

**БЕЛОРУССКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ
Кафедра ботаники**

МИКОЛОГИЯ

**МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ
К СПЕЦИАЛЬНОМУ КУРСУ
ПО РАЗДЕЛУ «ЭКОЛОГИЯ ГРИБОВ
И ГРИБОПОДОБНЫХ
ОРГАНИЗМОВ»**

**Для студентов IV курса дневного отделения
и V курса заочного отделения специальности
1-31 01 01 «Биология»**

**МИНСК
2011**

УДК 582.287.237(076)

ББК 28.591р.я.73
М59

Авторы-составители:
А. К. Храмцов, А. И. Стефанович

Рекомендовано ученым советом
биологического факультета
22 июня 2011 г., протокол № 11

Рецензент
кандидат биологических наук,
доцент *О. В. Фомина*

Микология : метод. указания к спецкурсу по разделу
М59 «Экология грибов и грибоподобных организмов» / авт.-сост.:
А. К. Храмцов, А. И. Стефанович. – Минск: БГУ, 2011. – 45 с.

Приведены методические указания к специальному курсу «Микология» по разделу «Экология грибов и грибоподобных организмов» в соответствии с учебной программой для студентов IV курса дневного и V курса заочного отделения специальности 1-31 01 01 «Биология».

УДК 582.287.237(076)
ББК 28.591р.я.73

© БГУ, 2011

ВВЕДЕНИЕ

Грибы и грибоподобные организмы как редуценты являются важными гетеротрофными компонентами экосистем, вызывают болезни растений, животных и человека, являются ценным продуктом питания, многие известны как продуценты разнообразных биологически активных веществ. Поэтому разноплановое изучение грибов и грибоподобных организмов является важной составляющей в подготовке студентов, специализирующихся на кафедре ботаники.

Целью специального курса «Микология» является формирование у студентов целостной системы знаний о грибах и грибоподобных организмах с учетом современных научных достижений. Одна из задач данного специального курса – изучение экологии грибов и грибоподобных организмов.

Грибы и грибоподобные организмы обитают повсеместно. Этому способствует ряд особенностей, наиболее важные из которых следующие:

- наличие у их большинства таллома мицелиальной структуры, обеспечивающего большую величину отношения поверхности гиф к их объему. Это позволяет полнее заселять субстрат и дает высокую степень контакта с окружающей средой;

- значительные скорости роста и размножения, дающие возможность в короткие сроки заселять обширные субстраты, образовывать большое число спор и распространять их на огромные расстояния;

- высокая метаболическая активность, проявляющаяся в широком диапазоне действия различных факторов окружающей среды;

- значительная генетическая и биохимическая изменчивость (экологическая пластичность), позволяющая быстро адаптироваться к меняющимся условиям среды обитания и новым субстратам;

- способность быстро реагировать на действие неблагоприятных факторов среды переходом к покоящимся структурам, возможность длительно пребывать в виде них, не теряя жизнеспособности, и также быстро переходить к активной жизнедеятельности при наступлении благоприятных условий.

Методические указания призваны помочь студентам освоить раздел учебной программы, посвященный экологии грибов и грибоподобных организмов.

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ГРИБОВ И ГРИБОПОДОБНЫХ ОРГАНИЗМОВ

В большинстве случаев отношение грибов и грибоподобных организмов к тому или иному фактору характеризуют графиком зависимости роста от интенсивности фактора (рис. 1). При этом определяют так называемые *кардинальные* точки:

оптимальное значение (или область значений), обеспечивающее наилучший рост, а также *минимальное* и *максимальное* значения, при которых рост прекращается.

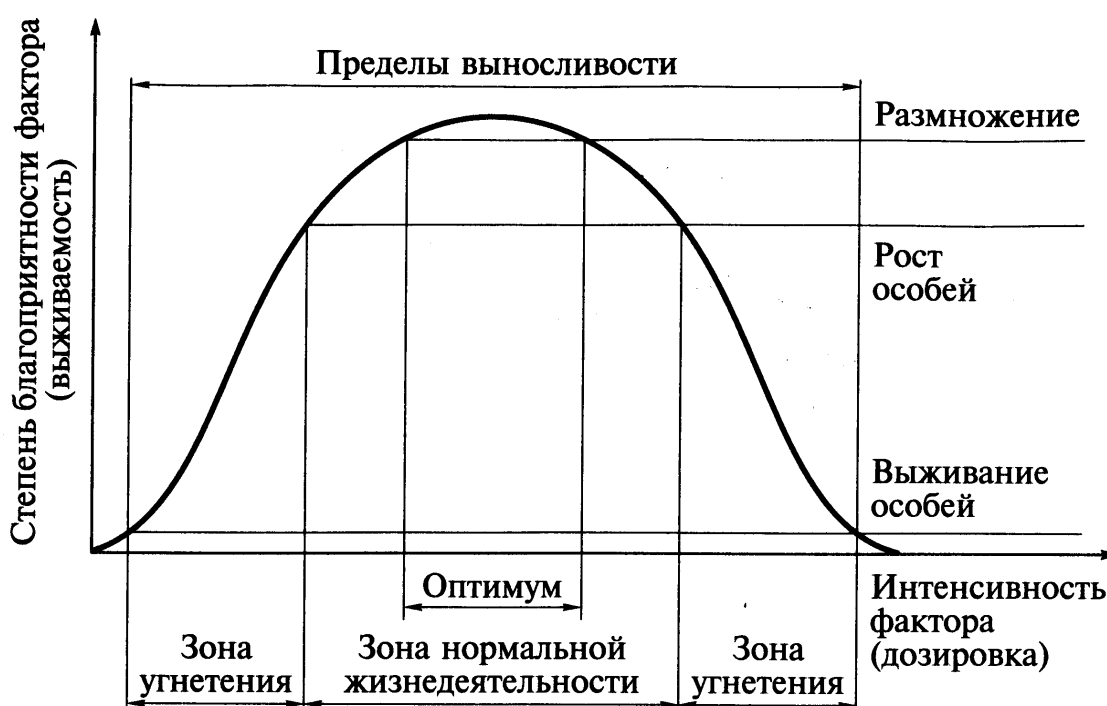


Рис. 1. График воздействия экологического фактора на грибы и грибоподобные организмы

Диапазон между минимальным и максимальным значениями составляет *область толерантности* (от лат. *tolerantia* – терпение). В этой области (вне оптимума) организм активен, но имеет более низкую конкурентоспособность и может быть вытеснен другими видами (Нетрусов и др., 2004). Область толерантности организма к тому или иному фактору может быть *узкой* или *широкой*, и соответственно

говорят о **стено-** и **эврибионтных** организмах (от греч. *stenos* – узкий, тесный, греч. *euryus* – широкий) (например, стено- и эвритермных – по отношению к температуре (от греч. *therme* – тепло)), стено- и эвригалинных – по отношению к солености (от греч. *hals* – соль).

Помимо области толерантности, характеризуемой активной жизнедеятельностью грибов, существуют пределы, в которых организм может длительное время сохранять жизнеспособность, но активно не развивается (например, при низкой температуре или высушивании).

Часто употребляют и другую пару эпитетов: **“-фильные”** и **“-толерантные”** (например, термофильные и термотолерантные, галофильные и галотолерантные). Так, термотолерантные организмы, как и термофилы, имеют высокую максимальную температуру роста, однако их температурный оптимум существенно ниже.

Физико-химические условия обитания грибов в природе меняются в широких пределах. Повсеместно распространенные условия часто называют **“обычными”**, или **“нормальными”**, а крайние значения факторов, отличные от повсеместно распространенных, – **“экстремальными”**.

Абиотические факторы внешней среды, влияющие на рост и развитие грибов и грибоподобных организмов, разнообразны. К ним относят температуру, влажность, свет, кислотность среды, концентрацию кислорода, концентрацию углекислого газа, концентрацию питательных веществ, токсичных соединений, магнитные и электрические поля, разные виды излучения, гидростатическое давление и др. Они оказывают влияние на рост, размножение, морфогенетические особенности, физиолого-биохимическую деятельность грибов в природе и при их культивировании.

Влияние температуры. Большинство грибов растет в пределах 18-25 °С. В целом температурные границы роста грибов (от 0 до 55 °С) значительно уже, чем у бактерий (от 0 до 70 °С).

Грибы по отношению к температуре разделяют на несколько групп:

1) **психрофильные** (от греч. *psychros* – холодный, греч. *phileo* – люблю), растущие в пределах от –3 °С до +10 °С (+20 °С) (оптимум +5-+10 °С) (например, *Herpotrichia juniperi* – возбудитель черной снежной плесени на хвойных в Альпах),

2) **мезофильные** (от греч. *mesos* – средний, промежуточный), растущие при температуре +5-10 – 37-38 °С, оптимум 25-30 °С. К данной группе относится большинство грибов (например, многие виды родов *Mucor*, *Fusarium*, *Penicillium* и др.).

3) **термофильные**, имеющие максимум роста при температуре + (45-55) 50-60 °С, оптимум + (35-40) 40-45 °С (например, грибы, обитающие в торфе: *Talaromyces emersonii*, *Chaetomium thermophila*).

Кроме того, существуют **психротолерантные организмы**, у которых оптимум лежит при низких температурах, но они могут существовать и за пределами максимальных для истинных психрофилов температур (например, почвенный гриб *Geomyces rannorum*, некоторые виды родов *Mucor*, *Cladosporium*).

Известны также **термотолерантные виды**, которые растут при высокой температуре, но имеют нижние границы, выходящие за пределы минимальных для термофилов температур, т.е. имеют гораздо более широкие температурные границы роста, чем для истинных психрофилов или соответственно термофилов (многие виды рода *Aspergillus*, в частности, почвенный гриб *A. terreus*).

При оптимальной температуре наблюдается отчетливая зависимость роста грибов от концентрации субстрата в среде, однако при экстремальных условиях такая зависимость почти отсутствует и температура становится решающим фактором, определяющим рост грибов.

Все сказанное выше касалось только роста грибов. Однако для образования спороношения, проявления паразитических способностей и определенных преобразований грибом субстрата существуют свои кардинальные точки. Как правило, соответствующие им температурные области уже, чем необходимые для роста. Границы прорастания спор обычно несколько шире, чем границы активного роста, хотя не для всех грибов.

Грибы, способные развиваться в узком температурном интервале (*Herpotrichia juniperi*, *Rhizomucor miehei* – около 30 °С), называются **стенотермными**, а растущие при самых различных температурах (*Aspergillus fumigatus*) – **эвритермными**.

Температура оказывает **фунгистатическое** (от лат. *fungus* – гриб, и греч. *statikos* – останавливающий) и **фунгицидное** (от лат. *fungus* – гриб, лат. *caedo* – убиваю) действие на грибы. Это свойство используют при обеззараживании субстратов и изделий от грибов, нередко в сочетании с химической обработкой (**термохимический метод стерилизации**). При этом значения фунгистатического и фунгицидного действия температуры неодинаково не только для разных грибов, но и для разных структур грибов одного вида – вегетативных клеток мицелия, конидий, хламидоспор, склероциев, ризоморф и др.

Фунгистатическое действие обычно оказывает низкая температура. Фунгицидное действие оказывает повышенная и высокая температура. Это действие зависит также и от других факторов: кислотность среды, состав среды, возраст мицелия, влажность и др. Например, Т. С. Ширко (1983) указывает, что возбудитель шейковой гнили лука репчатого погибает при 45 °С за 5-8 часов. Эта причина обуславливает просушивание лука перед закладкой на хранение при указанной температуре, тем более, что это не сказывается отрицательно на их лежкоспособности.

Поочередное замораживание и быстрое оттаивание вызывают гибель клеток вследствие разрыва клеточной оболочки. При сочетании пониженной температуры (-60-68 °С) и пониженного давления (100-500 мм рт. ст.) мицелий гриба быстро высушивается (лиофилизируется). Это используют для хранения музейных культур грибов. **Лиофилизация**, или высушивание из замороженного состояния под вакуумом, заключается в том, что вода при пониженном давлении удаляется из высушиваемого материала путем превращения льда непосредственно в пар, минуя жидкое состояние.

Клетки мицелия при высокой температуре гибнут вследствие нарушения координации синтетических процессов клетки, необратимой денатурации белков; при низкой температуре – из-за уменьшения объема и сжатия цитоплазмы, механического повреждения клетки образовавшимися кристаллами льда.

Экстремальная температура оказывает существенное влияние на морфологию организма и прохождение им цикла развития. Например, у почвенного гриба *Penicillium frequentans* при повышении температуры до 37 °С спорообразование полностью подавляется. У *Aspergillus terreus* при температуре 42 °С и выше в случае высоких концентраций субстрата формируются некомпактные, деформированные головки с укороченными цепочками конидий; при той же температуре, но при низких концентрациях субстрата спороношения представлены кисточками, напоминающими кисточки пенициллов, характерные для аспергиллов вздутия почти полностью редуцируются. При более высокой температуре + 47 °С образуются цепочки с очень малым количеством конидий, а вздутия конидиеносцев становятся конусовидными. Гриб *Alternaria alternata* при повышенной температуре образует малое число конидий, меньших, чем обычно, размеров, с небольшим числом перегородок, причем продольные перегородки полностью отсутствуют.

Таким образом, знание о влиянии температуры на рост и развитие грибов очень важно не только с фундаментальной точки зрения, но и с практической, поскольку помогает подобрать оптимальные условия хранения продукции, режимы культивирования съедобных грибов, культивирования грибов в лаборатории.

Влияние света. Солнечный свет состоит из УФ-лучей с длиной волны до 400 нм, видимого света – 400-750 нм и ИК-лучей – от 750 нм и более.

Свет влияет на рост мицелия, спорообразование, метаболизм, в частности, синтез нуклеиновых кислот, белка, компонентов клеточной оболочки и пигментов у грибов. Например, голубой свет угнетает образование меланина и активность тирозиназы у мутанта *Neurospora crassa*, стимулирует образование меланина у *Cladosporium masonii*, которое зависит также от состава среды.

Свет может служить “источником информации”, что проявляется, например, в реакциях фототаксиса, индукции синтеза пигментов, регуляции образования и прорастания спор. У копрофильных грибов фототропические изгибы спорангиеносца в сторону света способствуют попаданию на траву, а потом в пищеварительный тракт и на навоз травоядных животных.

Реакция грибов на свет состоит из двух стадий:

- 1) **неориентированной реакции**, связанной с ослаблением уровня роста, которая делает клетку чувствительной к боковому (горизонтальному) асимметрическому освещению,
- 2) **фототропической реакции**, связанной с повышением ростового уровня клетки, чувствительной к этому источнику света.

В общем у грибов и грибоподобных организмов различают реакцию на свет типа **фототаксиса**, то есть движения (например, движение плазмодиев), и **фототропизма** – роста в направлении света.

Фототропизм бывает положительный, когда рост направлен к свету, и отрицательный, когда рост направлен в противоположную сторону от источника света. Реакции фототропизма в большинстве случаев возникают в репродуктивных структурах. В гифальных структурах влияние света чаще всего проявляется отрицательным фототропизмом ростовых трубок прорастающих конидий или хламидоспор.

Реакции фототропизма неодинаковы у разных видов грибов, они возникают в спорангиеносцах (пилоболус (рис. 2), фикомицес),

конидиеносцах, перитециях (сордария), сумках (аскоболус (рис. 3)), парафизах, структурах спороношения базидиальных грибов.

Вещество, обуславливающее фототропизм, **фоторецептор**, локализовано в определенной зоне спорангиеносца и клеточных компонентов. К рецепторам относятся каротины, итдолилукусная кислота, флави..., флавопротеи порфириноподобные вещества. Большинство современных исследователей придерживается гипотезы ответственности фоторецепторов, из которых к наиболее изученным относятся каротиноидные и флавиновые пигменты.

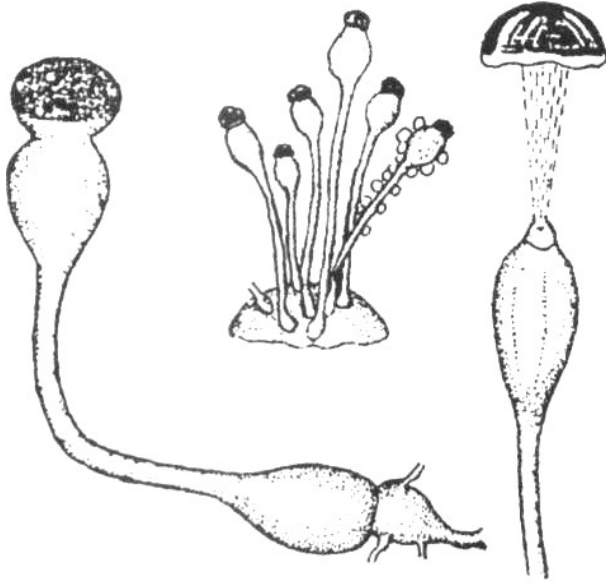


Рис. 2. *Pilobolus* sp. (Л.В. Гарибова, С.Н. Лекомцева, 2005): 1 – общий вид, 2 – зрелый спорангий, 3 – отбрасывание спорангия

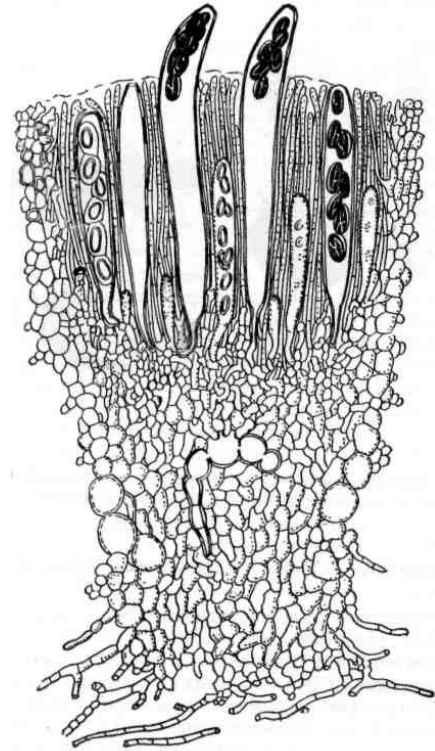


Рис. 3. *Ascobolus* sp. (М.В. Горленко и др., 1976): разрез апотеция

Прямой свет ингибирует рост грибов. Чередование освещения и темноты стимулирует рост и спорообразование многих грибов. При этом отмечаются некоторые периоды адаптации при переходе от роста при освещении к росту в темноте и наоборот. Продолжительность этих периодов для разных видов грибов неодинакова. В зависимости от вида гриба споруляция светом может индуцироваться, стимулироваться, подавляться или же осуществляться независимо от него.

Свет разного спектрального состава неодинаково влияет на рост и спорообразование грибов. Например, гриб *Phycomyces blakesleeanus* наиболее чувствителен к голубому и фиолетовому свету. У гриба *Pilobolus* sp. особенно резкие фототропические изгибы спорангиеносца наблюдаются при действии сине-фиолетового света. У *Saprolegnia fegax* голубая и зеленая части спектра образования зачатков оогониев, подавляют полностью, а красный – частично. Белый свет слабо влияет на рост и образование покоящихся спор *Blastocladiella emersonii* и *B. britanica*.

Большей устойчивостью конидий *Pleospora herbarum* по сравнению с его аскоспорами объясняется преимущественное развитие в весенне-летние месяцы конидиальной стадии гриба.

Свет представляет собой экологический фактор, который может определять существование одних видов в каких-то определенных условиях и исключать другие виды грибов. Особенно большое значение этот фактор имеет для высокогорных и пустынных почв, характеризующихся высокой солнечной радиацией. Там содержатся специфические виды грибов, представленные в основном темноокрашенными формами (виды родов *Cladosporium*, *Stemphylium*, *Ulocladium*, *Alternaria* и др.). Для этих грибов характерно высокое содержание в клеточной стенке меланинов – пигментов, с которыми связывают универсальную функцию защиты от многих стрессовых факторов, в том числе и от света.

Экспериментально показано (Мирчинк, 1988), что споры многих темноцветных грибов устойчивы к ультрафиолетовым лучам. Они выдерживают облучение УФ-лучами при длине волны от 230 до 370 нм, при неизменяющемся высоком проценте выживания (до 50 %) в течение 1-3 и более часов, в то время как непигментированные формы полностью погибают через несколько минут. Таким образом, содержание меланинов позволяет грибам существовать в условиях повышенной электромагнитной радиации, в том числе УФ- и γ -излучения, какие имеют место в высокогорных, пустынных почвах, а также на поверхности растений.

Однако, мнения ученых о действии света на грибы и грибоподобные организмы не однозначны.

«Для вегетативного развития, – пишут Э. Мюллер, В. Лёффлер (1995), – свет, по-видимому, в значительной степени безразличен. Тот факт, что мицелий многих гастеромицетов, шляпочных, рогатиковых и большинства других грибов растет в земле или внутри другого субстрата, возможно, говорит скорее о гигро-, гидро- гео-, и

хемотропизме, чем об отрицательном фототропизме; правда, образование плодовых тел на поверхности субстрата скорее всего индуцируется светом».

Влияние влажности. Вода необходима всем живым организмам, в том числе и грибам, так как любые жизненные процессы могут протекать только при наличии воды. Вода необходима для непосредственного роста тела грибов. Элементы питания становятся доступны грибу благодаря наличию воды. Действие токсинов и антибиотиков большей частью осуществляется в водной среде.

Наличие влаги и ее дефицит сильно влияют на морфогенез грибов, степень ветвления, интенсивность споруляции и т.д.

В настоящее время используется понятие **активность воды**, или **потенциал влаги a_w** . Активность воды характеризует степень связанности ее молекул и тем самым доступность для грибов. Активность свободной воды равна единице, при взаимодействии воды с каким-либо веществом a_w становится меньше единицы.

Границы прорастания спор и активного роста мицелия обычно различны. Для роста мицелия и образования репродуктивных органов требуются более высокие значения a_w , чем для прорастания спор, причем более высокие для формирования репродуктивных органов, чем для роста мицелия.

По отношению к влаге грибы разделяют на следующие группы:

1) **гигрофилы** (от греч. *hygros* – *влажный*), развивающиеся при наличии высокой активности воды ($a_w = 0,95-1,0$) (например, многие фитопатогенные грибы, такие, как *Ophiobolus graminis*, *Verticillium albo-atrum*);

2) **мезофилы** (от греч. *mesos* – *средний, промежуточный*), развивающиеся при наличии активности воды порядка 0,90-0,98 (например, грибы родов *Fusarium*, *Rhizopus*, *Phycomyces*);

3) **ксерофилы** (от греч. *xeros* – *сухой*), развивающиеся при минимальной a_w порядка 0,80 (виды рода *Aspergillus*).

Влияние кислотности. Оптимальным значением реакции среды для большинства грибов и грибоподобных организмов является pH 4,0-5,0, т. е. кислая реакция среды. Но некоторые грибы предпочитают щелочную среду, например, *Aspergillus clavatus* растет и спороносит при pH 13,0.

По отношению к кислотности грибы делятся на следующие группы:

1) **ацидофильные** (от лат. *acidus* – *кислый*) – предпочитающие кислую реакцию среды (*Mortierella ramanniana*);

- 2) **ацидотолерантные** – устойчивые к кислой среде;
- 3) **щелочелюбивые** – способные расти в щелочной среде (*Mortierella alpina*, *M. minutissima*);
- 4) **щелочеустойчивые** – способные проявлять устойчивость к щелочной среде (*Rhizopus nigricans*).

У многих видов грибов в зависимости от кислотности среды могут изменяться культуральные и морфологические признаки: окраска среды и колонии, характер роста мицелия, размеры и форма органов размножения, образование хламидоспор и др.

Например, гриб *B. allii* лучше растет на умеренно кислой среде: наилучшие условия для прорастания спор и дальнейшего роста и развития гриба при pH около 6. С повышением щелочности среды прорастание спор, рост мицелия и спорообразование задерживаются, при pH 12 споры не прорастают.

Интенсивное развитие мицелия *B. cinerea* наблюдалось на питательных средах с pH 6,7-7,0. На сильно кислых и щелочных средах развитие мицелия ограничено и спороношение гриба не образуется. Прорастание спор *B. cinerea* происходит при двух оптимумах pH 2,1 и 7,9.

Грибы в процессе роста изменяют кислотность среды благодаря выделению из клетки метаболитов, вызывающих это изменение. Например, *Aspergillus niger*, выделяя лимонную кислоту, а *Rhizopus nigricans* – фумаровую кислоту, подкисляют среду. При образовании и накоплении в среде аминокислот, аммиака среда подщелачивается.

Влияние степени аэрации. Кислород выступает по отношению к грибам и грибоподобным организмам не только как фактор, определяющий окислительно-восстановительные условия среды и возможность протекания многих химических реакций, но и как важнейший акцептор электронов.

По отношению к кислороду грибы делятся на **аэробные**, использующие кислород как акцептор электронов при дыхании, и **анаэробные**, не нуждающиеся в кислороде.

Облигатные аэробы используют в качестве акцептора электронов при дыхании только кислород. Таковым является большинство грибов.

Факультативные аэробы (факультативные анаэробы) могут переключаться с аэробного метаболизма на анаэробный, например, с дыхания на брожение. Примером могут служить дрожжи.

Облигатные анаэробы открыты совсем недавно в желудках жвачных животных (коровы, овцы, ламы, верблюды) и кенгуру.

Относятся они к семейству Neocallimastiaceae класса Chytridiomycetes (например, *Neocallimastix* sp.) (Дьяков, 2000). Эти организмы утратили митохондрии и погибают в присутствии даже низкой концентрации кислорода.

Многие виды грибов могут расти и спороносить при пониженном содержании кислорода в среде. Например, при внедрении в ткани растений или животных, при росте водных грибов или переходе некоторых наземных форм к водным условиям обитания, при росте на вареньи, фруктовых соках (виды родов *Penicillium*, *Aspergillus*, *Mucor*), на больших глубинах в почвах могут обитать некоторые виды родов *Mortierella*, *Zygorhynchus*.

Устойчивость к снижению или отсутствию содержания кислорода в среде разная не только среди отдельных видов грибов, но также их штаммов разного происхождения и отдельных спор в популяции. Вегетативные структуры и споры разной степени зрелости неодинаково чувствительны к воздействию кислорода.

При росте в условиях пониженного содержания кислорода у многих видов грибов изменяются морфология роста и фазы развития, мицелиальный тип роста трансформируется в дрожжеподобный, спорообразование редуцируется или, наоборот, в зависимости от концентрации, стимулируется.

Многие виды водных грибов, развивающихся в более глубоких водах, в природных отложениях и илах адаптируются к пониженному содержанию кислорода в среде. В то же время многие виды проявляют выраженную потребность в кислороде, например, грибы родов *Apodachlya*, *Sapromyces*. Виды родов *Monoblepharis*, *Pythium*, *Phytophthora*, *Rhipidium*, *Blastoclada* и др. способны расти и развиваться при более низких концентрациях кислорода.

Нередко, в зависимости от концентрации кислорода в воде, зооспоры мигрируют с более нижних слоев в верхние и наоборот.

Содержание кислорода регулирует биосинтетические процессы у грибов. Повышенное содержание углекислоты стимулирует прорастание спор многих видов фитопатогенных и сапротрофных грибов, что, вероятно, связано с процессами расщепления эндогенных запасов в начальных фазах прорастания. Многие виды почвенных фитопатогенных и сапротрофных грибов устойчивы к повышенному содержанию углекислоты в почве. Считают, что углекислота фиксируется у них для восполнения недостаточности ее при определенных циклах в процессах метаболизма.

В качестве биотических факторов окружающей среды, влияющих на рост и развитие грибов и грибоподобных организмов, рассматривают живые организмы.

Симбиоз. Симбиоз – сожительство двух различных организмов, между которыми устанавливаются тесные функциональные, а во многих случаях и морфологические связи.

Симбиоз грибов с водорослями и цианобактериями.

Лишайники (лихенизированные грибы) – комплексные организмы, тело (таллом) которых постоянно состоит из двух компонентов – гриба (микобионт) и водоросли или цианобактерии (фотобионт), образующих симбиоз, отличающееся особыми морфологическими и анатомическими типами, а также уникальными физиолого-биохимическими процессами. Двойственная природа лишайников была открыта в 60-е годы XIX века ученым С. Швенденером. Сожительство фотобионта и микобионта в лишайнике взаимовыгодное. Фотобионт поставляет микобионту углеводы, получает воду и минеральные вещества, защиту от высыхания, солнечной радиации.

Фотобионты большинства лишайников относятся к зеленым водорослям из 34 родов, у меньшей части – к цианобактериям (сине-зеленым водорослям) из 10 родов, а также желто-зеленым водорослям из 1 рода *Heterosoccus*, и бурым водорослям из 1 рода *Petroderma*.

Из зеленых водорослей в качестве фотобионтов чаще всего присутствует водоросль из рода *Trebouxia* (в 70 % лишайников), которая практически не встречается в свободном состоянии (по другим источникам – очень редко встречается в свободном состоянии), из других родов водорослей часто представлены свободноживущие водоросли родов *Trentepohlia* и *Cladophora*.

Из сине-зеленых водорослей в качестве фотобионтов в лишайниках часто присутствуют цианобактерии родов *Nostoc* и *Anabaena*.

Находясь в талломе лишайника, фотобионт обычно существует в виде отдельных клеток или коротких нитей, утрачивая способность размножаться зооспорами и половым путем. Он размножается только делением надвое или автоспорами.

В состав лишайника может входить больше, чем два партнера. Довольно часто трехкомпонентные лишайники имеют один микобионт и два фотобионта (зеленую водоросль – первичный) и цианобактерию (сине-зеленую водоросль), которая локализована в специальных структурах – ***цефалодиях***.

Например, лишайник *Peltigera apthosa* имеет в слоевище фотобионт одноклеточную зеленую водоросль из рода *Coccomyxa*, а на поверхности слоевища развиваются цефалодии в виде маленьких бугорков, пластиночек или чешуек с цианобактериями из рода *Nostoc*.

Микобионты лишайников относятся в основном к сумчатым грибам (чаще дискомицетам, реже пиреномицетам и локулоаскомицетам). Такие лишайники называются **сумчатые лишайники**, например, с перитециями – *Dermatocarpon* sp. (листоватый эпилитный), *Verrucaria* sp. (накипной эпилитный), с апотециями – виды родов *Xanthoria*, *Peltigera*, *Parmelia*.

У сумчатых лишайников образовались специфические типы талломов (накипные, листоватые, кустистые) и специфические лишайниковые вещества (75 соединений выявлены только в лишайниках). Это ароматические вещества – соединения, образованные сочетанием фенольных единиц: хиноны, тритерпеноиды, фенолкарбоновые кислоты (усниновая, эверновая), депсиды, ксантоны и др.).

Лишь только у нескольких десятков видов, преимущественно тропических лишайников, микобионт относится к базидиальным грибам (афиллофороидные и агарикоидные гименомицеты). Такие лишайники называются **базидиальными**. В этом случае симбиоз гриба и водоросли не приводит к образованию новых типов талломов, как у сумчатых лишайников, и к образованию специфических лишайниковых веществ. Гриб и водоросль таких лишайников могут существовать отдельно. Базидиальные лишайники повторяют форму плодовых тел свободноживущих базидиомицетов и содержат слой водорослей.

Например, базидиальный лишайник *Cora pavonia* (микобионт – *Thelephora* sp., фотобионт – зеленая водоросль *Chlorococcum* sp.) растет на почве и имеет вид больших (до 10 см в диаметре) светло-серых пластинок, несущих на нижней стороне гимений. Другой базидиальный лишайник *Multiclavula mucida* (микобионт – *Clavulinopsis* sp., фотобионт – зеленая водоросль – *Coccomyxa* sp.) образует низкие булавовидные, похожие на рогатиковый гриб плодовые тела, которые вырастают из прикрепленной к гнилой древесине грибо-водорослевой пленке. Базидиальный лишайник *Omphalina ericetorum* имеет плодовое тело в виде шляпочного гриба.

Иногда лишайником считают и специфическое комплексное симбиотическое образование из гиф гриба *Geosiphon pyriforme* (отдела *Zygomycota*), обитающего на почве и в воде. Внутри гиф располагаются нити сине-зеленой водоросли (цианобактерии) из рода *Nostoc*.

Плодовые тела у микобионтов лишайников встречаются далеко не всегда. У некоторых они, возможно, вообще никогда не образуются, так что имеет место группа “несовершенных лишайников”, которых описано свыше 100 форм на разных субстратах. Это стерильные слоевища, размножающиеся только соредиями. Из “несовершенных лишайников” наиболее распространены лепрарии (род *Lepraria*). Они образуют порошковатые (мучнисто-соредиозные) налеты на разных субстратах: камнях, скалах, стволах деревьев, мхах. Обычно эти налеты беловато-серые (*L. aeruginosa*), иногда зеленовато-желтые (*L. chlorina*) или золотисто-желтые (*L. candelaria*).

Существуют три основные концепции сущности лишайникового симбиоза:

1) лишайниковая ассоциация паразитическая, в которой гриб паразитирует на водоросли (С. Швенденер, А. А. Еленкин, А. Н. Данилов, А.Н. Окснер);

2) лишайниковая ассоциация взаимовыгодная, мутуалистическая (А. де Бари);

3) лишайник – единый самостоятельный организм (J. Reinke, Б. М. Козо-Полянский). Однако современный уровень знаний не дает каких-либо оснований для утверждения, что взаимоотношения между генетически различными организмами могут привести к возникновению нового самостоятельного организма особой систематической категории.

По двум первым концепциям лишайниковый симбиоз рассматривается как один из типов биотических отношений организмов, т. е. как ассоциация двух генетически обособленных организмов, в основе которой лежат трофические связи.

На современном уровне исследований биотрофизм грибного компонента в лишайниковой ассоциации уже не вызывает сомнений (Голубкова, 1993; Шапиро, 2003): лишайниковый симбиоз представляет собой умеренный паразитизм микобионта на фотобионте. Доказательства паразитизма гриба в лишайнике следующие:

1) использование грибом продуктов фотосинтеза фотобионта, которое сопровождается передвижением 40 % и более (60 %) углерода, фиксированного в процессе фотосинтеза;

2) поглощение азота, фиксируемого цианобактериями лишайника, также в основном грибным компонентом, на долю фотобионта остается лишь 3 % азота;

3) наличие у микобионта абсорбционных гиф, проникающих в клетку фотобионта непосредственно к протопласту (внутриклеточные гаустории), либо внедряющихся или прижимающихся к его оболочке

(внутриоболочковые гаустории) и служащих для передачи питательных веществ от фотобионта к микобионту. Чаще всего гриб получает от фотобионта многоатомный спирт рибит, реже глюкозу.

Симбиоз грибов с животными. Известен симбиоз грибов и общественных насекомых – тропических муравьев и термитов, которые выращивают грибы в своих гнездах и питаются ими. Гименомицеты из рода *Rozites*, живут в симбиозе с муравьями, но в муравейниках они представлены только мицелием. Мицелий постоянно обгрызается и на его коротких ветвях образуется головка из вздутых клеток, которыми и питаются муравьи. Самка, улетая в брачный полет, берет с собой часть мицелия.

Как другие примеры симбиоза грибов с животными можно привести ассоциации дрожжей с ксилофагами, эндосимбиотические группировки дрожжей в кишечнике диплопод, сложные зоомикробные комплексы, формирующиеся в гниющих тканях некоторых кактусов, в бродящих весенних сокотечениях деревьев, популяции дебариомицетов в гнездах лесных муравьев, сожительство септобазидиальных грибов и щитовок.

Симбиоз грибов с высшими растениями. Примером подобного симбиоза является **микориза** – сожительство гиф гриба с корнями высших растений. Образуется она у большинства растений, за исключением водных. Высшее растение обеспечивает гриб органическими веществами, а гриб снабжает растение фосфором, азотом, элементами минерального питания. Без высшего растения гриб не образует плодовых тел.

Процесс поглощения минеральных веществ грибами осуществляется двумя путями:

- 1) за счет увеличения зоны контакта между клетками корней и почвой,
- 2) гриб способен переводить в растворимые прежде нерастворимые или органические формы фосфатов, которые оказываются недоступными для поглощения безмикоризными растениями.

Микориза для растения является полифункциональной. Микориза усиливает проницаемость мезофилла углекислым газом, повышает концентрацию хлорофилла в листьях и стимулирует фотосинтез, улучшает водный режим растений, снижает поступление тяжелых металлов в побеги растений, произрастающих на почвах с высоким содержанием легкодоступных металлов, способствует повышению устойчивости растений к засолению на щелочных почвах, влияет на структуру почв и динамику популяций почвенных организмов.

Грибы-микоризообразователи – это особая экологическая группа грибов. Мицелий микоризных грибов сосредоточен, как правило, в эпиблеме и мезодерме корней и не встречается в эндодерме, центральном цилиндре, и меристеме апекса корня.

Различают эктотрофную, эндотрофную и экто-эндотрофную микоризу (рис. 4-6).

При **эктотрофной** микоризе гифы гриба оплетают кончик корня, образуя наружный чехол с отходящими в почву гифами, заменяющими растению корневые волоски. Собственных корневых волосков корень в этом случае не имеет. Характерна для древесных растений. Основная часть эктомикоризообразователей – базидиомицеты.

При **эндотрофной** микоризе гифы гриба проникают внутрь тканей корня (по межклетникам и внутриклеточно) и лишь незначительно выходит наружу (корень при этом несет нормальные корневые волоски). При росте гриба внутри корня часто образуются клубки гиф – **везикулы** и внутриклеточные разветвления в виде гаусторий – **арбускулы**. Этот тип микоризы называют **арбускулярной микоризой**.

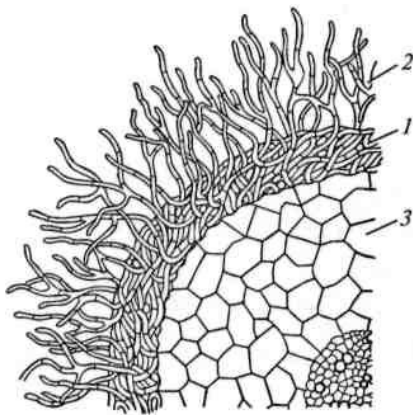


Рис. 4. Поперечный срез кончика корня с эктотрофной микоризой (Т.Н. Барсукова и др., 2005): 1 – мицелиальный чехол, 2 – гифы, отходящие от чехла, 3 – клетки корня

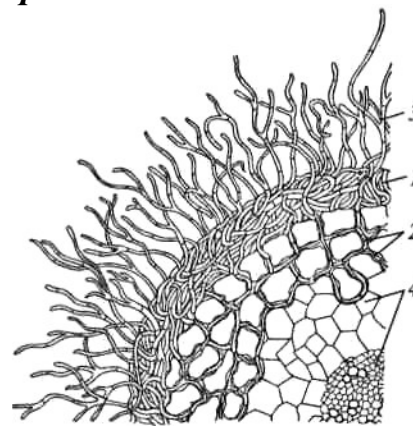


Рис. 5. Поперечный срез кончика корня с экто-эндотрофной микоризой (Т.Н. Барсукова и др., 2005): 1 – мицелиальный чехол, 2 – гифы гриба, распространяющиеся по межклетникам корня (сеть Гартига), 3 – гифы, отходящие от чехла, 4 – клетки корня

Эндотрофная микориза характерна для большинства травянистых растений, прежде всего для орхидных. Она образуется главным образом микроскопическими грибами из 120 видов с неклеточным мицелием из отдела *Zygomycota* (pp. *Glomus* (40 видов), *Acaulospora*, *Gigaspora*,

Sclerocystis и др.), или грибами с клеточным мицелием из отделов Ascomycota и Deuteromycota (р. Rhizoctonia). Для большинства видов орхидных такая микориза облигатна, для других же травянистых растений она не столь обязательна.

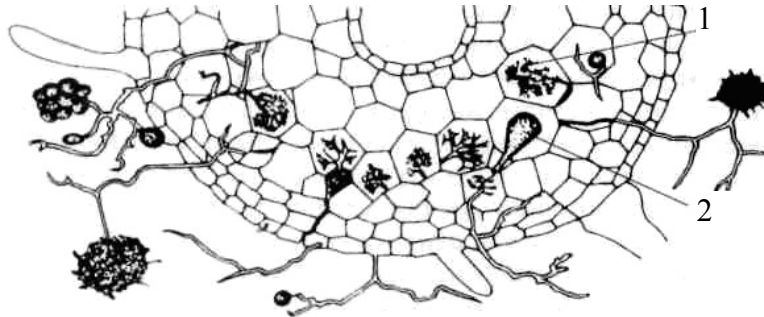


Рис. 6. Эндотрофная микориза (Г.А. Белякова, Ю.Т. Дьяков, К.Л. Тарасов, 2006):
1 – арбускулы, 2 – везикула

Переходный тип – *экто-эндотрофная* микориза. Гифы в этом случае густо оплетают корень снаружи и дают обильные ответвления, проникающие внутрь корня. По межклетникам и внутриклеточно, образуя в клетках везикулы и арбускулы. Кроме того, гифы гриба, проходя между клетками ризодермы, образуют однослойное сплетение – “сеть Гартига”, имеющую, возможно, для грибов значение механизма их генотипической изменчивости. Сеть имеет ценоцитную природу. Обилие свободно располагающихся в общей цитоплазме ядер создает возможности для парасексуального процесса. Кроме того, очевидно преимущество такой организации сети для обмена питательным веществом между грибом и растением, а также для ускоренного перемещения веществ внутри гиф.

Наружные свободные гифы гриба широко расходятся в почве от корня, заменяя ему корневые волоски. У большинства деревьев. Такую микоризу образуют в основном макромицеты из отдела Basidiomycota группы гименомицетов (шляпочные грибы). Из сумчатых – виды рода *Tuber* и *Elaphomyces*, вступающие в симбиоз с буком, дубом. Для большинства микоризных грибов этот симбиоз обязателен.

ПУТИ И СПОСОБЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ГРИБОВ И ГРИБОПОДОБНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Для распространения грибов служат **споры, вегетативный мицелий и его видоизменения** (ризоморфы, склероции, шнуры и др.). Наиглавнейшую роль играют в распространении грибов споры.

По биологической роли споры делятся на две категории: **пропагативные и покоящиеся**.

Пропагативные споры выполняют функцию размножения. К ним относятся зооспоры, спорангиоспоры, конидии, аскоспоры, базидиоспоры. Большинство их них имеют тонкую бесцветную оболочку и не могут долго сохранять свою жизнеспособность, особенно в неблагоприятных условиях среды. Они предназначены для размножения гриба в период вегетации.

Покоящиеся споры служат главным образом для сохранения вида в неблагоприятных условиях среды. Они обладают повышенной устойчивостью, их жизнеспособность может сохраняться длительное время благодаря плотной темноокрашенной оболочке и содержанию запасных питательных веществ. К ним относят ооспоры, зигоспоры, телиоспоры, хламидоспоры.

Отделение спор от репродуктивных органов грибов может происходить **пассивно** или **активно**.

Пассивно споры освобождаются с помощью движения воздуха или воды, разбрызгивания дождевых капель, в результате изменения влажности окружающей среды, механического воздействия (например, под воздействием капиллиция или псевдокапиллиция (рис. 7, 8)).

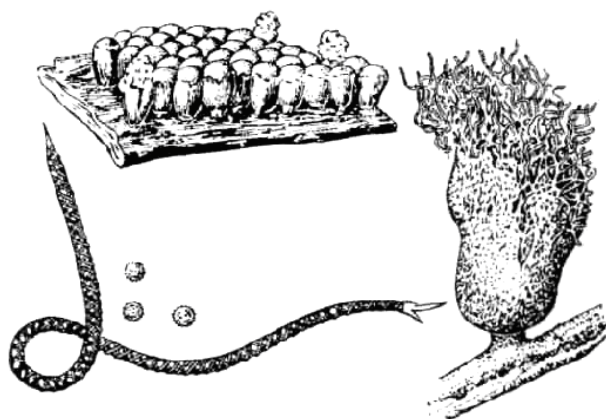


Рис. 7. *Trichia* sp. (Г.А. Белякова, Ю.Т. Дьяков, К.Л. Тарасов, 2006):
1 – группа спорангиев,
2 – нить капиллиция и споры,
3 – вскрывшийся спорангий

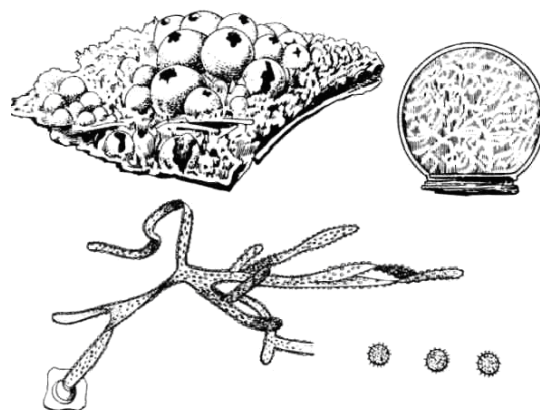


Рис. 8. *Lycogala epidendrum* (Г.А. Белякова, Ю.Т. Дьяков, К.Л. Тарасов, 2006): 1 – эталии,
2 – зрелый эталий в разрезе,
3 – псевдокапиллиций и споры

Пассивно отделяются большинство конидий, образующихся на конидиеносцах, а также спорангиоспоры после разрушения оболочки спорангия, аскоспоры при разрушении прототуникатных сумок, замкнутых апотециев трюфельных грибов, базидиоспоры большинства гастеромицетов.

Активный способ выбрасывания спор (**автохория**) обуславливается энергией, высвобождающейся в самом спороносце. При этом в нем увеличивается осмотическое давление. Активно на расстояние до 2 м отбрасываются, например, спорангии у некоторых зигомицетов (*Pilobolus* sp.) (рис. 2), до 1-2 см – конидии у некоторых зигомицетов (*Basidiobolus* sp., *Entomophthora* sp. (рис. 9), *Conidiobolus* sp.), до 45 см – сумкоспоры из эутуникатных сумок аскомицетов (*Ascobolus* sp. (рис.3)), до 4 м – глеба с базидиоспорами у гастеромицета *Sphaerobolus stellatus* (рис. 10), базидиоспоры у гименомицетов при отделении от гимения.

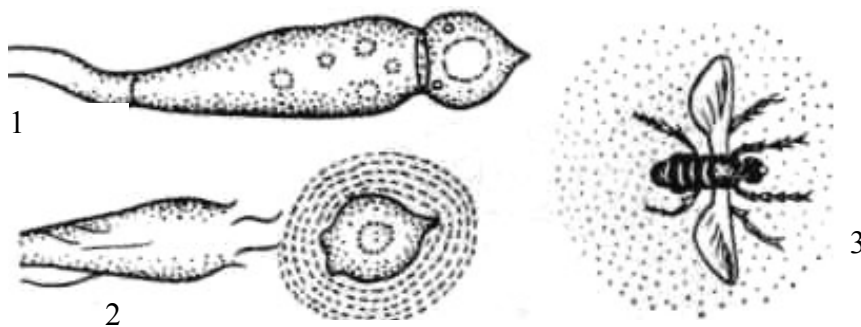


Рис.9. *Entomophthora muscae* (Г. А. Белякова, Ю.Т. Дьяков, К.Л. Тарасов, 2006):
1 – конидиеносец с конидией, 2 – отстреливание конидии,
3 – муха с порошком конидий вокруг

Важным фактором, определяющим пути и способы распространения спор грибов в природе, является физическое состояние их в момент отделения от спороносящего органа. В одних случаях созревшие споры бывают сухими, их называют **ксероспорами**, в других – они погружены в слизь (**микоспоры**). Ксероспоры преимущественно разносятся воздушными потоками, микоспоры – с помощью воды, насекомых и человека.

Зооспоры могут активно передвигаться (многие миксомицеты, хитридиомицеты, оомицеты). Но у многих грибов споры лишены органов движения и могут переноситься только пассивно. В таком случае

по способу распространения спор грибы делятся на **анемохорные**, **гидрохорные**, **зоохорные** и **антропохорные**.

Анемохория – распространение спор с помощью воздушных масс. В природе данный способ встречается наиболее часто. Этому способствует мелкий размер спор и восходящие токи воздуха от нагревания солнечными лучами слоев воздуха у поверхности земли.

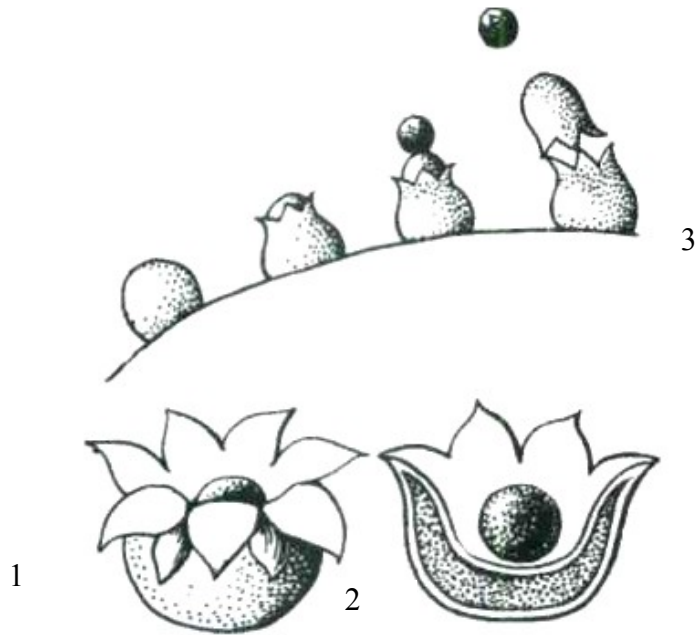
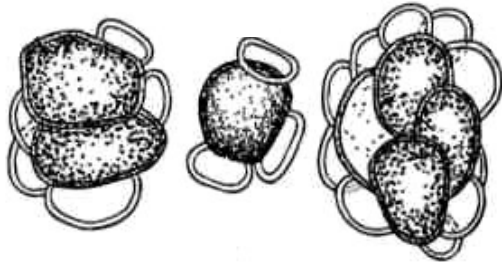


Рис. 10. *Sphaerobolus stellatus* (Г. А. Белякова, Ю.Т. Дьяков, К.Л. Тарасов, 2006):
1 – внешний вид плодового тела, 2 – разрез плодового тела, 3 – последовательные стадии отбрасывания глебы

Анемохорными являются ржавчинные, мучнисторосяные, трутовые и многие другие грибы. Споры при этом могут переноситься на тысячи километров. Например, регу² о наблюдалось занесение спор ржавчинных грибов из Бразилии в Урувай. Уредоспоры гриба *Puccinia triticina* (возбудитель бурой листовой ржавчины пшеницы) отмечены на высоте 4950 м, 1 ^ы гриба *Alternaria* – на высоте 3150 м.



У некоторых головневых грибов (например, *Urocystis occulta*, возбудителя стеблевой головни ржи) споры соединены в спорокучки, содержащие, кроме спор, мертвые клетки,

Рис. 11. Спорокучки *Urocystis occulta* (Т.Н. Барсукова и др., 2005): 1 – споры, 2 – периферические стерильные воздухоносные клетки

заполненные воздухом, что облегчает распространение спор воздушными массами (рис. 11).

Гидрохория – распространение спор с помощью воды. Подобный способ имеет место в основном среди грибов, образующих замкнутые плодовые тела (перитеции, пикниды, ложе и др.), внутри которых формируются споры, погруженные в слизистую массу. Они выделяются из плодовых тел в виде склеенных нитевидных масс. Дальнейшее их распространение происходит во время дождя дождевыми каплями. Споры грибов, вызывающих некрозно-раковые и сосудистые болезни ветвей древесных пород, смываются дождевыми потоками и могут переноситься на нижние ветви и вызывать их заражение.

У некоторых головневых грибов (виды родов *Doassansia*, *Trachia*), паразитирующих на водных растениях, споры, также, как и у *Urocystis occulta*, соединены в спорокучки, имеющие клетки, заполненные воздухом, что увеличивает плавучесть спор.

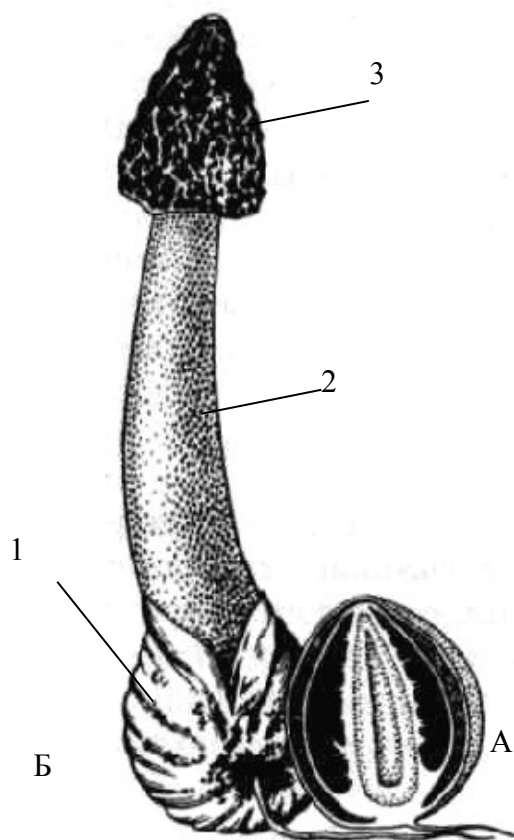


Рис. 12. *Phallus impudicus*
(Г. А. Белякова, Ю.Т. Дьяков,
К.Л. Тарасов, 2006): А – плодовое тело
на стадии «яйца» в разрезе, Б – зрелое
плодовое тело: 1 – перидий,
2 – рецептакул, 3 – глеба

Зоохория – перенесение спор с помощью животных. Чаще всего распространяют споры насекомые (**энтомохория**). Этому способствует липкая слизистая с запахом падали масса расплывшегося спороносного слоя (*Phallus impudicus*) (рис. 12), липкая сахаристая, нередко пахучая масса слизи, содержащая спермации ржавчинных грибов, пикноспоры несовершенных грибов, “медвяная роса” на злаках при развитии спорыньи пурпурной, мякоть плодов, пораженных плодовой гнилью.

Насекомые могут переносить споры прямо на поверхности своего тела. Но многие животные, и насекомые в том числе, переносят споры при поедании плодовых тел грибов (червивость ядовитых и съедобных грибов).

С травоядными млекопитающими связаны циклы развития копрофильных грибов, с насеко-

мыми, слизнями, млекопитающими сопряжено распространение спор почвенных гифомицетов.

Антропохория – распространение грибов с помощью человека. Данный способ возможен во время ухода за растениями, при выкопке посадочного материала, заготовке черенков, при перевозке зараженных растений и их продуктов из одного региона в другой, введение в культуру новых, не проверенных на зараженность патогенами сортов растений.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ГРИБОВ И ГРИБОПОДОБНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Многообразие условий обитания и трофических связей грибов и грибоподобных организмов обуславливает образование их *экологических групп*.

Под экологическими группами грибов и грибоподобных организмов понимаются совокупности популяций разных видов грибов, объединяемые по признакам трофических и топических связей.

Экологические группы грибов и грибоподобных организмов не связаны с систематическим положением входящих в них видов. В результате сходства местообитаний и способов питания у представителей филогенетически удаленных групп грибов в ходе развития появились сходные биохимические функции (например, способность существования на субстратах с лигнином, на экскрементах). Субстрат является важным фактором в жизни грибов, поскольку как гетеротрофные организмы они получают из него все необходимые питательные вещества, питаются осмотрофно, реже голозойно (фаготрофно) или миксотрофно.

Возникновение экологических групп грибов – сложный и длительный процесс. Он является следствием всей эволюции грибов, результатом их многочисленных адаптаций к условиям существования.

В процессе эволюции у грибов появился целый ряд новых морфолого-функциональных признаков, значительно увеличивающих их конкурентную способность. Это прежде всего хемо-, гидро-, фото-, гео- и другие таксисы, позволяющие грибам полнее использовать питательный субстрат.

Огромную роль в формировании экологических групп грибов играют биохимические адаптации, позволяющие им приспосабливаться к новым субстратам и к абиотическим факторам. Например, многие виды грибов способны образовывать биологически активные соединения

(антибиотики, терпены, стерины, токсины), выполняющие регуляторные функции. Например, грибы-паразиты вырабатывают биологически активные вещества, регулирующие процессы метаболизма и проницаемость клеточных мембран в их специфической среде – хозяине.

Все эти примеры свидетельствуют о том, что механизмы и пути формирования экологических групп грибов многообразны и происходят как следствие приспособления к условиям обитания. Учитывая все вышесказанное можно дать следующее определение экологическим группам грибов:

Экологическая группа – это совокупность популяций разных видов грибов, обладающих сходным типом питания и набором используемых субстратов, топическим положением и связями с другими компонентами биоценозов.

Экологические группы в зависимости от типа питания грибов, их местообитания и субстрата можно разделить на три типа:

- **трофические** экологические группы,
- экологические группы **“по местообитанию”**,
- **субстратные** экологические группы.

Трофические экологические группы

Питание. Грибы и грибоподобные организмы как гетеротрофы могут использовать для своего питания только готовые органические вещества. Они извлекают их из субстрата, на котором поселяются. Грибы имеют осмотрофный тип питания (питаются осмотрофно).

Питательные вещества поступают в организм грибов непосредственно через оболочку клеток гиф за счет разности осмотических давлений внутри и снаружи. Их поступление внутрь грибной клетки осмотическим путем возможно только в том случае, когда они находятся в виде водных растворов.

Превращение сложных органических соединений в более простые воднорастворимые осуществляется грибами при помощи мощной ферментной системы. Она включает комплекс экзоферментов и эндоферментов.

Экзоферменты – это ферменты, которые выделяются грибами в окружающую среду и осуществляют процессы разложения субстрата для получения необходимых питательных веществ в легко усвояемой для грибов форме.

Эндоферменты – это ферменты, которые действуют внутри грибной клетки и при их помощи в грибной клетке происходит синтез

высокомолекулярных соединений, необходимых для роста и размножения гриба.

Отдельные группы грибов характеризуются определенным набором ферментов, который тесно связан с их образом жизни и специализацией. Наиболее сложная по составу ферментная система отмечена у грибов-сапротрофов, которые могут использовать в качестве питательного материала отмершие субстраты. Это позволяет им утилизировать самые разнообразные их виды. Однако с повышением специализации у грибов происходит направленный отбор вырабатываемых ферментов применительно к питающему субстрату.

Для нормальной жизнедеятельности, роста и размножения грибы нуждаются в многочисленных источниках питания, среди которых наиболее важными являются углерод, азот, а также микроэлементы – железо, цинк, медь, кобальт, марганец и др.

Углеродное питание у грибов осуществляется путем ферментативного разложения различных органических соединений (полисахаридов, органических кислот, спиртов) до простых сахаров (глюкоза, фруктоза и др.).

В качестве источника азота грибы могут использовать как органические соединения (белки, аминокислоты и др.), так и неорганические (нитриты, нитраты, соли аммония и др.), а также атмосферный азот.

Источниками зольного питания грибов служат минеральные соли и продукты распада органических соединений, содержащие минеральные вещества.

Грибы также нуждаются и в витаминах (биотине, тиамине), ростовых и других биологически активных веществах.

Все грибы и грибоподобные организмы можно разделить на монофаги и полифаги. **Монофаги** – организмы, питающиеся одним видом пищи. К данной группе относятся узкоспециализированные патогены, заражающие растения только в пределах одного рода или вида (например, *Ustilago nuda* – возбудитель пыльной головни ячменя, *Microsphaera vanbruntiana* – возбудитель мучнистой росы бузины).

Полифаги – организмы, питающиеся различными видами пищи. Примерами могут быть паразиты, вызывающие заболевания растений из различных семейств либо растений различных родов внутри одного семейства. Например, *Botrytis cinerea* – возбудитель серой гнили, поражает растения более 200 видов, *Sclerotinia sclerotiorum* – возбудитель белой гнили, вызывает заболевания растений из многих семейств.

Все грибы можно разделить на две большие трофические экологические группы: *сапротрофы* и *паразиты*.

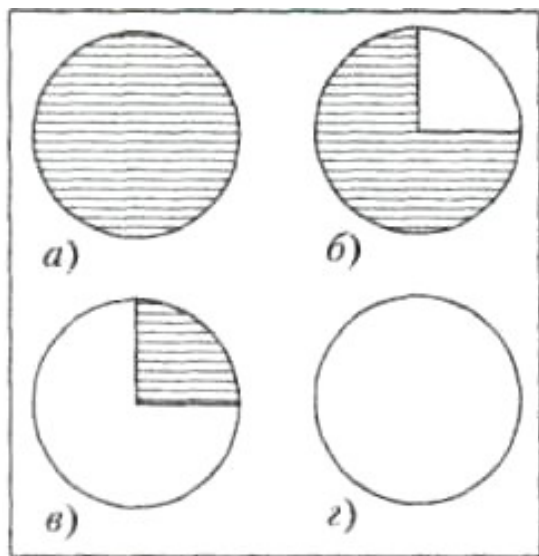


Рис. 13. Условная схема типов сапротрофов и паразитов (сапротрофная фаза заштрихована) (К.В. Попкова, 2005):
а – облигатный сапротроф;
б – факультативный паразит;
в – факультативный сапротроф;
г – облигатный паразит

Сапротрофизм (сапротрофия, сапробиоз) – явление, при котором питание грибов осуществляется органическим веществом мертвого субстрата. Такие грибы называются *сапротрофы* и являются эволюционно более древними.

Сапротрофизм среди грибов наиболее распространен и характерен для более чем $\frac{3}{4}$ всех известных видов. Сапротрофы преимущественно связаны с остатками растительного происхождения и значительно меньше с животными остатками. Кислая реакция растительных остатков благоприятствует развитию грибов и подавляет развитие бактерий. Преобладание в растительных остатках углеводов способствует развитию грибов, которые обладают соответствующими ферментами, а не бактерий, для многих из которых это непреодолимое препятствие. Бактерии на животных остатках не только быстрее размножаются, но и подщелачивают субстрат.

Сапротрофы делятся на *истинные, или облигатные сапротрофы*, (например, многие шляпочные грибы, пецициевые грибы, пекарские дрожжи) и *факультативные (условные) сапротрофы* (рис. 13).

Особенностями питания *истинных, или облигатных сапротрофов*, обусловлен не только вред (разрушение кож, порча продуктов питания, обработанной древесины, произведений искусства, оптических приборов и т.п.), но и польза для человека (сбраживание сахаристых веществ, разложение органики).

Паразитизм – эволюционно более молодое явление. Оно подразумевает питание грибов органическим веществом из живого субстрата. Тело хозяина представляет для паразита не только пищу, но и среду обитания.

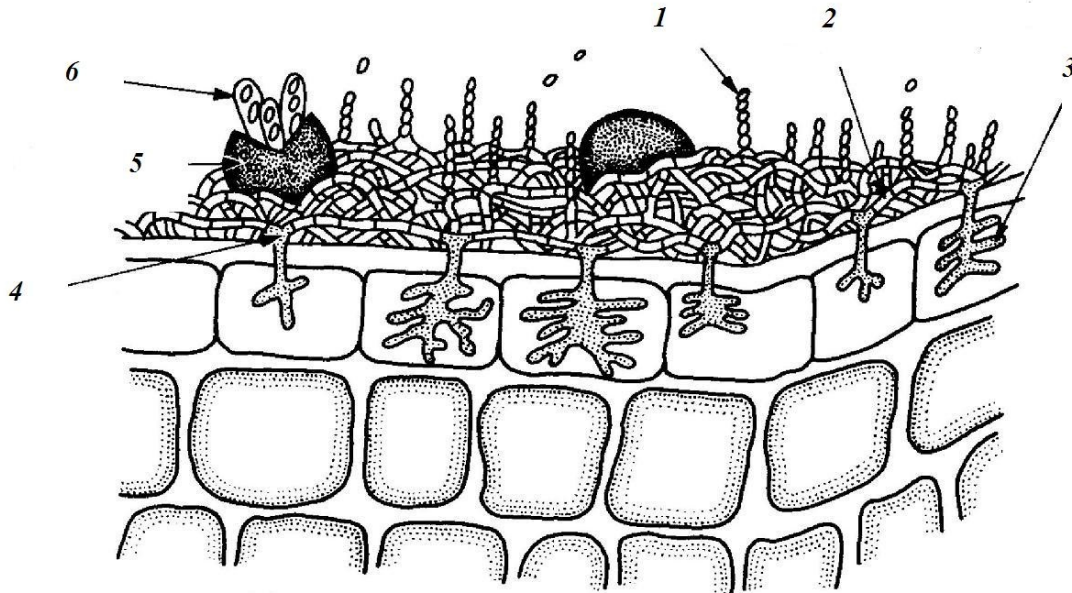
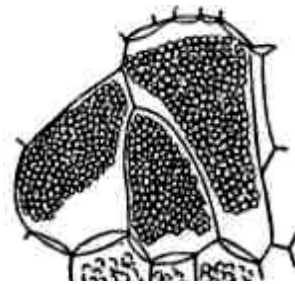
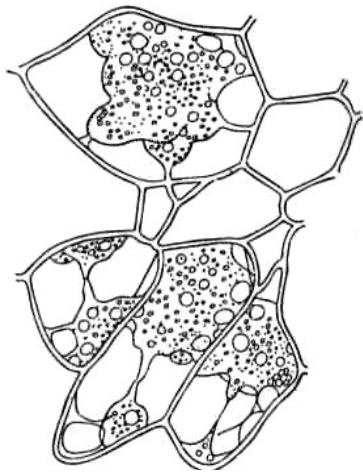


Рис. 14. Схема расположения и развития мучнисторосяного гриба на пораженном растении (Z. Вогескі, 1987): 1 – конидии; 2 – мицелий; 3 – гаустория; 4 – аппрессорий; 5 – клейстотеций; 6 – сумка с сумкоспорами

Паразиты делятся на эктопаразитов и эндопаразитов. **Эктопаразиты** развиваются на поверхности пораженного организма. Это лабульбениевые грибы, многие мучнисторосяные грибы. Таких грибов меньшинство. Так, на поверхности клетки-хозяина у многих мучнисторосяных грибов (например, виды родов *Erysiphe*, *Microsphaera*, *Uncinula*) образуется **аппрессорий**, от которой внутрь эпидермальной клетки проникает **гаустория** (рис. 14).

Эндопаразиты развиваются внутри пораженного организма. В клетки проникают гаустории либо сами одноклеточные паразиты (синхитриум, ольпидиум, плазмодиофора (рис. 15)). Примерами эндопаразитов могут быть энтомофторовые, головневые, ржавчинные, экзобазидиальные, тафриновые грибы, большинство пероноспоровых грибоподобных организмов и др.



2

1

Рис. 15. *Plasmodiophora brassicae* (Т.Н. Барсукова и др., 2005):

- 1 – клетки корня капусты с плазмодием паразита,
2 – клетки корня капусты со спорами паразита

Паразитные грибы на животных. Среди данной группы представлены эктопаразиты (лабульбениевые) и эндопаразиты (энтомофторовые), паразитирующие на насекомых.

Кроме того, на водных беспозвоночных – коловратках – паразитируют хитридиевые грибы из рода *Olpidium*, на личинках насекомых – спорыньевые грибы из рода *Cordiceps* (рис. 16), на рыбах – некоторые сапролегниевые грибы, в кишечнике амфибий, рыб и рептилий – виды зигомицетов из семейства *Basidiobolaceae*. На птицах особенно распространены виды муко́ра, аспергиллов (*Aspergillus fumigatus*) и пенициллов, поражающих бронхи и легкие.

Из числа грибов, поражающих млекопитающих и человека, можно назвать сумчатые грибы из порядков *Eurotiales*, *Onygenales*, *Endomycetales*. Они вызывают по-



Рис. 16. *Cordyceps militaris* (Г. А. Белякова, Ю.Т. Дьяков, К.Л. Тарасов, 2006): псевдосклероций в теле гусеницы, проросший строматами

верхностные и глубокие микозы – гистоплазмоз, трихофитию, микроспорию, бластомикозы, развиваются в легких, бронхах, ушном проходе (аспергилловые грибы), являются причиной заболевания почек и печени (аспергилловые грибы).

Паразитные грибы на растениях. Данная группа паразитов весьма многочисленна. Имеют место целые систематические группы грибов, состоящие только из паразитов (мучнисторосяные, ржавчинные, головневые). Среди других групп есть как паразиты, так и сапротрофы. Паразитизм самостоятельно вырабатывался у разных групп и в разное время.

Большинство паразитов имеет **местный мицелий**, который ограничен в своем разрастании несколькими сантиметрами и даже миллиметрами от места возникновения (места инфицирования). Однако для некоторых эндопаразитов характерен **диффузный мицелий**, который пронизывает целые побеги и даже все растение (большинство головневых, некоторые ржавчинные и пероноспорные).

Истинные паразиты – питаются только за счет живых тканей растений или животных. Они утрачивают жизнеспособность после гибели хозяина. Некоторые не утратили способность развиваться на искусственных питательных средах (например, головневые). Другие же могут развиваться только как паразиты (ржавчинные грибы). Их называют обязательными или **облигатными паразитами**. Иногда понятия «истинные» и «облигатные» паразиты не разделяют.

Факультативные сапротрофы – паразиты, в основном питающиеся на живом субстрате, но могущие переходить для питания и на мертвый субстрат. Например, возбудитель черной строматической пятнистости клена *Rhytisma acerinum*, возбудитель шютте *Lophodermium pinastri*, возбудитель парши яблони, гриб *Venturia inaequalis*.

Факультативные паразиты – сапротрофы, которые могут переходить для питания на живой субстрат при наличии соответствующих условий, поражая преимущественно ослабленные различными причинами организмы. Например, корневая губка *Heterobasidion annosum*, возбудитель серой гнили растений *Botrytis cinerea*, возбудитель шейковой гнили лука *Botrytis allii*.

Разновидностью факультативных паразитов являются **некротрофы**, или **токсигенные сапротрофы**. Они могут проникать в живую ткань и использовать ее для питания лишь после того, как произойдет ее отмирание под воздействием выделяемых патогенным экзотоксинов. При этом отмирание тканей может происходить постепенно, а путь

продвижения факультативного паразита отмечен зоной погибших клеток, предшествующей распространению патогенна. Среди пертофитов имеются виды, заражающие растения через различные механические повреждения, а также грибы, переносчиками которых являются насекомые, повреждающие покровные ткани растений. Это разные представители сумчатых грибов (например, *Ceratocystis*).

Способы инфицирования растений не одинаковы для разных грибов. Для тех стадий, которые паразитируют на молодых растениях (прорастание эциоспор, урединиоспор ржавчинных грибов), наиболее обычным путем проникновения мицелия являются устьица. При этом развившиеся из споры поверхностные гифы, дойдя до устьичного отверстия, дают над ним вздутие, от которого вниз развивается тонкий отросток, проходящий через устьичную щель. От него затем отходят обыкновенно сразу несколько ветвей, распространяющихся по межклетникам.

Возможным является также прободание эпидермальных клеток растения-хозяина гифами (например, при заражении ростками из базидиоспор ржавчинных грибов).

Проникновение некоторых грибов в растения осуществляется также через чечевички коры (например, *Nectria* sp.) и раны (например, *Phellinus igniarius*). Некоторые грибы проникают как одним, так и другим путем.

Влияние паразита на ткань хозяина. Факультативные сапротрофы и особенно факультативные паразиты, внедряясь в живую ткань растения, весьма быстро убивают ее своими выделениями, причем зона отмерших клеток часто идет впереди зоны разрастания мицелия.

Наоборот, истинные паразиты оказывают гораздо более умеренное действие. Здесь не только нет убивания клеток хозяина на известном расстоянии от мицелия, но даже непосредственное соприкосновение и внедрение гаусторий не сказывается на них губительно. Наоборот, наблюдается как бы известное повышение их жизнедеятельности (скопление ассимилятов, более зеленая окраска). Лишь позднее клетки начинают отмирать, что совпадает с окончанием роста мицелия и началом спорообразования на нем.

Истинные паразиты развиваются лучше на здоровых растениях, а факультативные паразиты поражают ослабленные растения или их части с ослабленной жизнедеятельностью (плоды).

Специализация паразитных грибов. Явление соответствия между хозяином и паразитом отражает его *специализация* – способность заражать те или другие растения. Истинные паразиты большей частью строго специализированы, поражая очень ограниченный круг растений,

часто один только вид (монофаги). Факультативные паразиты и факультативные сапротрофы менее разборчивы в выборе хозяев (полифаги).

Если формы паразитного гриба, не отличаясь друг от друга морфологически, тем не менее резко различны по своей специализации, то они называются **биологическими видами**. Например, *Russinia graminis* f. sp. *tritici* заражает пшеницу.

Существуют также **биологические расы, или биотипы** – расы паразитов, которые отличаются своей специализацией по отношению к определенным сортам или линиям растения-хозяина.

Хищники. В эту экологическую группу относятся грибы-сапротрофы, которые ведут хищнический образ жизни, способные поймать, убить и использовать в пищу микроскопических животных – нематод, коловраток, простейших или мелких насекомых. Большинство хищных грибов – гифомицеты (виды *Arthrobotrys*), но есть и зигомицеты (*Zoophage*).

У хищных грибов мицелий развивается в почв³ растительных остатках, но часть питания они получают из пойма³ жертвы. Тело жертвы представляет для них только пищу, а не среду обитания, как для паразитов. Захват жертвы хищником-грибом представляет собой единичный акт, а не процесс совместного существования, как при паразитизме.

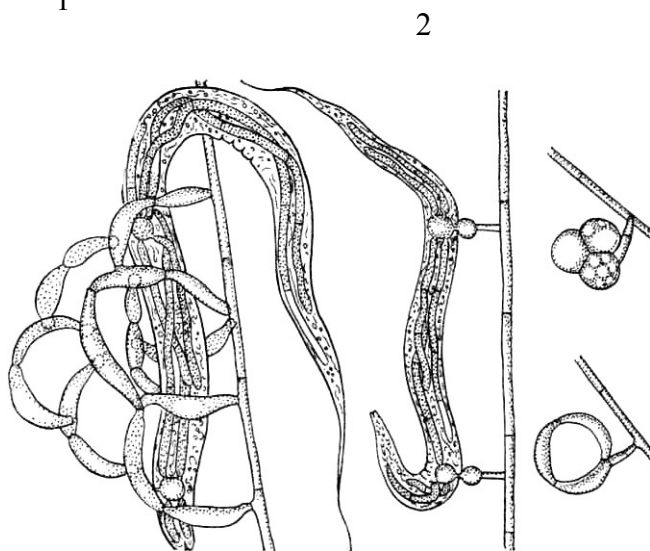


Рис. 17. Ловчие аппараты хищных грибов (М.В. Горленко и др., 1976):
1 – клейкая сеть, 2 – клейкие головки, 3 – сжимающиеся кольца

Ловчие аппараты хищных грибов могут быть нескольких типов:

1) клейкие ловушки. В простейшем случае это недифференцированные боковые выросты гиф, покрытые клейким веществом;

2) ловчие аппараты в виде маленьких овальных или клейких шаровидных головок, сидящих на коротких двухклетных веточках мицелия;

3) клейкие сети, состоящие из большого числа колец. Такие сети образуются в результате обильного ветвления гиф, веточки которых загibaются и анастомозируют с соседними веточками или родительской гифой;

4) мгновенно сжимающиеся кольца, обычно состоящие из 3 клеток (рис. 17).

Экологические группы “по местообитанию”

Почвенные грибы. Грибы существуют в почве не только в форме органов спороношения и покоящихся структур, но и в физиологически активном, растущем мицелии.

Почвенные грибы представляют все отделы грибов. К наиболее распространенным, наиболее типичным почвенным грибам относятся виды родов *Trichoderma*, *Mucor*, *Mortierella*, некоторые виды родов *Penicillium*, *Aspergillus*, *Fusarium*.

В почвах, лишенных богатого растительного покрова, грибы представлены сравнительно однообразным и немногочисленным числом видов. Качественный и количественный состав грибов почвы зависит от типа почвы, глубины горизонта, степени аэрации, кислотности, влажности, температуры, сезона года, видового состава растений.

Например, максимальное количество грибов в почве в прикорневой зоне содержится в фазе цветения – начала созревания, то есть наибольшей физиологической активности растений.

Гифы грибов способны адсорбировать на поверхности мелкие частицы почвы, образуя прочные агрегаты, что способствует превращению нерастворимых солей в растворимые, вымыванию некоторых элементов.

Грибы почвы часто принимают участие в начальных этапах гидролиза растительных полимеров, создавая условия для развития других микроорганизмов. С помощью системы ферментов грибы разлагают сложные трудно разлагающиеся соединения и принимают участие в создании гумуса. Их роль в почве многообразна и значительна.

Грибы, наряду с другими организмами, участвуют в разложении растительных и животных остатков, то есть в круговороте веществ в природе и создании плодородия почвы. Почвенные грибы принимают прямое участие в питании высших растений, а также являются возбудителями их заболеваний.

Почвенные грибы делятся на подстилочные сапротрофы, гумусовые сапротрофы, грибы прикорневой зоны (грибы ризосферы и ризопланы), микоризообразователи, паразиты растений и животных, хищные грибы.

Подстилочные сапротрофы – почвенные грибы, мицелий которых сосредоточен в лесной подстилке, состоящей из растительных остатков, главным образом продуктов опада деревьев – листьев, хвои, веток, кусочков коры, плодов, а также отмершей части травяного покрова.

Подстилка – обязательный и важный компонент лесных биогеоценозов. Она в значительной мере является связующим звеном в общем обмене веществ между растениями, грибами, другими микроорганизмами и почвой. Разлагаясь, она служит важнейшим источником органических веществ и, поступающих в почву и трансформирующихся там в гумус.

Грибы попадают в подстилку из почвы, с поверхности листьев, с пылью, с экскрементами животных и др. В разложении веществ лесной подстилки участвуют представители почти всех таксономических групп грибов. Доминируют здесь аскомицеты, зигомицеты, дейтеромицеты. Широко представлены базидиомицеты, в том числе макромицеты. На опаде поселяются многочисленные виды родов *Marasmius*, *Muscena*, *Collybia*, некоторые виды рода *Geastrum* и др. Большой интерес представляют пигментированные виды дейтеромицетов, которые нередко составляют до 70-90-100 % общего количества видов грибов, обитающих в лесной подстилке.

Гумусовые сапротрофы – грибы, мицелий которых распространен в гумусовом слое, как у большинства микоризообразователей, но которые не имеют симбиотических связей с корнями древесных растений. В отличие от микоризообразователей – типичных обитателей леса – часть видов гумусовых сапротрофов растет на открытых пространствах: полях, лугах, степях, полупустынях, пустынях, выгонах. К этой группе принадлежат виды родов *Macrolepiota*, *Agaricus*, *Bovista*, *Geastrum*, *Lycoperdon*, *Calvatia* и др.

Грибы прикорневой зоны (грибы ризосферы и ризопланы) – грибы, постоянно обитающие в прикорневой зоне растений. Они представляют собой либо типичных **экрисотрофов** (от греч. *ekkrisis* – выделение)

корней, использующих корневые выделения растений, либо патогенных и потенциально патогенных организмов.

Прикорневую зону растения разделяют на **ризосферу** и **ризоплану**.

Ризосфера (от греч. *rhiza* – *корень*) – это область, находящаяся вокруг корней и прилегающая к корням. Она представляет собой слой почвы, испытывающий воздействие корневых выделений, значительно отличающийся по своим физико-химическим свойствам от остальной почвы. Тут лучше сохраняется влага, поддерживается более постоянная температура.

В ризосфере более энергично протекают многие химические и биохимические процессы (например, быстрее разрушаются различные минералы, горные породы). Создаются условия более высокой растворимости железа и марганца.

Общее число грибов в ризосфере больше, чем вне ризосферы. Однако видовое разнообразие их заметно убывает по мере приближения к поверхности корня, вследствие чего видовой состав в ризосфере значительно более однообразный, чем вне ризосферы.

Ризосфера – область, богатая питательными веществами из выделений корней, в которых обнаружены сахара (больше всего глюкозы и фруктозы), аминокислоты, витамины, ауксины, ароматические вещества.

Наблюдаются определенные различия в составе корневых выделений разных растений. Например, корневые выделения кукурузы, кормовых и овощных культур богаты сахарами. Злаки выделяют много органических кислот (уксусная, щавелевая, лимонная, яблочная), которые сильно подкисляют почвенный раствор. Корневые выделения бобовых содержат много нейтральных аминокислот, вследствие чего почва становится менее кислой.

Специфика корневых выделений определяет различный состав видов грибов в корневой зоне растений. Так, в ризосфере злаков преобладают грибы родов *Fusarium*, *Alternaria*. В ризосфере бобовых, лютиковых и крестоцветных много пенициллов.

Ризоплана – это область непосредственно поверхности корней. Распространение грибов в ризоплане не является только результатом специфичности субстрата, а зависит также от конкурентной способности грибов.

В ризоплане обитают сапротрофы и факультативные паразиты. Грибы этой зоны в основном представлены темноокрашенными стерильными формами. Некоторые из них относятся к базидиомицетам.

Факультативные паразиты ризопланы в основном представлены грибами-возбудителями корневых гнилей. Это специфические виды, присущие данной культуре или данному типу заболеваний. Они активно образуют экстрацеллюлярные ферменты, разрушающие стенки растения-хозяина и проникают внутрь клеток, но могут быстро переходить к сапротрофному образу жизни. Например, грибы родов *Oplidium*, *Pythium*, *Phytophthora*, *Aphanomyces*, *Ophiobolus*, некоторые виды *Fusarium* и др.

Водные грибы – это разнообразная и в то же время в определенной степени специфическая экологическая группа с широкой амплитудой адаптации к росту и развитию в различных типах водоемов. Их деятельность является одним из активных звеньев в общем процессе круговорота в водной среде, составляющей только в океанах и морях свыше 70 % поверхности Земли. Они обитают во всевозможных водоемах, как пресных так и соленых, – морях и океанах, реках, озерах, болотах, термальных источниках.

Водные грибы находятся в сравнительно более стабильных условиях существования, чем наземные: вода медленно остывает и медленно нагревается, она хорошо растворяет и выводит различные продукты жизнедеятельности гидробионтов, защищает их от прямого действия солнечной радиации. Следовательно, водные организмы не испытывают резких колебаний температуры, минерального и газового состава.

Водные экосистемы – самые древние на Земле. Поэтому в них сохранились и процветают древнейшие группы грибов: хитридиомицеты, оомицеты и др. В целом, в эту группу входят представители всех классов грибов.

По происхождению водные грибы можно разделить на две подгруппы:

первичноводные (появились в водной среде и остались в ней), например, хитридиомицеты, оомицеты;

вторичноводные (в ходе эволюции мигрировали на сушу, а затем вновь вернулись в водную среду), например, водные гифомицеты, многие аскомицеты и базидиомицеты.

Водные грибы выполняют следующие функции:

- разложение органических остатков;
- паразитизм на растениях и животных;
- участие в симбиотрофных ассоциациях с другими организмами,
- участие в различных биогенных обрастаниях.

Сапротрофные водные грибы являются первичными поселенцами на гниющих в воде листьях и древесине. Разрушая и перерабатывая растительные ткани, грибы облегчают их использование водными беспозвоночными. При этом они сами часто становятся источником питания для микроскопических животных, поедающих их споры и мицелий. Паразиты оказывают большое влияние на продуктивность фито- и зоонаселения водоемов, среди них есть опасные возбудители болезней рыб.

У водных грибов имеются специфические приспособления, облегчающие их существование в водоемах:

- у низших форм – репродуктивные клетки (зооспоры и гаметы), способные к активному передвижению,
- у высших форм – специальные выросты на спорах, тормозящие погружение (рис. 18).

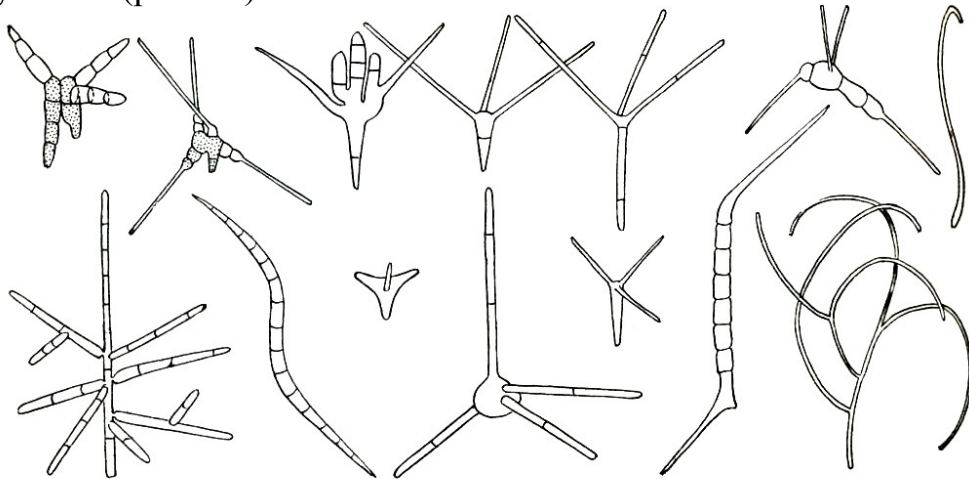


Рис. 18. Конидии водных гифомицетов (М.В. Горленко и др., 1976)

Наиболее типичными представителями водных грибов являются виды родов *Olpidium*, *Chytridium*, *Achlya*, *Saprolegnia*, *Aphanomyces*, *Allomyces*, *Tetracladium*, *Clavariopsis*, *Lunulospora* и др.

Грибы пресных водоемов представлены в водах горячих источников (*Achlya*, *Pythium* и др.), на сфагновых болотах (*Achlya*, *Pythium*, *Allomyces*), в водах кислых озер и прудов (*Olpidium*, *Saprolegnia*, *Achlya*), на стенах портовых сооружений, погруженных в воду (*Mucor*, *Penicillium*, *Pythium*, *Saprolegnia*). Типичны в этих условиях хитридиомицеты и оомицеты. Они распространены на значительной

глубине (до 2-х м). Наиболее богат состав водных грибов в прибрежной зоне, уменьшаясь с глубиной.

В морских водах доминируют сумчатые, но встречаются и хитридиевые, плазмодиофоровые, лабиринтуловые. Видовой состав характеризуется наличием дрожжей, которых больше в прибрежной части, чем в открытом океане. Большой частью это свободно плавающие грибы, которые встречаются на глубине до 4000 м. Из погруженных в морскую воду древесных остатков можно выделить виды родов *Cladosporium*, *Chaetomium*, *Trichoderma*, *Gymnoascus*. В прибрежной зоне распространены грибы родов *Alternaria*, *Cladosporium*, *Fusarium*, *Trichoderma*, *Aspergillus*, *Penicillium*.

Грибы филлосферы (филлопланы) растений (от греч. *phyllon* – лист) – грибы, обитающие на поверхности листьев, зеленых частей растений в целом, которые делятся на сапротрофов и паразитов (Дьяков, 2000). Иногда паразитов к данной группе не относят (Дудка, Вассер, 1987). Грибы данной группы отличаются значительным видовым разнообразием. Это мицелиальные и дрожжевые организмы. Мицелиальные формы уступают по численности дрожжевым. В качестве источника питания в данных условиях грибы используют различные выделения зеленых частей – углеводы, аминокислоты, ауксины.

На поверхность листьев грибы попадают различными путями: с частицами пыли, пылью, с других листьев.

Для обитателей филлосферы характерны следующие признаки:

- повышенная устойчивость к действию фитонцидов растений,
- короткий латентный период, т.е. время от заражения до образования новых спор (например, период урединиогенерации ржавчинников составляет примерно 10 дней, период бесполой генерации оомицета *Phytophthora infestans* – 3-4 дня),
- ксерофильность,
- адаптация к распространению в природе с помощью воздушных течений, открытое спороношение часто, споры легко отрываются от спороносов и могут распространяться ветром, дождем,
- высокая продуктивность – образование десятков тысяч спор в результате единичного акта заражения,
- широкие границы устойчивости к температуре, влажности, т. к. находясь на поверхности листьев, грибы подвергаются непосредственному воздействию атмосферы.

– преимущественно темнопигментированные формы, содержащие в мицелии меланины, служащие защитой от интенсивного облучения грибов на поверхности растений.

Наиболее типичными на многих растениях являются грибы родов *Alternaria*, *Cladosporium*, *Bullera*, *Tilletiopsis*, *Sporobolomyces* и др. Из числа паразитов представлены виды порядков *Peronosporales*, *Erysiphales*, *Ustilaginales*, *Uredinales*, *Melanconiales* и др.

Грибы, вызывающие коррозию промышленных изделий, материалов, сооружений – специфическая экологическая группа грибов по местообитанию, представители которой образуют ферменты, способствующие использованию в качестве источника питания трудно расщепляемые субстраты.

Представителей данной экологической группы можно встретить в маслах, охлаждающих системах, промывных водах сталелитейных предприятий (дрожжи и виды родов *Aspergillus*, *Penicillium*), в резервуарах с авиационным топливом (*Cladosporium resinae*).

Сюда же относятся грибы, разрушающие пластмассы, пластики и покрытия теплиц (*Aspergillus niger*, *A. versicolor*, *Alternaria tenuis*, *Penicillium decumbens*, *Cladosporium herbarum*, виды родов *Chaetomium*, *Neurospora*, *Fusarium*, *Rhizopus*, *Trichoderma* и др.), грибы, повреждающие стекло (*Aspergillus niger*), грибы, разрушающие резину (виды родов *Cephalosporium*, *Penicillium*), грибы, повреждающие картины (*Cladosporium elatum*, *Aspergillus versicolor*, *Cephalosporium acremonium* и др.).

Субстратные экологические группы

Ксилотрофы (от греч. *xylon* – срубленное дерево) (ксилофилы, лигнотрофы, дереворазрушающие грибы) – типичные обитатели лесов, четко очерченная экологическая группа дереворазрушающих грибов, поселяющихся на растительных остатках. В отличие от почвообитающих грибов, их ферментный состав более специализирован: они выделяют ферменты, разлагающие клетчатку и лигнин. Они растут на стволах и корнях живых деревьев, сухостое, валежных стволах и ветвях, на пнях и кусочках древесины, погребенных в почве и лежащих на ее поверхности. Для их развитие необходимо более или менее постоянное количество влаги.

Разложение древесины – одно из основных звеньев биологического круговорота веществ в природе. Деструкция древесины осуществляется

комплексом организмов, последовательно сменяющих друг друга. Ведущая роль в разрушении древесины принадлежит дереворазрушающим грибам из разных систематических групп: базидиомицетам, аскомицетам, дейтеромицетам.

Группу ксилотрофов делят на две подгруппы:

– **грибы-паразиты** (*Armillaria mellea*, *Phellinus igniarius*, *Inonotus obliquus*, *Phellinus pini*, *Laetiporus sulfurous* и др.)

– **грибы-сапротрофы** (*Crucibulum leave*, *Cyathus striatus*, *Lycoperdon pyriforme*, *Daedalea quercina* и др.).

Процесс разрушения древесины начинают паразиты, поражающие живые деревья. Многие из них продолжают свое развитие и на отмершей древесине, переходя к сапротрофизму.

Основную роль в деструкции древесины на первых стадиях ее гниения играют облигатные сапротрофы из сумчатых (*Chaetomium*, *Xylaria*, *Huroxylon*, *Nectria*) и несовершенных грибов (*Trichoderma*, *Penicillium*, *Fusarium*). В дальнейшем они сменяются специализированными ксилотрофами – базидиомицетами. На поздних стадиях разложения – многими дейтеромицетами.

Ксилотрофы разлагают одревесневшие стенки клеточных оболочек, т. е. разрушают клетчатку, лигнин и другие компоненты оболочки. В результате происходит разложение древесины, заболевание древесных растений, потеря качества древесины и полная ее деградация.

По физиологическому признаку ксилотрофы делятся на две основные группы:

1) **целлюлозоразрушающие или вызывающие бурую (красную) деструктивную гниль.** Имеют гидролитические ферменты. Они разлагают целлюлозу клеточных стенок, древесина становится бурой от лигниновых веществ, хрупкой (виды *Coniophora*, *Serpula*, *Poria*, *Daedalea quercina*, *Trametes* и др). Гифальный тип роста большинства грибов является одним из примеров адаптации морфологической структуры к структуре субстрата. При росте на целлюлозе гифы грибов часто располагаются вдоль ее фибрилл. Целлюлозоразрушающие грибы проникают в клетки древесины из сердцевинных лучей в виде отдельных разветвлений гиф.

2) **лигнинразрушающие.** Имеют гидролитические ферменты и оксидазы. Разлагают лигнин древесины, древесина не темнеет, иногда появляются светлые полосы или ячейки, заполненные белой неразложившейся целлюлозой (белая,

пестрая гниль), древесина расслаивается по годичным кольцам (виды *Fomes*, *Stereum*, *Armillaria* и др.). Лигнинразрушающие грибы проникают в клетки древесины из сердцевинных лучей обычно пучком гиф, который обильно разветвляется. Некоторые могут вызывать смешанную гниль. По мере роста гифы могут образовывать сплетения и заполняют полость клетки или располагаться плотным слоем по клеточной стенке.

Карботрофы (от лат. *carbo* – уголь) (карбофилы) – это экологическая группа грибов, поселяющихся исключительно в пирогенных местообитаниях (места пожаров, костров, вулканической деятельности, на обугленной древесине).

Возникновение данной группы грибов можно рассматривать, с одной стороны, как результат биохимической адаптации к пирогенным местообитаниям, а с другой стороны, как уход от основных конкурентов в недоступную для них эконишу.

На кострищах наблюдается снижение влагоемкости почвы и повышение ее фильтрующей способности. Выгорание почвы приводит к резкому изменению pH от кислого до щелочного.

Карботрофы характеризуются относительно слабой конкурентоспособностью, развитием в широких пределах pH среды, устойчивостью к высоким значениям pH. Для некоторых карботрофов установлено стимулирующее действие нагревания на прорастание спор.

Заселение пирогенных мест грибами происходит двумя основными путями: заносом спор из воздуха и прорастанием мицелия и спор из окружающей почвы.

В процессе заселения кострищ наблюдается четкая смена видов грибов. Первые грибы появляются на кострищах уже через две недели. Это термофильные, быстрорастущие аскомицеты родов *Sordaria*, *Rugonema* и др.). Позднее их сменяют медленно растущие виды из родов *Georhxis*, *Peziza* и др. Одновременно с первыми мохообразными появляются первые гименомицеты *Tephroclybe carbonaria* (тефроцибе угольное), *T. atrata* (тефроцибе чернеющее), *Pholiota carbonaria* (чешуйчатка угольная) и др.

Экологическая роль этих грибов состоит в том, что заселяя пирогенные местообитания, они подготавливают их со временем для поселения других групп микроорганизмов и растений.

Копротрофы (от греч. *kopros* – помет, навоз) (копрофилы) – экологическая группа грибов, поселяющихся на экскрементах животных. Экскременты достаточно богаты органическими веществами, и копротрофы могут утилизировать их в качестве питательного материала.

Копротрофы характеризуются следующими признаками:

– фототропические изгибы спороносных структур, благодаря чему споры попадают на хорошо освещенную поверхность, где большая вероятность наличия хорошего травостоя,

– способность к активному разбрасыванию спор на сравнительно дальние расстояния, что облегчает попадание их на траву,

– наличие слизистых оберток у спор многих копротрофов для прикрепления к траве,

– стойкостью спор к повышенной температуре и воздействию ферментов пищеварительной системы животных,

– способность спор к прорастанию только после прохождения через желудочно-кишечный тракт животного, ибо плотные оболочки должны быть предварительно разрыхлены желудочными ферментами.

В зависимости от способа распространения спор копротрофы делятся на три подгруппы:

1) грибы, у которых споры с силой выбрасываются из плодовых тел (например, виды родов *Coprinus*, *Sordaria*, *Pilobolus*),

2) грибы, у которых споровая масса выносятся над субстратом на специализированных гифах (например, виды родов *Mucor*, *Graphium*),

3) грибы, у которых споры или плодовые тела обладают придатками различной формы и поэтому разносятся животными и птицами (например, виды рода *Chaetomium*).

На экскрементах развиваются представители разных систематических групп грибов. Наиболее богат видовой состав грибов на экскрементах травоядных животных, менее богат – на экскрементах плотоядных животных. Состав копротрофов разнообразен, но наиболее типичны представители семейств *Mucoraceae* (виды рода *Mucor*, *Thamnidium*, *Pilobolus*, *Chaetocladium*), *Ascobolaceae*, *Rhizoglyphaceae*, *Coprinaceae* и др. Изредка появляются случайные формы (виды *Penicillium*) из воздуха. Таким образом, адаптации этих грибов привели к увязке их жизненных циклов с пищевым циклом животных.

Микотрофы (от греч. *mykes* – гриб) (микофилы, **микофильные грибы**) – свое-

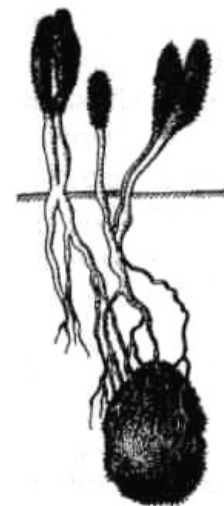


Рис. 19. *Cordyceps* sp., паразитирующий на грибе из рода *Elaphomyces*

образная экологическая группа грибов, поселяющихся на других грибах, за счет которых они и питаются (около 1500 видов из всех отделов грибов). Экологическая роль их заключается в разложении и минерализации грибов в природе (рис. 19). Мицелий микотрофов может проникать внутри клеток грибов-хозяев (например, несовершенный гриб *Cicinnobolus cesatii* паразитирует на мучнисторосяном грибе из рода *Erysiphe*), развиваться межклеточно, но в клетки хозяина давать гаустории (например, зигомицет *Piptocephalis* sp. на зигомицете *Mucor* sp.), развиваться исключительно межклеточно (например, пиреномицет *Melanospora* sp. на дискомицетах).

ЛИТЕРАТУРА

1. Бабьева И.П. Биология дрожжей / И.П. Бабьева, И.Ю. Чернов. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004.
2. Барсукова Т.Н. Малый практикум по ботанике / Т.Н. Барсукова, Г.А. Белякова, В.П. Прохоров, К.Л. Тарасов. М.: Издательский центр «Академия», 2005.
3. Белякова Г.А. Ботаника: в 4 т. Т. 1. Водоросли и грибы / Г.А. Белякова, Ю.Т. Дьяков, К.Л. Тарасов. М.: Издательский центр «Академия», 2006.
4. Белякова Г.А. Ботаника: в 4 т. Т. 2. Водоросли и грибы / Г.А. Белякова, Ю.Т. Дьяков, К.Л. Тарасов. М.: Издательский центр «Академия», 2006.
5. Билай В.И. Основы общей микологии / В.И. Билай. Киев: Вища школа, 1989.
6. Ботаника: Курс альгологии и микологии: учебник / Под ред. Ю.Т. Дьякова. М.: Изд-во МГУ, 2007.
7. Бурова Л.Г. Экология грибов макромицетов / Л.Г. Бурова. М.: Изд-во АН СССР, 1986.
8. Бязров Л.Г. Лишайники в экологическом мониторинге / Л.Г. Бязров. М.: Научный мир, 2002.
9. Великанов Л.Л. Курс низших растений: учебник для студентов ун-тов / Л.Л. Великанов [и др.]. М.: Высшая школа, 1981.
10. Великанов Л.Л. Некоторые биохимические аспекты в экологии грибов / Л.Л. Великанов, И.И. Сидорова // Успехи микробиол., 1983. Т. 18. С. 112-132.
11. Великанов Л.Л. Полевая практика по экологии грибов и лишайников / Л.Л. Великанов, И.И. Сидорова, Г.Д. Успенская. М.: Изд-во МГУ, 1980.
12. Великанов Л.Л. Экологические проблемы защиты растений от болезней / Л.Л. Великанов, И.И. Сидорова // Итоги науки и техники. Т. 6. М.: Изд-во ВИНТИ, 1988.
13. Гарибова Л.В. Грибы. Энциклопедия природы России / Л.В. Гарибова, И.И. Сидорова. М.: АБФ, 1997.
14. Гарибова Л.В. Основы микологии: морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов / Л.В. Гарибова, С.Н. Лекомцева. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005.
15. Глущенко В.И. Слизевика. Учеб. пособие [для студ. высш. уч. зав.] / В.И. Глущенко, Д.В. Леонтьев, А.Ю. Акулов. Харьков: ХНУ, 2002.

16. Голубкова Н.С. К вопросу о происхождении и путях эволюции лишайникового симбиоза / Н.С. Голубкова // Новости систематики низших растений. СПб.: Наука, 1993. Т. 29. С. 84-104.
17. Горленко М.В. Все о грибах / М.В. Горленко [и др.]. М.: Лесная промышленность, 1985.
18. Дудка И.А. Грибы. Справочник миколога и грибника / И.А. Дудка, С.П. Вассер. Киев: Наукова думка, 1987.
19. Дьяков Ю.Т. Введение в альгологию и микологию / Ю.Т. Дьяков. М.: Изд-во МГУ, 2000.
20. Евлахова А.А. Энтомопатогенные грибы / А.А. Евлахова. Л.: Наука, 1974.
21. Жизнь растений в 6 т. Т. 2. Грибы / Под ред. М.В. Горленко. М.: Просвещение, 1976.
22. Ильичев В.Д. Биоповреждения: учеб. пособие для биол. спец. вузов / В.Д. Ильичев [и др.]. М.: Высшая школа, 1987.
23. Кноп М. Все о грибах / М. Кноп. М.: БММ АО, 2000.
24. Кудряшова З.Н. Микология с основами фитопатологии / З.Н. Кудряшова. Минск: Вышэйшая школа, 1986.
25. Кузнецов А.Ф. Ветеринарная микология / А.Ф. Кузнецов. СПб.: Изд-во «Лань», 2001.
26. Кузнецов Е.А. Грибные и грибоподобные организмы морских, солоноватых и пресных водоемов: учеб. пособие / Е.А. Кузнецов. М.-Л.: Академия цветоводства, 2003.
27. Курсанов Л.И. Микология / Л.И. Курсанов. М.: Изд-во Наркомпроса РСФСР, 1940.
28. Кусакин О.Г. Филема органического мира. Ч. 2 / О.Г. Кусакин, А.Л. Дроздов. СПб.: Наука, 1997.
29. Лемеза Н.А. Альгология и микология. Практикум: учеб. пособие / Н.А. Лемеза. Минск: Вышэйшая школа, 2008.
30. Мир растений. Т. 2. Грибы / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1991.
31. Мирчинк Т.Г. Почвенная микология: учебник / Т.Г. Мирчинк. М.: Изд-во МГУ, 1988.
32. Мюллер Э. Микология / Э. Мюллер, В. Лёффлер. М.: Мир, 1995.
33. Нетрусов А.И. Экология микроорганизмов: Учеб. для студ. вузов / А.И. Нетрусов [и др.]. М.: Издательский центр «Академия», 2004.
34. Попкова К.В. Общая фитопатология: учебник для вузов / К.В. Попкова [и др.]. М.: Дрофа, 2005.
35. Разнатовский К.И. Дерматомикозы / К.И. Разнатовский, А.Н. Родионов, Л.П. Ко-трехова. СПб.: Издательский дом СПб МАПО, 2003.
36. Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза / И.А. Селиванов. М.: Наука, 1981.
37. Степанова Н.Т. Основы экологии дереворазрушающих грибов / Н.Т. Степанова, В.А. Му-хин. М.: Наука, 1979.
38. Федоров Н.И. Лесная фитопатология / Н.И. Федоров. Минск: БГТУ, 2004.
39. Шуканов А.С. Альгология и микология: летняя учебная практика: учеб. пособие / А.С. Шуканов, А.И. Стефанович, В.Д. Поликсенова, А.К. Храмцов. Минск: БГУ, 2007.

40. *Шуканов А.С.* Альгология и микология: учеб. пособие / А.С. Шуканов, А.И. Стефанович, В.Д. Поликсенова, А.К. Храмцов. Минск: БГУ, 2009.
41. *Шуканов А.С.* Микология: основные понятия и термины: учеб.-метод. пособие для студентов спец. 1-31 01 01 «Биология», 1-33 01 01 «Биоэкология» и направления 1-31 01 01-03 «Биотехнология» / А.С. Шуканов, В.Д. Поликсенова, А.И. Стефанович, А.К. Храмцов. Минск: БГУ, 2004.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ГРИБОВ И ГРИБОПОДОБНЫХ ОРГАНИЗМОВ.....	4
ПУТИ И СПОСОБЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ГРИБОВ И ГРИБОПОДОБНЫХ ОРГАНИЗМОВ.....	19
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ГРИБОВ И ГРИБОПОДОБНЫХ ОРГАНИЗМОВ.....	24
ЛИТЕРАТУРА	43

Учебное издание

МИКОЛОГИЯ

**МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ
К СПЕЦИАЛЬНОМУ КУРСУ
ПО РАЗДЕЛУ «ЭКОЛОГИЯ ГРИБОВ
И ГРИБОПОДОБНЫХ ОРГАНИЗМОВ»**

**Для студентов IV курса дневного отделения
и V курса заочного отделения
специальности 1-31 01 01 «Биология»**

А в т о р ы – с о с т а в и т е л и
Храмцов Александр Константинович
Стефанович Александр Игнатьевич

В авторской редакции

Ответственный за выпуск *В. Д. Поликсенова*

Подписано в печать 30.06.2011. Формат 60×84/16. Бумага офсетная.
Гарнитура Таймс. Усл. печ.л. 2,56. Уч-изд. л. 2,64. Тираж 50 экз. Зак.

Белорусский государственный университет.
ЛИ № 02330/0494425 от 08.04.2009.
Пр. Независимости, 4, 220030, Минск.

Отпечатано с оригинала-макета заказчика
на копировально-множительной технике
биологического факультета
Белорусского государственного университета.
Ул. Курчатова, 10, 220030, Минск.