

## ГЛАВА 17. ЭКОЛОГИЯ ГРИБОВ

### 17.1. ТИПЫ ПИТАНИЯ ГРИБОВ

Осмотрофный способ питания ставит грибы в совершенно определенный разряд организмов в пищевой цепи превращения веществ и энергии. Наряду с бактериями, грибы — редуценты, разлагающие сложные органические вещества до более простых. По способу питания они делятся на *сапротрофов*, т.е. мертвцов, которые усваивают сложные органические соединения из мертвых субстратов, и *паразитов*, поглощающих питательные вещества из живых организмов. И сапротрофы, и паразиты питаются в основном растительными тканями. Связь грибов с растениями, по-видимому, сложилась очень давно, вероятно, на ранних этапах их эволюции. Самые примитивные грибы — хитридиомицеты и оомицеты паразитируют на самых примитивных растениях — водорослях. Некоторые микологи считают, что грибы появились на суше под покровом вышедших на сушу растений, как их паразиты и симбионты. Почти нет грибов, живу-

щих в симбиозе с животными, но огромное число видов грибов находится в симбиотических связях с растениями. Ферментативный аппарат грибов — гидролитические ферменты, которые выделяются в окружающую среду и обеспечивают первичное разложение пищевого субстрата, — настроен на разложение углеводов — строительного материала и запасных веществ растений. Поэтому не только паразитические грибы избрали объектами своего нападения в основном растения, но и сапротрофные грибы питаются погибшими растениями, оставляя трупы животных бактериям. Большая группа грибов (*копрофилы*) питается навозом животных, но опять-таки травоядных, содержащим непереваренные растительные остатки. Почти исключительно грибы участвуют в разложении мертвой древесины. Наличие набора ферментов, разрушающих основные растительные полимеры — целлюлозу и лигнин, в форме которых запасена большая часть связанного углерода, поставило грибы (особенно дереворазрушающие базидиомицеты) в исключительное положение в пищевой цепи организмов: на грибы приходится утилизация 2/3 связанного углерода. В этом заключается глобальная экологическая роль грибов.

Конечно, не все грибы — «вегетарианцы». Водные оомицеты часто поражают икру и рыбную молодь, нанося большой вред рыбному хозяйству. В последние годы, по-видимому, из-за загрязнения водоемов, появились сообщения о паразитировании на рыбах несовершенных грибов. Есть виды, питающиеся почвенными беспозвоночными животными (амебами, нематодами). Некоторые из них преобразуют отдельные гифы в ловчие кольца — липкие капканы для нематод, а затем разлагают с помощью выделяемых ферментов содержимое попавшей в капкан жертвы и высасывают его (рис. 75). Большая группа грибов паразитирует на насекомых и клещах, часто вызывая их массовые поражения — эпизоотии. *Энто-*

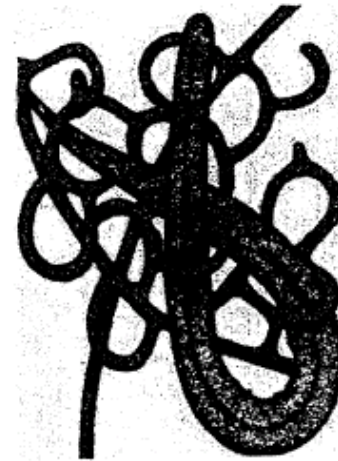
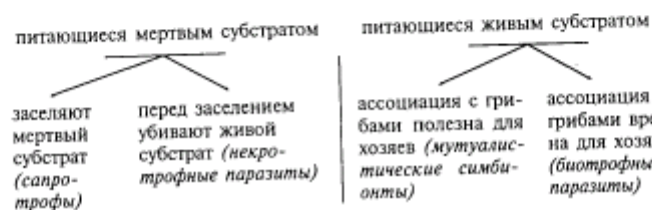


Рис. 75. Захват нематоды ловчими кольцами хищного гриба

монотогенные грибы встречаются в большинстве классов. Среди зигомисцетов и аскомицетов такие грибы выделены в отдельные порядки (соответственно Entomorphogales и Laboulbeniales), объединяющие грибы, сходные по морфологии и образу жизни. Паразиты насекомых объединены также в класс Трихомицеты. Многие грибы (*микофилы*) паразитируют на других грибах — плодовых телах шляпочных грибов, мицелии микромицетов. Наконец, известны грибы, специализированные на питании белком кератином, из которого построены покровы млекопитающих (кожа, волосы, ногти), и вызывающие *дерматомикозы* — лишай, ногтееды и прочие болезни животных и человека. Но среди общей массы грибов эти группы немногочисленны.

По способу питания грибы можно классифицировать следующим образом:



Между перечисленными группами нет резких границ, а существует множество переходов. Многие грибы одну часть жизненного цикла проводят на живых растениях, а другую — на мертвых растительных остатках или в почве как сапротрофы. Например, возбудитель парши яблони докучааскомицет *Venturia inaequalis* в конидиальной стадии паразитирует летом на листьях и плодах сначала биотрофно, затем — некротрофно и вызывает образование черных пятен, покрытых налетом конидий. После опадания отмерших листьев мицелий гриба продолжает развиваться в них, питаясь сапротрофно; в образующихся сплетениях гиф (строме) формируются сумки со спорами.

Возможны переходы не только между паразитным и сапротрофным питанием, но и между паразитизмом и мутуализмом. Например, базидиомицеты из рода *Armillaria* (осенний опенок) в одних условиях (в ненарушенных человеком биоценозах) вступает в симбиотические отношения с древесными растениями, в других (при сильном антропогенном воздействии, в частности, выталпывании) — становится разрушительным некротрофным паразитом тех же растений.

По соотношению паразитической и сапротрофной фаз в жизненном цикле грибы разделяют на *облигатных паразитов*

(могут существовать только как паразиты); *факультативных сапротрофов* (существуют в природе как паразиты, но при определенных обстоятельствах могут питаться мертвым субстратом); *факультативных паразитов* (обычно питаются сапротрофно, но могут поражать и живые ослабленные растения); *облигатных сапротрофов* (не обладают способностью к паразитированию). Представители каждой из перечисленных групп встречаются почти во всех классах грибов. Например, облигатные паразиты отмечаются среди миксомисцетов (возбудитель килы крестоцветных *Plasmodiophora brassicae*), хитридиомицетов (возбудитель рака картофеля *Synchytrium endobioticum*), оомицетов (пероноспорные грибы — возбудители заболевания “ложная мучнистая роса”), аскомицетов (пиреномицеты из порядка Erysiphales — возбудители “настоящей мучнистой росы”), базидиомицетов (порядок Uredinales — ржавчинные грибы).

Грибы встречаются повсеместно. Их споры можно обнаружить в глубоких слоях почвы вплоть до материнской породы и в воздухе на высоте нескольких километров. Однако имеются специфические местообитания, в которых определенные виды грибов не только встречаются, но и активно вегетируют.

## 17.2. ПОЧВООБИТАЮЩИЕ ГРИБЫ

Почва представляет собой среду, в которой обитает наибольшее число видов грибов. Грибы — главные компоненты биоценозов многих почв как по числу видов, так по биомассе. Например, в лесных почвах биомасса грибов составляет свыше 90% от биомассы всех почвообитающих организмов (табл. 17). Как видно из представленных в таблице данных, биомасса грибов в почве составляет 98,5% от биомассы всех микроорганизмов и 91,3% от общей биомассы организмов, населяющих почву.

Таблица 17

Биомасса различных групп организмов в лесной почве (Statchell, 1970; из Muller, Loeffler, 1971)

Группы организмов	Сухая масса, кг/га
Актиномицеты	0,2
Прочие бактерии	7
Грибы	454
Дождевые черви	12
Прочие животные (включая простейших)	24
Общая микрофлора	461
Общая микрофауна	36

Протяженность грибных гиф в почве (от сотен метров до десятков километров в 1 г почвы) значительно превышает протяженность корней высших растений, причем в зоне химических выделений гиф — *гифосфере*, как и в зоне химических выделений корней — *ризосфере*, создается специфический микробиотенос. Например, в гифосфере базидиомицетов резко снижается численность сумчатых и несовершенных грибов-микробиотенос и возрастает численность некоторых групп бактерий.

В почве встречаются следующие основные группы грибов.

**Гумусовые сапротрофы** — грибы, питающиеся полурасложившимися растительными остатками и органическим веществом почвы. Эта группа распространена главным образом в верхних, наиболее богатых органическим веществом горизонтах почвы и играет большую роль в почвообразовательном процессе. Чаще других среди почвенных сапротрофов встречаются муконовые зигомицеты и несовершенные грибы (*Penicillium*, *Aspergillus* и др.), причем пенициллы — самые распространенные грибы почв северных и центральных районов, а теплолюбивые аспергиллы — южных.

Эти грибы способны в благоприятных условиях быстро осваивать субстрат, накапливать биомассу и продуцировать огромное число спор, которые сохраняются в почве до следующего благоприятного периода. Грибы из этой группы образуют разнообразные ферменты, разлагающие субстраты, а также имеют богатый набор антибиотических веществ, что позволяет им успешно конкурировать за субстрат с другими микроорганизмами и быстро оккупировать пространство в почве.

Кроме микробиотенос органическим веществом почвы питаются также многие сумчатые и базидиальные макромицеты (пенициллы, шампиньоны, рядовки и др.).

**Подстилочные сапротрофы.** Распространены в различных ландшафтах, не подвергнутых сельскохозяйственному освоению (лесах, степях). Встречаются на мертвых неодревесневших частях растений, покрывающих почву (например, в лесной подстилке), и в верхнем слое почвы. Подстилочные сапротрофы осуществляют первичное разложение опада, который затем окончательно разлагается гумусовыми сапротрофами. К подстилочным сапротрофам относятся многие агариковые базидиомицеты (говорушки, мицены, негниючники и др.), некоторые сумчатые и несовершенные грибы (*Chaetomium*, *Trichoderma*). Эти грибы обладают более специализированным набором ферментов, разрушающих углеводы клеточных оболочек растений (целлюлазы, пектиназы).

**Паразиты растений.** В почве обитают многие виды факультативных сапротрофов и факультативных паразитов, а также

сохраняются покоящиеся структуры облигатных паразитов (хламидоспоры, зиготы, склероции). Заражение растений этими грибами чаще осуществляется через ранки, которые всегда имеются на растущих в почве корнях. Наиболее восприимчивы к инфекции молодые растения, поэтому почвообитающие грибы часто вызывают корневые гнили всходов. Например, хитридиомицет *Olpidium brassicae* вызывает черную ножку капустной рассады, оомицет *Pythium debaryanum* и базидиомицет *Thanatephorus cucumeris* (анаморфа *Rhizoctonia solani*) — корнед свеклы, полегание всходов сосны и другие болезни. Многие из этих грибов постоянно живут в почве, питаясь растительными остатками. Заражая корни и подземные части стеблей, они своими токсинами провоцируют быструю их гибель, после чего продолжают развиваться на отмерших тканях.

Среди почвообитающих грибов есть и более специализированные паразиты. Некоторые дейтеромицеты из родов *Verticillium* и *Fusarium* заражают корни, затем переходят в сосуды ксилемы и, развиваясь там, нарушают ксилемный транспорт растворенных веществ, вызывая увядание (*вилт*) растений.

**Микоризообразователи.** Многие почвенные грибы после заражения корней высших растений вследствие защитных свойств организма хозяина не могут оккупировать внутренние клетки корня и не наносят существенного вреда растению. Вместе с тем присутствие гриба в клетках корня, ассоциация его с корнем (*микориза*) дает растению ряд преимуществ:

1. Увеличивается объем всасывающей поверхности. Мицелий многих микоризообразователей частично внедряется в покровные клетки корня, а частично находится в окружающем пространстве, увеличивая тем самым всасывающую поверхность корня.

2. Биологически активные вещества — гормоны, витамины и др., синтезируемые грибом, потребляются и растением.

3. Грибы переводят в усвояемую для растений форму труднодоступные соединения фосфора из почвы.

4. Микориза защищает корни от потенциальных почвообитающих патогенов. Защита может быть механической (в ряде случаев корни оплетены мицелиальным чехлом), из-за выделения в окружающую среду антибиотиков и активизации защитных свойств самих растений.

По морфологии микоризные ассоциации разделяют на несколько типов.

**Эндотрофная микориза:** гифы гриба находятся внутри тканей корня (в клетках и межклеточном пространстве) и лишь небольшая их часть выходит в почву. Эндотрофная микориза широко распространена у покрытосеменных и даже архегони-

альных травянистых растений. Среди древесных распространена гораздо реже (микориза клена). Чаще всего эндотрофная микориза образуется эндогоновыми грибами из класса зигомицетов,

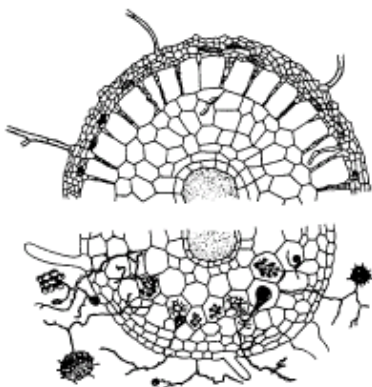


Рис. 76. Микоризные грибы:

Вверху — эктотрофная микориза (виден наружный мицелиальный чехол и отдельные гифы в периферических клетках корня: корневых волосков нет).

Внизу — эндотрофная микориза с арбускулами и везикулами в клетках корня, выходящими наружу отдельными гифами и органами споронии; видны корневые волоски

видов грибов, главным образом высшие базидиомицеты (подосиновики, масленки, сыроежки, мухоморы), а также аскомицеты (сморчки, трюфели).

*Экто-эндотрофная микориза:* наряду с образованием наружного чехла гифы гриба внедряются в клетки внутренних тканей корня. Наблюдается у вересковых растений, зараженных аскомицетами.

Способность к микоризообразованию, вероятно, присуща многим видам грибов. Наряду с облигатными микоризообразователями, не способными вегетировать вне ассоциации с корнями растений, известно много видов грибов, которые становятся микоризообразователями лишь в определенных условиях. Таковы грибы из родов *Rhizoctonia*, *Armillaria* (осенний опенок), *Fusarium*. Если внешние условия благоприятны для них, но отрицательно влияют на защитные свойства растений, то эти гри-

которые формируют в зараженных растениях гаустории в виде пузырьков (везикул) или древовидных разветвлений (арбускул). Такая микориза называется *везикулярно-арбускулярной* (рис. 76, *внизу*). Эндотрофную микоризу образуют грибы из класса базидиомицетов, которые формируют в зараженных клетках клубки мицелия.

*Эктотрофная микориза:* мицелий оплетает кончик корня, образуя наружный чехол с отходящими в почву гифами, заменяющими отсутствующие здесь корневые волоски (рис. 76, *вверху*). Такой тип симбиоза с корнями древесных растений формируют несколько тысяч

бы вызывают опасные заболевания растений (увядания, корневые и стволовые гнили и др.). Если же условия благоприятны для растений, то эти грибы становятся микоризообразователями и приносят растениям больше пользы, чем вреда.

Микоризные ассоциации возникли, по-видимому, на ранних этапах эволюции растений и грибов. Древнейшие наземные растения риниофиты, жившие в силуре и нижнем девоне, имели мицелий в стеблях. Полагают, что микоризные ассоциации способствовали адаптации первичных наземных растений к существованию вне воды. В карбоне широко распространилась эктотрофная микориза, приведшая к возникновению лигнина — второго по распространенности (после целлюлозы) органического полимера, а его разрушение грибами — к созданию почвенного гумуса. Микоризные ассоциации позволили растениям иррадиировать из тропиков по всему земному шару и приспособиться к обитанию в таких суровых условиях, как, например, высокогорье и тундра.

Использование для питания продуктов фотосинтеза растений-хозяев привело к тому, что облигатные микоризообразователи потеряли способность разлагать сложные углеводы, такие как клетчатка, и питаются в основном простыми сахарами. Поэтому они постоянно обитают в зоне корневой системы растений (ризосфере).

### 17.3. ГРИБЫ КСИЛОТРОФЫ

Большое число грибов развивается на древесине. В отличие от почвообитающих грибов, их ферментный состав более специализирован: они выделяют активные ферменты, разлагающие клетчатку (целлюлазы, ксиланазы) и лигнин — основные компоненты одревесневших клеточных стенок растений. Разложение древесины протекает в несколько стадий, осуществляемых разными группами грибов.

#### *Поражение живых вегетирующих растений*

1. **Некрозы и раковые болезни.** Многие сумчатые грибы поселяются в коре лиственных пород (дуба, каштана, осины и др.), вызывая гибель пораженных участков. Например, грибы из рода *Criphonectria* вызывают глубокие поражения коры каштана, вплоть до камбия, и гибель целых деревьев (рис. 77). Эпидемия этих грибов в Северной Америке привела к гибели каштановых лесов в восточных штатах США. У пораженных деревьев активизируется рост побегов из прикорневых почек, однако новые побеги, достигая 15-летнего возраста, также поражаются



Рис. 77. Рак каштана (возбудитель *Cryphonectria parasitica*)



Рис. 78. Поражение ветви можжевельника жваччинным грибом *Gymnosporangium sabiniae*

и гибнут. Поэтому каштан в Северной Америке образует несвойственные этой породе кустарниковые заросли. Грибы из рода *Hymoxilon* формируют твердые углистые стромы на коре тополей, берез и других растений. Представители рода *Nectria* образуют на коре стромы в виде розовых подушечек. Грибы из рода *Valsa*, наряду с перитециями, часто формируют конидиальное спороношение в пикнидах, которые образуются под перидермой и приподнимают ее при созревании, вследствие чего пораженные ветки принимают вид "гусиной кожи".

Поражение коры хвойных деревьев чаще осуществляется базидиальными грибами из порядка Uredinales (ржавчинные) (рис. 78). Так, на соснах нередко развивается эцидиальная стадия многих видов ржавчинных грибов. При освобождении эциоспор возникают разрывы коры, часто сопровождающиеся гибелью пораженных веток. Из ран обильно вытекает смола, вследствие чего отмершие ветви приобретают серую окраску от застывшей смолы. Сплошь и рядом сосны с сухими верхушками или бо-

ковыми ветвями серого цвета встречаются в густонаселенных местах, где естественная сопротивляемость растений ослаблена из-за загрязненного воздуха и уплотненной почвы.

2. **Поражения сосудистой системы.** Вызываются сумчатыми и несовершенными грибами. Огромный вред ильмовым породам приносит голландская болезнь вязов, причиной которой служит аскомицет *Ophiostoma ulmi*. Споры гриба переносятся на теле жуков-короедов, которые, питаясь цветками ильмов, вносят инфекцию в ранки. Мицелий развивается в сосудистой системе, выделяет токсические продукты, приводящие к ослаблению, а затем и к гибели деревьев. Ослабленные деревья становятся добычей короедов. В галереях, сделанных короедами внутри дерева, формируется спороношение гриба, поэтому выходящие из ходов жуки несут на теле споры и переносят их на новые деревья. Дейтеромицеты из рода *Verticillium* также вызывают поражение ксилемы и быстрое увядание многих древесных растений. Сильно страдают от них молодые клены.

3. **Стволовые гнили.** Вызываются базидиальными грибами гименомицетами. Одни из них (осенний опенок, корневая губка) проникают через корневую систему, другие (настоящий, ложный, серно-желтый и другие трутовики) — через ранки на стволах, причем часто заносятся насекомыми-вредителями. Эти грибы развивают в пораженной древесине многолетний мицелий. Тип гнили определяется набором ферментов гриба. Некоторые трутовики выделяют преимущественно целлюлазы и разрушают клетчатку, вследствие чего образуется *бурая гниль* с распадом пораженной древесины на крошащиеся кусочки призматической формы. Другие виды трутовиков преимущественно разлагают лигнин, вызывая *белую гниль*; древесина приобретает светлую окраску с темными штрихами и распадается на целлюлозные волокна. Гибель деревьев, пораженных трутовыми грибами, происходит с разной скоростью. Деревья, заселенные осенним опенком, гибнут через несколько лет, а пораженные ложным трутовиком осины живут десятилетия.

#### **Поражение погибших деревьев и продуктов их переработки**

Многие трутовые и сумчатые грибы после гибели дерева продолжают развиваться на нем; другие могут заражать только мертвые деревья. Последние играют важную роль в фитоценозах, разлагая мертвую древесину. Без них лес до верхушек деревьев был бы покрыт сухими ветками. Сапротрофные трутовые грибы часто формируют примитивные плодовые тела в виде лепешек с гладким или складчатым гименофором на поверхности (кор-

тициевые грибы). Другие виды имеют кожистые или пергаментообразные половинчатые однолетние сидячие шляпки с гименофором на нижней стороне в виде трубочек, складок, шипиков. Многие из них наносят огромный вред народному хозяйству, так как вызывают гниение деревянных построек, свай, колодезев, крепежного леса, полов в избах.

Наконец, в последней стадии разложения древесины участвуют несовершенные грибы (пенициллы, триходермы и др.), образующие плесени зеленого, серого и других цветов.

#### 17.4. ГРИБЫ ФИЛЛОПЛАНЫ

Грибное сообщество, обитающее на поверхности зеленых частей растений, включает сапротрофов, питающихся выделениями листьев, и паразитов, заражающих их. Собственно говоря, последние (за исключением мучнисторосяных грибов, мицелий которых распространяется по поверхности растений) имеют *эндифитный* (находящийся внутри растения) мицелий, но на поверхности зараженной ткани находятся споры, освобождающиеся через разрывы эпидермиса или через устьица. Многие из этих грибов — облигатные паразиты с гаусториальным питанием.

Паразиты надземных частей растений встречаются во многих классах грибов. Среди оомицетов — это большинство видов порядка *Peronosporales* — возбудители ложных мучнистых рос; среди аскомицетов — представители нескольких порядков плодосумчатых (эризифовые грибы — возбудители мучнистых рос) и полостносумчатых (микосферелловые грибы — возбудители белых пятнистостей растений); среди базидиомицетов — головневые и ржавчинные грибы; среди дейтеромицетов — возбудители пятнистостей и язв (антракнозов) листьев и плодов. Несмотря на большие таксономические различия, эти грибы имеют ряд общих черт.

1. Короткий *латентный период*, т.е. время от заражения до образования новых спор. Так, период одной бесполой генерации многих ржавчинных грибов (урединиогенерации) составляет примерно 10 дней, а период бесполой генерации оомицета — возбудителя фитофтороза картофеля — 3—4 дня.

2. Открытое спороношение. Споры формируются не внутри, а на поверхности растений. Они легко отрываются от спороносцев и могут распространяться ветром или дождевыми брызгами.

3. Высокая продуктивность — образование десятков тысяч спор в результате единичного акта заражения.

Эти особенности обеспечивают при наличии благоприятных для развития гриба внешних условий быстрое накопление и

распространение спор на большом пространстве. Особенно опасны такие грибы для сельскохозяйственных растений, когда один сорт какой-либо сельскохозяйственной культуры высевают на большой площади. В таких условиях накапливается гигантское число спор, целые споровые облака, и происходит массовое заражение растений. Например, на 1 га пшеницы при умеренном заражении ежедневно образуется  $10^{11}$  урединиеспор возбудителя ржавчины или  $10^{12}$  конидий возбудителя мучнистой росы. Поэтому хотя отдельное пятно, вызванное возбудителем фитофтороза на листе картофеля или возбудителем ржавчины на листе пшеницы, не принесет заметного вреда, но в период массовых поражений растений — *эпифитотий* образуется столь много пятен, что листья целиком погибают.

#### 17.5. ВОДНЫЕ ГРИБЫ

Вода — среда обитания многих грибов, которые разделяют на две группы.

*Первичноводные грибы*, по-видимому, — древнейшие группы грибов из классов *Chytridiomycetes*, *Hyphochytriomycetes* и *Oomycetes*. В отличие от грибов из других классов, они размножаются подвижными зооспорами. Многие первичноводные

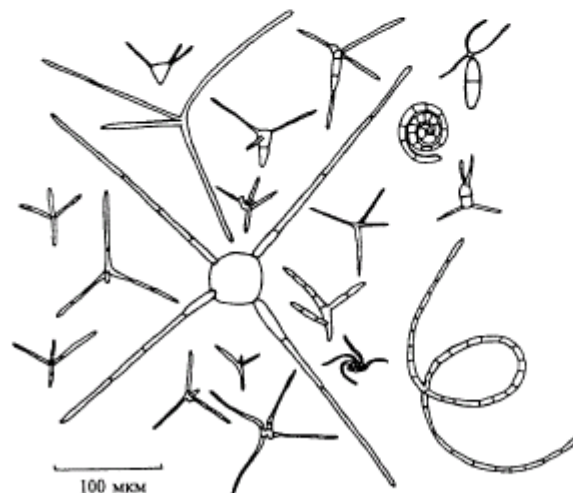


Рис. 79. Конидии водных гифомицетов

грибы — биотрофные и некротрофные паразиты водных организмов — водорослей, беспозвоночных животных, рыб. Описаны случаи влияния грибных эпифитотий водорослей на продуктивность фитопланктона и его сукцессию (смену доминирующих видов).

**Вторичноводные грибы.** В воде постоянно встречается группа несовершенных грибов, приспособившихся к разложению мертвого растительного субстрата, попадающего в воду: опавших листьев, мертвой древесины. Зооспор они не приобрели (пример необратимости эволюции), однако адаптация к водному образу жизни проявилась у них в своеобразной форме крупных многоклеточных конидий, часто имеющих выросты, лучи (рис. 79). Такая форма позволяет конидиям цепляться в токе воды за находящиеся там предметы и поселяться на них.

#### 17.6. СЫЧУЖНЫЕ ГРИБЫ

Эта удивительная группа грибов найдена в желудках жвачных животных. Многие признаки сближают их с хитридиевыми грибами: они размножаются зооспорами, имеющими 1 или несколько гладких жгутиков; в их клеточных стенках обнаружен хитин; они формируют моноцентрический (см. 14.1) зооспорангий, прикрепленный к субстрату сильно разветвленным ризомицелием (рис. 80). Освобождение зооспор из зооспорангия индуцируется целлюлозосодержащим субстратом. Сейчас эти грибы объединяют в семейство Neocalliniaceae в классе Chytridiomycetes. В природе они встречаются только в желудках жвачных животных, причем и домашних (коровах, овцах), и диких, обитающих в Старом Свете (верблюды), Новом Свете (ламы), а также в Австралии (кенгуру).



Рис. 80. Жизненный цикл хитридиомицета *Neocallimastix*, обитающего в пищеварительном тракте жвачных животных (Vauchop, 1989)

Следовательно, связь этих грибов с животными очень древняя: она возникла у предков современных травоядных, живших на едином континенте до его раскола на современные материки.

Выяснилось, что эта группа грибов выполняет очень важную функцию в процессе пищеварения: они разлагают наиболее стойкий волокнистый целлюлозо-

лигниновый компонент корма, не доступный для находящихся в желудке бактерий. Глубокое проникновение в субстрат сильно разветвленного ризомицелия и выделение мощного комплекса ферментов обеспечивает высокую степень разложения целлюлозы до низкомолекулярных соединений — ацетата, лактата, сукцината, этанола,  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2$ . Последние два соединения метаногенными бактериями, всегда встречающимися в желудках вместе с грибами, превращаются в метан. Чрезвычайно активная целлюлаза этих грибов привлекает к ним интерес ученых, занимающихся свойствами ферментов и их использованием в народном хозяйстве.

В отличие от большинства свободноживущих грибов, грибы желудка — строгие анаэробы, погибающие даже в присутствии низкой концентрации кислорода. В связи с этим они утратили митохондрии и у них отсутствует процесс окислительного метаболизма. Оптимальная для их роста температура приближается к  $40^\circ\text{C}$ . В биологии этих грибов еще многое не ясно.

#### 17.7. КОПРОТРОФНЫЕ ГРИБЫ

Своеобразная группа грибов постоянно развивается в навозе травоядных животных. Наряду с широкоспециализированными несовершенными грибами, способными осваивать различные субстраты, в навозе животных живут узкоспециализированные копрофилы из классов Zygomycetes, Ascomycetes и несколько видов базидиальных грибов. Для многих из них характерны следующие черты.

1. **Фототропизмы спорангиальных структур.** У мукоровых грибов из родов *Pilobolus* и *Physcomyces* в спорангиеносцах, растущих на свету, накапливаются светочувствительные молекулы каротина, окрашивающие верхнюю часть спорангиеносца в желтый цвет. Благодаря наличию каротина, верхушка спорангиеносца изгибается в направлении света, поэтому споры попадают на хорошо освещенную поверхность, где большая вероятность наличия хорошего травостоя (рис. 81).

2. **Активное разбрасывание спор.** Спорангиеносцы *Pilobolus* имеют пузыревидное расширение в верхней части. Происходящий в них гидролиз полисахаридов приводит к взрывоподобному увеличению тургорного давления, вследствие чего спорангий, имеющий прочную оболочку, целиком отстреливается в сторону света. У дискомицета *Ascobolus* в апотециях формируются сумки с крупными аскоспорами, которые при созревании также отстреливаются на большое расстояние.

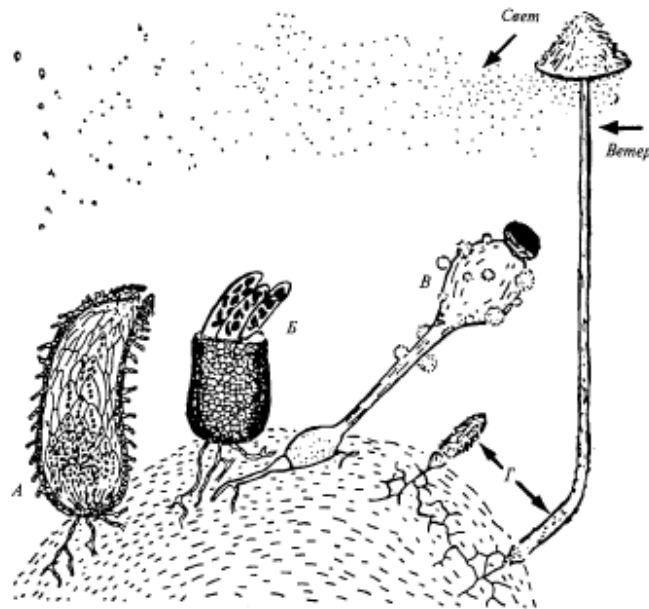


Рис. 81. Ориентация к свету копротрофных грибов:  
 А — *Sordaria*; Б — *Dryobolus*; В — *Pilobolus*; Г — *Coprinus* (Инголд, 1957)

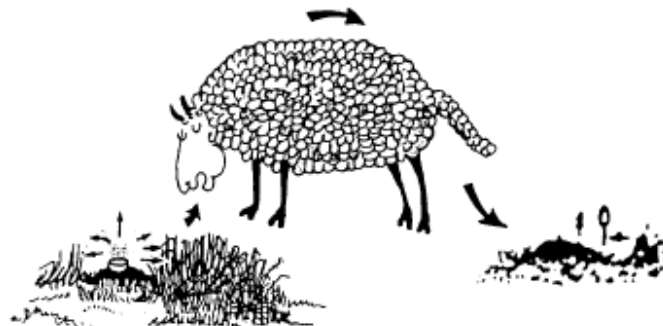


Рис. 82. Жизненный цикл копротрофного гриба

3. Споры покрыты клейкой слизью, обеспечивающей их прикрепление к листьям травянистых растений.

4. Споры прорастают только после прохождения через кишечник животного, ибо плотные оболочки должны предварительно быть разрыхлены желудочными ферментами.

Таким образом, адаптации этих грибов привели к увязке их жизненных циклов с пищевым циклом травоядных животных. Их споры с высокой долей вероятности попадают на листья и прикрепляются к ним, поедаются животными, а после переваривания пищи выбрасываются вместе с навозом, в котором развивается мицелий и формируется спороношение (рис. 82).

#### 17.8. ЛИХЕНИЗИРОВАННЫЕ ГРИБЫ

Особую экологическую группу составляют грибы, входящие в состав лишайников. Лишайник — симбиотический организм, возникший вследствие мутуалистической ассоциации гриба и водоросли, при которой водоросли находятся внутри сплетения гиф гриба.

##### Компоненты лишайника

Грибной компонент носит название *микобионта*. Из 20 тыс. видов лишайников только 20 видов (главным образом тропических) образованы базидиальными грибами (афиллофоровыми, гетеробазидиальными), остальные — сумчатыми (пиреномицетами и дискомицетами). Грибы, входящие в состав лишайников, не встречаются в свободном состоянии и чрезвычайно медленно растут на искусственных средах (1—2 см за несколько месяцев).

Водорослевый компонент — *фикобионт* или (если цианобактерии не считать водорослями) *фотобионт* — представлен зелеными (34 рода), синезелеными (10 родов) и желтозелеными (1 род) водорослями. В отличие от лишайнизированных грибов большинство видов водорослей встречается и в свободном состоянии, однако наиболее распространенные фикобионты — зеленые водоросли из рода *Trebouxia* (входит в состав более половины видов лишайников) вне лишайника практически не встречаются.

##### Морфология лишайников

На основании морфологических особенностей лишайники разделяют на 3 группы: *накшные*, таллом которых врос в субстрат и не может быть отделен от него без повреждения; *листо-чатые* — более или менее плотно прижатые к субстрату и соеди-