت قابل توجهی وارد می‌کند. گونه *Mucor racemosus* عامل پوسیدگی انباری در تعدادی از میوه‌ها و سبزیجات بوده و *Rhizopus stolonifer* موجب پوسیدگی نرم در میوه‌هایی مانند توت فرنگی و سیب زمینی شیرین می‌گردد. گونه *Absidia corymbifer* و تعدادی از گونه‌های *Mucor* و *Rhizopus* برای انسانها بیماریزا هستند و جنس‌های *Syzygites* و *Spinellus* روی قارچ‌های کلاهک‌دار انگل هستند. تعدادی از جنس‌ها در تولید مواد شیمیایی ویژه مهم هستند که از جمله آنها، به تولید اسیدهای آلی (لاکتیک، سیتریک، سوکسینیک، اکسالیک، فوماریک)، آمیلاز، رنین و کورتیزون می‌توان اشاره نمود. این قارچها در تولید غذاهای تخمیری مانند sufu و tempeh هم مهم هستند. بعضی از گونه‌ها در محل تماس با سطوح سخت، اندامک‌های ریشه مانندی تولید می‌کنند که ریزوئید (rhizoid) نام دارند و به بستره چسبیده و قارچ را به طور مطمئن در آن محل نگه می‌دارند و مواد غذایی را از بستره می‌گیرند. ریسه‌هایی که رابط بین دو گروه از ریزوئیدها هستند، استولون (stolon) نام دارند و شبیه به ساقه رونده در گیاه توت فرنگی هستند. علاوه بر توانایی بعضی از گونه‌ها در تولید میسیلیوم، تعدادی از گونه‌ها به دلیل وجود شرایط تحریک کننده محیطی، به فرم مخمری هم وجود دارند. این حالت دو شکلی در جنس‌های *Mycotypha* و *Benjaminiella* دیده می‌شود که سلول‌های مخمری به طور مرتب و از اسپورهای در حال جوانه‌زنی بر روی محیط‌های کشت غنی از مواد غذایی تولید می‌شوند. در قارچ *Mucor rouxii*، اگر قارچ به طور عمقی در داخل آگار رشد داده شود، به علت حالت بی هوازی و افزایش CO_2، به فرم مخمری رشد می‌کند، ولی در نزدیکی سطح آگار، به دلیل وجود شرایط هوازی، به صورت ریسه‌ای دیده می‌شود. تولید مثل غیر جنسی توسط اسپورانژیوم، اسپورانژیول و مرواسپورانژیوم صورت می‌گیرد. دیواره اسپورانژیوم در افراد موکورال، لااقل از نظر مورفولوژیکی از دیواره اسپورانژیوفور زیرین آن متفاوت است. در تعدادی از گونه‌ها، دیواره ناپایدار بوده و بعد از تخریب، اسپورها آزاد می‌شوند. در بقیه، دیواره اسپورانژیوم پایدار است. شکل اسپورانژیوم صفت مهم تاکسونومیکی است و در اغلب موارد با تغییرات اسپورانژیوفور همراه است. تعدادی از اسپورانژیوم‌ها تخم مرغی وارونه یا گلابی شکل وارونه هستند که شکل آنها توسط اپوفیز (apophysis) مشخص می‌شود. اپوفیز، عریض شدن اسپورانژیوفور درست در زیر اسپورانژیوم است، مثل *Rhizopus stolonifer*. جنس *Fennellomyces* به دلیل داشتن یک تورم

بی شکل در زیر اپوفیز که وزیکل زیر اسپورانژیومی (sub sporangial vesicle) نامیده شده است، از بقیه متمایز می‌شود. دیگر اسپورانژیوفورها، تغییر شکل ندارند و بلافاصله در زیر اسپورانژیوم دارای باریک شدگی هستند و به نام non apophysate خوانده شده‌اند، مثل جنس *Dissophora* در جنس *Halteromyces*، اسپورانژیوم دمبلی شکل، در جنس *Saksenaea* فلاسکی شکل و در جنس *Echinosporangium* استوانه‌ای شکل با دو لب و زوائد شاخ مانند است. دیواره اسپورانژیولا معمولا پایدار است. در جنس *Pirella* اسپورانژیولا ممکن است به اندازه اسپورانژیوم بزرگ باشد، اما فقط تعداد کمی اسپور بزرگ دارد. کولوملا ممکن است در اسپورانژیوم و اسپورانژیولا وجود داشته باشد و شکل آن بسته به گونه متفاوت است. مروسپورانژیوم‌ها توسط افراد راسته *Syncephalastraceae* تولید می‌شوند و حاوی ۵-۱ اسپور به صورت یک ردیف هستند. مروسپورانژیوم‌ها از سطح بخش پهن شده انتهای اسپورانژیوفور ایجاد می‌شوند. به هنگام بلوغ، اسپورها ممکن است به صورت توده‌های خشک یا مرطوب نگه داشته شوند و باعث تسریع در پخش آنها در هوا از طریق جریانات باد و یا تماس مستقیم، زمانی که اسپورهای خیس به مواد متحرک یا ساکن می‌چسبند، می‌گردند. در جنس *Pilobolus* کل اسپورانژیوم با فشار از روی اسپورانژیوفور پرتاب می‌شود. به هنگام جوانه‌زنی، دیواره لوله تندشی در داخل دیواره از قبل موجود اسپورانژیوسپور تشکیل می‌شود و لوله تندشی از دیواره اسپور خارج می‌شود. در مواردی که کل اسپورانژیولا به صورت کامل پراکنده می‌شود، دیواره باید قبل از اینکه اسپورهای موجود در داخل آن جوانه بزنند، کاملا تخریب و حل شود. بعضی از گونه‌ها علاوه بر اسپورانژیوسپورها، سلول‌های مخمری، آرتروسپور یا کلامیدوسپور نیز تشکیل می‌دهند. اسپورانژیوسپورها از نظر شکل، اندازه، رنگ و نقوش سطحی با هم تفاوت دارند و ممکن است یک یا چند هسته‌ای باشند. آنها در اغلب موارد کروی و یا تخم مرغی و با دیواره صاف و بی‌رنگ هستند، اما در بقیه استوانه‌ای بوده و ممکن است شیار طولی هم داشته باشند. موهای دراز بی‌رنگ در دو قطب برخی از اسپورها دیده می‌شود.دیواره اسپور دو لایه‌ای است که لایه داخلی شفاف و لایه خارجی متراکم است. در سطح ساختمان‌های هوایی تعدادی از گونه‌ها، رسوبات اکسالات کلسیم دیده می‌شود که به نظر می‌رسد باعث استحکام دیواره‌های ریسه و حفاظت قارچ در برابر بلعیده شدن آن توسط حیوانات کوچکتر می‌گردد، مثل گونه *Gilbertella persicaria*.

تولید مثل جنسی: گونه‌های هموتال و هتروتال در افراد این راسته وجود دارند و زیگوسپور تولید می‌کنند. اما اغلب آنها هتروتال بوده و هتروتال دو قطبی دارند. تولید زیگوسپور با آمیزش دو گامتانژیوم چند هسته‌ای که از نظر ساختمان مشابه ولی از نظر اندازه ممکن است متفاوت باشد، صورت می‌گیرد. گامتانژیوم‌ها بسته به گونه مورد نظر یا از ریسه‌های رویشی و یا از انشعابات تخصص یافته ریسه به نام زیگوفور (zygophore) تشکیل می‌شوند. زیگوفورها در نزدیکی نوک ریسه‌های در حال رشد فعال تولید شده و در برخی از گونه‌ها غنی از بتا کاروتن هستند. تشکیل زیگوفور به طور شیمیایی القا می‌شود. در زیگومیست‌ها، وقتی دو استرین سازگار در کنار هم قرار می‌گیرند، سه واکنش تشخیص داده می‌شود:

– thelemorphotic reaction، که شامل القا تشکیل زیگوفورهای هوایی است و گرزی شکل بوده و به دلیل داشتن بتا کاروتن زرد رنگ هستند.– zygotropic reaction، که شامل رشد جهت دار زیگوفورهای هوایی با تیپ‌های سازگاری + و ـ به طرف یکدیگر است و thigmotropic reaction، که شامل رویدادهایی است که بعد از تماس زیگوفورهای مربوطه انجام می‌شود.

بعد از تشکیل زیگوفورها، رشد آنها تا فاصله‌ای از ریسه‌های حامل خود انجام می‌شود و به شدت زیگوتروفی مثبت دارند، یعنی زیگوفورهای سازگار به صورت جهت دار تا فواصل چند میلی متری به طرف هم رشد می‌کنند. با تماس زیگوفورهای سازگار، نوک آنها متورم شده و پیش گامتانژیوم‌ها (progametangia) را ایجاد می‌کنند که در قسمت نوک به هم متصل شده و دیواره اتصالی (fusion septum) را تشکیل می‌دهند. در هر پیش گامتانژیوم، یک دیواره عرضی تشکیل شده و آن را به دو بخش انتهایی به نام گامتانژیوم و بخش باقیمانده به نام نگهدارنده (suspensor) تقسیم می‌کند. سپس، دیواره اتصالی بین گامتانژیوم‌ها حل شده و پروتوپلاست دو گامتانژیوم مخلوط می‌شود (پلاسموگامی) و در نهایت کاریوگامی انجام می‌شود. سلول تشکیل شده در اثر آمیزش دو گامتانژیوم بزرگ شده و یک دیواره ضخیم و چند لایه‌ای را تولید می‌کند که به زیگوسپورانژیوم (zygosporangium) تبدیل می‌شود که حاوی یک عدد زیگوسپور است. با رسوب بیشتر مواد ثانویه دیواره‌ای، دیواره زیگوسپورانژیوم ضخیم و رنگی و دارای تزئینات می‌شود که شاخص هر گونه است. دیواره می‌تواند قهوه‌ای تیره و شفاف تا مات (carbonaceous) و یا روشن‌تر و شفاف (non carbonaceous) باشد. زیگوسپورانژیوم بالغ کم و بیش کروی بوده و حاوی یک عدد زیگوسپور بی‌رنگ است و مشخصا دارای یک گلبول منفرد مرکزی است، علی‌رغم آن، در برخی از گونه‌ها، گلبول‌های کوچکتر هم دیده می‌شوند. هر زیگوسپورانژیوم دارای یک زیگوسپور بی‌رنگ است. کاریوگامی در زیگوسپور اتفاق می‌افتد. در تعدادی از افراد راسته موکورال، ساختمانهایی به نام azygospore تشکیل می‌شوند که از نظر ظاهری شبیه به زیگوسپور هستند، ولی به صورت پارتنوژنتیکی و بدون انجام اعمال پلاسموگامی و کاریوگامی تشکیل می‌شوند و تنها یک عدد سوسپنسور کاملا رشد کرده دارند. مورفولوژی سوسپنسور یک صفت مهم در طبقه بندی است. زیگوسپورهای با سوسپنسورهای مقابل هم (opposed) اغلب در بالای بستره تشکیل می‌شوند، ولی زیگوسپورهای با سوسپنسورهای مجاور هم (apposed) در داخل بستره تشکیل می‌شوند. در بسیاری از گونه‌ها، سوسپنسورها از نظر اندازه و مورفولوژی شبیه به هم هستند (isogamous)، ولی در تعداد کمی، اندازه و مورفولوژی آنها بسیار متفاوت است (heterogamous). در تعداد کمی از گونه‌ها، در سطح سوسپنسورها زوائدی وجود دارد که زیگوسپورانژیوم تشکیل شده را احاطه می‌کنند، مانند جنس‌های *Absidia, Phycomyces* و *Mortierella*.

جوانه زنی زیگوسپورهای راسته موکورال مشکل است و شرایط فیزیولوژیکی مورد نیاز برای جوانه زنی بخوبی شناخته نشده‌اند اما ظاهرا در میان گونه‌ها تفاوت دارند. زیگوسپورها اغلب بعد از طی یک دوره زمانی (چند روز تا چند ماه) قادر به جوانه زنی بوده و خشک کردن یا خراش دادن می‌تواند جوانه زنی را در بعضی از گونه‌ها تحریک

نماید. جوانه زنی معمولا با تشکیل یک لوله تندشی، اسپورانژیوم و یا اسپورانژیول جوانه‌ای انجام می‌شود. کاریوگامی در داخل زیگوسپور انجام می‌شود. میوز در داخل زیگوسپور یا به هنگام جوانه زنی آن انجام می‌شود. اسپورهای تولید شده در یک اسپورانژیوم جوانه‌ای از نظر ژن‌های آمیزشی با هم تفاوت دارند و بسته به گونه به چندین گروه تقسیم می‌شوند. گروهی از آنها هموتال هستند که تمام اسپورانژیوسپورهای داخل اسپورانژیوم جوانه‌ای به میسیلیوم‌های هموتال تبدیل می‌شوند. در گروه دوم که مثال واضح آن *Mucor mucedo* و برخی از دیگر گونه‌های هتروتال است، تمام اسپورهای داخل یک اسپورانژیوم جوانه‌ای فقط از یک نوع تیپ آمیزشی (+ یا ـ) است. در گروه سوم که باز از گونه‌های هتروتال تشکیل شده و مثال برجسته آنها *Phycomyces nitens* است، هر اسپورانژیوم جوانه‌ای حداقل سه نوع اسپور (+)، (ـ) یا (±) را دارا است. در نهایت گونه *Rhizopus stolonifer*، در میان موکورال منحصر به فرد است زیرا که اسپورانژیوم جوانه‌ای حاوی یکی از انواع اسپورانژیوسپورهای (+) یا (−) و یا هر دو نوع (+) و (ـ) است.

پدیده هتروتالیسم یا ناسازگاری جنسی در قارچ‌ها در سال ۱۹۰٤ و توسط A.F. Blakeslee در قارچ‌های موکورال شناسایی شد. در سال ۱۹۲٤، Burgeff مسئول بودن فرمونها را در شروع تولید مثل جنسی قارچ‌های موکورال مشخص نمود. فرمون یک پیام شیمیایی است که توسط یک فرد آزاد شده و رفتار فرد دیگر (اغلب از همان گونه) را تحت تاثیر قرار می‌دهد.کارهای بعدی توسط مجققین دلالت بر این داشت که فرمونهای آغاز کننده توسعه جنسی در موکورال‌ها اختصاصی تیپ آمیزشی بوده و به عنوان پیش سازهای ترکیباتی به نام تری‌سپوریک اسیدها (trisporic acids) عمل می‌کنند. تریسپوریک اسید بعد از تشکیل، تولید کاروتنوئیدها را تحریک می‌کند که خود منجر به تشکیل بیشتر تری‌سپوریک اسید می‌گردد. تجمع تری‌سپوریک اسید از تشکیل ساختمانهای غیر جنسی بازداری نموده و تشکیل زیگوفورها را القا می‌کند. این ترکیبات مشتقات بتا کاروتن هستند.

سیکل زندگی *Rhizopus stolonifer*

با تخریب دیواره اسپورانژیوم، اسپورانژیوسپورها آزاد می‌شوند که کروی تا تخم مرغی و چند هسته‌ای هستند. در شرایط مناسب، اسپورها با تولید لوله تندش جوانه زده و به میسیلیوم هوایی شدیدا منشعب، پنبه‌ای و سفید رنگ تبدیل می‌شوند. میسیلیوم تعداد زیادی استولون هوایی تولید می‌کند که به هنگام تماس با بستره میزبان، ریزوئیدها را ایجاد می‌کنند. مستقیما در بالای ریزوئیدها، یک یا چندین اسپورانژیوفور تولید شده و هر کدام به هنگام بلوغ در انتها متورم شده و شروع به تولید اسپورانژیوم می‌نمایند. در طی نمو اسپورانژیوم، مقدار زیادی هسته و سیتوپلاسم وارد آن شده و اصولا در حاشیه آن متمرکز می‌شوند. بخش مرکزی اسپورانژیوم شدیدا واکوئوله شده و در نهایت توسط دیواره‌ای از بقیه بخش پیرامونی جدا می‌شود. این بخش مرکزی کولوملا را تشکیل داده و بخش پیرامونی اسپورانژیوم، بخش حامل اسپور است که به تعداد زیادی قطعه چند هسته‌ای تفکیک می‌شود. این قطعات کروی شده و دیواره‌ای آنها را احاطه می‌کند و در نهایت به اسپورانژیوسپورها تبدیل می‌شود. با آزاد شدن اسپورانژیوسپورها، سیکل غیر جنسی کامل می‌شود. لازم به ذکر است که اغلب گونه‌های موکورال استولون و ریزوئید تولید نمی‌کنند. تعدادی از

گونه‌ها فاقد کولوملای متمایز شده در داخل اسپورانژیوم هستند و در برخی از گونه‌ها، اسپورانژیوفورها منشعب هستند. در تعدادی از گونه‌ها نیز، اسپورانژیول‌ها همراه اسپورانژیوم‌ها تشکیل شده و یا جایگزین اسپورانژیومها شده‌اند. تولید مثل جنسی در این گونه نیازمند حضور دو میسیلیوم سازگار(+ و –) و متمایز از نظر فیزیولوژیکی است (قارچ هتروتال) و با تماس دو زیگوفور سازگار، پروگامتانژیوم‌ها تشکیل می‌شوند. سپس گامتانژیوم‌ها مشخص شده، آمیزش کرده و پیش زیگوسپورانژیوم (prozygosporangium) را ایجاد می‌کنند. بعد از پلاسموگامی، زوج هسته‌های سازگار در کنار هم قرار می‌گیرند و بعد از آمیزش، هسته‌های دیپلوئید را تولید می‌کنند. هسته‌های آمیزش نیافته، احتمالا از بین می‌روند. بعد از آن، زیگوسپورانژیوم به میزان زیادی بزرگ شده و دیواره آن ضخیم و سطح دیواره سیاه و زگیل‌دار می‌شود. این ساختمان با دیواره ضخیم، زیگوسپورانژیوم است که حاوی یک عدد زیگوسپور است. در شرایط آزمایشگاهی با دمای ۲۱ درجه سانتیگراد، زیگوسپور بعد از گذشت ۳–۱ ماه جوانه می‌زند و ظاهرا دارای یک دوره کمون است قبل از اینکه فعالیت آن آغاز شود. در زمان جوانه زنی، زیگوسپورانژیوم باز شده و از زیگوسپور اسپورانژیوفوری تولید می‌شود که در انتها دارای یک اسپورانژیوم است. میوز در طی جوانه زنی زیگوسپور انجام شده و اسپورانژیوسپورها ممکن است همگی + یا ـ و یا مخلوطی از هر دو + و – باشند. ۱۳ خانواده در این راسته مشخص شده‌اند.

خانواده *Mucoraceae*

یکی از بزرگترین خانواده‌های این راسته است. اسپورانژیوم‌ها دارای کولوملا بوده و از نوع بدون اپوفیز یا non apophysate هستند. دیواره اسپورانژیوم ممکن است پایدار بوده یا ناپایدار باشد. یک فرو رفتگی مشخصی در اسپورانژیوفور بلافاصله در زیر اسپورانژیوم وجود دارد. زیگوسپورها دارای سوسپنسورهای متقابل بوده و سوسپنسورها فاقد زائده هستند. افراد به طور معمول از خاک، پهن، مواد گیاهی، قارچ‌های کلاهک دار و هوا جدا شده‌اند. تعدادی از آنها دارای ریزوئید و استولون هستند. جنس‌های مهم شامل *Zygorhynchus, Rhizomucor, Actinomucor, Parasitella, Circinomucor* و *Mucor* هستند. جنس *Rhizomucor* حرارت دوست بوده و در انسان بیماری تولید می‌کند.

خانواده *Gilbertellaceae*

این خانواده دارای یک گونه *Gilbertella persicaria* است که عامل پوسیدگی انباری هلو، شلیل، گوجه فرنگی و گلابی است.علاوه بر آن، از خاک و پهن هم جدا شده است. اسپورانژیوم‌ها زیاد اسپوری و دارای کولوملا بوده و دیواره آنها پایدار است. هر اسپورانژیوم دارای یک شیار طولی است. اسپورها دوکی شکل پهن با دیواره صاف و بی رنگ که در انتها دارای چندین زائده دراز و باریک هستند. کریستال‌های اکسالات کلسیم در این گونه فراوان بوده و احتمالا در تقویت دیواره نقش دارند. زیگوسپورها دارای سوسپنسورهای متقابل هستند و دیواره زیگوسپورانژیوم دارای تزئینات است.

خانواده *Dicranophoraceae*

این خانواده حاوی ٤ جنس از انگل‌های اختیاری است. گونه‌های جنس *Sporodiniella* انگل حشرات در نواحی گرمسیری بوده و بقیه جنس‌ها: *Spinellus, Syzygites* و *Dicranophora* انگل‌های نکروتروف قارچهای کلاهک‌دار خوراکی در مناطق معتدل هستند. اسپورانژیوم‌ها بزرگ و دارای اپوفیز و دیواره اسپورانژیوسپورها در جنس‌های *Syzygites* و *Sporodiniella* خاردار است. جنس دارای کمترین تخصص یافتگی در این خانواده بوده و اسپورانژیوم‌های بزرگ روی اسپورانژیوفورهای غیر منشعب تولید می‌کند. جنس‌های *Dicranophora* و *Spinellus* در دمای کمتر از ۱۹ درجه سانتیگراد رشد می‌کنند اما *Syzygites* و *Sporodiniella* در دمای بالاتر نیز به خوبی رشد می‌کنند. زیگوسپورها دارای سوسپنسورهای متقابل هستند.

خانواده *Absidiaceae*

از نظر تعداد گونه خانواده بزرگی است و افراد با تولید اسپورانژیوم‌های اپوفیزدار (apophysate) مشخص می‌شوند. دیواره اسپورانژیوم ممکن است پایدار یا ناپایدار باشد. استولون و ریزوئید اغلب تشکیل شده و سوسپنسورها متقابل هستند. در پهن، خاک و دیگر مواد آلی یافت می‌شوند. جنس‌های مهم *Rhizopus, Absidia, Circinella* و *Thermomucor* (حرارت دوست) هستند. گونه *Absidia corymbifera* بیمارگر انسان است.

خانواده *Pilobolaceae*

این خانواده دارای ۳ جنس است که *Pilobolus* و *Pilaria* از پهن تعدادی از گیاهخواران و *Utharomyces* از فضله‌های موش جدا شده است. این قارچها ندرتا در خاک هم یافت می‌شوند. تمام گونه‌ها اسپورانژیوفورهای فتوتروف (جلب شونده به سمت نور) و اغلب غیر منشعب را تولید می‌کنند که مستقیما از بستره تولید شده و در انتها اسپورانژیوم سیاهرنگ، کولوملا دار و با دیواره پایدار کوتینی شده را تشکیل می‌دهند و در سطح خود دارای کریستال‌های اکسالات کلسیم هستند.ساختمانهای متورم و پهن که دارای رنگدانه‌های کاروتنوئیدی زرد روشن هستند، به نام تروفوسیست (trophocyst) نامیده شده و در جنس‌های *Pilobolus* و *Utharomyces* اسپوروفورها را تولید می‌کنند. این دو جنس حباب زیر اسپورانژیومی (subsporangial vesicle) را تولید می‌کنند که در جنس *Pilobolus* بلافاصله در زیر اسپورانژیوم، اما در *Utharomyces* با مقداری فاصله از آن تشکیل می‌شود. در جنس *Pilobolus* ریسه‌ها فاقد دیواره عرضی بوده و انشعابات زیادی دارند و روی پهن‌ها تغذیه می‌کنند. انتشار اسپورها نتیجه اولیه واکنش نورگرایی اسپورانژیوفور و دراز شدن بعدی آن است. اسپورانژیوفور بالغ در جنس *Pilobolus* به سمت نور خم می‌شود که ظاهرا در نتیجه عمل حباب زیر اسپورانژیومی است که به عنوان لنز برای تمرکز نور تابیده شده به یک نقطه در زیر وزیکل عمل می‌کند. حباب زیر اسپورانژیومی دارای فشار تورژسانس بالایی بوده و با ترکیدن آن، کل اسپورانژیوم می‌تواند تا ارتفاع ۲/۵–۲ متری به سمت منبع نور پرتاب شود و با هر سطحی که تماس پیدا کند به آن متصل می‌شود. دور بعدی سیکل زندگی زمانی ادامه می‌یابد که اسپورانژیوم توسط موجودات علف خوار بلعیده می‌شود. برای برخی از گونه‌ها، عبور از روده برای جوانه زنی مورد نیاز است و برای برخی دیگر، یک روش ساده

انتشار است. جنس *Pilobolus* برای رشد نیازمند عصاره پهن یا hemin است. تولید اسپورانژیوم یک پدیده ریتمی است و نیازمند دوره‌های نوری و تاریکی است. تشکیل اسپورانژیوم در شب انجام شده و در صبح تکمیل می‌شود و در وسط روز، اسپورانژیوم‌ها آزاد می‌شوند. زیگوسپورها در سطح یا داخل بستره تشکیل می‌شوند و سوسپنسورها در زیگوسپور در کنار هم قرار دارند (apposed). دیواره زیگوسپور شدیدا ملانینی بوده ولی دیواره زیگوسپورانژیوم بی رنگ است. گاهی اوقات، نماتودهای انگل از برای پراکنش خود استفاده می‌کنند. اگر چه گونه‌های مختلف از نماتودها روی سطح اسپورانژیوم‌ها می‌خزند اما تنها لاروهای کرم ریه های گاو (*Dictyocaulus vivipores*) در مرحله مناسبی از سیکل زندگی هستند که می‌توانند پراکنش بر روی اسپورانژیوم‌های این قارچ در هوا را تحمل نمایند و سپس توسط میزبان جدید بلعیده شوند.

خانواده *Phycomycetaceae*

این خانواده مونوتیپیک دارای یک جنس و سه گونه است. اسپورانژیوفورها دراز و غیر منشعب بوده و رنگ آنها سبز متالیک است. اسپورانژیوفورها در زیر اسپورانژیوم نسبتا بزرگ (تا ۱۰۰۰۰۰ اسپور) و کولوملا دار، باریک شده‌اند (non apophysate). زیگوسپورها بزرگ بوده و در سطح و داخل بستره تشکیل می‌شوند. زیگوسپورانژیوم دارای دیواره ناصاف و سیاه رنگ است. سوسپنسورها دارای زوائد با انشعابات دو شاخه و سخت بوده و ابتدا در کنار هم قرار دارند و با بلوغ زیگوسپور ظاهر زبان مانندی پیدا می‌کنند. گونه *Phycomyces blakesleeanus* که از پهن‌ها یا مواد آلی در حال پوسیدن جدا شده است، دو نوع اسپورانژیوفور تولید می‌کند که به دلیل تفاوت در اندازه‌شان به عنوان ماکروفور و میکروفور نامیده شده‌اند. میکروفور معمولا به طول ۱ میلی‌متر بوده و اسپورانژیوم روی آن کوچک و دارای حدود ۱۰۰ اسپور است. تشکیل آن با گرسنگی، حرارت کم و غرقاب کردن تشتکهای کشت با آب تحریک می‌شود. نور باعث بازداری از این عمل می‌شود. ماکروفورها ساختمان‌های بزرگ و متالیک بوده و طول آنها بین ۵۰۰-۱۰۰ میلی‌متر است و هر کدام در انتها دارای اسپورانژیوم بزرگی است که ممکن است تا ۱۰۰۰۰۰ اسپور داشته باشد. این‌ها در برابر محرک‌های مختلف از جمله نور و جاذبه عکس‌العمل نشان می‌دهند و تقریبا از هر مانعی که در برابر آنها قرار گیرد اجتناب می‌کنند. ماکروفور در حال دراز شدن نسبت به نور آبی پاسخ مثبت می‌دهد. حساسیت این قارچ به نور قابل توجه بوده و گاهی با چشم انسان مقایسه می‌شود. پاسخ به نور باعث می‌شود که اسپورانژیوفورها به سمت نواحی باز وارد شدهو اسپورها به حیوانات عبوری بچسبند یا توسط آنها خورده شوند. حرارت مناسب رشدی برای جنس *Phycomyces*، ۲۵ درجه سانتیگراد ولی برای تشکیل زیگوسپور، ۱۵ درجه سانتیگراد گزارش شده است.

خانواده *Mortierellaceae*

ریسه‌ها باریک، تار عنکبوتی و منشعب بوده و در ابتدا فاقد دیواره عرضی هستند و یک کلنی سفید رنگ با حلقه‌های متحدالمرکز (zonate) را تشکیل می‌دهند. تعدادی از گونه‌ها بوی سیر یا پیاز را متصاعد می‌کنند. اسپورانژیوفورها ممکن است در بخش قاعده‌ای متورم بوده و حامل اسپورانژیومهای کولوملا دار گنبدی شکل با یک یا چندین اسپور هستند. کلامیدوسپورها معمولا وجود دارند. سوسپنسورها ازنوع نامشابه بوده و در مجاورت هم قرار دارند و

زیگوسپورها سطح صاف یا چین دار و بی‌رنگ دارند. گونه‌ها در خاک فراوان بوده و فکر می‌شود که در اکولوژی خاک‌ها در جنگل‌های معتدل نقش داشته باشند. همچنین ممکن است از پهن، برگ، چوب، قارچ‌ها و دیگر مواد آلی جدا شوند. بسیاری از افراد سرما دوست بوده و در خاک‌هایی که در دمای کم نگهداری شده‌اند، دیده می‌شوند. اسپورانژیوفورها در محل انشعاب متورم هستند. جنس مهم آن *Mortierella* است. گونه *Echinosporangium transversalis* دستجات اسپورانژیوم‌های بزرگ و دارای دو لب و با زوائد شاخ مانند را تولید می‌کند که به فراوانی در آگار تشکیل می‌شوند. در این گونه زیگوسپور شناخته نشده است و جدا سازی آن از چند مورد خاک صحرایی و یا خاک حاوی مواد غذایی کم انجام شده است.

خانواده *Saksenaceae*

یک جنس و گونه مونوتیپیک *Saksenaea vasiformis* در این خانواده قرار دارد. اسپورانژیوم‌ها فلاسکی شکل، دارای کولوملا و با گردن درازی هستند که روی اسپورانژیوفورهای با انشعابات دو شاخه به صورت انفرادی یا دو تایی تشکیل می‌شوند. این قارچ دارای ریزوئید و استولون است و در حقیقت، اسپورانژیوم‌ها در وسط اسپورانژیوفور تشکیل می‌شوند. این جنس از خاک‌های نواحی گرمسیری و نیم گرمسیری جهان، از دانه برنج در هند و به عنوان عامل زیگومیکوز (zygomycosis) از انسان جدا شده است. برای تحریک به تشکیل بیشتر اسپورانژیوم، در ابتدا آنها را در محیط کشت غنی رشد داده و بعد تکه‌های محیط کشت حاوی میسیلیومهای قارچ را در آب مقطر استریل غوطه ور می‌کنند. زیگوسپورها شناخته نشده‌اند.

خانواده *Thamnidiaceae*

تمامی گونه‌های این خانواده اسپورانژیولاهای یک یا چند اسپوری با دیواره پایدار و دارای کولوملا را تولید می‌کنند که به طور مستقیم از وزیکل‌های بارده یا اسپورانژیوفور تشکیل می‌شوند. علاوه بر تشکیل اسپورانژیولا، در بسیاری از جنس‌ها از جمله *Thamnidium*، اسپورانژیوم‌های کولوملا دار با دیواره نازک و ناپایدار در نوک اسپورانژیوفور اصلی یا انشعابات اصلی آن تولید می‌شوند. استولون و ریزوئید توسط بعضی از افراد تشکیل می‌شود. دیواره زیگوسپورانژیوم ناصاف بوده و سوسپنسورها متقابل هستند. گونه‌های این خانواده در پهن‌ها متداول هستند، ولی از خاک و گوشت یخ زده نیز جدا شده‌اند. در جنس *Fenellomyces*، روی زیگوسپور زوائدی تشکیل می‌شود. جنس *Cokeromyces* کند رشد بوده و به عنوان بستره برای رشد قارچهای میکوپارازیت استفاده می‌شود.

خانواده *Cunninghamellaceae*

تنها جنس این خانواده *Cunninghamella* است. اسپورانژیوفورها فاقد دیواره عرضی بوده و به وزیکل‌های بارده ختم می‌شوند که حامل اسپورانژیول‌های تک اسپوری و پایه دار هستند. سطح اسپورانژیولاها با خارهای اکسالات کلسیم پوشیده شده است. دیواره زیگوسپورانژیوم دارای تزیینات و به رنگ قهوه‌ای مایل به قرمز بوده و سوسپنسورها

متقابل هستند. بعضی از گونه‌ها عامل آلودگی سیستمیک در انسان بوده و تعداد زیادی از گونه‌ها هم در خاک و پهن بسیار متداول هستند.

خانواده *Syncephalastraceae*

دارای یک جنس *Syncephalastrum* است و با تشکیل اسپورانژیوفورهای منشعب که حاوی وزیکل‌های بارده انتهایی بوده و توسط مرواسپورانژیوم‌ها پوشیده شده‌اند، مشخص می‌شود. زیگوسپورانژیوم با دیواره رنگی و دارای تزئینات بوده و سوسپنسورها متقابل هستند. *S. racemosum* دارای مرواسپورانژیوم زیاد اسپوری بوده و *S. monosporum* دارای اسپورانژیولای یک اسپوری است. گونه‌ها را می‌توان از خاک و پهن‌ها جدا سازی نمود.

خانواده *Sigmoideomycetaceae*

دارای دو جنس *Sigmoideomyces* و *Thamnocephalis* است که اصولا به عنوان قارچ‌های کنیدیومی توصیف شده‌اند. اخیرا جنس *Reticulocephalis* هم به آنها اضافه شده است. همه آنها احتمالا میکوپارازیت‌های تماسی هستند، یعنی مکینه تشکیل نمی‌دهند، بلکه اندام‌های پهن تماسی را تشکیل می‌دهند که از طریق آن مواد غذایی جذب می‌شوند. افراد این خانواده به دلیل تشکیل ریسه‌های زایا که به صورت دو شاخه منشعب شده و دارای دیواره عرضی منظمی هستند که جفت وزیکل‌های بارده پایه‌دار و نیز خارهای عقیم را از سلولها در محل انشعاب تولید می‌کنند، متمایز می‌شوند. وزیکل‌های بارده توسط اسپورانژیول‌های تک اسپوری پایه‌دار پوشیده شده‌اند. زیگوسپورها شناخته نشده‌اند و افراد را می‌توان از میزبانهایشان در داخل پهن، چوب‌های در حال فساد، برگ‌ها و سایر مواد آلی جدا نمود. جنس *Thamnocephalis* از فضولات قورباغه‌ها جدا شده است و به نظر می‌رسد که انگل قارچ انتموفتورال *Basidiobolus ranarum* است.

راسته *Dimargaritales*

دارای یک خانواده مونوتیپیک *Dimargaritaceae* است که همگی میکوپارازیت‌های مکینه‌ای بوده و اغلب روی قارچ‌های موکورال متداول هستند. آنها مروسپورانژیوم‌های دو اسپوری تولید می‌کنند و ریسه‌ها دارای دیواره‌های عرضی منظم هستند. صفات مهم دیگر که افراد این راسته را به وضوح از از دیگر راسته‌ها متمایز می‌کند، دارا بودن یک پلاک میانی دیواره عرضی، محدب از هر دو طرف، همراه با برجستگی‌هایی است که در قلیای رقیق حل می‌شود. اسپورانژیوفورها ممکن است ساده یا پیچیده بوده و اساس شناسایی گونه‌ها را تشکیل می‌دهند. زیگوسپورانژیوم بی رنگ و با دیواره نازک بوده و حاوی زیگوسپور با دیواره ضخیم است که از ریسه‌های غیر متمایز از نظر مورفولوژیکی تولید می‌شود. افراد این راسته از نظر استفاده از گلوکز یا قندهای معمول دیگر ناتوان هستند، ولی در محیط‌های حاوی گلیسرول و یا قندهای سه کربنه دیگر به عنوان تنها منبع کربن رشد می‌کنند. برخی از محققین عقیده دارند که این میکوپارازیت‌ها ممکن است از ترکیبات کربنی حد واسط متابولیسم میزبان استفاده نمایند. جنس‌های مهم شامل *Dimargaris, Spinalia, Dispira* و *Tieghemiomyces* هستند.

راسته *Kickxellales*

دارای یک خانواده *Kickxellaceae* است و همگی مروسپورانژیوم‌های یک اسپوری را از ساختمان‌هایی که به نام فیالید کاذب (pseudophialide) خوانده شده‌اند، تولید می‌کنند. خود این فیالیدهای کاذب روی انشعابات بارده مخصوص که دارای دیواره عرضی یا فاقد آن هستند و sporocladia نامیده شده‌اند، تولید می‌شوند. همه افراد میسیلیوم‌های گسترده و دارای دیواره عرضی تولید می‌کنند. همانند افراد راسته *Dimargaritales*، دیواره عرضی دارای سوراخ است و جداره دیواره عرضی در اطراف یک پلاک که دارای دو برآمدگی در دو طرف (bi umbonate) بوده و به غشا متصل نیست، پهن شده است. اغلب آنها ساپروفیت بوده و در خاک یا پهن زندگی می‌کنند. تعدادی از جمله *Martensella* انگل دیگر قارچ‌ها هستند. جنس‌های دیگر شامل *Kickxella* و *Coemansia* هستند. زیگوسپورها شبیه به افراد راسته *Dimargaritales* هستند.

راسته *Endogonales*

افراد این راسته قبلا شامل فرم‌هایی بودند که به صورت ساپروفیت یا میکوریز زندگی می‌کردند، ولی تاکسون‌های دارای ارتباط اندومیکوریزی از این راسته جدا شده و در راسته و شاخه جدیدی قرار داده شدند. این راسته دارای یک خانواده و چهار جنس از جمله *Endogone* و *Sclerogone* است. اندام‌های باردهی (اسپوروکارپ=sporocarps) تنها حاوی زیگوسپورها هستند و سوسپنسورها در کنار هم قرار دارند. اسپورانژیوم‌ها شناخته نشده‌اند *(اسپوروکارپ به طور معمول یک اندام باردهی زیر زمینی است که حاوی زیگوسپورها، اسپورانژیومها و کلامیدوسپورها است و توسط شبکه‌های به هم بافته ریسه‌ها احاطه شده است. آنها دارای اندازه متفاوت بوده و ممکن است بخش داخلی آنها پر شده و یا خالی باشد و اغلب لب دار و طبقه طبقه هستند)* . در جنس *Endogone*، اسپوروکارپ دارای بویی شبیه بوی پیاز، ماهی و قند سوخته است. گونه‌های هر دو جنس را می‌توان در خاک، چوب در حال پوسیدن، خزه‌ها و دیگر مواد گیاهی به صورت ساپروفیت و یا شریک میکوریز خارجی پیدا نمود. بسیاری از آنها، فقط در طبیعت اسپور زایی می‌کنند. در گونه *Endogone pisiformis* به هنگام کشت همراه با گیاهچه‌های سوزنی برگان در داخل لوله‌های آزمایش، اسپور زایی مشاهده شده است، ولی در بقیه، این حالت دیده نشده است. برخی از گونه‌های جنس *Endogone* اسپوروکارپهای ماکروسکوپی تولید می‌کنند که ظاهری شبیه به نخود فرنگی دارند و به نام pea truffles نامیده شده‌اند

راسته *Entomophthorales*

افراد این راسته یک گروه جالب از نظر بیولوژیکی بوده و اغلب به عنوان پاتوژن‌های حشرات شناخته می‌شوند. اگر چه بسیاری از گونه‌های ساپروفیت، از خاک، بقایای گیاهی و پهن شناخته شده‌اند، برخی انگل جلبک‌ها و بقیه انگل کنه‌ها، نماتودها و دیگر حیوانات بی‌مهره هستند. یک جنس نیز به عنوان انگل گامتوفیت سرخس‌ها شناخته شده است.

تعداد زیادی از گزارشات نشان دادند که چندین گونه انگل‌های اختیاری مهم روی سگ، اسب، انسان و پستانداران دیگر به ویژه در اقلیم‌های گرم هستند و یک گونه توصیف نشده با مورفولوژی مخمری موجب میکوز در مارها می‌شود. گونه‌های بیماریزا معمولا با ازدیاد میسیلیوم یا سلول‌های مخمری در سرتاسر بدن میزبان، موجب کشتن آنها می‌شوند. بعد از مرگ میزبان، رشد رویشی تقریبا متوقف شده و رشد به طور کامل زایشی می‌شود. گونه‌های انگل اختیاری دارای دامنه میزبانی وسیعی بوده، در حالی که گونه‌های انگل اجباری دارای دامنه میزبانی بسیار محدودی هستند و گاهی اوقات به یک گونه میزبان محدود شده‌اند. تخصص یافتگی شدید میزبانی، کشندگی سریع و بهبود روش‌های کشت و تکثیر آنها توجه بسیاری از محققین را برای استفاده از آنها به عنوان عوامل کنترل بیولوژیکی به خود جلب کرده است. میسیلیوم‌های این گروه بر خلاف بقیه زیگومیست‌ها، توسعه چندانی نداشته و ممکن است توسط دیواره‌های عرضی به قطعات یک یا چند هسته‌ای تقسیم شده باشند و پروتوپلاست‌های رویشی مشخصه معمول افراد این راسته هستند. در برخی از گونه‌ها، تمایل زیادی برای قطعه قطعه شدن میسیلیوم وجود داشته و به صورت ساختمانهایی به نام hyphal bodies تبدیل می‌شود. تولید مثل غیر جنسی از طریق کنیدیوم‌های هولوبلاستیک صورت می‌گیرد. hyphal bodies به روش جوانه زنی و یا تولید کنیدیوفور که حامل کنیدیوم است، تکثیر می‌یابند. البته این اندام‌ها می‌توانند به عنوان گامتانژیوم هم عمل کنند.

کنیدیومهایی که به طور مستقیم از تال رویشی تولید می‌شوند، کنیدیوم اولیه و کنیدیومهایی که بعدا از کنیدیومهای اولیه تولید می‌شوند، را کنیدیوم ثانویه می‌نامند که مقداری از نظر اندازه کوچکتر از کنیدیوم اولیه هستند، ولی از نظر مورفولوژی و فیزیولوژی شبیه به کنیدیوم اولیه هستند. در بسیاری از گونه‌ها، کنیدیوم‌های اولیه با فشار آزاد می‌شوند. کنیدیوم اولیه اغلب بعد از آزاد شدن جوانه زده و لوله تندش را تولید می‌کند که اگر بستره مناسب موجود نباشد، جوانه زنی با تشکیل کنیدیوم ثانویه تکرار می‌شود. عمل تولید کنیدیوم‌های ثانویه تا زمانی که شرایط محیطی القا کننده موجود بوده و انرژی لازم توسط پروتوپلاسم تامین شود، ادامه می‌یابد، تا اینکه میزبان مناسب پیدا شود. از گونه‌های تعدادی از جنس‌ها، نوع دیگری از کنیدیوم ثانویه را تولید می‌کنند که capilliconidia نامیده شده‌اند. این نوع کنیدیوم‌ها، سلول‌های درازی هستند که به طور انتهایی روی کنیدیوفور بسیار دراز و باریک تولید می‌شوند. در طی تشکیل کنیدیوم، سیتوپلاسم کنیدیوفورها به داخل کنیدیوم‌ها خالی می‌شود. تعدادی از گونه‌ها، capilliconidiaها در انتهای دیگر خود دارای یک اندام متصل شونده به نام haptor هستند که باعث چسبیدن کنیدیوم به میزبان می‌شود. هاپتور به صورت یک تورم کوچک تخم مرغی در کنیدیوم است که توسط دیواره بسیار نازکی احاطه شده است و چسبندگی آن، احتمالا به دلیل آزاد شدن محتویات آن است. تولید مثل جنسی به خوبی شناخته نشده است، هر چند که گونه‌های هتروتال شناسایی نشده‌اند. زیگوسپورها با دو عدد سوسپنسور و ازیگوسپورها با یک عدد سوسپنسور و تنها بر اساس ساختمان (و نه بر اساس عمل جنسی یا بکرزایی) توصیف شده‌اند. ٦ خانواده و ٢٢ جنس در این راسته توصیف شده است و از مشخصات هسته‌ها در تفکیک جنس‌ها و خانواده‌ها استفاده شده است.

خانواده *Entomophthoraceae*

بزرگترین خانواده در این راسته است. افراد این خانواده با تشکیل هیفال بادی از میسیلیوم رویشی، وجود هسته‌های بزرگ (۱۲–۵ میکرومتر) و کروماتین فشرده در مرحله انترفاز و عدم وجود هستک برجسته مشخص می‌شوند. غلاف هسته‌ای در طی تقسیمات میتوزی سالم و بسته باقی می‌ماند. اسپورهای استراحتی از نوع زیگوسپور یا ازیگوسپور بوده و به صورت جوانه‌های جانبی یا انتهایی از سلول مادری تشکیل می‌شوند. کنیدیوم‌های اولیه ممکن است یک جداره باشند ولی در گونه‌های با کنیدیوم‌های تک هسته‌ای، ممکن است از نوع دو جداره باشند. در فرم‌های دو جداره‌ای، دیواره بیرونی کنیدیوم به راحتی از دیواره درونی قابل جدا شدن است. کنیدیوم‌های اولیه با فشار آزاد می‌شوند و در مواردی، کاپیلی‌کنیدیوم‌های ثانویه که به صورت غیر فعال آزاد می‌شوند، هم تولید می‌گردند. افراد انگل اجباری حشرات و بند پایان دیگر هستند. جنس خوب شناخته شده آن *Entomophthora* است و میسیلیوم به هیفال بادی قطعه قطعه می‌شود که هر کدام قادر به تشکیل کنیدیوفوری است که حامل یک یا چند کنیدیوم است و به هنگام بلوغ با فشار آزاد می‌شود. گونه معروف آن *Entomophthora muscae* است که به نام قارچ مگس (fly fungus) نامیده شده است و به صورت یک هاله سفید رنگ در اطراف بدن مگس‌های خانگی مرده دیده می‌شود. این هاله سفید شامل تعداد زیادی کنیدیوم است که به طور منفرد در سطح سلولهای کنیدیوم زای غیر منشعب که به خارج از بدن حشره ادامه دارند، تولید می‌شوند. کنیدیوم‌ها حاوی مواد چسبنده موسیلاژینی در سطح بیرونی خود هستند که با تماس به هر عاملی به آن می‌چسبند. بعد از اتصال کنیدیوم به بدن مگس دیگر، کنیدیوم جوانه زده و لوله تندش را تولید می‌کند که از طریق منافذ با پوشش نازک وارد بدن حشره شده و به صورت ریسه در داخل بدن رشد می‌کند. دیواره‌های عرضی در ریسه تشکیل شده و آن را به صورت هیفال بادی در می‌آورند و اینها از طریق جوانه زنی تکثیر یافته و تمام بدن حشره را پر می‌کنند. بعد از تخریب ساختمانهای داخلی بدن حشره و مرگ میزبان، هیفال بادی‌ها کنیدیوفورها را تولید می‌کنند که گرزی شکل بوده و در نوک خود دارای یک عدد کنیدیوم هستند. کنیدیوم‌ها با فشار تا ارتفاع ۳–۲ متری پرتاب شده و سیکل تکرار می‌شود. اگر کنیدیومها میزبان مناسب را پیدا نکنند، جوانه زنی با تشکیل کنیدیوم‌های ثانویه است که آنها نیز پرتاب شونده هستند. در ضمن هیفال بادی‌ها به عنوان گامتانژیوم عمل کرده و زیگوسپور تولید می‌کنند. جنس‌های دیگر شامل *Strongwellsea* (انگل پشه‌های بالغ)، *Erynia, Furia, Pandora, Tarichium, Zoophthora* و *Batkoa* هستند که تخصص یافتگی میزبانی دارند.

خانواده *Completoriaceae*

گونه‌های جنس *Completoria* انگل‌های درون سلولی گامتوفیت سرخس‌ها هستند. آلودگی تنها در گامتوفیتهای رشد داده شده در داخل گلخانه‌ها دیده شده است، هر چند که بدون شک در طبیعت هم دیده می‌شود. تال به صورت هیفال بادی بدون شکل مشخص و فاقد دیواره سلولی است که در داخل سلول‌های سرخس تجمع پیدا می‌کند.

هسته‌ها بزرگ بوده و دارای کروماتین فشرده در مرحله انترفاز هستند. کنیدیوم‌ها یک جداره و کروی بوده و با فشار آزاد می‌شوند. اسپورهای استراحتی دیده شده‌اند اما جزئیات تشکیل انها چندان مشخص نیست.

خانواده *Basidiobolaceae*

میسیلیوم‌ها دارای دیواره عرضی بوده و سلولها تک هسته‌ای هستند. هسته‌ها بزرگ بوده ولی کروماتین فشرده وجود ندارد و هستک نیز بزرگ و کاملا مشخص است. غلاف هسته‌ای به هنگام تقسیم میتوزی تخریب می‌شود. SPB در میان قارچهای غیر تاژکدار منحصر به فرد است، زیرا دارای میکروتوبول بوده، هر چند که میکروتوبولها به صورت تقارن ۹ تایی که مشخصه سانتریول‌های حقیقی است در این افراد دیده نمی‌شود. گونه مهم آن *Basidiobolus ranarum* است که کنیدیوم‌های اولیه با فشار آزاد می‌شوند. کنیدیوم‌های ثانویه هم ممکن است با فشار آزاد شوند و یا از نوع کاپیلی‌کنیدیومهای دارای هاپتورهای برجسته هستند که به طور غیر فعال آزاد می‌شوند. در روی زیگوسپورانژیوم بالغ، بقایای گامتانژیوم‌ها به صورت تورم‌های زائده مانند دو تایی دیده می‌شوند. زیگوسپورها در محور ریسه والدی تشکیل می‌شوند. تعدادی از گونه‌ها بوی شبیه به بنزن هگزا کلرید را تولید می‌کنند که مشخصه اکتینومیست‌های پروکاریوت است. جنس *Basidiobolus* تنها جنس توصیف شده در این خانواده است و از خاک، بقایای گیاهی و انواعی از فضولات شناخته شده است، هر چند که به طور ثابت از فضولات تازه خزندگان حشره خوار، دوزیستان و خفاش و نیز از روده دوزیستان و خزندگان جدا می‌شود. تعدادی از گونه‌ها اصولا ساپروفیت هستند اما بقیه انگل‌های اختیاری مهره‌داران و عده‌ای هم در تولید بیماری phycomycosis در انسان‌ها دخیل هستند. عبور از دستگاه گوارش در سیکل زندگی لازم نیست. جنس *Amphoromorpha* که از سطوح کنه‌ها و حشرات و حتی ریسه قارچها جدا شده است، احتمالا مربوط به کاپیلی‌کنیدیوم‌های جنس *Basidiobolus* می‌باشد

خانواده *Ancylistaceae*

در افراد این خانواده، هسته‌ها کوچک (۵-۳ میکرومتر) و با هستک بزرگ مرکزی در مرحله انترفاز هستند. کروماتین فشرده در هسته‌های انترفازی وجود ندارد. میتوز مشاهده نشده است. کنیدیوم‌های اولیه با فشار آزاد می‌شوند و زیگوسپورها در محور سلولهای آمیزش یابنده تشکیل می‌شوند. رشد رویشی به صورت میسیلیومی است که ممکن است فاقد دیواره عرضی و یا دارای دیواره عرضی در فواصل نامنظم باشد. هیفال بادی فاقد دیواره سلولی در افراد این خانواده تشکیل نمی‌شود. گونه شناخته شده، *Conidiobolus coronatus* است که در خاک متداول بوده و به آسانی روی محیط کشت رشد داده می‌شود. علاوه بر آن، به صورت انگل موریانه‌ها، شته‌ها و در موارد نادری پستانداران (اسب، سگ و انسان) هم دیده می‌شود. کنیدیوم‌های اولیه آن دارای زوائد مو مانندی هستند و به این دلیل به آسانی تشخیص داده می‌شوند. کنیدیوم‌های اولیه ممکن است در مواردی تعداد زیادی کنیدیوم ثانویه کوچکتر به نام میکروکنیدیوم تولید نمایند که آنها نیز با فشار آزاد می‌شوند، ضمن اینکه در مواردی جوانه زنی کنیدیوم از طریق تولید لوله تندشی و در مواردی با تولید یک کنیدیوم ثانویه هم گزارش شده است. تولید لوله تندشی در حضور مواد غذایی

آلی در بستره تحریک می‌شود. مطالعات برخی از محققین معلوم نموده است که گلوکز در مقایسه با آسپاراژین محرک قویتری برای تولید لوله تندش است.

خانواده *Meristacraceae*

انگل‌های اجباری بی‌مهرگان خاک مانند نماتودها و تاردیگرادها (در مقایسه با حشرات) هستند. هسته‌ها کوچک با هستک کاملا مشخص و بدون کروماتین متراکم در مرحله انترفازی است. میتوز دیده نشده است. کنیدیوم‌های اولیه به تعداد زیادی توسط سلول‌های کنیدیوم‌زا که بر روی محور کنیدیوفور به طور جانبی تشکیل می‌شوند، ایجاد شده و با فشار آزاد می‌شوند. کنیدیومهای ثانویه یا مشابه با کنیدیوم اولیه بوده و یا از نوع کاپیلی‌کنیدیوم هستند. زیگوسپورها در محور سلولهای والدی تشکیل می‌شوند. ریسه‌ها در ابتدا بدون دیواره عرضی بوده ولی بعدا دیواره دار می‌شوند و تمام بدن میزبان را اشغال می‌کنند. هر کدام از قطعات ریسه می‌تواند کنیدیوفور راست تشکیل داده یا به عنوان گامتانژیوم عمل کند. جنس‌های مهم شامل *Ballocephala* و *Zygonemomyces* هستند.

خانواده *Neozygitaceae*

افراد این خانواده انگل‌های اجباری حشرات و کنه‌ها هستند (مخصوصا روی شته‌ها، تعداد کمی از دیگر جور بالان و کنه‌ها فراوان هستند). هسته کوچک بوده و دارای هستک مشخص بوده و فاقد کروماتین متراکم در مرحله انترفازی است. غلاف هسته‌ای در طی تقسیم میتوز سالم باقی می‌ماند و دوک بزرگی کل هسته را اشغال می‌کند. کنیدیوفورها دارای سلول کنیدیوم زای متمایزی هستند. تمامی اسپورها، حتی زیگوسپورها دارای ملانین هستند. در درون میزبان، قارچ به صورت هیفال بادی دارای دیواره سلولی یا فاقد آن رشد می‌کند. کنیدیومهای ثانویه مشابه با کنیدیوم اولیه آزاد شونده با فشار هستند و یا شبیه به کاپیلی‌کنیدیومهایی هستند که بادامی شکل بوده و دارای یک هاپتور انتهایی هستند. زیگوسپورها (اسپورهای استراحتی) به صورت جوانه‌هایی از سلولهای والدین تشکیل می‌شوند. جنس‌ها شامل *Thaxterosporium* و *Neozygites* است.

راسته *Zoopagales*

افراد این راسته شکارچی یا انگل پروتوزوآها، نماتودها و جانوران کوچک خاک هستند. تولید مثل جنسی با زیگوسپورها و تولید مثل غیر جنسی با کنیدیوم‌ها و یا مروسپورانژیوم‌ها است. این قارچ‌ها بسیار کوچک و کوتاه عمر بوده و کشت آنها مشکل است. چندین خانواده در این راسته وجود دارد.

خانواده *Zoopagaceae*

این خانواده شامل جنسهای شکارگر نماتودها، روتیفرها و آمیب‌ها است. همه افراد تولید میسیلیوم باریک، گسترده و خارجی را می‌کنند که به هنگام تماس با میزبان مناسب، مکینه‌ها را تولید می‌کند. اسپورها به صورت منفرد یا زنجیری تشکیل می‌شوند. زیگوسپورها با دیواره بی‌رنگ بوده و دیواره زیگوسپورانژیوم ناصاف است. سوسپنسورها در کنار هم بوده و شبیه ریسه هستند. گونه‌ها در هر مکانی که میزبانها موجود باشند مانند خاک، پهن و هوموس و حتی در ارتباط با بریوفیت‌ها وجود دارند. گونه‌ای که بیشترین مطالعات را به خود اختصاص داده است، *Zoophagus insidians*

است که در ابتدا به عنوان اوومیست شناخته شده بود. این گونه ساکن استخرهای آبهای شیرین بوده و روی ریسه خود انشعابات کوتاه جانبی و ساده را تولید می‌کند (به نام peg) که روتیفرها به آن می‌چسبند. نوک این زوائد در دیواره خارجی توسط شیارها و تجمع وزیکلهای بزرگ متمایز می‌شود که به هنگام تماس با شکار، یک ماده چسبنده‌ای را آزاد می‌کند که شکار به آن می‌چسبد. تعدادی از محققین به این زوائد یا انشعابات کوتاه جانبی، lethal lollipops نام داده‌اند، ولی واژه مناسبی نیست. روتیفر به دام افتاده و به همین صورت نگه داشته می‌شود تا اینکه یک زائده‌ای از طریق دهان رشد کرده و وارد بدن روتیفر شود.با گسترش قارچ در حفره بدن،پیکره میزبان تجزیه می‌شود. در افراد دیگر این جنس، سطح ریسه‌های غیر متمایز در گرفتن شکار فعالیت می‌کنند. در *Acaulopage pectospora* انشعابات کوتاه ریسه ای تولید می‌شود و در انتها به گره‌های متورم کوچکی ختم می‌شوند که مواد چسبنده از آنها خارج می‌شود.

گونه *Stylopage anomala* در پهن‌ها بسیار متداول بوده و شکارگر آمیب‌ها است. تنها ساختمان تولید مثلی شناخته شده در آن، کاپیلی‌کنیدیوم دارای هاپتور است که به هنگام زیاد بودن رطوبت تشکیل می‌شود و شبیه کاپیلی‌کنیدیوم‌های برخی افراد راسته انتموفتورال است. این اسپورها در طبیعت توسط کنه‌هایی که سوار بر سوسک‌های موجود در پهن‌ها هستند، منتشر می‌شود. این نحوه انتقال یک موجود در حالت بی حرکت توسط موجود متحرک دیگر، به نام phoresy نامیده شده است. جنس‌های دیگر شامل *Zoopage* و *Cystopage* هستند.

خانواده *Cochlonemataceae*

افراد این خانواده انگل‌های (و نه شکارگران) آمیب‌ها، نماتودها و روتیفرها هستند و تنها اسپورها و یا ریسه‌های بارده در خارج از بدن میزبان تشکیل می‌شوند. در تعدادی از جنس‌ها، تال رویشی ممکن است کاملا داخلی بوده و بالشتکی شکل، مارپیچی و یا ریسه‌ای شکل باشد. مثل *Cochlonema, Endocochlus* و *Aplectosoma*، در تعدادی دیگر، تال خارجی بوده و مکینه‌ها وارد میزبان می‌شوند، مثل *Bdellospora* و *Amoebophilus*. در حقیقت تال خارجی شامل اسپور آلوده کننده است که ممکن است بزرگ شده باشد. زیگوسپورها بی‌رنگ و دیواره زیگوسپورانژیوم دارای تزیینات است. سوسپنسورها در کنار هم قرار دارند. گونه‌ها در مکانهایی مانند خاک، پهن و هوموس که میزبانها موجود باشند، وجود دارند.

خانواده *Helicocephalidaceae*

سه جنس *Helicocephalum, Brachymyces* و *Rhopalomyces* در این خانواده وجود دارد. جنس *Helicocephalum* اسپورانژیوفور راست یا مارپیچی تولید می‌کند که بخش انتهایی آن به ۲۱-۲ عدد آرتروسپور تقسیم می‌شود و این بر خلاف دو جنس دیگر است که در انتها دارای وزیکل بارده هستند و اسپورانژیول‌های پایه‌دار را به صورت بلاستیک تولید می‌کنند. در جنس *Brachymyces* اسپورانژیوفور کوتاه ولی در *Rhopalomyces* دراز و بسیار باریک است. در تعدادی از گونه‌ها، کلامیدوسپورها وجود دارند ، ولی زیگوسپورها شناخته نشده‌اند. هر سه جنس میسیلیومی تولید می‌کنند که از ریسه‌های باریک رویشی و نیز ریسه‌های بارده ستبر به فرم

اسپورانژیوفورهای غیر منشعب و ریزوئیدهای قاعده‌ای تشکیل شده است. به نظر می‌رسد که گونه‌های این خانواده، انگل‌های مکینه دار نماتودها یا تخم‌های آنها هستند.

خانواده *Piptocephalidaceae*

سه جنس در این خانواده شناخته شده است. افراد میکوپارازیت‌های بیوتروف مکینه دار هستند که اغلب روی موکوراسه‌های دیگر زندگی می‌کنند. همگی دارای ریسه رویشی باریک بوده، مروسپورانژیوم‌ها زیاد اسپوری (ندرتا یک اسپوری *Piptocephalis unispora*) و زیگوسپورها با دیواره تزئین شده زیگوسپورانژیومی هستند. سوسپنسورها در کنار هم قرار دارند که ممکن است به هم پیچیده و دارای زائده باشند و زیگوسپورها در داخل بستره تولید می‌شوند. در جنس *Piptocephalis* اسپورانژیوفورها دارای انشعابات دو شاخه‌ای هستند. مرواسپورانژیوم‌ها استوانه‌ای و ساده بوده و ممکن است جدا شده و یا جدا نشوند و اغلب بر روی یک سلول انتهایی ریزان تشکیل می‌شوند. دو روش انتشار اسپور در گونه‌های این جنس دیده می‌شود. تعدادی دارای خوشه‌های مرطوب مرواسپورانژیومی هستند که احتمالا از طریق بند پایان منتشر می‌شوند و تعدادی دارای مرواسپورانژیومهای خشک هستند که با باد پراکنده می‌شوند. جنس‌های دیگر شامل *Syncephalis* و *Kuzuhaea* هستند. در جنس *Kuzuhaea* مرواسپورانژیوم‌ها به صورت زنجیری و منشعب بوده (حالت غیر عادی) و به هنگام بلوغ به راحتی جدا می‌شوند. در جنس *Syncephalis* اسپورانژیوفور معمولا ساده بوده و مرواسپورانژیوم‌ها روی وزیکل انتهایی تولید می‌شوند. در *Piptocephalis unispora*، مروسپورانژیوم تخم مرغی شکل با یک اسپور است و لوله تندش آن، وقتی با ریسه میزبان مناسب تماس می‌یابد، اپرسوریومی تشکیل می‌دهد که زائده عفونی از آن ایجاد می‌شود. زائده دیواره سلولی میزبان را سوراخ کرده و به مکینه منشعب تبدیل می‌شود.

رده تریکومیست (*Trichomycetes*)

افراد این رده دارای ارتباط اجباری با بند پایان زنده مانند حشرات، هزار پایان و خرچنگ‌ها هستند. ماهیت دقیق ارتباط با میزبانها شناخته نشده است و برخی از محققین از واژه همزیستی برای ارتباط استفاده می‌کنند. بسیاری از گونه‌ها به طور داخلی درون روده میزبان‌هایشان رشد می‌کنند و تنها یک گونه در سطح بیرونی بند پایان دیده می‌شود. میزبان‌ها اغلب فرم‌های آبزی (از جمله لاروهای موجودات بالغ غیر آبزی) هستند که روی جلبک‌ها یا بقایا تغذیه می‌کنند. بسیاری از گونه‌ها اصولا در روده خلفی یافت می‌شوند و توسط سلول نگهدارنده تخصصی به نام holdfast به دیواره کیتینی روده متصل می‌شوند. تال‌های بزرگتر برخی از گونه‌ها چنان به طور متراکم در داخل روده مجتمع شده‌اند که به داخل روده ظاهر موداری می‌دهند و به این دلیل، نام تریکومیست یا قارچ‌های مو مانند به آنها داده‌اند. اگر چه ارتباط تغذیه‌ای چندان معلوم نشده است ولی فرض بر این است که رشته‌های قارچی مواد غذایی را از محتویات مجرای روده جذب می‌کنند و نفوذ از پوشش کیتینی روده به داخل بافت‌های میزبان مشاهده نشده است.

تعدادی از میزبانها از ارتباط با تریکومیستها سود می‌برند. لاروهای پشه‌هایی که از استرولها و تعدادی از ویتامین‌های B به طور کامل محروم شده‌اند، ولی حاوی تریکومیست *Smittium culisetae* بودند، نسلهای بیشتری در مقایسه با لاروهای فاقد قارچ زنده مانده‌اند. از این رو، تریکومیستها می‌توانند باعث افزایش سازگاری میزبان پشه‌ای در شرایط تنش تغذیه‌ای شوند. تنها مورد استثنایی که در آن، قارچ می‌تواند دیواره کیتینی روده را سوراخ کرده و وارد بافتهای میزبان شود، *Smittium morbosum* است که لاروهای پشه‌ها را از طریق نفوذ از کوتیکل سلول‌های دیواره روده خلفی مورد حمله قرار داده و با جلوگیری از روند جلد اندازی، باعث کشتن آنها می‌شود.تعداد کمی از گونه‌ها با چشم غیر مسلح قابل دیدن هستند اما اغلب گونه‌ها تال‌های محدود میکروسکوپی را تولید می‌کنند که ممکن اتس منشعب و یا غیر منشعب باشند. میسیلیوم در بعضی از گونه‌ها دارای دیواره عرضی منظم بوده و در بقیه، به غیر از قاعده اندام‌های تولید مثلی، فاقد دیواره عرضی است. دیواره عرضی در افراد راسته‌های *Asellariales* و *Harpellales* دارای سوراخ است و جداره دیواره عرضی در اطراف یک پلاک که توسط غشا احاطه نشده و دارای دو زائده در دو بخش کناری است ، ادامه یافته است. این نوع دیواره مشابه با دیواره عرضی برخی از افراد خانواده *Kickxellaceae* است. تولید مثل غیر جنسی ممکن است در بر دارنده سلول‌های آمیبی شکل، اسپورانژیوسپورها یا آرتروسپورها باشد. در راسته *Harpellales*، ساختمان‌های تخصصی به نام تریکوسپورها (trichospores) تولید می‌شوند. تریکوسپور یک اسپورانژیوم خارجی (exogenos)، جدا شونده و معمولا دراز است که حاوی یک اسپورانژیوسپور تک هسته‌ای بوده و یک تا چندین زائده رشته‌ای در بخش قاعده‌ای دارد که به دیواره اسپورانژیوم متصل شده‌اند. به نظر می‌رسد که زوائد دراز در انتشار غیر فعال اسپورها با چسبیدن به مواد غذایی میزبانهای آنها نقش دارند. تریکوسپور بعد از بلعیده شدن توسط میزبان مناسب، جوانه زده و به سیستم گوارشی میزبان متصل می‌شود. بعد از اتصال، اسپورها به تال جدید تبدیل می‌شوند. تا به حال اثباتی مبنی بر تولید مثل جنسی در افراد این رده وجود ندارد، اما در *Harpellales*، ساختمانهای دو مخروطی (biconical) تولید می‌شوند که زیگوسپور نامیده شده‌اند. این اسپورهای با دیواره ضخیم احتمالا ناشی از تولید مثل جنسی هستند، زیرا که بعد از اتصال تال‌های مختلف تولید می‌شوند. هر اسپور بر روی یک انشعاب ریسه‌ای به نام zygosporophore تولید می‌شود که از یکی از دو سلول آمیزنده ایجاد می‌شود و در یک گونه، از لوله‌ای که بین دو سلول آمیزنده تشکیل شده است، تولید می‌شود. زیگوسپور بعد از آزاد شدن از روده و بلع شدن توسط میزبان جدید، در بدن میزبان جوانه زده و تال جدید را تولید می‌کند که شبیه به تال تولید شده از تریکوسپور غیر جنسی است. برخی از تریکومیست‌ها میزبانهای خود را تنها از طریق جوانه زنی تنها در داخل میزبان مناسب انتخاب می‌کنند. برای اینکه یک بند پا توسط تریکومیست آلوده شود، آن باید بطور مداوم در تماس با ساختمانهای تولید مثلی قارچ باشد زیرا بند پایان بطور مرتب جلد اندازی کرده و تریکومیست‌ها همراه با جلد از بدن حذف می‌شوند. برخی از گونه‌ها در پاسخ به هورمون جلد اندازی حشرات اسپورهای تخصصی ایجاد می‌کنند که به بقا آنها در محیط خارج از میزبان کمک می‌کند. بر اساس مورفولوژی تال و ساختمانهای تولید مثل غیر جنسی، افراد این رده به ٤ راسته تقسیم شده‌اند:

- راسته *Harpellales*

میسیلیوم منشعب یا غیر منشعب، با دیواره عرضی است و تریکوسپورها را تولید می‌کند. تنها افرادی هستند که گونه‌های آن زیگوسپور تولید می‌کنند. جنس‌های این راسته محدود به لاروهای حشرات آبزی هستند. دو جنس خوب شناخته شده آنها، *Smittium* و *Harpella* است و گونه‌های جنس *Smittium* در محیط کشت رشد داده شده‌اند.

- راسته *Asellariales*

راسته کوچکی بوده و شامل ۲ جنس است. ریسه‌ها منشعب و دارای دیواره عرضی هستند. اسپورهای غیر جنسی از نوع آرتروسپور هستند. میزبان‌های آنها صد پایان و collembolans هستند.

- راسته *Amoebidiales*

کوچکترین راسته در این رده بوده و شامل ۲ جنس است. میسیلیوم‌ها غیر منشعب و فاقد دیواره عرضی هستند. تولید مثل غیر جنسی از طریق سلول‌های آمیبی شکل یا اسپورانژیوسپورها است. گونه *Amoebidium parasiticum* تنها گونه‌ای است که به طور خارجی روی میزبان رشد می‌کند. گونه‌های جنس *Paramoebidium* در روده خلفی حشرات آبزی رشد می‌کنند.

- راسته *Eccrinales*

بزرگترین راسته است. ریسه‌های رویشی غیر منشعب و فاقد دیواره عرضی هستند. تولید مثل غیر جنسی توسط دو نوع اسپورانژیوسپور صورت می‌گیرد که یک نوع با دیواره ضخیم بوده و تک هسته‌ای است و احتمالا در پاسخ به هورمون جلد اندازی حشره ایجاد شده و به خارج از میزبان آزاد می‌شود. به نظر می‌رسد این اسپور عامل بقا قارچ است. نوع دوم اسپورهای با دیواره نازک و چند هسته‌ای هستند و در روده جوانه زده و موجب تراکم آلودگی در روده می‌شوند. میزبان‌ها شامل سوسک‌ها، سخت پوستان، صد پایان و هزار پایان هستند.

شاخه *Glomeromycota*

یکی از پراکنده‌ترین و مهمترین گروه‌های قارچی هستند که قبلا در راسته *Glomerales* و یا *Glomales* و در شاخه زیگومیکوتا قرار داده می‌شدند. افراد این شاخه، تحت عنوان قارچ‌های میکوریز داخلی endomycorrhizae نامیده می‌شوند و مواد غذایی را از طریق ارتباط همزیستی اجباری با گیاهان بدست می‌آورند. این نوع میکوریزها بر خلاف اکتومیکوریزها، مورفولوژی ریشه را تغییر نمی‌دهند و فاقد پوشش ریسه‌ای در سطح ریشه هستند. میسیلیوم‌ها فاقد دیواره عرضی و یا دارای دیواره عرضی پراکنده بوده و اغلب در زیر خاک رشد می‌کنند. در تعدادی از گونه‌ها کلامیدوسپورها و در تعدادی هم کمپلکس اسپورها تشکیل می‌شوند. اسپورها به صورت منفرد و یا دستجات سست و بدون پریدیوم سازمان یافته و در مواردی در داخل اسپوروکارپ‌ها و یا در داخل ریشه گیاهان تشکیل می‌شوند.

ریسه‌ها هم به صورت بین سلولی و هم داخل سلولی رشد می‌کنند و تولید دو نوع ساختمان ویژه را می‌کنند که به عنوان آربسکول (arbuscules) و وزیکل (vesicles) شناخته شده‌اند. آربسکول‌ها ساختمان‌های شبه مکینه‌ای

شدیدا منشعب و مارپیچی در داخل سلول‌ها هستند که دیواره سلولی را سوراخ کرده ولی غشا سیتوپلاسمی را به طرف داخل فشار می‌دهند و سطح تماس با سلول‌ها را افزایش می‌دهند. به نظر می‌رسد که آربسکول در انتقال دو طرفه متابولیت‌ها و مواد غذایی توسط شریکان میکوریزی نقش دارد. طول عمر آربسکول‌ها بسیار کوتاه بوده و تا چند روز است و بعد از تخریب توسط سلول‌های گیاه مصرف می‌شود، از این رو یک چرخه مداوم تولید و تخریب آربسکول‌ها وجود دارد. وزیکل‌ها، تورم‌های انتهایی ریسه‌ها هستند که هم به صورت بین سلولی و هم داخل سلولی تشکیل می‌شوند و به نظر می‌رسد که به عنوان مخزن انرژی برای استفاده توسط قارچ به هنگامی که فراورده‌های متابولیتی میزبان کم است، به کار می‌روند. معلوم شده که همه افراد این شاخه آربسکول تولید می‌کنند، ولی تعدادی از آنها وزیکل تولید نمی‌کنند و به این جهت به آنها، AM (arbuscular mycorrhizae) می‌گویند. بیش از ۸۰ درصد گیاهان آوندی اندومیکوریز تشکیل می‌دهند و حتی در گیاهان ابتدایی هم دیده شده است. برای بسیاری از گیاهان خشکی زی، میکوریزها اندام‌های جذب یون فسفات و دیگر یون‌ها هستند که به طور ضعیفی در دسترس گیاه قرار می‌گیرند. این قارچ‌ها، خاک یا دیگر بستره‌ها را از طریق میسیلیوم‌های گسترده اشغال می‌کنند وآب و مواد معدنی (به ویژه یون فسفر) جذب کرده را در اختیار گیاه قرار داده و کربوهیدرات مورد نیاز خود را از طریق گیاه بدست می‌آورند. پیشنهاد شده است که ریسه‌های این قارچ‌ها، می‌توانند متابولیت‌ها را از دیگر قارچ‌ها، باکتری‌ها، اکتینومیست‌ها، جلبک‌ها و حتی سیانوباکتری‌های موجود در ریزوسفر ریشه گیاهان جذب کرده و به گیاه منتقل کنند. همچنین یک همزیستی منحصر به فردی وجود دارد که نمایانگر هماهنگی بین جلبک سبز–آبی (سیانوباکتری) و همزیست اجباری *Geosiphon pyriformis* (یکی از قارچ‌های مرتبط با گلومرومیکوتا) است که ارتباط در آن بر عکس است. قارچ همزیست ماکروسکوپی و شریک جلبکی همزیست میکروسکوپی است. این قارچ‌ها اهمیت بالایی دارند، آنها روی تنوع زیستی موثرند، به کنترل پاتوژن‌های ریشه از جمله نماتودها و قارچ‌های مختلف از طریق تولید مواد آنتی بیوتیکی کمک می‌کنند، سازگاری گیاهان را در محیط‌های آلوده تامین می‌کنند و به طور مستقیم یا غیر مستقیم در زندگی روی کره زمین تاثیر دارند.

طبقه بندی‌های قارچ‌های AM

توصیف جنس *Glomus* بر اساس دستجات اسپورها که اسپوروکارپ نامیده شده‌اند و در سطح بالایی خاک یافت می‌شوند، استوار بود. در آن زمان تولید وزیکل‌ها و آربسکول‌ها توسط قارچ‌های همزیست با ریشه گیاهان مشخص شده بود. از نظر مورفولوژیکی، نزدیکترین گروه از قارچ‌ها با مراحل جنسی شناخته شده متعلق به جنس *Endogone* بود و به دلیل شباهت با قارچ‌های AM، این قارچ‌ها در خانواده *Endogonaceae* از شاخه *Zygomycota* قرار داده شدند. هر چند که این عمل منطقی نبود، زیرا افراد جنس *Endogone* همگی تولید زیگوسپور می‌کردند، ولی گونه‌های AM زیگوسپور تولید نمی‌کردند. دلیل اصلی برای قرار دادن آنها در جنس *Endogone* بر اساس یک اشتباه مشاهده‌ای بود که یک اسپوروکارپی پیدا شد که دارای هر دو اسپور جنس‌های *Endogone* و *Glomus* بود و به دلیل شباهت ظاهری آنها، فرض شد که یکی از آنها، آنامورف دیگری است.

بررسی دقیق‌تر گروه در سال ۱۹۷٤ انجام گرفت که در طی آن، دو جنس جدید *Gigaspora* و *Acaulospora* مشخص شدند. قارچ‌های موجود در این گروه بندی غیر طبیعی در نهایت به طور رسمی در راسته *Endogonales* قرار داده شدند، ولی در بالاتر از سطح راسته، کار تاکسونومیکی انجام نگردید. یک آنالیز بر اساس مشخصات مورفولوژیکی انجام گرفت و افراد در راسته *Glomerales* قرار گرفتند که ۲ زیر رده و ۳ خانواده داشت. البته تعدادی از نتایج این کار زیر سئوال رفت، زیرا جنس بزرگ *Glomus* مونوفیلتیک نبود و احتمالا از چندین جنس تشکیل شده بود و در سال ۲۰۰۰ مونوفیلتیک بودن قارچ‌های زیگومیکوتا زیر سئوال رفت. بعد از مشخص شدن مسئله اختلاط اسپورها در اسپوروکارپ، داده‌های بسیار کم مورفولوژیکی، آناتومیکی، سیتولوژیکی و یا جنسی، قرار دادن قارچ‌های AM را در زیگومیکوتا تایید نمود و داده‌های مولکولی جدا شدن آنها را از زیگومیکوتا تایید کرد. در میان سلسله قارچ‌ها که بر اساس مطالعات مورفولوژیکی، بیوشیمیایی و مولکولی به خوبی توصیف شده‌اند، دو تاکسون آسکومیکوتا و بازیدیومیکوتا مونوفیلتیک بوده و جد مشترک دارند. بر خلاف آنها، شاخه بزرگ زیگومیکوتا پلی فیلتیک بوده و هنوز یک طبقه بندی درست فیلوژنتیکی در مورد آن انجام نشده است و حتی وجود آن از نظر مورفولوژیکی هم اعتبار چندانی ندارد. بسیاری از افراد که در این شاخه قرار داده شده‌اند، فاقد مرحله جنسی شناخته شده‌اند. از این رو افراد با ظاهر مورفولوژیکی مشابه در کنار هم و در رده زیگومیست قرار داده شده‌اند و نمایانگر یک گروه مصنوعی پراکنده از خط سیرهای همگرا است. بر اساس مطالعات آنالیزهای زیر واحد کوچک RNA ریبوزومی، قارچ‌های AM به صورت یک گروه مونوفیلتیک مشخص می‌شوند که ارتباطی با زیگومیکوتا ندارند و احتمالا یک جد مشترک با آسکومیکوتا و بازیدیومیکوتا دارند و در شاخه مستقل *Glomeromycota* قرار داده شدند که احتمالا گروه خواهری با آسکومیکوتا و بازیدیومیکوتا است. این شاخه دارای یک رده *Glomeromycetes* است که به ٤ راسته تقسیم شده است: *Archaeosporales Glomerales,* *Paraglomerales* و *Diversisporales*.

راسته *Glomerales*

قارچ‌ها در زیر زمین و گاهی بالای زمین تشکیل می‌شوند و وزیکل و آربسکول را در ریشه‌ها تشکیل می‌دهند. ریسه‌های رویشی معمولا فاقد دیواره عرضی بوده و تنها در بخش مسن ریسه، دیواره عرضی تشکیل می‌شود. تولید مثل غیر جنسی با تولید کلامیدوسپور است که یا انتهایی و یا میان ریسه‌ای است. اسپورها در بسیاری از گونه‌ها به طور انفرادی تشکیل می‌شوند، ولی در تعدادی از جمله جنس *Glomus* در اسپوروکارپ‌ها تشکیل می‌شوند. دارای یک خانواده *Glomeraceae* و دو جنس *Glomus* و *Sclerocystis* است. زیگوسپورها و سلول‌های کمکی تشکیل نمی‌شوند.

راسته *Paraglomerales*

قارچ‌ها زیر زمینی بوده و آربسکول‌ها (ندرتا وزیکل‌ها) تشکیل می‌شوند. کلامیدوسپورها تولید شده و بی رنگ هستند. فقط دو گونه شناخته شده‌اند که در جنس *Paraglomus* از خانواده *Paraglomeraceae* قرار داده شده‌اند.

راسته *Diversisporales*

قارچ‌های زیر زمینی بوده و آربسکول تولید می‌کنند و وزیکل‌ها به ندرت دیده می‌شوند. سلول‌های کمکی (auxillary cells) زیر زمینی در تعدادی تشکیل می‌شوند. افراد در سه خانواده *Diversisporaceae*, *Acaulosporaceae* و *Gigasporaceae* قرار داده شده‌اند.

در خانواده *Gigasporaceae*، فقط آربسکول در ریشه گیاه تشکیل می‌شود، ضمن اینکه سلول‌های تخصص یافته به نام سلول‌های کمکی و azygospore در خاک تولید می‌شوند. این اسپورها به روش غیر جنسی تولید می‌شوند. دو جنس *Gigaspora* و *Scutellospora* مشخص شده است.

در خانواده *Acaulosporaceae* وزیکل‌ها و آربسکول‌ها در ریشه تشکیل می‌شوند. سلول‌های کمکی تولید نشده ولی کلامیدوسپورها به صورت انفرادی یا در اسپوروکارپ‌ها تشکیل می‌شوند. دارای دو جنس *Acaulospora* و *Entrophospora* است. در هر دو جنس، اسپورها از ریسه‌هایی بوجود می‌آیند که خود ریسه بر روی یک ساختمان متورم و کیسه مانند تشکیل می‌شود که به آن sporiferous saccule می‌گویند. در *Acaulospora* اسپور به صورت کناری روی ریسه تشکیل می‌شود، ولی در *Entrophospora* در داخل گردن ریسه تشکیل می‌شود.

راسته *Archaesporales*

قارچ‌های زیر زمینی و همزیست داخل سلولی با پروکاریوت‌های فتواتوتروف بوده یا تولید میکوریز با آربسکول‌ها و با یا بدون وزیکل می‌کنند. اسپورها بی رنگ بوده و کلامیدوسپورها به صورت منفرد یا دستجات سست روی و یا داخل خاک تشکیل می‌شوند. دارای دو خانواده *Geosiphonaceae* و *Archaeosporaceae* است.

این قارچ‌ها در محیط‌های کشت مصنوعی کشت داده نشده‌اند و از این رو کشت‌های گلدانی تنها روش عملی برای نگهداری و تکثیر این قارچ‌ها است. [*واکر* (Walker, 1983) تلاش کرد تا توصیفات مربوط به دیواره اسپورها را سامان بخشد و انواعی از دیواره‌ها را توصیف نمود. وی پیشنهاد کرد که ساختمان آنها باید با استفاده از یک دیاگرامی توصیف شود که به آن موروگراف (murograph) می‌گویند. بعدا روش جوانه زنی اسپورها هم به عنوان صفات تاکسونومیکی استفاده شدند. لوله تندش ممکن است به طور مستقیم از دیواره اسپورها تشکیل شود یا ممکن است از منطقه اتصال ریسه‌ها به اسپور و یا از نواحی ویژه‌ای که germ shields نامیده شده‌اند، تولید شود].

شاخه کیتریدیومیکوتا (*Chytridiomycota*)

این شاخه دارای یک رده به نام *Chytridiomycetes* است و تنها افراد سلسله قارچها هستند که در چرخه زندگی خود سلولهای متحرک تولید می‌کنند. در بسیاری از موارد، سلولهای متحرک (گامت‌ها و زئوسپورها) دارای یک تاژک خلفی شلاقی هستند و تنها در تعداد بسیار کمی از گونه‌ها، سلولهای متحرک دارای چندین تاژک هستند (این صفت منحصر به افراد این شاخه است). تعدادی از دیگر صفات مشترک در افراد این شاخه عبارتند از:

– تال در آنها فاقد دیواره عرضی بوده و ممکن است به صورت ساختمان کروی یا تخم مرغی، یک ریسه ساده و دراز و یا میسیلیوم کاملا توسعه یافته باشد.– زیگوت به اسپور استراحتی یا اسپورانژیوم استراحتی تبدیل می‌شود و یا در یک راسته رشد کرده و تال دیپلوئید را تولید می‌کند.– دیواره‌های سلولی در این قارچها حاوی کیتین و گلوکان بوده و سلولز تنها در یک گونه شناخته شده است. تقسیمات هسته‌ای از نوع درون هسته‌ای و سنتریک هستند.

در این شاخه حدود ۱۰۰ جنس و ۱۰۰۰ گونه تخمین زده شده است که بسیاری از آنها ساپروفیت هستند. با این وجود، مثالهای انگل گیاهان، حیوانات و یا قارچها در افراد این گروه دیده می‌شود. میزبان‌های گیاهی شامل گیاهان آوندی، خزه‌ها و فیتوپلانکتونها هستند، در حالی‌که میزبانهای حیوانی شامل نماتودها، روتیفرها، تاردیگرادها، پشه‌ها و بعضی از سوسک‌ها هستند. میزبانهای قارچی شامل دیگر کیتریدها، قارچهای میکوریز داخلی (AM)، آسکومیکوتا و حتی بازیدیومیکوتا هستند. این قارچها در محیط‌های آبی و خاک زندگی می‌کنند. برخی گونه‌ها بی‌هوازی بوده و در روده گیاهخواران متعلق به تعدادی از خانواده‌های پستانداران وجود دارند. فرمهای آبزی غالبا در آبهای شیرین وجود دارند و عده‌ای در آبهای شور (با شوری کم تا متوسط) یافت می‌شوند. خاکهای حمل شده توسط سیلابها یا خاک‌های موجود در ته استخرها و مخازن آب و حتی خاکهای صحرایی هم دارای این گروه از قارچها هستند. به علت اندازه بسیار کوچک آنها، بسیاری از آنها را فقط می‌توان با بررسیهای میکروسکوپی سلولها و بافتهای جانوران و گیاهان پارازیته شده و یا مواد آلی مرده ردیابی نمود. بسیاری از گونه‌های ساپروفیت را می‌توان از نمونه‌های خاک و آب توسط طعمه‌گذاری با موادی مانند دانه گرده، برگها، میوه‌ها، پوست مار، اسکلت خارجی حشرات و دیگر بند پایان و حتی نوارهای سلوفان (برای تجزیه کنندگان سلولز) جدا سازی کرد. با وجود پراکندگی وسیع این قارچها در طبیعت، اطلاعات کمی در باره اهمیت آنها در اکوسیستمهای مختلف وجود دارد، ولی *بار* (Barr, 1990) عنوان کرده که اهمیت حقیقی این موجودات به عنوان مهاجمان اولیه و تجزیه کنندگان مواد آلی مانند کیتین، کراتین، سلولز و همی‌سلولز است.

انواع بیماریزای گیاهی شامل *Synchytrium endobioticum* (عامل بیماری زگیل سیاه سیب زمینی)، *Olpidium brassicae* (انگل ریشه‌های کلم و ناقل مهم بعضی از ویروسهای گیاهی)، *Physoderma maydis* (عامل لکه قهوه‌ای ذرت)، *Urophylictis alfalfae* (عامل زگیل طوقه یونجه) می‌باشند. همچنین گونه‌های جنس *Coelomomyces* لاروهای پشه‌ها را پارازیته کرده و به عنوان عوامل کنترل بیولوژیکی مطرح هستند. گونه‌های *Blastocladiella emersonii* و *Allomyces macrogynus* ساپروفیت‌های آزاد زیی هستند که به عنوان موجودات مدل در آزمایشگاههای بیولوژی مولکولی و سلولی استفاده می‌شوند. کیتریدهای بی هوازی (*Neocallimastix*) در معده گاو و گوسفند، روده کور اسب و دیگر گیاهخواران یافت شده‌اند و بنظر می‌رسد که نقش مهمی در تجزیه فیبرهای وارد شده به روده بازی می‌کنند.

تنوع زیادی در این قارچها در ساختمان تال و ماهیت ساختمانهای تولید مثل جنسی و غیر جنسی دیده می‌شود. ساده‌ترین فرمهای مورفولوژیکی، اندوبیوتیک (endobiotic) هستند که به طور کامل در داخل سلولهای میزبانها

زندگی می‌کنند. تال بالغ توسط یک دیواره سلولی احاطه می‌شود، هر چند که ممکن است در مراحل اولیه برهنه باشد. بقیه گونه‌ها اپی‌بیوتیک (epibiotic) هستند که اندامهای تولید مثلی خود را در سطح میزبان زنده و یا تکه‌ای از مواد آلی مرده تولید می‌کنند و ساختمانهای جذب کننده غذا به داخل بافت‌های زنده یا مرده‌ای که روی آنها زندگی می‌کنند، وارد می‌شوند [اگر تال از طریق ریزومیسیلیوم به چند میزبان متصل شود از واژه اینتربیوتیک (interbiotic) برای توصیف آن استفاده می‌شود].

در فرمهای هولوکارپیک (holocarpic)، کل تال به یک یا چند ساختمان تولید مثلی (گامت یا زئوسپور) تبدیل می‌شود و ریزوئید دیده نمی‌شود. اما در فرمهای معمول‌تر، تال به یک بخش رویشی حاوی ریزوئید که اصولا برای جذب مواد غذایی از محیط بکار می‌رود و یک بخش تولید مثلی که به زئوسپورها یا گامتها تبدیل می‌شود و به ریزوئیدها متصل نیست، تفکیک شده است. به این نوع تال یوکارپیک (eucarpic) می‌گویند. ریزوئیدها رشته‌های کوتاه و ظریف ریشه مانندی هستند که بخش اصلی تال یوکارپیک را تشکیل می‌دهند. آنها دارای پروتوپلاسم بوده ولی هسته ندارند و در نهایت ممکن است توسط دیواره عرضی از بقیه تال جدا شوند. این دیواره‌های عرضی در تعدادی از گونه‌ها دارای سوراخهای ریزی (پلاسمودسماتا) هستند. سیستم ریزوئیدی در تعدادی از گونه‌ها کم رشد و نا مشخص بوده و در تعدادی توسعه زیادی دارد. عمل اصلی آنها چسباندن تال به بستره و جذب مواد غذایی است. در بقیه گونه‌ها، تعداد زیادی ساختارهای تولید مثلی در روی تال پراکنده بوده و توسط یک سیستم شدیدا منشعب میسیلیومی به هم متصل شده‌اند که به آن ریزومیسیلیوم (rhizomycelium) می‌گویند. این سیستم گسترده از رشته‌های ریسه مانند به دلیل نداشتن هسته، بجز در مواردی که عمل انتقال هسته‌ها انجام می‌شود، از میسیلیوم متمایز می‌شود. اگر تال فقط دارای یک مرکز رشد و تولید مثل باشد، به آن مونوسنتریک (monocentric) و اگر دارای چندین مرکز رشد و تولید مثل باشد، به آن پلی‌سنتریک (polycentric) می‌گویند. علیرغم اینکه ریسه‌ها اغلب coenocytic هستند، اما یک دیواره عرضی به طور معمول در قاعده اندام‌های تولید مثلی تولید می‌شود و دیواره‌های عرضی پراکنده‌ای هم در بخش‌های مسن ریسه بوجود می‌آیند. برخی از کیتریدیومیکوتای با ساختمان پیچیده از نظر مورفولوژیکی تال گسترده میسیلیومی دارند. علاوه بر آن، میسیلیومهای فرم‌های پیچیده‌تر دیواره‌های عرضی کاذب (pseudoseptum) تولید می‌کنند که در فواصلی در طول ریسه قرار داشته و ترکیب شیمیایی متفاوتی از دیواره‌های ریسه دارند.

[*فرمهای مختلفی از رشد تال و توسعه تولید مثلی وجود دارد که بعد از سیست شدن زئوسپور تک هسته‌ای حاصل می‌شود. رفتار هسته سیست زئوسپور صفت کلیدی برای توصیف این فرم‌ها است. در توسعه اندوژن* (endogenous)، *هسته در داخل سیست باقی مانده و با بزرگ شدن سیست به یک* (endogenous monocentric) *یا چند اسپورانژیوم بطور متوالی* (endogenous polycentric) *تبدیل می‌شود. در توسعه اگزوژن* (exogenous)، *هسته از سیست خارج شده و وارد لوله تندش می‌شود و در داخل لوله تندش تقسیم می‌یابد. در* exogenous monocentric *فقط یک اسپورانژیوم و در* exogenous polycentric *چندین*

اسپورانژیوم از چند محل تشکیل می‌شود. توسعه exogenous polycentric*، به دو صورت* colonial *یا* filamentous *دیده می‌شود. در حالت* colonial *دستجات اسپورانژیومی که* sori *نامیده می‌شوند، تشکیل شده و در حالت* filamentous *یک سیستم گسترده ریزومیسیلیومی تشکیل می‌شود که تحت شرایط بهینه دارای رشد نامحدود است*].

تولید مثل غیر جنسی در کیتریدها توسط زئوسپورهایی است که در داخل اسپورانژیوم تولید می‌شوند. در ابتدا اسپورانژیوم دارای پروتوپلاست تفکیک نشده با تعداد زیادی هسته است. با توسعه اسپورانژیوم، کل پروتوپلاست به بخش‌های کوچک و تک هسته‌ای تقسیم می‌شود که هر کدام به یک زئوسپور با یک عدد تاژک عقبی شلاقی تبدیل می‌شوند. آزاد سازی زئوسپورها ممکن است از طریق یک یا چندین پاپیلا انجام شود. پاپیلاها در دیواره اسپورانژیوم و یا در نوک لوله تشکیل شده از اسپورانژیوم بوجود می‌آیند. در تعدادی از گونه‌ها، همیشه یک درپوش مدور و کاملا مشخص (operculum) تشکیل می‌شود و زئوسپورها از طریق آن خارج می‌شوند، به این گروه operculate می‌گویند. بسیاری از گونه‌ها اپرکول تشکیل نداده و زئوسپورها از طریق تخریب سوراخ موجود در دیواره اسپورانژیوم و یا از لوله آزاد سازی خارج می‌شوند و به آنها inoperculate می‌گویند. زئوسپور بعد از خروج ار اسپورانژیوم تا مدتی شنا کرده، تاژک خود را جمع می‌کند و یا از دست می‌دهد و به سیست تبدیل می‌شود که بعد از سپری شدن یک دوره کوتاه استراحت، دوباره جوانه می‌زند. زئوسپورها در این قارچها از دو بخش اصلی: پیکره سلولی (cell body) و دستگاه تاژک (flagellum) تشکیل شده‌اند. همانند تاژک در بقیه موجودات یوکاریوت، تاژک دارای ۲ عدد میکروتوبول مرکزی و ۹ جفت میکروتوبول کناری است ۲ + (۲)۹. قاعده تاژک به صورت یک استوانه‌ای است که در داخل پیکره سلولی قرار دارد و در آن دو میکروتوبول مرکزی حذف شده و میکروتوبولهای کناری به صورت ۹ گروه ۳ تایی درآمده‌اند. 0 + (۳)۹. به این قسمت قاعده‌ای، کینتوزوم (basal body or kinetosome) می‌گویند. کینتوزومها از سانتریولها بوجود می‌آیند. از کینتوزومها، یک سری ساختمانهای فیبریلی (fibrillar structures) منشا می‌گیرند و به داخل سیتوپلاسم زئوسپور وارد شده و به اندامک‌های مختلفی متصل می‌شوند. به این ساختمانها ریزوپلاست (rhizoplast) یا میکروتوبولهای ریشه‌چه‌ای (rootlet microtubules) می‌گویند. در این زئوسپورها، یک عدد کینتوزوم ثانوی در مجاورت کینتوزوم اولیه دیده می‌شود که به آن کینتوزوم غیر فعال (dormant or nonfunctional kinetosome) می‌گویند. هر زئوسپور دارای یک هسته منفرد است که شکل و مکان آن در گونه‌های مختلف فرق می‌کند. اندامک‌های موجود در پیکره سلول زئوسپور شامل حداقل یک عدد میتوکندری، میکروبادیها، رشته‌های شبکه اندوپلاسمی، یک ذره بزرگ لیپیدی و یا چندین ذره کوچک لیپیدی که در مناطق خاصی از زئوسپور قرار می‌گیرند، وجود دارد. بسته به گونه، ریبوزومهای زئوسپور کیتریدها ممکن است در کل سیتوپلاسم اسپور پراکنده بوده و یا به صورت مجتمع باشند و ribosomal aggregation را تشکیل دهند. تجمع ریبوزومها ممکن است باعث احاطه شدن بخشی از هسته و یا کل آن شده و یا محدود به یک طرف هسته باشد. گاهی اوقات میتوکندری‌ها بخش کناری تجمعات ریبوزومی را تشکیل داده و یا تجمعات ریبوزومی ممکن است توسط یک غشا

احاطه شده باشند. در بعضی از گونه‌ها، تجمع ریبوزومها به صورت یک ساختمان مشخص و متمایز دیده می‌شود که به آن کلاهک هسته‌ای (nuclear cap) می‌گویند. در زئوسپورهای تمامی کیتریدهای هوازی، ذرات چربی در کنار میکروبادیها، میتوکندریها و سیسترنه‌های غشایی قرار گرفته و تشکیل ساختمانی به نام microbody-lipid globule complex (MLC) را می‌نماید که احتمالا در تنظیم کلسیم و استفاده از لیپیدهای ذخیره‌ای در طی حرکت زئوسپور نقش دارد. یک اندامک دیگری که منحصر به زئوسپورهای کیتریدیاسه است، ذره گاما (gamma particle) است که اندامک کوچک غشا داری است و حاوی جسم فنجانی شکل مات الکترونی است. عقیده بر این است که ئرات گاما پروتئین ذخیره می‌نمایند.

تولید مثل جنسی به چند روش صورت می‌گیرد و روشهای معمول پلاسموگامی عبارتند از:

۱- آمیزش گامت‌های متحرک (planogametic copulation)

الف) الحاق پلانوگامت‌های ایزوگام (دارای یک شکل و اندازه = isogamous): در این حالت دو گامت متحرک که از نظر شکل و اندازه مشابه بوده ولی دارای تفاوت‌های فیزیولوژیکی هستند، در آب با هم متحد شده و یک زیگوت متحرک را تولید می‌کنند. در تعدادی از گونه‌ها، گامت‌های حاصل از یک گامتانژیوم نمی‌توانند با هم جفت شوند.

ب) الحاق پلانوگامت‌های انیزوگام (با یک شکل ولی اندازه متفاوت = anisogamous): در این حالت یک گامت متحرک با اندازه بزرگتر با یک گامت کوچکتر آمیزش یافته و بعد از آمیزش در داخل آب، زیگوت متحرک تشکیل می‌شود.

ج) تلقیح یک گامت (تخم) ماده غیر متحرک توسط یک گامت نر متحرک (انتروزوئید): گامت‌های متحرک از گامتانژیوم نر(گاهی آنتریدیوم نامیده شده‌اند) به داخل آب آزاد شده و شنا می‌کنند. بعضی از آنها به گامتانژیوم ماده (گاهی اوقات به نام االوگونیوم خوانده شده‌اند) رسیده و یک گامت نر وارد االوگونیوم شده و با تخم موجود در داخل آن ترکیب می‌شود (این می‌تواند نوعی از اووگامی باشد که در راسته *Monoblepharidales* دیده می‌شود).

۲- آمیزش گامتانژیومها (gametangial copulation)

در کیتریدها این روش با انتقال کامل پروتوپلاست از یک گامتانژیوم به داخل گامتانژیوم دیگر انجام می‌شود.

۳- سوماتوگامی (somatogamy)

این روش شامل آمیزش ساختمانهای رویشی است. در بعضی از کیتریدها، آمیزش بین رشته‌های ریزوئیدی قبل از تشکیل اسپور استراحتی صورت می‌گیرد.

طبقه بندی این قارچها

بر اساس صفات جنس دیواره سلولی، بیوشیمی سلولی و آنالیز توالی زیر واحد کوچک DNA ریبوزومی، افراد این شاخه در سلسله قارچها قرار گرفته‌اند (Barr, 1992). افراد این شاخه در ۵ راسته *Neocallimasticales*, *Chytridiales*, *Spizellomycetales*, *Blastocladiales* و *Monoblepharidale* قرار داده شده‌اند. اساس

تفکیک افراد به راسته‌ها بیشتر روی صفات ریز ساختاری زئوسپورها استوار است. وجود یا غیاب تجمع ریبوزومی، تعداد و محل قرار گرفتن ذرات چربی، سازماندهی، جهتگیری سانتریول نسبت به کینتوزوم، سازماندهی میکروتوبولهای ریشه‌چه‌ای و ریزوپلاست و ارتباط فضایی هسته و کینتوزوم در طبقه بندی استفاده شده‌اند.

راسته *Spizellomycetales*

این راسته در سال ۱۹۸۰ توسط *بار* بر اساس صفات ساختاری زئوسپور و اکولوژی اعضا ایجاد گردید. ریبوزوم‌ها در زئوسپور پراکنده بوده و زئوسپور دارای تعدادی ذرات چربی و میکروبادی است. هسته در مجاورت کینتوزوم قرار دارد و از کینتوزوم تعدادی میکروتوبول خارج شده و وارد سیتوپلاسم زئوسپور می‌گردند. بهتر است گفته شود که *بار* عنوان نموده است که زئوسپورهای برخی از افراد این راسته در طی شنا کردن و شروع تشکیل سیست به صورت **آمیبی** هستند و همچنین اینکه، زئوسپورها ساختمانهای فعال، زنده و متحرک هستند. تولید مثل جنسی شناخته نشده است. افراد این راسته به صورت انگل‌های گیاهی و قارچی و ساپروفیت‌های آزاد زی ساکن در خاک و آب وجود دارند. بسیاری از گونه‌ها مونوسنتریک بوده و افراد راسته توسعه از نوع اندوژن و اگزوژن را نشان می‌دهند. جنسهای مهم شامل *Caulochytrium*, *Olpidium*, *Rozella* و *Urophlyctis* هستند. *Caulochytrium* انگل بیوتروف قارچهای عالی است.

C. protostelioides تولید مکینه‌های چند گانه غیر منشعب در ریسه میزبان آسکومستی یعنی *Cladosporium cladosporioides* را می‌کند.

جنس *Rozella* دارای ۲۰ گونه است که همگی اندوپارازیت‌های اجباری قارچهای آبزی متعلق به شاخه‌های کیتریدیومیکوتا و اوومیکوتا است. *Rozella allomycis* انگل اجباری *Allomyces macrogynus* و تعدادی از گونه‌های دیگر بوده قادر به آلوده کردن گامتوتال و اسپوروتال‌های *A. macrogynus* است. زئوسپورانژیومها در نوک ریسه‌های تال آلوده *Allomyces* تشکیل شده و زئوسپورها را آزاد می‌کنند. آنها در آب مجاور شنا نموده و به طرف فرمون ایجاد شده توسط میزبان زنده (پخش شده در آب) کشش شیمیایی دارند. پروتوپلاست سالم میزبان برای جلب لازم است. بعد از اینکه زئوسپورها به ریسه‌های میزبان و در پاسخ به گیرنده‌های سطحی میزبان، تماس یافتند به آن متصل شده و تاژکها را به دور خود جذب می‌کنند و سیست می‌شوند و در محل تماس با میزبان لوله تندش را تولید می‌کنند. یک صفت جالب توجه همان نفوذ، ایجاد و گسترش سریع واکوئول در داخل سیست است که تزریق پروتوپلاست انگل را به داخل میزبان تسهیل می‌کند. انگل اصولا در داخل ریسه‌های نسبتا جوان و یا اسپورانژیوم‌های نابالغ *Allomyces* نمو می‌یابد و می‌تواند ریخت شناسی آن را به نفع خود تغییر دهد. در داخل میزبان، تال بدون دیواره انگل به زئوسپورانژیوم بدون دیواره تبدیل می‌شود که به طور کامل بخشی از میزبان را پر می‌کند. بخش آلوده توسط یک دیواره عرضی که منشا میزبانی دارد از بخش پایینی و غیر آلوده ریسه جدا می‌شود. با توجه به اینکه غشا پوشاننده میزبان وجود ندارد پروتوپلاست در حقیقت داخل سلولی است و این یک حالت عادی برای انگل‌های کیتریدی آلوده کننده دیگر کیتریدها است، هر چند که در بقیه میزبانهای قارچی غیر معمول است. تنها یک

زئوسپورانژیوم در هر بخش ریسه تشکیل می‌شود و دیواره آن دو تا شده و هم به عنوان دیواره میزبان و هم انگل عمل می‌کند. پروتوپلاست اسپورانژیوم به زئوسپورها تفکیک شده و اسپورانژیوم را پر می‌کند. انگل در نهایت دیواره میزبان را تحریک می‌کند تا پاپیلای آزاد سازی را تشکیل داده و بعد از تخریب آن، زئوسپورها را به بیرون آزاد می‌کند.اسپورانژیوم‌های استراحتی بعدا و در پاسخ به شرایط نامساعد برای انگل تشکیل می‌شوند. البته تولید مثل جنسی در هیچکدام از گونه‌های جنس *Rozella* گزارش نشده است. یک دیواره ضخیم خاردار در اطراف هر تال *Rozella* رشد می‌کند و به اسپورانژیوم استراحتی تبدیل می‌شود. این‌ها مجددا جوانه زده و کشت‌های تازه *Allomyces* را از طریق زئوسپورهای حاصل از اندام‌های استراحتی جوانه زده، آلوده می‌کنند. زئوسپورانژیومهای انگل شبیه به زئوسپورانژیومهای میزبان است و به این پدیده تقلید میزبانی یا host mimicry می‌گویند.

جنس *Olpidium* حدود ۳۰ گونه دارد که انگل‌های هولوکارپیک و اندوبیوتیک گیاهان از جمله جلبک‌ها، خزه‌ها، دانه گرده، برگ‌ها و ریشه گیاهان گلدار است. توسعه از نوع مونوسنتریک و اگزوژن است. گونه *O. brassicae* ناقل تعدادی از ویروس‌های گیاهی است. این گونه اغلب به ریشه‌های کلم حمله می‌کند و قادر به حمله به تعداد زیادی از گیاهان تک لپه و دولپه‌ای است و در اغلب خاک‌ها وجود دارد. *O. viciae* انگل برگ و ساقه گیاه *Vicia unijuga* است. وقتی بخش‌های الوده میزبان خیس هستند زئوسپورها از طریق لوله خروجی از اسپورانژیوم آزاد می‌شوند و بعد از مدتی شنا کردن در سطح میزبان سیست می‌شوند. یک سوراخ ریز در سطح دیواره سلولی میزبان ایجاد شده و پروتوپلاست انگل وارد سلول می‌شود ولی سیست در خارج باقی می‌ماند. در این مورد هم غشا احاطه کننده میزبان در اطراف پروتوپلاست قارچ وجود ندارد و اصولا داخل سلولی است. در داخل میزبان، انگل در کنار هسته سلول قرار گرفته و به زئوسپورانژیوم تبدیل می‌شود. زئوسپورها تشکیل و آزاد شده و چرخه زندگی مجددا تکرار می‌شود. اگر چه گاهی آمیزش پلانوگامت‌ها و تشکیل اسپورهای استراحتی با دیواره ضخیم گزارش شده است اما در جنس *Olpidium* تایید نشده‌اند

راسته *Neocallimasticales*

افراد این راسته که یک زمانی در راسته *Spizellomycetales* قرار می‌گرفتند، شامل گونه‌هایی از کیتریدهای بی هوازی اجباری بوده و در روده و روده کور حیوانات گیاه خوار ساکن هستند. هر دو نوع تال مونوسنتریک و پلی‌سنتریک در آنها وجود دارد. بعضی از گونه‌ها دارای زئوسپور یک تاژکی، ولی بقیه دارای زئوسپور چند تاژکی (با بیش از ۲۰ تاژک) بوده و تاژکها در بخش عقبی زئوسپور قرار دارند. کینتوزوم توسط یک دستگاه تاژکی احاطه شده است که شامل یک حلقه مشخص اطراف تاژک است. ریبوزومها در زئوسپور مجتمع بوده ولی میتوکندری، MLC و rumposome در افراد این راسته وجود ندارد. ۵ جنس و ۱۵ گونه مشخص شده‌اند و شامل *Neocallimastix, Caecomyces Anaeromyces, Orpinomyces* و *Piromyces* هستند. در گونه‌های جنس *Caecomyces*، تال مونوسنتریک و پلی سنتریک است، در *Anaeromyces* و *Orpinomyces* تال پلی سنتریک و در *Piromyces* و *Neocallimastix* تال مونوسنتریک است. زئوسپورهای *Anaeromyces, Caecomyces*

و *Piromyces* یک تاژکی و در *Orpinomyces* و *Neocallimastix* چند تاژکی هستند. در *Neocallimastix*، زئوسپور ۱۴-۹ تاژکی بوده، توسعه از نوع اندوژن است و ریزوئیدها شدیدا منشعب هستند. بعد از سیست شدن زئوسپور، عمل جوانه زنی انجام شده و ۱ (ندرتا ۲) عدد لوله تندش ایجاد می‌شود که دراز و منشعب شده و سیستم ریزوئیدی را تشکیل می‌دهند. بعد از تقسیمات هسته‌ای در داخل سیست، سیست بزرگ شده و تبدیل به اسپورانژیوم می‌شود که ممکن است دارای پایه و یا فاقد آن باشد. یک دیواره عرضی ریزوئیدها را از بقیه تال جدا می‌کند. زئوسپورها از طریق یک سوراخ در دیواره اسپورانژیوم آزاد می‌شوند. در کشت‌های حاوی آگار، زئوسپورها به سرعت در نزدیک اسپورانژیوم والدی سیست شده و تال جدید را تشکیل میدهند. اغلب تال‌ها منشعب بوده دارای ۲ تورم در انتهای ریسه هستند که به اسپورانژیوم‌ها تبدیل می‌شوند. بخش پایه تال در نزدیکی ریزوئیدها دارای یک منطقه عریضی است که نمایانگر سیست اولیه است. بسته به شرایط کشت، این اسپورانژیوم‌ها یا زئوسپور تشکیل داده و آزاد می‌کنند و یا اینکه به اسپورانژیوم‌های استراحتی ملانین‌دار و سیاه رنگ تبدیل می‌شوند. ظاهرا هسته‌های موجود در این اسپورانژیوم‌های استراحتی دیپلوئید بوده و احتمالا قادر به بقا در شرایط نامساعد بوده و بعد از میوز جوانه می‌زنند.

عدم وجود میتوکندری (یک حذف تکاملی در این مورد) یک حالت عادی برای موجودات بی‌هوازی است.

هیدروژنوزوم‌ها اندامک‌هایی هستند که قادر به متابولیسم بی هوازی هگزوزها به اسید استیک و اسید فرمیک هستند. پروتونها (H^+) به عنوان گیرنده‌های نهایی الکترون عمل می‌کنند و در اثر فعالیت هیدروژناز، H_2 گازی آزاد می‌شود. هیدروژن در ابتدا توسط باکتری‌های بی‌هوازی متانوژن برای احیا CO_2 به CH_4 (متان) استفاده می‌شود که به فراوانی از طریق مجاری جلویی و عقبی لوله‌های گوارشی نشخوار کنندگان خارج می‌شود. از نظر اکولوژیکی این قارچهای بی‌هوازی نقش مهمی در کلونیزه کردن اولیه علوفه هضم شده بازی می‌کنند و طیف وسیعی از آنزیم‌ها را دارند که آنها را قادر می‌سازد از مونوساکاریدها، دی ساکاریدها و پلی ساکاریدهایی مانند زیلان، سلولز، نشاسته و گلیکوژن استفاده کنند. آنها در تجزیه فیبرها هم نقش فعالی بازی می‌کنند. احتمال دارد کلنیزه کردن ذرات کاه توسط این قارچها به حملات بعدی باکتریها کمک کند. بقا آنها در خارج از میزبان ظاهرا از طریق سیست‌ها و یا تال‌های ملانیزه شده با دیواره ضخیم است و انتقال آنها به حیوانات جوان احتمالا به هنگام لیسیدن از طریق بزاق است.

راسته *Chytridiales*

افراد این راسته اغلب ساکن آب یا خاک هستند. بسیاری از ساکنان آب روی جلبک‌ها و کپک‌های آبی انگل هستند و اغلب افراد خاکزی، انگل گیاهان آوندی هستند. عده کمی از آنها تخم جانوران و پروتوزوآها را پارازیته می‌کنند و عده‌ای روی بقایای در حال فساد گیاهان به صورت ساپروفیت زندگی می‌کنند. جنس‌های بهتر شناخته شده شامل *Rhizophydium, Synchytrium, Chytriomyces, Chytridium* و *Nowakowskiella* هستند. تعداد کمی از گونه‌ها دارای اهمیت اقتصادی هستند. در سلول زئوسپور، ریبوزومها توسط یک غشا دو جداره احاطه شده‌اند

و در مرکز سلول قرار دارند. هسته به کینتوزوم متصل نیست و میکروتوبولهای ریشه‌چه‌ای از کناره کینتوزوم به داخل سیتوپلاسم امتداد دارند. یک یا چند میتوکندری در MLC وجود دارد. هسته در کنار MLC و ریبوزومها قرار دارد.
جنس *Synchytrium* بیش از ۱۰۰ گونه دارد که انگل گیاهان گلدار هستند. افراد این جنس، از قارچهای اندوبیوتیک و هولوکارپیک بوده و اسپورانژیومها فاقد اپرکول هستند. تال دارای توسعه exogenous polycentric است و به چند اندام تولید مثلی (گامتانژیوم یا اسپورانژیوم) تبدیل می‌شود که توسط یک غلاف مشترک احاطه شده و تشکیل sorus را می‌دهند (تال colonial). گونه *S. endobioticum* پارازیت بیوتروف غده‌های سیب زمینی (عامل بیماری زگیل سیاه سیب زمینی) است و باعث بزرگ شدن اندازه (hypertrophy) سلولهای سطحی در غده‌های آلوده و زیاد شدن تعداد سلولها (hyperplasia) شده و بافت‌ها به صورت زگیلی و بدون مصرف و بد منظره در می‌آیند. گاهی ممکن است در بخش‌های هوایی گیاهان هم این زگیل‌ها تشکیل شده و سبز رنگ هستند و حامل توده‌های برگ مانند از بافت‌ها هستند. نبودن آب در یک مرحله مشخص از توسعه *S. endobioticum* یک دوره بلوغ بین تشکیل و آزاد شدن گامتها را فراهم می‌کند. اگر سلول‌های متحرک بلافاصله بعد از تشکیل آزاد شوند، به عنوان زئوسپور عمل می‌کنند. در طبیعت زئوسپورهای بیشتر در اوایل فصل و گامتها بیشتر در انتهای فصل تشکیل می‌شوند. امکان دارد عمل میوز در زمان جوانه زنی اسپورانژیوم استراحتی انجام گیرد.
جنس *Rhizophydium* شامل فرم‌های مونوسنتریک و یوکارپیک بوده و توسعه اندوژن را نشان می‌دهند. این قارچها در تعدادی از مکانها یافت شده و به آسانی از سلولز به عنوان بستره استفاده می‌کنند. گونه *R. sphaerocarpum* به آسانی جدا شده و در محیط‌های آگاری رشد داده می‌شود. اگر ظروف توسط محلولهای رقیق نمکی پر شده و دانه‌های گرده به آنها اضافه شود، قارچ زئوسپورانژیومها را روی دانه‌های گرده تولید می‌کند. اسپورانژیومها اپی بیوتیک بوده و توسط رشته‌های ظریف ریزوئیدی به دانه گرده چسبیده و سپس به دانه گرده نفوذ می‌کنند. در طی زئوسپورزایی، وزیکل‌های کوتاه عمر از پاپیل انتهایی اسپورانژیوم خارج شده و زئوسپورها در داخل اسپورانژیوم تفکیک می‌شوند و از داخل کانالی که از بقایای وزیکل تشکیل شده است، خارج می‌شوند. زئوسپورها هم در برابر محرک‌های شیمیایی و هم نوری عکس العمل نشان می‌دهند و به ترکیبات حاوی گلوکز و نور سفید (و نور آبی، نه نور زرد یا قرمز) پاسخ مثبت نشان می‌دهند.
در جنس *Chytriomyces*، گونه بسیار معمول *C. hyalinus* است که یکی از کیتریدهای همه‌جایی یوکارپیک و مونوسنتریک است. این گونه در طبیعت به صورت ساپروفیت در آبهای شیرین و روی لاشه‌های پشه‌های یکروزه و طعمه‌های کیتینی رشد می‌کند (در آزمایشگاه روی محیط ۰/۵ درصد کیتین–آگار رشد می‌کند). سیستم ریزوئیدی بسیار گسترده‌ای در این گونه در بستره‌های مورد حمله ایجاد می‌شود. اسپورانژیوم از زئوسپور سیست شده تشکیل می‌شود و دارای یک اپرکول بشقابی شکل انتهایی یا نزدیک به انتها است. زئوسپور در آب رها شده و بعد از شنا کردن، سیست می‌شود. سیست در نهایت جوانه زده و یا اسپورانژیوم و ریزوئیدهای جدیدتر را تشکیل می‌دهد یا اینکه به عنوان تال‌های جنسی عمل می‌کند. در این گونه تولید مثل جنسی مشخص شده است. در تولید مثل جنسی،

ریزوئیدهای دو تال با هم تماس یافته و آمیزش می‌یابند. محتویات هر سلول از جمله هسته‌ها از طریق ریزوئید وارد یک اسپور استراحتی بدون دیواره (در ابتدا) می‌شوند که در محل آناستوموز ریزوئیدها تشکیل می‌شود، و بعد از آن تال‌ها خالی می‌مانند. دو هسته به هم رسیده و در داخل اسپور استراحتی جفت می‌شوند. اسپور استراحتی دیواره ضخیمی در اطراف خود تشکیل می‌دهد و در نهایت همانند یک اسپورانژیوم جوانه می‌زند. بنظر می‌رسد که میوز در طی جوانه زنی اسپور استراحتی انجام می‌گیرد

جنس *Nowakowskiella*، شامل گونه‌های اپرکول‌دار و پلی سنتریک است که به صورت ساپروفیت‌های آبزی روی مواد گیاهی در حال فساد زندگی می‌کنند. گونه *N. ramosa* گسترش وسیعی دارد و تال از تعداد زیادی رشته‌های شدیدا منشعب تشکیل می‌شود که گاهی اوقات دارای دیواره عرضی هستند و اسپورانژیومها و اسپورهای استراحتی به صورت میانی یا انتهایی تشکیل می‌شوند. این تجمعات ریبوزومی به هنگام سیست شدن زئوسپور و قبل از جوانه زنی ناپدید می‌شوند. زئوسپورها بطور معمول یک تاژکی هستند. هسته در بخش مرکزی زئوسپور قرار دارد و تجمع هلالی شکل ریبوزومها ۱/۳ یا بیشتر پیرامون هسته را احاطه می‌کند. آنگاه زئوسپور سیست شده با تولید یک لوله تندش جوانه می‌زند و بزودی یک تورم تشکیل می‌شود. هسته ممکن است تا زمان تشکیل تورم در رشته در داخل زئوسپور باقی بماند و سپس تقسیم شود و هسته‌های دختری به داخل تورم حرکت کنند یا اینکه در ابتدا هسته وارد لوله تندشی شده و سپس لوله در اطراف هسته متورم شود. با ادامه رشد تال، آن به صورت دو شاخه منشعب شده و تورم‌های بیشتری تولید می‌کند. شکل آنها کروی، دوکی شکل و یا بدون شکل منظم است. دیواره‌های عرضی در تال تشکیل نمی‌شوند. تعداد زیادی ریزوئید منشعب از بخش‌های مختلف تال تشکیل شده و به داخل بستره نفوذ می‌کنند و ممکن است به صورت ساختمانهای کیسه مانندی درآیند. هسته‌ها محدود به تورم‌ها هستند. ریزوئیدها و بخشهای باریک متصل کننده تورم‌ها فاقد هسته می‌باشند. بعد از رشد تال، از تورم‌ها و یا بخش‌های باریک رشته‌هایی خارج می‌شوند که به نام flexous filaments خوانده شده‌اند و به طور مکرر و دو شاخه‌ای منشعب شده و در نهایت تورم‌های دراز دوکی شکل را تولید می‌کنند که تعداد زیادی هسته در داخل آنها دیده می‌شود. از این تورم‌ها زئوسپورانژیوم‌ها تشکیل می‌شوندکه انتهایی و یا میانی هستند. با بزرگ شدن و کروی شدن تورم، یک دیواره عرضی در قاعده آن تشکیل می‌شود. واکوئول‌های دراز و باریک در سیتوپلاسم تشکیل شده و محتویات زئوسپوانژیوم‌ها را به بخش‌های تک هسته‌ای تبدیل می‌کنند که به زئوسپورها تمایز می‌یابند. دیواره ضخیم شده و یک اپرکول در نوک اسپورانژیوم تشکیل می‌شود. اسپورهای استراحتی (اسپورانژیومهای استراحتی) از بافت پارانشیمی کاذب بوجود می‌آیند که توسط میسیلیومها تشکیل می‌شود. اسپورانژیومهای استراحتی، به طور مستقیم جوانه زده و زئوسپورها را تولید می‌کنند یا اینکه یک اسپورانژیوم با دیواره نازک را تولید می‌کنند که زئوسپورها را آزاد می‌کند. تعداد ٤٠–٤ عدد زئوسپور ممکن است تشکیل شده و به صورت انفرادی خارج می‌شوند. دمای مناسب برای نمو ١٨–١٦ درجه سانتیگراد است.

راسته *Blastocladiales*

افراد این راسته اصولا ساکن آب یا خاک بوده و با تولید اسپورانژیومهای استراحتی که دیواره ضخیمی دارند و دیواره آنها ظاهر آبله‌ای دارد، متمایز می‌شوند. صفت مهم دیگر در این راسته وجود کلاهک هسته‌ای (nuclear cap) کاملا مشخص و غشا داری است که در زئوسپورها و گامت‌های متحرک وجود دارد. هسته مخروطی شکل بوده و بخش باریک آن به طرف کینتوزوم است و تجمع ریبوزومی در بالای هسته قرار دارد . یک فرمی از MLC که به نام side body complex نامیده شده است، در زئوسپورها وجود دارد و درست در زیر غشا سلولی در نزدیکی انتهای عقبی زئوسپور قرار دارد. این اندامک شامل میکروبادی، میتوکندری، ذرات لیپیدی و غشا است. سیستم پیچیده از میکروتوبولهای ریشه‌چه‌ای از کینتوزوم خارج شده و وارد سیتوپلاسم زئوسپور می‌شوند و هسته را احاطه می‌کنند.

جنس‌های مهم عبارتند از: *Catenaria* که انگل حیوانات است، *Physoderma* که انگل گیاهان است، *Coelomomyces* که اندوپارازیت اجباری لارو پشه‌ها است و *Allomyces*, *Blastocladia* و *Blastocladiella* که ساپروفیت‌های آزاد زی هستند. جنس *Coelomomyces* **دو پایه** بوده و نیازمند **دو میزبان مختلف** (پشه و نوعی خرچنگ) برای تکمیل سیکل زندگی خود است (دارای alternation of generation یا تناوب نسلی است).

افراد جنس *Allomyces* در تمام مناطق جهان گسترش داشته و در خاک و آب به عنوان ساپروفیت وجود دارند. آنها را می‌توان با طعمه گذاری نمونه‌های آب و خاک توسط بذور کنجد یا شاهدانه جدا سازی کرده و به صورت خالص کشت نمود. توسعه تال از نوع exogenous polycentric است (رشته‌ای) و تال شامل گروهی از ریزوئیدهای منشعب و کاملا رشد یافته است که قارچ به واسطه آنها خود را به بستره متصل می‌کند و دارای یک پایه تنه مانند و تعداد زیادی انشعابات دو شاخه‌ای جانبی است که روی آنها اندامهای تولید مثلی بوجود می‌آیند. دیواره عرضی فقط در قاعده اندامهای تولید مثلی و ریسه‌های مسن تشکیل می‌شود. سه نوع سیکل زندگی در جنس *Allomyces* مشخص شده است و Emerson (1941) بر اساس آن سه زیر جنس به نامهای *Euallomyces*, *Brachyallomyces* و *Cystogenes* را معرفی کرده است.

گونه‌های زیر جنس *Euallomyces* تناوب نسلی کاملا مشخصی را بروز می‌دهند که در آن گامتوتالهای هاپلوئید با اسپوروتال‌های دیپلوئید تناوب دارند. این صفت مشخصه گیاهان بوده و در قارچها بندرت دیده می‌شود. این دو نوع تال تا آغاز مرحله تشکیل اندامهای تولید مثلی قابل تشخیص نیستند. ریسه‌های کاملا رشد یافته به صورت دو شاخه منشعب می‌شوند. گامتوتالها و اسپوروتالها دارای احتیاجات تغذیه‌ای یکسانی بوده و وقتی به حد معینی از رشد رسیدند، گامتوتالها تولید گامتانژیومای ماده بی رنگ و گامتانژیومهای نر نارنجی رنگ را در مجاورت هم می‌کنند (اغلب به نسبت ۱:۱). رنگ نارنجی به دلیل وجود گاما کاروتن ساخته شده در سیتوپلاسم قارچ است. گامتانژیوم نر

کوچکتر از ماده بوده و ممکن است روی گامتانژیوم ماده (epigynous) [مثلا در گونه *A. macrogynous* که تعداد کروموزومهای آن ١٤ یا مضربی از آن است] و یا در زیر گامتانژیوم ماده (hypogynous) [مثلا در گونه *A. arbuscula* که تعداد کروموزومهای آن ٨ یا مضربی از آن است] تشکیل شود. هر دو گامتانژیوم، گامتهای متحرک را به داخل آب آزاد می‌کنند که دارای یک تاژک عقبی هستند. گامتها شکل کلی زئوسپور بلاستوکلادیال‌ها را دارند هر چند که به نظر می‌رسد که گامتها فاقد مجموعه side body است. گامتانژیوم‌های نر و ماده هم از نظر شکل و هم بیوشیمی کاملا با هم تفاوت دارند و هر دو بر روی یک تال که از جوانه زنی یک زئوسپور ایجاد شده است، تشکیل می‌شوند. گامت نر نارنجی رنگ و گامت ماده بی‌رنگ است. گامتانژیوم‌ها در نوک ریسه‌های رویشی و با تشکیل متوالی دو دیواره عرضی بوجود می‌آیند. دیواره عرضی نزدیک نوک ریسه، زودتر تشکیل می‌شود و گامتانژیوم نر را تعیین می‌کند و سپس دیواره عرضی دوم تشکیل شده و گامتانژیوم ماده را درست در زیر گامتانژیوم نر تعیین می‌کند. تشکیل گامتانژیوم ماده بعد از حدود ٢٠–١٥ دقیقه از تشکیل گامتانژیوم نر انجام می‌شود. بعد از تشکیل گامتها، لوله خروجی تشکیل شده و گامتها از طریق آن به داخل آب آزاد می‌شوند. گامتانژیوم‌ها و گامتهای ماده فرمونی بنام سیرنین (syrenin) را تولید می‌کنند که گامت‌های نر به طرف آن جلب می‌شوند. گامتهای ماده به کندی شنا می‌کنند و در نزدیکی گامتانژیوم باقی می‌ماند. به همین جهت به علت شیب فرمونی ایجاد شده، شانس اینکه گامت نر بتواند گامت ماده را پیدا کند، زیاد است. گامت‌های نر هم فرمون پاریزین (parisin) را تولید می‌کنند که جلب کننده ماده‌ها است. گامت‌ها بعد از آزاد شدن از گامتانژیوم، به صورت دو تایی جفت می‌شوند و با تماس گامت‌ها، غشا سلولی با هم جفت شده و سلولهای آمیزش یافته دو هسته‌ای را تولید می‌کنند. هر هسته دارای کلاهک کاملا برجسته‌ای است. بعد از کاریوگامی، زیگوت تشکیل می‌شود. زیگوت در اول دو تاژکی است و بعدا تاژک‌ها را از دست می‌دهد و تبدیل به سیست می‌شود و بلافاصله جوانه می‌زند. با جوانه زنی سیست، در یک انتها لوله تندش باریکی ایجاد می‌شود که منشعب می‌شود و بعد از نمو به ریزوئیدها تبدیل می‌شود. در قطب مقابل، سیست زئوسپور یک لوله تندش قطورتری تولید می‌کند که دراز شده و به صورت دو شاخه منشعب می‌شود و به اسپوروتال دیپلوئید تبدیل می‌گردد. این الگوی جوانه زنی دو قطبی یا (bipolar germination) نقطه تفاوت بین بلاستوکلادیال و کیتریدیال است که جوانه زنی در آنها از یک قطب (unipolar) انجام می‌شود. اسپوروتال به هنگام بلوغ تولید دو نوع اسپورانژیوم را می‌کند. زئوسپورانژیومهای دراز، بی رنگ و با دیواره نازک به نام میتوسپورانژیوم (mitosporangium) و اسپورانژیومهای استراحتی، تخم مرغی و با دیواره ضخیم که میوسپورانژیوم (meiosporangium) نام دارند که دارای رنگدانه‌های ملانین بوده و به رنگ قهوه‌ای مایل به قرمز به نظر می‌رسند. میتوسپورانژیومها بلافاصله جوانه زده و زئوسپورهای دیپلوئید (میتوسپورها) را ازاد می‌کنند که مدتی شنا کرده، سیست شده و به اسپوروتال تبدیل می‌شوند و نسل دیپلوئیدی را تکرار می‌کنند. اسپورانژیومهای استراحتی قبل از جوانه زنی نیازمند دوره استراحت ٨–٢ هفته‌ای یا بیشتر بوده و به هنگام جوانه زدن میوز در آنها انجام شده و زئوسپورهای هاپلوئید (میوسپور) را تولید می‌کنند که مقداری کوچکتر از زئوسپورهای دیپلوئید هستند. میوسپورها با جوانه زنی به

گامتوتال تبدیل شده و گامتانژیومها را تولید می‌کنند. میوسپورها از نظر ساختمان کلی شبیه زئوسپورها هستند اما مواد غشا دار متراکم الکترونی دارند که شبیه ذرات گاما در زئوسپورهای جنس *Blastocladiella* هستند.

در جنس *Blastocladiella* توسعه از نوع اندوژن و مونوسنتریک است. در گونه *B. emersonii* تال کوچک بوده و در بخش پایینی دارای سیستم ریزوئیدی کوچکی است و در بالا یک اندام منفرد تولید مثلی (زئوسپورانژیوم یا اسپورانژیوم استراحتی) دارد. قارچ تولید سه نوع تال با مورفولوژی مختلف می‌کند که هر کدام دارای یک اسپورانژیوم بی رنگ با دیواره نازک، یک اسپورانژیوم نارنجی رنگ و با دیواره نازک و یک اسپورانژیوم با دیواره ضخیم و مقاوم است. عوامل محیطی قبل از شروع تمایز در تولید این اندامها دخیل هستند. شرایط مساعد برای رشد سریع، تشکیل زئوسپورانژیومها را تحریک می‌کند، ولی شرایط نامساعد از نظر فضا و مواد غذایی باعث تحریک به تشکیل اسپورانژیوم مقاوم می‌گردد. تمام اسپورانژیومها تولید زئوسپورهای تک تاژکی با تاژک خلفی را می‌کنند. دو نوع مختلف از زئوسپورها تشکیل می‌شوند و زئوسپورهای آزاد شده از اسپورانژیومهای مقاوم به رنگ نارنجی و آنهایی که از زئوسپورانژیومها تولید می‌شوند، بی رنگ هستند. ذرات گاما در زئوسپورها وجود دارند و ظاهرا اندامکهای ذخیره پروتئین هستند که در زئوسپور دیگر افراد این راسته هم وجود دارند.

در جنس *Blastocladia*، تال بسیار ساده بوده و از یک سلول قاعده‌ای (تنه) منشعب با ریزوئیدها در یک انتها و اسپورانژیومها در انتهای دیگر تشکیل شده است. افراد این جنس در آب روی میوه‌ها و سر شاخه‌های غوطه‌ور رشد می‌کنند. افراد قادر به استفاده از اکسیژن نیستند، ولی وجود اکسیژن روی رشد آنها اثر نامطلوب ندارد. گونه *B. ramosa* تولید دو آنزیم پکتیک را می‌کند که در تجزیه مواد دیواره سلولهای گیاهی نقش دارد. این گونه در محیط کشت مقدار زیادی اسید لاکتیک تولید می‌کند که باید برای حفظ رشد قارچ به نحوی خنثی شود. جنس *Coelomomyces* در حفره بدن (سیلوم) لارو پشه *Stegomyia scutellaris* که ناقل تب زرد است، رشد می‌کند و انگل اجباری پشه‌ها و chironomids است. تخصص یافتگی بالا و قدرت کشندگی این انگل‌ها باعث شده که این قارچ به عنوان عامل بیوکنترل پشه‌ها مطرح شود. این جنس دارای تناوب نسلی بوده و **دگر پایه** است (یعنی برای تکمیل سیکل زندگی نیاز به دو میزبان پشه و خرچنگ دارد). صفات مورفولوژیکی اسپورانژیومهای استراحتی مهمترین صفت در تاکسونومی این جنس است.

در گونه *C. psorophorae* لارو پشه *Culiseta inornata* یکی از میزبانها است که مرحله دیپلوئیدی تولید کننده اسپور در بدن آن تولید می‌شود، ولی مرحله هاپلوئیدی تولید کننده گامت در بدن خرچنگ تشکیل می‌شود. میوسپورهای هاپلوئید (از نوع + و –) شنا کرده و بعد از سیست شدن با میزبان خرچنگی تماس یافته و وارد کوتیکل خرچنگ می‌شوند و در داخل هموسل میزبان گامتوتال با انشعابات کم و تحلیل رفته را تولید می‌کنند. این تالها و اسپوروتالها فاقد دیواره سلولی هستند و از مشخصات غیر معمول در افراد این راسته است. تالها به هنگام بلوغ گامت‌ها را تولید می‌کنند که با آمیزش انواع سازگار، زیگوت متحرک تشکیل می‌شود. بعد از مرگ خرچنگ و با

شکافتن بدن، زیگوت و گامت‌های آمیزش نیافته به محیط آزاد شده و ممکن است آمیزش بعدی گامتها در بیرئن از بدن میزبان انجام شود.اگر زیگوت با بدن پشه تماس پیدا کند، سیست شده و یک دیواره سلولی ترشح می‌کند. سپس هر سیست یک اپرسوریوم کناری تولید می‌کند و از آن، یک لوله نفوذی تشکیل شده، از کوتیکل نفوذ کرده و وارد سلولهای اپیدرمی زیرین می‌شود. پروتوپلاست قارچ به داخل سلول تزریق شده و به اسپوروتال تبدیل می‌شود که به داخل هموسل حشره وارد شده و از طریق تشکیل واحدهای مشخص به نام hyphal bodies تکثیر می‌یابد. این ساختمانها نهایتا میسیلیوم دیپلوئید را تولید می‌کنند که بخش های انتهایی آنها به اسپورانژیومهای مقاوم با دیواره ضخیم و قهوه‌ای مایل به زرد تبدیل می‌شوند. اسپورانژیومهای استراحتی به فراوانی تشکیل شده و تمام بدن لارو پشه مرده یا در حال مردن را پر می‌کنند. با پاره شدن بدن لارو، اسپورانژیوم‌های استراحتی آزاد می‌شوند و اگر در شرایط مساعد قرار گیرند، اسپور زایی می‌کنند و در طی این مرحله، میوز اتفاق افتاده و تعداد زیادی میوسپورهای هاپلوئید تشکیل می‌شوند. گونه‌های جنس *Catenaria* اغلب انگل حیوانات میکروسکوپی هستند. گونه *C. anguillulae* (به عنوان انگل در میزبان خرچنگی قارچ *Coelomomyces* و حتی به عنوان هیپرپارازیت روی اسپورانژیوم‌های مقاوم *Coelomomyces* هم رشد می‌کند) انگل داخلی نماتدها است و در بقایای گیاهی به صورت ساپروفیت بقا می‌یابد. این گونه پلی‌سنتریک و یوکارپیک است و تال زنجیری را تولید می‌کند که از ریسه‌های با دیواره عرضی و منشعب یا غیر منشعب و دارای ریزوئید تشکیل شده است. در طول ریسه‌ها و در فواصل کم و بیش منظم، زئوسپورانژیومها و اسپورهای استراحتی تشکیل می‌شوند. زئوسپورها از طریق لوله‌های خروجی از بدن میزبان خارج می‌شوند. اگر چه مدارکی از گامتها و یا پلاسموگامی در این گونه یافت نشده است، اما فکر می‌شود که دیپلوئید شدن به هنگام تشکیل اسپورانژیوم استراحتی و میوز به هنگام جوانه زنی اسپورانژیوم استراحتی انجام می‌گیرد. بقیه گونه‌ها نیز انگل تخم‌ها (و توده‌های تخم) chironomids گزارش شده‌اند.

افراد جنس *Physoderma* انگل‌های اجباری گیاهان آوندی هستند و تنها گونه *P. maydis* اهمیت اقتصادی داشته و عامل بیماری لکه قهوه‌ای ذرت است که در مکانهای گرمتر که رطوبت زیادتر است، خسارت بیشتری دارد. قارچ از طریق اسپورانژیومهای مقاوم پخش می‌شود که به نظر می‌رسد بعد از آزاد شدن از برگهای پاره شده و خشکیده گیاهان آلوده توسط باد پراکنده می‌شوند. میوز به هنگام جوانه زنی اسپورانژیومهای مقاوم انجام می‌شود که تعداد زیادی میوسپور (سلول متحرک) تولید می‌کند. میوسپورها برگهای ذرت را آلوده کرده و به سرعت به اسپورانژیومهای اپی بیوتیک تبدیل می‌شوند که توسط ریزوئیدهای باریک به سلولهای میزبان وصل می‌شوند. اسپورانژیومها سلولهای متحرک را تشکیل می‌دهند که مانند گامت بوده و بعد از جفت شدن، زیگوت را تشکیل می‌دهند که مجددا برگ‌های ذرت را آلوده کرده و مرحله دیپلوئیدی چرخه زندگی را ایجاد می‌کند که شامل تالهای گسترده پلی سنتریک و اندوبیوتیک است. این تالها حاوی ریزوئید بوده و دارای تورمهای میانی و انتهایی هستند که turbinate cells نامیده می‌شوند. اسپورانژیومهای مقاوم از انتهای زوائد لوله‌ای شکل تشکیل می‌شوند که از نوک

turbinate cells منشا گرفته‌اند. اسپورانژیوم‌های استراحتی بعد از مرگ و تجزیه برگهای آلوده آزاد می‌شوند و دوباره سیکل را تکرار می‌کنند.

راسته *Monoblepharidales*

راسته کوچکی با چند گونه است که افراد آن اغلب ساپروفیت بوده و در حال رشد در سر شاخه‌ها و یا میوه‌های غوطه‌ور در آبهای شیرین دیده می‌شوند. بعضی از گونه‌ها را می‌توان با طعمه گذاری نمونه‌های خاک همراه آب و افزودن بذور شاهدانه یا کنجد جدا سازی کرد. جنس‌های مهم شامل *Oedogoniomyces, Monoblepharella, Gonapodya* و *Monoblepharis* است که همگی یوکارپیک و رشته‌ای هستند. مهمترین صفات زئوسپورهای این راسته شامل: داشتن ریبوزومهای مجتمع در اطراف یک هسته مرکزی، تعداد زیادی قطرات چربی در انتهای جلویی زئوسپور و تعداد زیادی میتوکندری در انتهای عقبی زئوسپور است. همچنین اندامک rumposome (یک سیسترنه غشایی سوراخ‌دار از MLC) در زئوسپورها وجود دارد که در افراد راسته *Chytridiales* هم شناخته شده است و به نظر می‌رسد در تنظیم فعالیت‌های تاژک نقش داشته باشد. در گونه *Monoblepharis polymorpha*، تال رویشی شامل ریسه‌های منشعب و کاملا توسعه یافته بوده و پروتوپلاسم آنها شدیدا واکوئوله است، بطوریکه کف‌آلوده دیده می‌شود. این ویژگی در *Monoblepharella* و *Gonapodya* هم به وضوح دیده می‌شود. زئوسپورانژیومها دراز و در نوک ریسه تشکیل می‌شوند و قطر آنها مشابه با قطر ریسه‌های رویشی است، ولی توسط دیواره عرضی از آنها جدا می‌شوند و ظاهرا شبیه زئوسپورانژیوم‌ها در کپک‌های آبزی هستند. پروتوپلاست چند هسته‌ای اسپورانژیوم به چندین قطعه تک هسته‌ای تفکیک شده و هر کدام به یک زئوسپور تبدیل می‌شود که دارای یک تاژک خلفی است. زئوسپور مدتی شنا کرده و بعد از سیست شدن جوانه زده و تولید میسیلیوم جدید می‌کند. اگر تالی که اسپورانژیوم تولید کرده است در معرض دمای بالا قرار گیرد، گامتانژیومها را تولید می‌کند که به سادگی از هم قابل تشخیص هستند. گامتانژیوم نر باریک و دراز بوده ولی گامتانژیوم ماده بزرگ و کروی است. گامتانژیوم نر روی گامتانژیوم ماده تشکیل می‌شود. تعدادی گامت تک تاژکی در داخل گامتانژیوم نر تشکیل شده و سپس آزاد می‌شوند. در داخل گامتانژیوم ماده، پروتوپلاست گرد شده و یک گامت ماده بزرگ در داخل آن متمایز می‌شود که در جنس *Monoblepharis* تک هسته‌ای است. بعد از آزاد شدن گامتهای نر تاژک‌دار، آنها بر روی گامتانژیوم ماده می‌خزند، یک گامت نر از طریق پاپیل موجود در دیواره وارد گامتانژیوم ماده شده و عمل پلاسموگامی انجام می‌شود. بعد از آمیزش، پروتوپلاست بزرگی به طور جزئی از گامتانژیوم ماده آزاد شده و در حالی که هنوز توسط یک یقه بی رنگی به آن متصل است دیواره ضخیمی در اطراف خود ایجاد کرده و بعد از کاریوگامی به زیگوت تبدیل می‌شود. زیگوت در شرایط مساعد جوانه زده و ریسه تولید می‌کند (نه زئوسپور) و این ریسه به تال جدید تبدیل می‌شود. میوز احتمالا در طی جوانه زدن اسپورانژیوم استراحتی (زیگوت) صورت می‌گیرد. در *Monoblepharella* تلقیح گامت ماده همانند جنس *Monoblepharis* است اما گامت نر تنها به طور جزئی توسط ماده احاطه می‌شود و تاژک کاملا در

خارج آن قرار می‌گیرد. گامت‌هایی که تا حدودی با هم آمیزش یافته‌اند از گامتانژیوم‌ها خارج شده و در آب آزادانه شنا می‌کنند

(توسط تاژک گامت نر). در *Gonapodya* گامتانژیوم ماده ممکن است بیش از یک گامت تولید کند. گامتها، هم در داخل گامتانژیوم و یا بعد از خارج شدن از آن تلقیح می‌شوند. زیگوت از طریق تاژک نر خود را به طرف جلو حرکت می‌دهد و زیگوت دیواره صاف و ضخیمی را ایجاد می‌کند. این نوع تولید مثل نوعی **اووگامی** است و در بسیاری از منابع به گامتانژیوم نر '**انتریدیوم**' و به گامتانژیوم ماده '**اوگونیوم**' می‌گویند. زیگوت تشکیل شده هم، به نام **اوسپور** نامیده شده است.

شاخه *Oomycota*

افراد این شاخه یک گروه بزرگ و نامتجانس از موجودات هستند و در ٦٥ جنس و حدود ۸۰۰–۵۰۰ گونه قرار داده شده‌اند.از مدت‌های طولانی مشخص شده بود که این موجودات تفاوتهای اساسی با موجوداتی دارند که امروزه در سلسله *Fungi* قرار داده شده‌اند، بطوری‌که در سال ۱۸۵۸ متذکر شده بود که اوومیکوتا با برخی از جلبک‌ها خویشاوندی دارند. بعدا نیز مشخص گردید که علی‌رغم اینکه این موجودات دارای شباهت‌های مورفولوژیکی با قارچها داشته و تغذیه جذبی نشان می‌دهند اما ارتباط خویشاوندی نزدیکی با قارچها ندارند . بر اساس مدارک متقاعد کننده معلوم می‌شود که اوومیکوتا با جلبک‌های هتروکونت دارای کلروفیل a و c خویشاوندی دارند. تعدادی از محققین آنها را در سلسله *Chromista*، شاخه *Heterokonta* و زیر شاخه *pseudofungi* قرار داده‌اند. برخی آنها را در سلسله *Heterokonta* و زیر شاخه *Heterokontiomycotina* و برخی دیگر آنها را در سلسله *Stramenopila* قرار داده‌اند. ویژگی‌های مهم که موجب تمایز افراد این شاخه از سلسله قارچهای حقیقی شده است، عبارتند از:

– تولید مثل غیر جنسی توسط زئوسپورهای دو تاژکی مختلف الشکل است که تاژک پروش (tinsel) درازتر و رو به سمت جلو و تاژک شلاقی (whiplash) کوتاه‌تر و رو به سمت عقب زئوسپور قرار دارد. زئوسپورها اغلب کلیه‌ای شکل (لوبیایی) بوده و در مواردی به گلابی شکل هستند.

– تولید مثل جنسی در افراد این شاخه از نوع اووگامی و با تماس گامتانژیومهای نر و ماده همراه است و نتیجه آن تولید اسپور جنسی با دیواره ضخیم به نام اوسپور (oospore) می‌باشد.

– میتوکندریها دارای کریستاهای لوله‌ای شکل بوده و اجسام گلژی دارای سیسترنه‌های پهن و مطبق هستند. بر خلاف آن، در قارچهای حقیقی، میتوکندریها دارای کریستاهای صفحه‌ای شکل و اجسام گلژی دارای سیسترنه‌های بسیار ساده و یک لایه‌ای هستند. همچنین در افراد این شاخه، اندامک‌های منحصر به فردی دیده می‌شود که به آنها واکوئولهای اثر انگشتی (finger print vacoules) و یا واکوئولهای با محتویات متراکم (dense body vacoules) می‌گویند. در بعضی از مراحل رشدی، این واکوئولها حاوی مواد متراکم الکترونی بوده و یک آرایش لایه لایه‌ای شبه کریستالی را

بروز می‌دهند که مشابه با اثر انگشت است. این مواد در نهایت در داخل واکوئولها متراکم شده و تبدیل به گلبولهای کروی و با محتویات متراکم می‌شوند. مدارک بر مبنای یک مطالعه دلالت بر این دارد که واکوئولهای اثر انگشتی حاوی مقدار زیادی از پلی ساکاریدهای ذخیره‌ای میکولامیناران و میکولامیناران پلی فسفات هستند. علاوه بر آن، این واکوئولها ممکن است در تشکیل اووپلاست، سنتز دیواره ااوگونیوم و یا تولید غشا هم نقش داشته باشند.

– دیواره سلولی در افراد این شاخه اصولا از بتا گلوکان، مقدار کمی سلولز (۲۰–٤ درصد وزن خشک دیواره) و اسید آمینه هیدروکسی پرولین تشکیل شده است و میزان کیتین در دیواره سلولی بسیار نادر است (استثناعا در افراد راسته *Leptomitales*، مقدار قابل توجهی کیتین در فرو رفتگی ریسه‌ها وجود داشته و مقداری کیتین هم در دیواره سلولی دو جنس اوومیست به نامهای *Achlya* و *Saprolegnia* وجود دارد). – مسیر بیوسنتز آمینو اسید لیزین در افراد این شاخه مسیر دی آمینو پیملیک اسید (DAP) است که در باکتریها، اوگلناها و گیاهان سبز دیده می‌شود، ولی مسیر بیوسنتز لیزین در قارچهای حقیقی از مسیر آلفا آمینو ادیفیک اسید (AAA) است.

(مراحل مختلف در مسیرهای بیوسنتزی لیزین):

مسیر AAA	مسیر DAP
α- ketoglutarate + acetyl co-enzyme A	L- aspartic-β-semialdehyde + pyruvate
↓	↓
Homocitric acid	2, 3-dihydrodipicolinic acid
↓	↓
Homoisocitric acid	Δ^1- piperidine-2, 6 dicarboxilic acid
↓	↓
α - ketoadipic acid	*N*-succinyl-L-α-amino-ε- ketopimelic acid
↓	↓
L-α- amino adipic acid	*N*- succinyl-L- α,ε diaminopimelic acid
↓	↓
L-α- aminoadipic aemialdehyde	L,L- α,ε- diaminopimelic acid
↓	↓
Saccharopine	*meso*- α,ε- diaminopimelic acid
↓	↓
L- lysine	L-lysine

– در افراد این شاخه، ماده اصلی ذخیره‌ای میکولامینارین (mycolaminarins) است که بتا ۱و۳ گلوکان محلول در آب است و به نظر می‌رسد که با ترکیبات ذخیره‌ای لوکوزین و لامینارین بعضی از جلبک‌ها در ارتباط است، ولی در قارچهای حقیقی ماده اصلی ذخیره‌ای گلیکوژن است. همچنین، الکل قندیها (sugar alchols or acyclic polyoles) که در قارچهای حقیقی به میزان زیادی وجود دارند، در افراد این شاخه موجود نیستند و رسوبات ذخیره‌ای پلی فسفات که در واکوئول‌های قارچهای حقیقی دیده می‌شود، در افراد این شاخه دیده نمی‌شوند. از طرف دیگر، اوومیکوتا قادر به ساخت برخی از لیپیدهای ویژه هستند که در قارچهای حقیقی وجود ندارند.

– تال در افراد این شاخه دیپلوئید است و میوز در داخل گامتانژیومها انجام می‌شود.

اوومیکوتا، گروه متداول از موجوداتی هستند که در سرتاسر دنیا در محیط‌های آبی (آبهای شیرین و شور) و خشکی پیدا می‌شوند.. بسیاری از فرمهای آبزی (که water molds یا کپک‌های آبزی هم نامیده شده‌اند) در آبهای شیرین و با تهویه کافی به ویژه در رودخانه‌ها، نهرها، استخرها و دریاچه‌ها رشد می‌کنند و عده‌ای در آبهای راکد و با کمبود اکسیژن زندگی می‌کنند و چند گونه بی‌هوازی اختیاری هستند. اغلب فرمهای آبزی روی بقایای مرده گیاهی و جانوری به صورت ساپروفیت رشد کرده و نقش عمده‌ای را در اضمحلال و بازگرداندن دوباره مواد غذایی به اکوسیستم‌های آبی بازی می‌کنند. بعضی از گونه‌ها انگل بوده و به جلبک‌ها و یا جانورانی مانند نماتودها، روتیفرها، لارو پشه‌ها و حتی خرچنگ‌های آبهای شیرین حمله می‌کنند. چند مورد انگل تخم‌های ماهی‌ها (از جمله قزل‌آلا) بوده و یک گونه ساکن خاک به نام *Pythium insidiosum* به عنوان عامل بیماری pythiosis در پستانداران از جمله انسان، اسب، سگ و گاو در مناطق گرمسیری و نیم گرمسیری گزارش شده است. بسیاری از اوومیکوتاهای خشکی زی، انگل‌های اختیاری و یا انگل‌های کاملا تخصص یافته گیاهان آوندی بوده و موجب ایجاد بیماریهای مهم و اقتصادی مانند سفیدک‌های دروغی، زنگ‌های سفید، مرگ گیاهچه‌ها و پوسیدگی‌های میوه، ساقه و ریشه‌ها هستند.

اوومیکوتا هم شامل فرمهای هولوکارپیک یک سلولی و هم فرمهای رشته‌ای و یوکارپیک است که از ریسه‌های منشعب و فاقد دیواره عرضی تشکیل شده‌اند و ظاهر درشتی دارند. دیواره عرضی فقط در قاعده اندام‌های تولید نثلی و بخش‌های مسن ریسه‌ها وجود دارد. گونه‌هایی که گیاهان عالی را مورد حمله قرار می‌دهند، ریسه‌های داخل سلولی یا بین سلولی تولید می‌کنند و در گونه‌های انگل اجباری، ریسه‌ها به صورت بین سلولی بوده و با تولید اندامهای مکینه‌ای از آنها تغذیه می‌کنند. اندامهای مکینه‌ای بسته به گونه عامل بیماریزا ممکن است نوک تیز، کروی و یا لب دار باشد. ریسه‌ها در این موجودات دارای رشد انتهایی بوده ولی spitzenkörper مشخصی در نوک آنها دیده نمی‌شود. ریسه‌ها در نوک تعداد زیادی وزیکل انتهایی دارند که به دلیل مسئولیت ظاهری آنها در رشد نوک ریسه، به نام وزیکل‌های دیواره (wall vesicles) نامیده شده‌اند. سیستم اسکلت سلولی مرکب از میکروتوبولها و رشته‌های اکتین در نزدیکی نوک در حال رشد فعال ریسه‌ها وجود دارند. بعد از نوک ریسه، یک تجمعی از میتوکندریها و اجسام گلژی وجود دارد. تقسیمات هسته‌ای (میتوزی و میوزی) از نوع درون هسته‌ای بوده (intranuclear) و غلاف هسته‌ای تا انتهای تقسیم سالم باقی مانده و ناپدید نمی‌شود و سانتریولها در قطب هسته‌های در حال تقسیم وجود دارند (centric). هسته‌ها در سرتاسر ریسه‌ها پراکنده بوده و هسته همراه با دیگر اندامک‌ها معمولا در حاشیه ریسه‌ها قرار دارد که این به دلیل وجود یک واکوئول بزرگ مرکزی در ریسه‌ها است که با کمی فاصله از انتهای ریسه تشکیل می‌شود.

تولید مثل جنسی (sexual reproduction)

تولید مثل جنسی در افراد این گروه همیشه از نوع هتروگامتانژیومی و با تماس گامتانژیومها است. در ساده‌ترین فرمها، کل تال به عنوان گامتانژیوم عمل می‌کند. با وجود این، در بسیاری از گونه‌ها، گامتانژیوم‌ها به صورت ساختمان‌های

کوچک ریسه مانند نر، به نام انتریدیوم (antheridium) و ساختمانهای بزرگتر و کروی شکل ماده، به نام االوگونیوم (oogonium) متمایز شده‌اند. انتریدیوم‌ها و االوگونیوم‌ها ممکن است از یک تال و یا از تال‌های متفاوت تشکیل شوند. در حالتی که انتریدیوم و االوگونیوم در روی یک تال تشکیل شوند، به آنها monoclinous می‌گویند و اگر گامتانژیوم‌ها بر روی تالهای متفاوت تشکیل شوند، به آنها diclinous می‌گویند. گامتانژیوم‌های تشکیل شده بر روی یک تال ممکن است با هم سازگار بوده و یا سازگاری نداشته باشند. گامتانژیوم‌ها دارای چندین هسته دیپلوئید و بقیه اندامک‌های سلولی هستند که توسط یک دیواره‌ای از بقیه ریسه جدا می‌شوند. تقسیم میوزی به طور همزمان در هر دو گامتانژیوم اتفاق می‌افتد و هسته‌ها به حالت هاپلوئید تغییر می‌یابند. محتویات داخل االوگونیوم به یک یا چند تخم غیر متحرک کروی و تک هسته‌ای به نام االوسفیر (oosphere) تبدیل می‌شود. بسته به گونه، االوسفیرها یا به صورت روند تفکیک centrifugal و یا از طریق تجمع centripetal سیتوپلاسم محیطی االوگونیوم که پری پلاسم خوانده شده است و سیتوپلاسم موجود در خارج از تخم است متمایز می‌شود. به هنگام بلوغ هر االوسفیر حاوی یک واکوئول ذخیره‌ای مشخص است که اووپلاست نام دارد و این ساختمان از نظر فیلوژنتیکی و تاکسونومیکی دارای اهمیت زیادی است و دارای چند هسته است. انتریدیومهای در حال تشکیل به سمت االوگونیوم‌ها و در نتیجه هورمونها جلب می‌شوند و بعد از چسبیدن محکم به االوگونیوم، از آنها لوله‌های تلقیحی خارج می‌شود یک هسته هاپلوئید از انتریدیوم وارد االوسفیر شده و با هسته االوسفیر آمیزش می‌یابد. بعد از آمیزش، االوسفیر به االوسپور تبدیل می شود و در داخل االوگونیوم بالغ می‌شود. اووسورها ساختمانهای مقاوم با دیواره ضخیم هستند که در شرایط نامساعد محیطی بقا می‌یابند. دیواره االوسپور بالغ از سه لایه تشکیل شده‌است: exospore، یا لایه خارجی که از بقایای پری پلاسم تشکیل شده است. epispore، یا لایه میانی که لایه دیواره‌ای تخم است. endospore، یا لایه داخلی، لایه‌ای است که به عنوان ذخیره کربوهیدراتی عمل می‌کند و به هنگام جوانه زدن مورد استفاده قرار می‌گیرد. دیواره بیرونی ممکن است صاف یا تزیینات مختلفی مانند خار دار، شیار دار، زگیل دار و غیره داشته باشد گامتانژیومها اغلب در انتهای ریسه تشکیل شده ولی االوگونیومهای بین ریسه‌ای هم وجود دارند. نحوه تشکیل االوسفیر در افراد متفاوت است. در روش centrifugal، که در افراد زیر رده *Saprolegniomycetidae* دیده می‌شود، در مرکز االوگونیوم یک واکوئول بزرگ تشکیل می‌شود و با تشکیل شیارهای تفکیک کننده، به طرف کناره‌های االوگونیوم پیشروی کرده و به غشا پلاسمایی متصل می‌شود. در نتیجه سیتوپلاسم به چندین بخش تک هسته‌ای تبدیل می‌شود. دیواره این شیارهای تفکیک کننده در اثر متحد شدن وزیکل‌های ویژه به نام dense body vesicles ایجاد می‌شود. تعداد تخم‌ها در االوگونیوم متغیر است. در جنس *Aphanomyces*، فقط یک عدد تخم وجود دارد، ولی در بقیه بیش از یک عدد و در مواردی تا ۳۰ عدد هم گزارش شده است. سیتوپلاسمی که برای تشکیل تخمک‌ها مورد استفاده قرار می‌گیرد، اسپوروپلاسم و سیتوپلاسم باقیمانده‌ای پری‌پلاسم نام دارد. پری پلاسم به عنوان یک ذخیره غذایی برای نمو اسپور استفاده می‌شود. االوسپور بالغ به طور آزاد در داخل دیواره االوگونیوم قرار دارد که ممکن است کل فضای داخل االوگونیوم را پر کند و به آن plerotic می‌گویند. اگر االوسپور کل فضای داخل االوگونیوم را پر نکند به آن aplerotic

می‌گویند. ااوسپورها معمولا دارای یک دوره بلوغ هستند تا عمل جوانه زنی انجام شود. جوانه زنی ااوسپور با تولید تال دیپلوئید همراه است. کاریوگامی ممکن است بلافاصله انجام شود و یا اینکه تا نزدیکی‌های جوانه زدن به تاخیر افتد. لوله تلقیحی ممکن است در داخل ااوگونیوم منشعب شود، ولی فقط یک لوله تلقیحی به هر تخمک می‌رسد. ااوسپورهای بالغ در افراد *Saprolegniales* دارای یک جسم واکوئول مانند غشا دار به نام ooplast هستند و توسط سیتوپلاسم که حاوی اندامک‌های مختلف است، احاطه شده است. ذرات داخل اووپلاست دارای حرکت براونی هستند. مکان اووپلاست دارای اهمیت تاکسونومیکی است. چهار نوع مختلف از ااوسپور بر این اساس تشخیص داده شده است:

در نوع centric، اووپلاست در مرکز ااوسپور قرار دارد و توسط ۲–۱ لایه محیطی از قطرات ریز چربی احاطه شده است (مثلا در گونه‌های *Saprolegnia hypogyna* و *S. ferax*). در نوع subcentric، اووپلاست مرکزی نبوده و ااوسپور دارای ۳–۲ لایه از قطرات چربی در یک طرف اووپلاست و ۱ لایه از قطرات چربی در طرف دیگر است (مانند گونه‌های *S. terrestris* و *S. unispora*). در نوع eccentric، یک قطره بزرگ روغنی در یک طرف سیتوپلاسم ااوسپور وجود داشته و اووپلاست در طرف دیگر آن قرار دارد (مانند گونه *S. anisospora*). در نوع subeccentric یا expersate، اووپلاست در یک طرف قرار دارد، اما قطرات ریز چربی با هم یکی شده و به چندین قطره بزرگ لیپیدی تبدیل شده‌اند که در طرف مقابل اووپلاست قرار دارند.

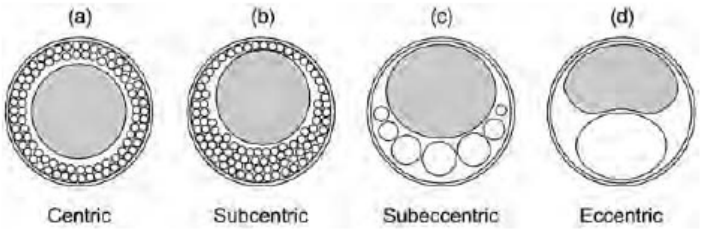


Fig 5.7 Possible arrangements of the ooplast (shaded organelle) and lipid droplets (empty circles or ellipses) in oospores of *Saprolegnia*. (a) Centric. (b) Subcentric. (c) Subeccentric. (d) Eccentric.

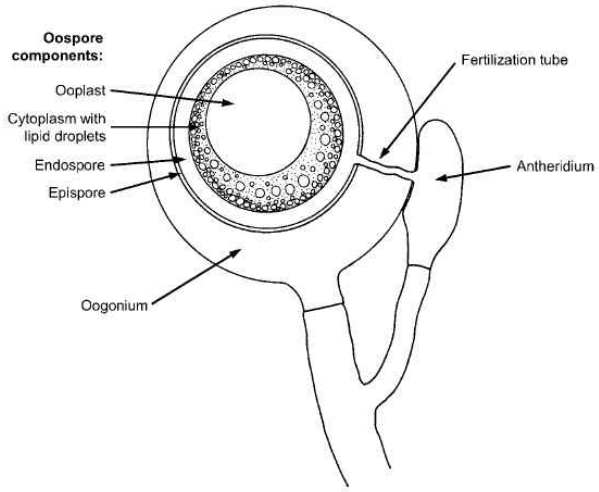


Fig 5.2 Schematic drawing and terminology of sexual reproductive organs in the Oomycota. Modified from Dick (1995).

در روش دوم از تشکیل ااوسفیر (centripetal) که در افراد زیر خانواده *Peronosporomycetidae* دیده می‌شود، تفکیک از کناره‌های ااوگونیوم به طرف مرکز انجام می‌شود. در بسیاری از موارد فقط یک تخم در داخل

ااوگونیوم وجود دارد، ولی در گونه *Pythium multisporum*، چندین تخم وجود دارد. ااوسفیر در بخش مرکزی ااوگونیوم بوجود می‌آید که توسط دیواره مشخصی از بقیه پروتوپلاسم متمایز نشده است. پری‌پلاسم در اطراف ااوسفیرها باقی می‌ماند و به صورت دیواره‌هایی در اطراف ااوسپور تلقیح شده باقی می‌ماند. ااوسپورها دارای دیواره ضخیم بوده و قادر به تحمل شرایط نامساعد محیطی هستند. با جوانه زدن ااوسپورها، ممکن است اسپورانژیوم و یا ریسه دیپلوئید تشکیل شود. در تعدادی از گونه‌ها، ااوسپور بدون حضور انتریدیوم و بدون آمیزش تشکیل می‌شود و به این حالت apandrous می‌گویند.

تولید مثل غیر جنسی (asexual reproduction)

تولید مثل غیر جنسی در بسیاری از اوومیست‌ها اصولا از طریق تشکیل زئوسپورهای هتروکونت است که یا در داخل اسپورانژیوم و یا در چند گونه، در داخل وزیکل با دیواره نازک و ناپایدار که از اسپورانژیومها ایجاد می‌شود، تشکیل می‌شوند. در اوومیست‌های خشکی‌زی، اسپورانژیوم‌ها ممکن است به صورت بخش‌های متورم و لب‌دار ریسه تا ساختمانهای کروی، تخم مرغی و یا لیمویی شکل متغییر باشند. بعد از آزاد شدن زئوسپورها، ممکن است اسپورانژیوم دیگری در بخش دیواره عرضی قاعده‌ای اسپورانژیوم شروع به تشکیل نماید و در داخل یا خارج از اسپورانژیوم اولیه بالغ شود. دو نوع زئوسپور مختلف از نظر مورفولوژی تشکیل می‌شود که زئوسپور اولیه (auxillary zoospore) گلابی شکل (شبیه بذر انگور) بوده و تاژک‌ها در انتهای جلویی آن قرار دارند و زئوسپور ثانویه لوبیایی شکل (کلیه‌ای شکل= principal type)، که تاژک‌ها در سمت کنار و در داخل شیار شکمی به آن متصل هستند. تاژک پروش رو به سمت جلو و دراز بوده و تاژک شلاقی به سمت عقب ادامه دارد و کوتاه است. زاویه بین تاژکها ۱۳۰ درجه است. زئوسپورهای اولیه، شنا کننده‌های ضعیفی هستند و به عنوان ساختمان‌های ابتدایی مورد توجه هستند، ولی زئوسپورهای ثانویه در اغلب اوومیکوتا تشکیل شده و به عنوان زئوسپورهای نوع اصلی مورد توجه هستند. هر زئوسپور دارای یک هسته دیپلوئید گلابی شکل است. در نزدیکی بخش باریک شده هسته، یک جفت کینتوزوم (basal body) وجود دارد که از آنها، تاژک‌ها تولید می‌شوند. از کینتوزوم تعدادی میکروتوبول و فیبر (rootlets) خارج شده و وارد سیتوپلاسم می‌شوند و تاژک را در داخل سلول زئوسپور محکم می‌کنند. ۲-۱ جسم گلژی، تعدادی میتوکندری، اجسام لیپیدی، ریبوزوم‌ها و واکوئول‌های اثر انگشتی در کل سیتوپلاسم زئوسپور پراکنده‌اند. تعدادی اندامک شبیه به میکروبادی هم در زئوسپور وجود دارد. در برخی از گونه‌ها، این اندامک‌ها در ارتباط با کینتوزوم‌ها می‌باشند و به نام K-bodies خوانده شده‌اند که از صفات خوب تاکسونومیکی هستند و در زئوسپور تعدادی از جلبکها هم دیده می‌شوند. مدارک دلالت بر این دارند که K-bodies در چسبیدن سیست زئوسپور به بستره‌ها مسئول هستند. رامپوزوم‌ها و MLC که در زئوسپور کیتریدها وجود دارند، در افراد این شاخه دیده نمی‌شوند. مطالعات نشان داده است که زئوسپور اوومیست‌ها دارای یک پوشش سلولی نازکی هستند. زئوسپور بعد از مدتی شنا کردن و با پیدا کردن میزبان مناسب، ساکن شده و تاژک‌ها را جمع کرده و یک دیواره‌ای را در اطراف خود ایجاد می‌کند که به آن سیست (cyst) می‌گویند. سیست بعد از جوانه زدن تال دیپلوئید را تولید می‌کند. تمام اوومیکوتا زئوسپور تولید

نمی‌کنند. تعدادی از گونه‌ها انگل اجباری گیاهان هستند و زئوسپورانژیوم‌هایی تولید می‌کنند که ظاهری شبیه به کنیدیوم دارند و با تولید لوله تندش (و نه زئوسپور) جوانه می‌زنند. از نظر سنتز استرول‌ها، اوومیکوتا در دو گروه قرار می‌گیرند: افرادی که قادر به سنتز این مواد از موالونات (mevalonate) هستند و گروهی که قادر به سنتز استرول‌ها نیستند (افراد بیماریزای گیاهی راسته *Peronosporales*). استرول‌ها برای تولید مثل جنسی و غیر جنسی لازم هستند. هر چند که استرول‌ها برای رشد رویشی لازم نیستند، ولی افزودن آنها به محیط کشت، رشد رویشی را تسریع می‌کنند. در آن گونه‌هایی که قادر به سنتز استرول‌ها هستند، مهمترین استرول، **فوکوسترول** (fucosterol) است که نام آن از جلبک *Fucus* گرفته شده است. در قارچ‌های حقیقی، استرول اصلی همان **ارگوسترول** است.

طبقه بندی اوومیکوتا

این شاخه دارای یک رده *Oomycetes* (*Peronosporomycetes*) است که به سه زیر رده تقسیم شده است (Dick, 1995).

- *Peronosporomycetidae*
- *Saprolegniopmycetidae*
- *Rhipidiomycetidae*

بار (Barr) در سال ۱۹۸۳ موارد مختلفی که به نظر می‌رسد افراد زیر شاخه *Peronosporomycetidae* از *Saprolegniopmycetidae* مشتق شده باشند، را به شرح زیر ذکر نموده است:

۱- تغییر از نحوه تغذیه ساپروفیتی به انگل اختیاری و سپس انگل اجباری، ۲- از دست رفتن توانایی سنتز استرول‌ها، ۳- کاهش قطر ریسه و تشکیل مکینه توسط ریسه‌های بین سلولی، ٤- حذف زئوسپورهای اولیه و در بسیاری از فرم‌های پیشرفته تمایل به تولید اسپورانژیوم‌هایی که با تولید لوله تندش و نه زئوسپور جوانه می‌زنند، ٥- تشکیل اسپورانژیوفورهای تخصص یافته، ٦- کاهش تعداد االوسفیر در هر االوگونیوم و تشکیل پریپلاسم، ۷- کاهش تعداد انتریدیوم تولید شده، ۷- بازداری از هموتالیسم به نفع هتروتالیسم.

زیر رده *Peronosporomycetidae*

افراد این راسته قادر به استفاده از یونهای سولفات و نیترات هستند. بسیاری دارای نیاز مطلق به منابع خارجی استرول بوده و در حالت هاپلوئیدی ٥-٤ کروموزوم دارند. در هر االوگونیوم فقط یک عدد االوسپور وجود دارد. در مرکز االوگونیوم، االوپلاسم (ooplasm) وجود دارد که اسپوروپلاسمی است که به االوسفیر تبدیل می‌شود. ایجاد االوسفیر به صورت centripetal است. دو راسته در این زیر رده وجود دارد: *Peronosporales* و *Pythiales*.

راسته *Peronosporales*

افراد این راسته اغلب انگل‌های اجباری گیاهان مهم و اقتصادی هستند و معمولا موجب اپیدمی بیماری‌های گیاهی شده و خسارت آنها بسیار زیاد است. میسیلیوم کاملا توسعه یافته بوده و از ریسه‌های باریک و بدون دیواره عرضی تشکیل شده که آزادانه منشعب می‌شود. ریسه‌های گونه‌های انگل بین سلول‌های میزبان رشد کرده و توسط مکینه‌های

به اشکال مختلف تغذیه می‌کند. اسپورانژیوفورها کاملا از ریسه‌ها متمایز هستند. اسپورانژیومها ریزان بوده و با جوانه زدن ممکن است لوله تندش (جوانه زنی مستقیم) و یا زئوسپور (جوانه زنی غیر مستقیم) تولید کنند. زئوسپورها دو تاژکی و کلیه‌ای شکل هستند و بعد از آزاد شدن کمی شنا کرده، سیست می‌شوند و با تولید لوله تندش جوانه می‌زنند که به میسیلیوم توسعه می‌یابد. دی‌پلانتیسم و پلی‌پلانتیسم در چند مورد گزارش شده است. تولید مثل جنسی با تماس گامتانژیومی است و میوز در گامتانژیومها انجام می‌شود. االوگونیوم اغلب کروی بوده و با چند استثنا دارای یک االوسفیر یک یا چند هسته‌ای است که توسط لایه‌ای از پری‌پلاسم احاطه شده است. انتریدیوم هم بسته به گونه یک یا چند هسته‌ای است. بعد از تماس گامتانژیوم‌ها و تشکیل لوله تلقیحی، یک یا چند هسته انتریدیوم وارد االوسفیر می‌شوند. اگر االوسفیر یک هسته‌ای باشد، یک هسته نر با آن آمیزش کرده و زیگوت تشکیل می‌شود. اگر االوسفیر چند هسته‌ای باشد، یک یا چند هسته آن ممکن است فعال بوده و از این رو، یک یا چند هسته نر با آن آمیزش داده و زیگوت دارای یک یا چند هسته دیپلوئید خواهد بود. بعد از تلقیح، االوسفیر دیواره ضخیمی ایجاد کرده و به االوسپور تبدیل می‌شود. پریپلاسم احتمالا به عنوان مواد غذایی برای االوسپور در حال نمو عمل می‌کند و همچنین مسئول رسوبات ضخامت خارجی و تزیینات دیواره االوسپور است. دیواره االوسپور از سه لایه خارجی، میانی و داخلی تشکیل شده است و لایه خارجی ممکن است صاف و یا دارای تزیینات (خاردار، زگیل‌دار، شیاردار و موج‌دار) باشد. االوسپور بالغ معمولا در داخل دیواره االوگونیوم آزاد می‌ماند و یا تمام آن را پر می‌کند (plerotic) و یا آنرا پر نمی‌کند (aplerotic). البته در بیشتر گونه‌ها چنان به آن متصل است که دیواره به صورت پیوسته (واحد) به نظر می‌رسد و تنها در جنس است که دیواره االوگونیومی با دیواره االوسپور حقیقتا متصل شده است. االوسپور بعد از جوانه زنی یا زئوسپور آزاد می‌کند (زئوسپورانژیوم) و یا لوله تندش ایجاد می‌شود و بعد از آن اسپورانژیوم را تولید می‌کند. gonoplasm، پروتوپلاسمی است که در مرکز انتریدیوم قرار دارد و بعدا با االوسفیر آمیزش می‌یابد. افراد در دو خانواده *Peronosporaceae* و *Albuginaceae* قرار داده شده‌اند.

- خانواده *Peronosporaceae*

انگل اجباری گیاهان آوندی بوده و بیماریهای سفیدک داخلی (دروغی یا کرکی) را تولید می‌کنند که اهمیت اقتصادی بسیار بالایی دارند. در موارد نادری اسامی دیگری به بیماریهای تولید شده توسط آنها داده شده است: مانند کپک آبی توتون که توسط *Peronospora tabacina* و کپک برگی اسفناج که توسط *P. spinaciae* ایجاد می‌شوند. اسپورانژیوفور دارای رشد محدود بوده و بعد از رشد کامل و رسیدن به مرحله بلوغ، رشد رویشی متوقف شده و یک بار اسپورانژیوم تولید می‌کند و به این جهت، تمام اسپورانژیومها تقریبا دارای سن یکسان هستند. پریپلاسم االوسپورها کاملا مشخص است. اسپورانژیومها کروی،ا تخم مرغی یا لیموئی شکل بوده و بعد از جدا شدن از اسپورانژیوفورها، توسط جریانات باد پخش می‌شوند. ریسه‌ها همیشه در داخل میزبان رشد کرده و تنها اسپورانژیوفورها از راه روزنه‌ها بیرون می‌آیند. نحوه انشعاب اسپورانژیوفورها متفاوت بوده و در تفکیک جنس‌ها استفاده می‌شود. االوسپورها با تولید لوله تندش و یا اسپورانژیوم جوانه‌ای جوانه می‌زنند. چندین جنس در این خانواده شناخته شده‌اند:

Hyaloperonospora، که ریسه‌ها به صورت بین سلولی رشد کرده، مکینه داخل سلولی و به صورت وزیکل‌های ساده تا لب دار بزرگ، اسپورانژیوفور بی رنگ، انشعاب در انتها به صورت monopodial، ولی در ۲ یا چند محل انشعاب اولیه به طور متناوب، کم و بیش واگرا، انشعابات به ۳-۲ انشعاب انتهایی خمیده ختم می‌شود. دیواره اسپورانژیوم صاف، بی رنگ، ااوگونیوم‌ها قهوه‌ای و فاقد شکل مشخص، ااوسپورها کروی، زرد رنگ، تک هسته‌ای و با پری‌پلاسم قهوه‌ای است، *Hyaloperonospora parasitica*.

Peronospora، ریسه‌ها بین سلولی، مکینه‌ها داخل سلولی، ریسه مانند و اغلب منشعب، اسپورانژیوفورها بی رنگ، در بخش نوک منشعب می‌شوند و انشعابات کم و بیش واگرا هستند. اسپورانژیوم‌ها هولوبلاستیک، به اشکال مختلف، دیواره‌ها قهوه‌ای رنگ و دارای زگیل، ااوگونیوم به اشکال مختلف، دیواره ضخیم و رنگی، ااوسپور کروی با دیواره بی رنگ و با ضخامت یکسان است، *Peronospora rumicis*.

Perofascia، ریسه‌ها بین سلولی، مکینه‌ها داخل سلولی، ریسه مانند و منشعب، اسپورانژیوفورها monopodial، ولی به نظر دو شاخه می‌آیند. انشعابات شدیدا متراکم و نزدیک به هم هستند. انشعابات انتهایی به صورت خمیده تا سیگموئیدی، اسپورانژیوم‌ها بی رنگ، با دیواره صاف، بیضی شکل و دارای پاپیل، ااوگونیوم‌ها بدون شکل مشخص، سطح دیواره آن آبله مانند است، ااوسپورها کروی و زرد رنگ هستند، *Perofascia lepidii*. سه جنس بالایی اخیرا از جنس قدیمی *Peronospora* جدا شده‌اند. در جنس *Basidiophora*، اسپورانژیوفور گرزی شکل بوده و اسپورانژیوم‌ها بر روی استریگماهای کوچک تشکیل می‌شوند. *Plasmopara*، که انشعابات اسپورانژیوفور به صورت قائمه بوده و بر روی هر انشعاب ۳-۲ عدد استریگما تشکیل می‌شود. *Bremia*، که انشعابات اسپورانژیوفور با زاویه حاده و دو شاخه بوده و انشعابات در انتها به اپوفیزهای بشقاب مانندی (disk) ختم می‌شوند که بر روی آن ۵-۳ عدد استریگما تشکیل می‌شود. *Bremiella*، که شبیه به جنس بالایی است، ولی نوک انشعابات در آن پهن شده و به اپوفیزهای متورم و حباب مانند تبدیل می‌شوند که بر روی آنها استریگما تشکیل شده و حامل اسپورانژیوم‌ها روی استریگما هستند

- خانواده *Albuginaceae*

افراد این خانواده انگلهای اجباری گیاهان آوندی بوده و بیماری‌هایی تولید می‌کنند که زنگ سفید (white rusts) نامیده شده‌اند. میسیلیوم‌ها بین سلولی بوده و از طریق اندام‌های مکینه‌ای کروی یا گره مانند مواد غذایی را از میزبان می‌گیرند و در داخل آن رشد و تکثیر می‌یابند. اسپورانژیوفورها کوتاه و گرزی شکل بوده، بدون انشعاب هستند و در بین مزوفیل و اپیدرم تشکیل می‌شوند. رشد اسپورانتژیوفور نامحدود است. اسپورانژیوم‌ها به صورت زنجیرهای basipetal تشکیل می‌شوند که با فشار به زیر اپیدرم، آن را پاره نموده و به صورت جوش‌های سفید رنگی در سطح گیاه آشکار می‌شوند. بر اساس ظاهر این جوش‌ها، آنها را زنگ سفید نامیده‌اند. اسپورانژیومها دارای دیواره نازک بوده و چند هسته‌ای هستند. اسپورانژیوم اولیه از نوک اسپورانژیوفور جوانه می‌زند و بعد از رسیدن به حد معینی توسط

یک دیواره عرضی از بقیه قسمت‌ها جدا می‌شود. اسپورانژیوم‌ها توسط یک زائده کوچکی از هم جدا می‌شوند که به آن disjunctor می‌گویند. بعد از جدا شدن اسپورانژیوم و پخش توسط باد، باران و عوامل دیگر، اگر بر روی میزبان مناسب که دارای یک لایه نازکی از آب باشد، قرار گیرد، با تولید زئوسپور جوانه می‌زند (زئوسپورانژیوم مشابه کنیدیوم). البته نحوه جوانه زنی تحت تاثیر دما است. اگر زئوسپور تولید شود معمولا ۱۲-٤ زئوسپور به داخل یک وزیکل با دیواره ناپایدار آزاد می‌شوند. زئوسپورها بعد از سیست شدن، دوباره با تولید لوله تندش جوانه زده و میزبان را آلوده می‌کنند. در تولید مثل جنسی، ااوگونیوم‌ها و انتریدیوم‌ها در داخل بافت میزبان تشکیل می‌شوند. هر دو اندام چند هسته‌ای بوده، ولی فقط یکی از هسته‌ها فعال است. میوز در گامتانژیوم‌ها روی می‌دهد که با تماس گامتانژیوم‌ها، لوله تلقیحی وارد ااوگونیوم شده و هسته فعال نر به مرکز ااوسفیر حرکت می‌کند (هر ااوگونیوم دارای یک ااوسفیر احاطه شده با پری‌پلاسم است) اما بقیه هسته‌ها به پریپلاسم حرکت می‌کنند. با آمیزش هسته‌های نر و ماده، زیگوت تشکیل می‌شود. هسته زیگوت با تقسیم میتوزی میتوزی تکثیر یافته و یک دیواره ضخیم و دارای تزئینات در اطراف ااوسپور تشکیل می‌شود. مشخصات دیواره ااوسپور از صفات مهم تاکسونومیکی در سطح گونه است. ااوسپور بعد از جوانه زنی زئوسپورها را تولید نموده و در نهایت با سیست شدن، جوانه زدن و تولید لوله تندش سیکل دوباره تکرار می‌شود. جنس *Albugo* دارای چندین گونه است: *Albugo bliti* در گیاهان خانواده تاج خروس، *A. portulacae* روی خرفه، *A. occidentalis* روی اسفناج، *A. candida* روی چلیپائیان (تنها گونه‌ای که خسارت اقتصادی دارد) و *A. ipomoeae-panduranae* روی سیب زمینی شیرین بیماریزا بوده‌اند.

راسته *Pythiales*

در افراد این راسته تال به اشکال مختلف بوده و در ساده‌ترین افراد به صورت هولوکارپیک و مونوسنتریک (monocentric= دارای یک مرکز رشد و توسعه و یک اندام تولید مثلی) است که می‌تواند در داخل و یا سطح میزبان زنده یا یک بستره باشد. بقیه دارای میسیلیوم با انشعابات فراوان هستند. اسپورانژیوفورها مشابه با ریسه‌های رویشی بوده و چندان تمایز یافته نیستند. در برخی از گونه‌ها، اسپورانژیوفورهای متمایز از ریسه‌های رویشی و با رشد نامحدود تشکیل می‌شوند و بنابر این سن اسپورانژیوم‌ها یکسان نیست. ااوگونیوم‌ها دارای دیواره صاف بوده و هر کدام به طور معمول دارای یک عدد ااوسپور هستند. مواد روغنی به صورت قطرات ریزی در ااوسپور وجود دارند. زئوسپورها در بسیاری از گونه‌ها در داخل زئوسپورانژیوم تشکیل می‌شوند و در تعدادی از گونه‌ها، پروتوپلاسم متمایز نشده زئوسپورانژیوم وارد وزیکل شده و عمل تمایز در داخل وزیکل انجام می‌شود و با پاره شدن دیواره آن، زئوسپورها آزاد می‌شوند. اسپورانژیوم‌ها اغلب ریزان نبوده و به آنها زئوسپورانژیوم واقعی می‌گویند. دارای دو خانواده *Lagenidiaceae* و *Pythiaceae* است.

خانواده *Lagenidiaceae*

تال در افراد این خانواده به صورت اندوبیوتیک و مونوسنتریک است. تولید مثل جنسی از طریق آمیزش گامتانژیومها است که ممکن است با یا بدون لوله تلقیحی باشد و در نتیجه، ااوسپور با دیواره ضخیم تشکیل می‌شود. گاهی اوقات ااوسپورهای اپوگام تشکیل می‌شوند. جنس *Lagenidium* مهمترین جنس‌های این خانواده است. تعدادی انگل داخلی کاملا مشخص روی جلبک‌ها، گیاهان، کپک‌های آبزی و یا حیوانات کوچک مانند نماتدها، روتیفرها و بند پایان هستند. تال به صورت ساختمان یک سلولی و یا رشته‌های لوله‌ای بسیار کوتاه غیر منشعب و یا با انشعابات کم می‌باشد. دو جنس *Olpidiopsis* و *Lagenidium* ذکر می‌شوند.

جنس *Olpidiopsis* شامل گونه‌هایی است که اندوپارازیت اجباری کپک‌های آبزی راسته *Saprolegniales* هستند. گونه *O. varians* روی *Achlya. flagellata* انگل است. فقط زئوسپور ثانویه تولید شده اما چندین بار عمل سیست شدن ادامه دارد. با تماس زئوسپورها با ریسه زنده میزبان، زئوسپور سیست شده و لوله تندش کوتاهی ایجاد می‌شود که دیواره ریسه میزبان را سوراخ کرده و در داخل میزبان به یک تال یک سلولی بیضی شکل توسعه می‌یابد. این تال بعد از ٢٤ ساعت به صورت تال استوانه‌ای تغییر یافته و بعد از ٢ روز، هم زئوسپورانژیوم‌های با دیواره نازک و هم گامتانژیوم‌ها را در داخل ریسه میزبان (مقداری پر رشد است) تشکیل می‌دهد. زئوسپورها از طریق لوله‌های آزاد سازی آزاد می‌شوند. ااوسپورهای با دیواره ضخیم بعد از آمیزش انتریدیوم‌ها و ااوگونیوم‌های یک سلولی تشکیل می‌شوند. در برخی از موارد، ااوسپورهای اپوگام که ارتباطی با انتریدیوم‌ها ندارند، تشکیل می‌شوند. تقسیمات میتوزی و میوزی داخل هسته‌ای و سنتریک هستند.

در جنس *Lagenidium* تال از رشته‌های کوچک منشعب و یا غیر منشعب تشکیل شده است که در حال رشد داخل سلول جلبک و یا بدن حیوان مورد حمله تشکیل می‌شوند. گونه *L. callinectes* انگل اختیاری تخم و لاروهای خرچنگ‌های دریایی از جمله میگو، دو کفه‌ای، خرچنگ و ... است و قادر به رشد به صورت میسیلیوم گسترده در محیط‌های کشت حاوی آب دریا است. این گونه را می‌توان با قرار دادن بذرهای شکسته شاهدانه در آب دریا تحریک به تولید اسپورانژیوم نمود. دیواره عرضی تال لوله‌ای را به چند بخش تقسیم می‌کند و هر کدام به اسپورانژیوم تبدیل می‌شوند. لوله خروجی از هر اسپورانژیوم تولید شده و در نوک به وزیکل متورم ختم می‌شود. تمایز زئوسپورها در داخل اسپورانژیوم شروع شده و در داخل وزیکل کامل می‌شود. وقتی دیواره وزیکل تخریب می‌شود زئوسپورها آزاد می‌شوند. اجزا اصلی دیواره سلولی در جنس *Lagenidium* همانند بقیه اوومیکوتا بوده و از بتا ١و٣ و ١و٦ گلوکان و مقدار کمی سلولز تشکیل شده است و کیتین پیدا نشده است. گونه *L. radicola* انگل اجباری بسیاری از تک لپه‌ای‌ها و دو لپه‌ای‌ها است و مهاجم اصلی ریشه‌های گندم و جو بوده و ناقل ویروس‌های خاکزاد است.

خانواده *Pythiaceae*

افراد این خانواده آبزی، خاکزی و یا دوزیست هستند که میسیلیوم در آنها کاملا توسعه یافته است. مکینه‌ها در تعدادی از گونه‌ها تشکیل می‌شوند. رشد اسپورانژیوفور نامحدود است و ریسه‌ها اغلب از اسپورانژیوفورها متمایز نیستند، هر

چند که در تعداد کمی از گونه‌ها، اسپورانژیوفورهای کاملا مشخص تولید می‌شود. در ساده‌ترین فرم‌ها، اسپورانژیوم به ریسه حامل خود متصل می‌ماند و به هنگام بلوغ تعدادی زئوسپور تولید و آزاد می‌کند. در فرم‌های پیشرفته، اسپورانژیوم از ریسه جدا شده (ریزان) و در اغلب موارد جوانه زنی با تولید ریسه (و نه زئوسپور) همراه است. نحوه جوانه زنی اسپورانژیوم تا حدود زیادی با شرایط محیطی تحت تاثیر قرار می‌گیرد و حرارت اثر مهمتری دارد. دو جنس مهم این خانواده شامل *Phytophthora* و *Pythium* است.

- جنس *Pythium*

جنس بزرگی است و ۱۲۰ گونه شناخته شده دارد که گونه‌های آن اغلب در تمام دنیا گسترش دارند. بسیاری از آنها ساکنان خاک بوده و در بسیاری از خاک‌های زراعی به طور معمول وجود دارند و مشکلات جدی در برخی از محصولات مهم اقتصادی ایجاد می‌کنند. گونه‌های این جنس از مهمترین عوامل ایجاد مرگ گیاهچه‌ها قبل و بعد از ظهور گیاهان به ویژه در گلخانه‌ها، پوسیدگی بذر، ریشه و اندامهای گوشتی گیاهان از جمله کلم، کدو، سیب زمینی و لوبیا می‌باشند. چند گونه هم قادر به پارازیته کردن قارچ‌های دیگر و یا لارو پشه‌ها هستند. گونه *P. insidiosum* عامل بیماری pythiosis در اسب، گاو، سگ و گاهی اوقات در انسان است. اصول تاکسونومیکی گونه‌های این جنس بر اساس صفات مورفولوژیکی زئوسپورانژیوم‌ها، االوگونیوم‌ها و انتریدیوم‌ها استوار است. به دلیل انعطاف پذیری بالا در این صفات، از روش‌های سرولوژیکی و مقایسات اسیدهای نوکلئیک و بیومتری االوسپورها و االوگونیوم‌ها در تشخیص گونه‌ها استفاده شده است. بیولوژی گونه *P. debaryanum* به این صورت است:

این گونه عامل پوسیدگی بذر و مرگ گیاهچه در تعدادی از میزبانها است. میسیلیوم از ریسه‌های باریک و فاقد دیواره عرضی تشکیل شده و در خاک به صورت ساپروفیتی روی مواد آلی مرده و یا به طور انگلی روی گیاهچه‌های جوان تعدادی از میزبان‌های حساس بقا می‌یابد. ریسه‌ها در بافت میزبان به صورت بین سلولی و داخل سلولی رشد می‌کنند، ولی مکینه تولید نمی‌شود. زئوسپورانژیوم‌ها کروی یا تخم مرغی و به صورت بین ریسه‌ای یا انتهایی تولید می‌شوند. زئوسپورانژیوم از ریسه جدا نشده و به هنگام جوانه زنی لوله کوتاهی تولید می‌کند که در انتها به یک وزیکل ختم می‌شود. پروتوپلاست اسپورانژیوم وارد وزیکل شده و تمایز زئوسپورها در داخل وزیکل انجام می‌شود. با پاره شدن دیواره وزیکل، زئوسپور آزاد شده و همیشه از نوع ثانویه است. بعد از مدتی شنا کردن، زئوسپور ساکن شده و به سیست تبدیل می‌شود و با تولید لوله تندش جوانه زده و وارد بافت میزبان می‌گردد. زئوسپورها به طرف ریشه‌های میزبان کشش شیمیایی دارند. در گونه *P. dissotocum* زئوسپورها به صورت انحصاری جلب کلاهک ریشه شده و در این قسمت سیست می‌شوند. در بعضی از گونه‌ها چند بار حالت تحرک دیده شده است. در بعضی از گونه‌ها، زئوسپور تشکیل نشده و اسپورانژیوم با تولید میسیلیوم جوانه می‌زند. بسیاری از گونه‌ها هموتال هستند و تنها ۷ گونه هتروتال گزارش شده‌اند. االوگونیوم و انتریدیوم در مجاورت هم بر روی یک ریسه تشکیل می شوند و انتریدیوم زیر االوگونیوم است. االوگونیوم کروی با یک االوسفیر چند هسته‌ای است. انتریدیوم‌ها کوچک، گرزی شکل و یا دراز هستند. یک هسته از انتریدیوم وارد االوسفیر شده و زیگوت تشکیل می‌شود. االوسپورها بعد از طی دوره استراحت

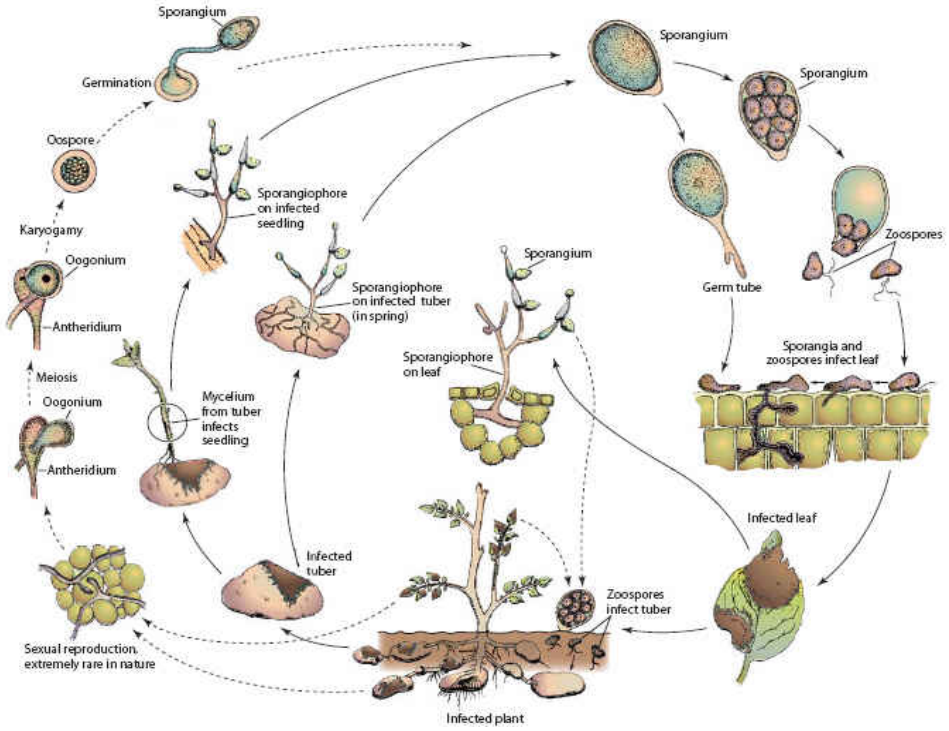
جوانه می‌زنند. در دمای بالا (۲۸ درجه سانتیگراد)، جوانه زنی با تولید میسیلیوم و در دمای پایین‌تر (۱۷–۱۰ درجه سانتیگراد)، با تولید وزیکل و زئوسپور همراه است.

در بسیاری از گونه‌ها چندین انتریدیوم به ااوگونیوم متصل می‌شود. قدرت ساپروفیتی در این جنس بیشتر است. دو نوع توسعه، در تولید مثل جنسی وجود دارد که یکی از نوع پاراژینوس (paragynous) است و انتریدیوم از کناره ااوگونیوم به آن متصل می‌شود. در نوع دوم، که هیپوژینوس (hypogynous) نامیده شده است، انتریدیوم روی همان ریسه حامل ااوگونیوم و درست در زیر ااوگونیوم قرار دارد.

- جنس *Phytophthora*

مهمترین تفاوت *Phytophthora* با جنس *Pythium* در روش جوانه زنی اسپورانژیوم است که در *Phytophthora*، وزیکل تشکیل نمی‌شود و یا اگر وزیکل تشکیل شود، زئوسپورها ابتدا داخل اسپورانژیوم تشکیل و بالغ شده و سپس وارد وزیکل می‌شوند. اصول تاکسونومیکی این جنس بر اساس صفات مورفولوژیکی زئوسپورانژیوم‌ها، گامتانژیوم‌ها و ااوسپورها استوار است و ۵۰ گونه، چند واریته و فرم اختصاصی گزارش شده‌اند. استفاده از روش‌های مولکولی (الکتروفورز پروتئین، ایزوزیمها، چند شکلی DNA، آنالیز کاریوتایپ و الکتروفورز کروموزومها) نیز در تاکسونومی این جنس تاکید شده‌اند. گونه‌ها به صورت ساپروفیت در خاک یا انگل گیاهان دیده می‌شوند و طیف وسیعی از بیماریها را روی گیاهان مختلف از جمله گونه‌های علفی و درختان ایجاد می‌کنند. بسیاری از گونه‌ها به اندام‌های هوایی گیاهان حمله می‌کنند و موجب سوختگی یا پوسیدگی در بخش‌های آلوده می‌شوند و بافت‌ها به سرعت می‌میرند. میسیلیوم در گونه‌های بیماریزای گیاهی به صورت بین سلولی یا داخل سلولی رشد کرده و در میسیلیوم‌های بین سلولی مکینه‌ها تشکیل می‌شوند. گونه *Phytophthora infestans* عامل بیماری سفیدک دروغی سیب زمینی است و در سال ۱۸٤٦–۱۸٤٥ در ایرلند باعث نابودی محصول سیب زمینی و ایجاد قحطی گردید که در نتیجه ۱ میلیون نفر مردند و ۱/۵ میلیون نفر هم مهاجرت کردند. اسپورانژیوفورها از ریسه‌های رویشی کاملا متمایز بوده، به صورت سمپودیال منشعب می‌شوند و رشد نامحدود دارند که از راه روزنه‌ها و یا عدسکهای غده خارج می‌شوند. در طول اسپورانژیوفور تورمهایی دیده می‌شود که نمایانگر محل تشکیل و افتادن اسپورانژیومها است. اسپورانژیوم‌ها تخم مرغی یا لیموئی شکل و دارای پاپیلا بوده و در نوک انشعابات اسپورانژیوفور تشکیل می‌شوند. رطوبت و حرارت از عوامل اصلی در تشکیل اسپورانژیوم‌ها هستند. دمای ۲۲–۱۸ درجه سانتیگراد دمای بهینه برای تولید اسپورانژیوم در محیط کشت بوده و رطوبت نسبی ۱۰۰ درصد برای تولید آن مناسب هستند و در رطوبت کمتر از ۹۱ در صد، تشکیل اسپورانژیوم متوقف می‌شود. اسپورانژیوم‌ها توسط باد و آب به گیاهان مجاور پخش می‌شوند. اسپورانژیومها در این گونه و دیگر گونه‌های این جنس در برابر خشکی بسیار حساس هستند. جوانه زنی اسپورانژیومها تحت تاثیر درجه حرارت است و در دمای بالا (٢٤ درجه سانتیگراد) جوانه زنی مستقیم و در دمای کم (۱۲ درجه سانتیگراد) جوانه زنی با تولید زئوسپور همراه است. این گونه هتروتال بوده و نیازمند دو تیپ آمیزشی A1

وA2 برای تولید ااوسپور است که تیپ A1 در بسیاری از مناطق دنیا وجود دارد ولی تیپ A2 تا سال ۱۹۷۶ محدود به به بخش مرکزی مکزیک بود و بعد از این سال، از اغلب مناطق دیگر جهان گزارش شده است. مقاومت در برابر متالاکسیل در تیپ A2 در اروپا دیده شده است. منبع آلودگی بهاره گیاهان سیب زمینی از غده‌های آلوده به میسیلیوم‌ها منشا می‌گیرد، هر چند که در تعدادی از مکانها که ااوسپور تشکیل می‌شود، می‌تواند وسیله بقا عامل بیماری باشد. علاوه بر تیپهای سازگار، برای تولید مثل جنسی نیاز به استرول‌های ویژه است که به عنوان پیش سازهای هورمون‌های استروئیدی عمل می‌کنند. در تولید مثل جنسی، ااوگونیوم، انتریدیوم را سوراخ کرده و در بالای آن قرار می‌گیرد که به این حالت amphigynous می‌گویند. انتریدیوم بالغ یک یقه قیف مانند را در اطراف قاعده ااوگونیوم بالغ تشکیل می‌دهد. در حالت paragynous، انتریدیوم‌ها از کنار ااوگونیوم به آن متصل می‌شوند. جوانه زنی ااوسپورها منجر به تشکیل لوله تندش می‌شود که در انتهای آن، اسپورانژیوم می‌شود. البته در تعدادی از گونه‌ها مانند *P. citricola*، ااوگونیوم‌ها با تشکیل لوله‌های تندش جوانه می‌زنند. در گونه‌های دیگر، اسپورانژیوم واقعی تشکیل می‌شود که غیر ریزان بوده و زئوسپورها در داخل آن تکامل می‌یابند.



زیر رده *Saprolegniomycetidae*

افراد این زیر رده در استفاده از یون نیترات و یا سولفات ناتوان هستند. از این رو، سولفور و نیتروژن باید در اختیار آنها قرار داده شود. در حالت هاپلوئیدی دارای ۳ کروموزوم بوده و نیازی به استرول‌ها ندارند. در تولید مثل جنسی، معمولا چندین ااوسپور در داخل ااوگونیوم تشکیل می‌شود که دارای دیواره ضخیم هستند. در این گروه، ااوسپور کل محفظه ااوگونیوم را پر می‌کند و پری پلاسم وجود ندارد. تشکیل ااوسفیر به صورت centrifugal است.

راسته *Saprolegniales*

دارای یک خانواده *Saprolegniaceae* است که به طور معمول تحت نام کپک‌های آبی (water molds) نامیده شده‌اند، زیرا بسیاری از افراد این راسته در آب زندگی می‌کنند. این قارچ‌ها اغلب محدود به آبهای جاری و تمیز بوده و تعدادی هم در آبهای شور یافت می‌شوند. برخی از گونه‌ها هم در خاکهای خیس فراوان هستند. بسیاری از آنها ساپروفیت بوده و بعضی از گونه‌ها به عنوان پاتوژن‌های گیاهی و حیوانی اهمیت اقتصادی دارند. گونه *Aphanomyces etueiches* انگل مهم و مخرب ریشه گیاهان مهم اقتصادی مانند نخود، چغندر قند و ترب است. بعضی از گونه‌های جنس‌های *Achlya*, *Saprolegnia* و *Aphanomyces* به ماهی‌ها و تخم‌های آنها حمله می‌کنند. افراد این راسته ریسه‌های فاقد دیواره عرضی و شدیدا منشعب تولید می‌کنند. قطر ریسه در افراد مختلف متفاوت بوده و در تعدادی بسیار قطور و در بقیه باریک است. ریسه‌ها در بسیاری از گونه‌ها به زئوسپورانژیوم‌های دراز، استوانه‌ای و اغلب انتهایی تبدیل می‌شوند که فقط مقداری قطورتر از ریسه‌های رویشی بوده ولی سیتوپلاسم متراکم و گرانوله‌ای دارند که در زیر میکروسکوپ به رنگ قهوه‌ای به نظر می‌رسد. در اغلب موارد بعد از تشکیل و آزاد شدن زئوسپورها، توسعه و گسترش اسپورانژیوفور دیده می‌شود. در جنس *Saprolegnia*، وقتی اسپورانژیوم محتویات اسپوری خود را آزاد می‌کند، اسپورانژیوم ثانویه در محل دیواره عرضی قاعده‌ای اسپورانژیوم اولیه شروع به تشکیل شدن کرده و در داخل یا خارج از اسپورانژیوم اولیه بالغ می‌شود. چندین اسپورانژیوم ممکن است در داخل یکدیگر یا خارج از اسپورانژیوم اولیه تشکیل شوند. در حالت معمول، اسپورانژیوم‌های افراد راسته *Saprolegniales* بعد از آزاد کردن زئوسپورها، به ریسه رویشی متصل باقی می‌مانند اما در جنس *Dictyuchus*، اسپورانژیوم‌ها به هنگام بلوغ از ریسه‌های حامل خود جدا شده و شنا می‌کنند. در جنس‌های *Thraustotheca* و *Brevilegnia*، دیواره اسپورانژیوم به هنگام بلوغ پاره شده و اغلب ناپدید می‌شود. افراد این راسته هر دو نوع زئوسپور اولیه و ثانویه را تولید می‌کنند، ضمن اینکه تعدادی، فقط یک نوع زئوسپور تولید می‌کنند. افرادی که هر دو نوع زئوسپور را تولید می‌کنند، تحت نام دو شکلی (dimorphic) و آنهایی که فقط یک نوع زئوسپور را تولید می‌کنند، یک شکلی (monomorphic) نامیده شده‌اند. زئوسپورها بعد از مدتی شنا کردن، تاژک‌ها را از دست داده و به اسپور استراحتی با دیواره نازک (سیست) تبدیل می‌شوند. بر اساس شرایط محیطی و نیز گونه مورد نظر، جوانه زدن سیست ممکن است با تشکیل زئوسپور بعدی یا تولید ریسه همراه شود. آن گونه‌هایی که در سیکل زندگی فقط یک دوره تحرک (شنا کردن) دارند، monoplanetic و آنهایی که دارای دو دوره تحرک هستند، diplanetic نامیده شده‌اند. گونه‌هایی که در سیکل زندگی چندین دوره تحرک دارند، polyplanetic نام دارند.

در جنس *Pythiopsis*، فقط زئوسپورهای اولیه تشکیل می‌شوند. گونه‌های متعلق به جنس *Saprolegnia*، از نوع دی مورفیک و دی پلانتیک هستند. در جنس *Achlya* پروتوپلاست‌های تک هسته‌ای که از زئوسپورانژیوم‌های انتهایی آزاد می‌شوند، بلافاصله در بیرون دهانه اسپورانژیوم به صورت دسته جمعی سیست می‌شوند. هر کدام از سیست‌ها بعد از چند ساعت جوانه زده و یک زئوسپور ثانویه را آزاد می‌کند که بعد از شنا کردن دوباره سیست شده و

ممکن است این عمل تکرار شود و یا لوله تندش تولید نماید. زئوسپورها در این جنس پدیده جلب شدن به طرف همدیگر را از خود بروز می‌دهند که تحت عنوان adelphotaxis نامیده شده است. این عمل ممکن است به تجمع خود بخودی زئوسپورها منجر شود. الگوی تحرک در افراد این جنس متغیر است، ولی قارچ مونومورفیک است.

در جنس *Aphanomyces*، زئوسپورانژیوم‌ها رشته‌ای بوده و از ریسه‌های رویشی متمایز نیستند. محتویات یک بخش ریسه به یک ردیف از پروتوپلاست‌های یک هسته‌ای تبدیل می‌شود که تا مدت چند سال تصور می‌شد همان زئوسپورهای اولیه هستند، ولی مطالعات بعدی روی مشخص نمود که ساختمانهایی که در داخل تال تشکیل می‌شوند فاقد تاژک هستند. این اسپورهای غیر متحرک به طور تک به تک از طریق یک شکاف در نوک اسپورانژیوم خارج شده و بلافاصله کروی و سیست می‌شوند. از هر سیست یک زئوسپور ثانویه آزاد می‌شود که بعد از جوانه زنی لوله تندش را تولید می‌کند (مونومورفیک و مونوپلانتیک). البته در این گونه و دیگر افراد جنس *Aphanomyces* می‌توان شرایط را به نحوی تغییر داد که حالت پلی پلانتیک دیده شود. در جنس *Dictyuchus*، زئوسپورانژیوم‌های انتهایی دراز شبیه به *Aphanomyces* تولید می‌شود، اما زئوسپورانژیوم کاملا از ریسه جدا شده و افراد زئوسپور اولیه تولید نمی‌کنند. محتویات زئوسپورانژیوم بالغ به پروتوپلاست‌های تک هسته‌ای تفکیک شده و سیست‌های داخل زئوسپورانژیوم را تشکیل می‌دهند که هر سیست یک زئوسپور ثانویه تولید می‌کند. زئوسپورها به طور جداگانه از طریق سوراخهای خروجی موجود در تمام سطح زئوسپورانژیوم آزاد می‌شوند. عمل سیست شدن و جوانه زنی مجددا چندین بار تکرار می‌شود (مونومورفیک و پلی پلانتیک). جنس *Thraustotheca* شبیه گونه‌های جنس *Dictyuchus* مونومورفیک و پلی پلانتیک است، ولی زئوسپورانژیوم گرزی شکل بوده و دیواره زئوسپورانژیوم به هنگام آزاد شدن زئوسپورها به طور نامنظم شکافته می‌شود و سوراخ خروجی تشکیل نمی‌دهد. چند گونه از قارچهای ساپرولگنیاسه، به کلی زئوسپور تشکیل نمی‌دهند و به آنها aplanetic می‌گویند. گونه‌های جنس *Aplanes* زئوسپورانژیوم تشکیل نمی‌دهند، اما گونه‌های جنس *Geolegnia*، ساختمان‌های شبیه به زئوسپورانژیوم تشکیل داده و هر چند که ممکن است ارتباط نزدیکی با گونه‌های *Achlya* داشته باشند، اما هرگز زئوسپور آزاد نمی‌کنند. اسپورهای تک هسته‌ای غیر متحرک بعد از تخریب محفظه شبه زئوسپورانژیوم، آزاد می‌شوند و با تشکیل لوله تندش جوانه می‌زنند.

روش دیگر تولید مثل غیر جنسی در قارچهای ساپرولگنیاسه علاوه بر تشکیل زئوسپورانژیوم و زئوسپور،از طریق تشکیل ساختمان‌هایی به نام gemma است و در برخی منابع قدیمی، به آنها کلامیدوسپور هم می‌گویند. این ساختمان‌ها، قطعات تغییر شکل یافته ریسه‌های رویشی هستند که حاوی تجعات متراکم پروتوپلاست بوده و اغلب به صورت انتهایی و منفرد یا زنجیری تشکیل می‌شوند. بعد از بلوغ، آنها جدا شده و با تولید لوله تندش جوانه می‌زنند و رشد آنها منجر به تولید ریسه و یا اسپورانژیومهای با پایه کوتاه می‌شود که مشخصه گونه است.

تولید مثل جنسی:

تال در این افراد همانند بقیه ااومیست‌ها دیپلوئید است. میوز در گامتانژیوم‌ها و قبل از تشکیل گامتها انجام می‌شود. تولید مثل جنسی با تماس گامتانژیوم‌ها است و هسته‌های نر از طریق لوله تلقیحی وارد گامتانژیوم ماده می‌شوند. اندامهای جنسی معمولا انتهایی هستند، ولی ااوگونیوم‌های بین ریسه‌ای نیز تشکیل می‌شوند. ااوگونیوم‌ها معمولا کروی بوده و کل محتویات به یک یا چند ااوسفیر کروی متمایز می‌شود. انشعابات دراز و چند هسته‌ای انتریدیوم یا روی همان انشعابات ریسه که ااوگونیوم را ایجاد کرده است و یا روی انشعابات مستقل از آن و یا روی یک تال کاملا متفاوت تولید می‌شوند. یک یا چند سلول انتریدیومی به ااوگونیوم متصل شده و لوله‌های تلقیحی ساده یا منشعب را ایجاد می‌کنند که با ااوسفیرهای داخل ااوگونیوم متصل می‌شوند. سپس یک هسته از سلول انتریدیومی وارد هر ااوسفیر شده و با هسته موجود در داخل آن آمیزش می‌یابد. ااوسفیر تلقیح شده دیواره‌دار شده و به ااوسپور تبدیل می‌شود. در این راسته ااوسپور حاوی یک اندامک سلولی بزرگ احاطه شده با غشا است که ااوپلاست نام دارد و از به هم رسیدن DBV تشکیل می‌شود. ذخیره چربی ااوسپور به صورت قطرات چربی در خارج از ااوپلاست و به یکی از فرم‌های centric, subcentric, eccentric و subeccentric ذخیره می‌شوند. این آرایش‌ها دارای اهمیت تاکسونومیکی قابل توجهی هستند. بعد از یک دوره استراحت، ااوسپور با تولید لوله تندش جوانه می‌زند و بعد از رشد کوتاهی به زئوسپورانژیوم ویژه گونه تبدیل می‌شود. اگر چه کاریوگامی در تعداد زیادی از گونه‌ها دیده شده، اما در برخی از گونه‌ها تشکیل ااوسپور به صورت پارتنوژنتیکی است. در برخی گونه‌ها، انتریدیوم شناخته نشده است. اغلب گونه‌ها هرمافرودیت و خود بارور هستند، یعنی انتریدیومها و ااوگونیوم‌های سازگار روی یک تال تولید می‌شوند. در سال ۱۹۲۶، Couch استرین‌های خود عقیم در جنس *Dictyuchus* و Raper نیز استرین‌های دو پایه خود عقیم را در گونه‌های *Achlya bisexualis* و *A. ambisexualis* مشخص نمودند. انتریدیومها به صورت monoclinous و یا diclinous وجود دارند. در تعدادی از گونه‌ها، سلول قاعده‌ای ااوگونیوم به عنوان انتریدیوم عمل می‌کند و عمل آمیزش را انجام می‌دهد که به آن hypogynous می‌گویند، مانند *Saprolegnia hypogyna*. ولی در بقیه، انتریدیوم به طور مستقل وجود دارد و ممکن است بر روی انشعابات حامل ااوگونیوم و یا انشعابات دیگر همان تال تشکیل شود که androgynous نامیده شده است. در گونه‌های دو پایه، هورمونها مسئول تولید مثل جنسی هستند که برای بار اول توسط Raper توصیف شده است. گونه‌های جنس *Achlya* ابتدایی‌ترین یوکاریوت‌ها (و تنها موجودات خارج از سلسله جانوران) هستند که هورمون‌های استروئیدی را تولید می‌کنند و به آنها پاسخ می‌دهند (استروئیدها فعالیت هورمونی دارند). طبق نظر Raper چهار نوع هورمون در تولید مثل جنسی *Achlya* دخیل بوده‌اند. هورمون A یا انتریدیول از ریسه‌های رویشی تال ماده ایجاد شده و به محیط آزاد می‌شود. اثر اولیه انتریدیول القا تشکیل انشعابات انتریدیومی روی تال‌های نر است و از این رو آغاز تولید مثل جنسی در استرین‌های دو پایه جنس *Achlya* همیشه با تال ماده است. انشعابات انتریدیومی هورمون B یا اووگونیول را تولید می‌کنند که تشکیل ااوگونیوم‌های اولیه را در تال ماده تحریک می‌کند. هورمون C که توسط ااوگونیوم‌های اولیه تولید می‌شود، موجب جلب انشعابات انتریدیومی به طرف ااوگونیوم‌ها شده و همراه با پاسخ thigmotrophic (در بر دارنده تماس

انشعابات انتریدیومی با ااوگونیوم‌های اولیه است) باعث تعیین حدود انتریدیوم‌ها می‌شود. علی‌رغم این هورمون C هنوز تشخیص داده نشده استو احتمالا وجود نداشته باشد و به نظر می‌رسد که شاید هورمون A در حقیقت مسئول رشد جهت‌دار انشعابات انتریدیومی و تعیین حدود بعدی آنها می‌شود. هورمون D، توسط انتریدیوم‌ها تولید شده و موجب تعیین حدود ااوگونیوم‌ها و تمایز بعدی ااوسفیرها می‌شود. این هورمون هم هنوز شناخته نشده است اما ممکن است وجود داشته باشد، زیرا نه هورمون A و نه B اثر مشهودی روی تعیین حدود ااوگونیوم‌ها و تمایز ااوسفیرها نداشته‌اند.

راسته *Leptomitales*

این راسته تنها دارای چند گونه آبزی و ساپروفیت است. ریسه‌های رویشی در این افراد در فواصل مختلف کاملا باریک شده‌اند. ساختمان‌های مشخص که گرانول‌های سلولین (cellulin granules) نامیده شده‌اند، در ریسه‌ها وجود دارند و اغلب باعث بسته شدن محل‌های باریک شده می‌شوند و یک ظاهر دارای دیواره عرضی را به ریسه می‌دهند. گرانول‌های سلولین اغلب از کیتین تشکیل شده‌اند (کمپلکس کیتین همراه با گلوکان). مقادیر قابل توجهی از کیتین هم در دیواره تعدادی از افراد این راسته وجود دارد. افراد این راسته بر خلاف بقیه اوومیکوتا، توانایی محدودی در استفاده از آمونیوم به عنوان منبع نیتروژن دارند. تولید مثل غیر جنسی توسط زئوسپورانژیوم‌های انتهایی انجام می‌گیرد که از آنها، زئوسپورهای دو تاژکی آزاد می‌شوند. تعدادی از گونه‌ها دی‌پلانتیک هستند. اسپورانژیوم‌ها در تعدادی از گونه‌ها دراز بوده و قطر آنها معادل قطر ریسه‌های رویشی است و زئوسپورها از طریق پاپیلا خارج می‌شوند. تولید مثل جنسی در افراد این راسته با تماس گامتانژیوم‌ها است و ااوسپورها در داخل ااوگونیوم آزاد بوده و پری‌پلاسم در آنها تشکیل نمی‌شود (بر خلاف *Peronosporales, Rhipidiales*). جنس‌های متداول *Leptomitus* و *Apodachlya* هستند. در هر ااوگونیوم، فقط یک ااوسپور وجود دارد.

گونه *Leptomitus lacteus* به عنوان قارچ فاضلاب نامیده شده است، چون در آبهای آلوده با مقدار بالای ماده آلی همانند فاضلاب‌ها و آبهای زهکشی کارخانه‌های چغندر قند و آبجو سازی دیده می‌شود. زئوسپور اولیه گلابی شکل بوده و بعد از سیست شدن، زئوسپور ثانویه تولید می‌شود که آن هم مجددا سیست شده و در نهایت با تولید ۳-۱ لوله تندش جوانه می‌زند. در این گونه تولید مثل جنسی شناخته نشده است.

راسته *Sclerosporales*

افراد اغلب انگل گیاهان تک لپه‌ای هستند. تال به صورت ریسه‌های باریک و با سیتوپلاسم دانه دانه تشکیل شده است. ااوگونیوم‌ها با دیواره ضخیم و یک عدد ااوسپور plerotic دارند. جوانه زنی ااوسپور با تشکیل زئوسپورانژیوم همراه است که به طور همزمان یا متوالی روی اسپورانژیوفورهای پهن تولید می‌شوند. جنس متداول *Sclerospora* است و گونه *S. graminicola* روی باریک برگها بیماریزا است. در این جنس، دیواره ااوگونیوم به دیواره ااوسپور کاملا متصل شده است.

زیر رده *Rhipidiomycetidae*

تال در این زیر رده از نوع مونو سنتریک است. ریزوئیدها توسط افراد تولید می‌شوند که تال را به بستره متصل می‌کنند. بسیاری از افراد روی مواد گیاهی غوطه ور در آبهای غیر آلوده و صاف دیده می‌شوند، ولی تعدادی از گونه‌ها در آبهای راکد و یا آلوده که میزان اکسیژن کمتری دارند، یافت می‌شوند. یکی از گونه‌ها، *Aqualinderella fermentans* است که بی هوازی اختیاری و تخمیر کننده اجباری است، یعنی حضور اکسیژن را تحمل می‌کند، ولی متابولیسم اکسید کنندگی ندارد. سیتوکروم و میتوکندری در این موجود وجود ندارد. این موجود به هنگام رشد، مقدار زیادی لاکتیک اسید تولید می‌کند که باید به نحوی در محیط کشت خنثی شود.

یک راسته و یک خانواده در این زیر رده وجود دارد. ااوسپورها به صورت centripetal تشکیل می‌شوند و تنها یک عدد ااوسپور در داخل ااوگونیوم تشکیل می‌شود که دارای پری‌پلاسم کاملا مشخصی است. در جنس *Aqualinderella*، گاهی اوقات ااوسپور به صورت پارتنوژنتیک هم تشکیل می‌شود. زئوسپورانژیوم‌ها گلابی شکل تا دراز بوده و به صورت انتهایی تولید می‌شوند. زئوسپورها از طریق پاپیلا آزاد می‌شوند اما گاهی اوقات اپرکول هم شناخته شده است. زئوسپورها گاهی اوقات ممکن است به داخل وزیکل حاصل از اسپورانژیوم آزاد شوند. جنس‌های دیگر شامل *Rhipidium, Arasiospora, Sapromyces* هستند.

پایان