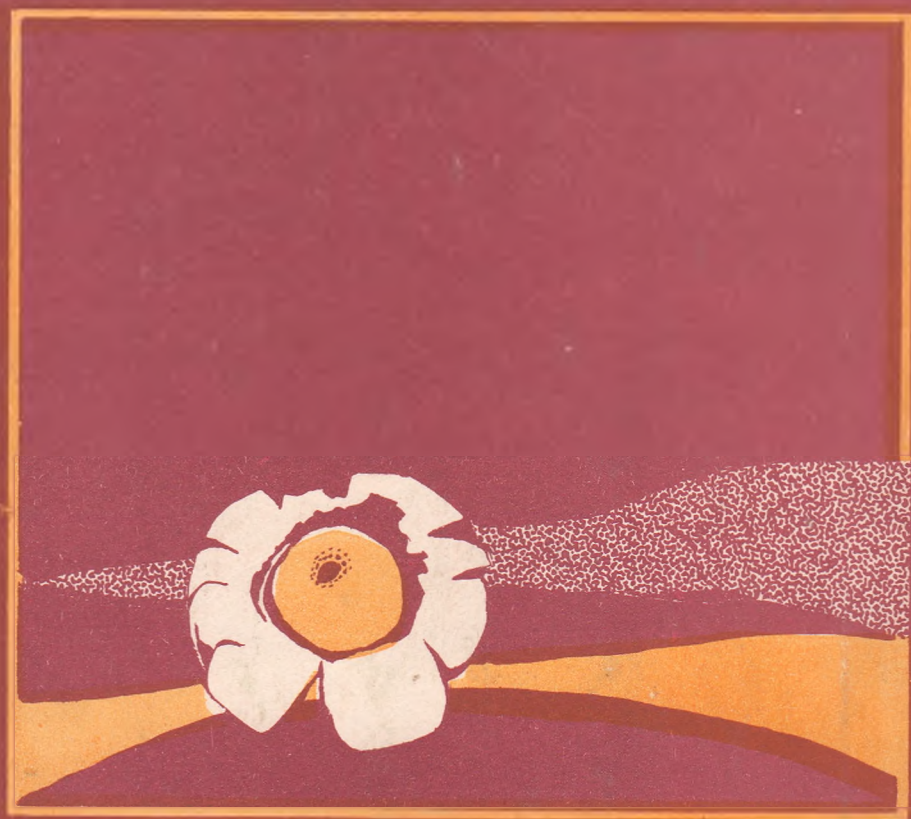


Л. П. МАРЬНИК

МНОГОЛОН ПОРВЕННА



Т. Г. МИРЧИНК

ПОЧВЕННАЯ МИКОЛОГИЯ

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1976

Книга, обобщающая накопленный к настоящему времени материал по почвенным грибам, состоит из трех частей. В первой содержатся сведения по строению, развитию и размножению грибов, изложенные на основе современных данных, а также дается новая классификация грибов. Во второй части излагаются общие положения по экологии грибов, рассматривается зависимость их распространения от факторов внешней среды. В третьей части показана роль грибов в почвенных процессах, их участие в превращении растительного опада его основных компонентов, значение в процессах подзолообразования, приводятся данные по использованию и превращению грибами соединений азота. На основе собственных наблюдений рассматривается роль грибов в гумусообразовании и токсикозе почв.

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Московского университета*

Рецензенты:

докт. биол. наук, профессор *М. В. Горленко*,
докт. биол. наук, профессор *Д. Г. Звягинцев*

Введение

Основной объект почвенной микологии представляют грибы, обитающие в почве и принимающие активное участие в процессах, протекающих в ней, т. е. почвенные грибы.

Почвенными грибами, по мнению Бургеса, можно считать грибы, которые постоянно могут быть выделены из почв и различных субстратов, находящихся в почве, т. е. опавших листьев, подстилки, корней и семян растений, других растительных остатков и животных субстратов (Burgess a. Raw, 1967).

Почвенные грибы не являются единой таксономической группой и представлены самыми разнообразными в систематическом отношении формами, которые входят в несколько экологических групп, выделяемых по типу питания и взаимоотношений с другими организмами, это или чисто сапрофитные формы—разрушители растительных и животных остатков, или патогены растений, или микоризообразователи, или грибы-хищники. Они входят в понятие почвенные грибы и оказывают существенное влияние на процессы, протекающие в почве, связанные с превращением и новообразованием органического вещества, образованием специфических метаболитов, почвообразовательным процессом.

Среди почвенных грибов можно выделить более узкую группу организмов, характеризующуюся способностью к утилизации специфического органического вещества почвы, т. е. почвенного гумуса или трудноусвояемых другими организмами веществ, поступающих в почву и долго сохраняющихся в ней. Они характеризуются большой экономичностью в осуществлении процессов разложения и трате органического вещества в процессе жизнедеятельности, т. е. высоким экономическим коэффициентом. Они отличаются также быстрым прорастанием спор с сокращенным латентным периодом и антагонистическими свойствами для более активного подавления конкуренции других организмов; в то же время легко могут переходить к образованию покоящихся клеток, таких, как хламидоспоры и им подобные.

Однако эти организмы не исчерпывают всего многообразия почвенных грибов. Многие другие грибы, не связанные со специфическим органическим веществом почвы, и находящиеся в ней на различных растительных и животных субстратах, о чем говорилось выше, оказывают существенное влияние на процессы, протекающие в ней, и их нельзя исключить из состава почвенных грибов.

Почвенная микология, как наука о почвенных грибах, естественно возникла на основе собственно микологии, науки о грибных организмах, их строении, развитии, систематики, физиологии, биологии. Тем не менее почвенные грибы и их роль в почве часто рассматривают в почвенной микробиологии, оценивая роль всех почвенных микроорганизмов в целом.

Однако своеобразия строения и образа жизни грибов, в связи с этим специфика методов их исследования, их огромное самостоятельное значение в процессах, протекающих в почве, большое обилие и разнообразие форм, обитающих в почве, требуют обособления почвенной микологии в самостоятельную науку.

Поскольку объектом исследования почвенной микологии, как было уже сказано, являются грибы, то естественно, что почвенная микология основывается на тех знаниях, которыми располагает собственно микология.

В основу настоящей книги положен материал курса лекций по почвенным грибам, который читается студентам Московского университета на протяжении ряда лет.

Идея написания книги была подана профессором Н. А. Красильниковым, под чьим руководством автор проработал в течение 20 лет на кафедре биологии почв и к которому навсегда сохраняет глубокую признательность.

При написании книги автор получил ценные советы от доцента кафедры низших растений Т. П. Сизовой, доцента кафедры биологии почв И. П. Бабьевой, профессора Д. Г. Звягинцева, доктора биологических наук Н. А. Мехтиевой. Автор пользуется случаем выразить всем лицам, помогавшим в работе над книгой, глубокую благодарность.

Естественно, что широта затронутых в книге вопросов может обусловить ряд упущений. Поэтому все критические замечания по настоящей книге будут с благодарностью приняты.

Исторический очерк

Грибы имеют огромное значение в природе и жизни человека. Изучение их началось еще с древности. Первое упоминание о грибах имеется уже у Теофраста (III век до н. э.). Важные наблюдения о строении грибов были сделаны Микели в 1729 г. Однако систематическое изучение грибов было начато только в конце XVIII в. и связано с именем голландского ученого Персона (1761—1836), который попытался систематизировать известные к тому времени виды грибов вслед за Линнеем и дать им бинарную номенклатуру. До этого времени Линней, создавая свою систему животного и растительного мира, не стал систематизировать грибы и отнес их с бактериями к *Хаосу*, обосновывая этим безнадежность разобраться в этой группе организмов (Ainsworth, Bisby, 1971). Первым крупным микологом-систематиком был шведский ученый Фриз (1794—1878). Он положил основу номенклатуры грибов и дал правильное описание многих видов. Только с его монументального труда «*Sylloge Fungorum*» описания таксонов признаются «законными» (Fries, 1821). Часть видов описана им совместно с Персоном (Persoon, 1801). Таким образом, Персона и Фриза заслуженно считают «коллективным Линнеем». Описания их настолько ясны и точны, что сохранились до настоящего времени. К ним можно присоединить еще немецкого ученого Корда (Corda, 1837—1859), который дал иллюстрации имеющихся грибов.

Одним из исследователей в микологии, сделавшим эпоху, следует назвать немецкого миколога Антона Де-Бари (1831—1888). Он известен рядом фундаментальных работ в микологии, в первую очередь введением новых принципов, новых методологических подходов. Ему принадлежит заслуга разработки классификации грибов на основе эволюционных принципов. Он первый ввел в микологию использование онтогенетического метода исследования. Его работы ознаменовали, таким образом, новое направ-

ление в микологии. Ему принадлежит также большое число работ по изучению биологии, строения, цикла развития многих грибов, в том числе паразитных. Выяснение природы заболеваний растений, открытие их возбудителей может являться образцом микологических исследований. Таким образом, им были заложены основы новой науки фитопатологии (De Bary, 1866, 1853, 1854).

К этому же времени относятся работы еще двух крупных микологов, имевшие принципиальное значение. Один из них — французский миколог Тюлян (Tulasne, 1851), открывший явления плеоморфизма у грибов. Им было показано, что грибы имеют разнообразные спороношения в цикле развития, большое число стадий. Немецкий исследователь Брефельд (Brefeld, 1872—1912) много сделал в разработке вопросов филогении грибов и метода чистых культур. В частности, им применен метод односпоровых культур раньше, чем это было сделано в бактериологии.

Из крупных систематиков необходимо назвать Саккардо (1845—1920) — итальянского миколога, который систематизировал и свел воедино все имеющиеся (описанные) к этому времени виды грибов (около 80 000), что составило сводку из 25 томов, и дал всем латинское описание (Saccardo, 1882—1925).

Начало онтогенетическому направлению в русской микологии было положено М. С. Ворониним (1886) учеником Де-Бари. Его учеником и продолжателем в этой области был С. Г. Навашин (1899). Большой вклад в развитие отечественной микологии внес А. Л. Ячевский (1933). Основные его труды посвящены систематике грибов и фитопатологии. Большую многолетнюю и разностороннюю деятельность в области микологии вел Л. И. Курсанов (1877—1954), основатель кафедры низших растений в Московском университете (1940—1945).

Крупным советским микологом был Н. А. Наумов (1888—1959) известный как миколог-систематик, исследователь видо- и формообразования у грибов, а также прикладных вопросов микологии и фитопатологии (1937).

Почвенная микология начала развиваться после того, как в микологии был применен метод выделения грибов на искусственные питательные среды. До этого микроскопические грибы изучались только на поверхности субстратов в виде налетов и плесеней, чаще всего на растениях, как они были найдены в природе, и подвергались микроскопированию. Человечеству были известны либо шляпочные грибы, обитающие в лесу и на лугах, либо плесени и налеты на растениях или пищевых продуктах. Основным местообитанием микроскопических грибов считали растения, но не почву.

Первым изолировал грибы из почвы на питательной среде Адамец (Adametz, 1886) в Германии. Им было выделено всего 11 видов грибов и 4 вида дрожжей с поверхности и с глубины 25—30 см из глинистой и песчаной почв. Он пришел к выводу, что эти почвы не отличаются по составу грибов в них. Более точное

исследование состава почвенных грибов проведено Одеманс и Конинг (Odemans a. Koning, 1902) в Голландии. Ими выделено 16 видов грибов, дана их классификация и полное описание, а в 1904 г. Конинг придал методу выделения грибов из почвы количественное выражение, используя определенную навеску почвы и определенное разведение этой навески для посева на питательную среду. Далее Хагем (Hagem, 1907) выделил и описал значительное число видов мукоровых грибов в почвах Норвегии, 8 из которых были новыми для науки. Им были подмечены также некоторые закономерности распространения мукоровых грибов в почвах. В частности, большее их число и разнообразие в окультуренных, чем в лесных почвах, их способность утилизировать богатые азотом органические вещества.

Однако систематическое изучение почвенных грибов началось с 1916—1917 гг., когда Ваксман, исследовав состав грибов многих различных почв, показал наличие в них определенного и постоянного набора видов. Причем набор видов одних почв отличался от набора видов других почв наряду с некоторыми общими видами для всех почв. На основании этого Ваксман заключил, что почва является естественной средой обитания грибов и в ней существует определенная, только ей присущая грибная флора (Waksman, 1916, 1917).

На этом этапе решались такие задачи, как изучение распространения грибов в различных почвах, т. е. исследовался основной набор видов грибов в различных типах почв, в первую очередь в лесных; изучалось отношение выделенных грибов к некоторым факторам среды, в частности пределы выносливости к рН среды, температуре, влажности и т. д.

Ваксман описал большое число видов грибов, встречающихся в почве (около 200), и показал определенные закономерности в распространении грибов в зависимости от некоторых свойств почв окультуренных и целинных, величины рН, содержания органического вещества и т. д., а также привел данные о способности грибов разлагать клетчатку и лигнин (Waksman, 1952).

Он впервые отметил такие закономерности в распространении грибов, как преобладание родов *Penicillium* и *Mucor* в северных почвах и видов рода *Aspergillus* в южных, что неоднократно подтверждалось затем рядом авторов.

В числе последователей Ваксмана в первую очередь нужно назвать Янке и Хольцер (Janke u. Holzer, 1929), которые определяли грибную флору некоторых типов почв и их биохимические свойства. Пистор (Pistor, 1930) наряду с изучением грибной флоры букового и пихтового леса решал некоторые методические вопросы выделения и учета почвенных грибов.

В этих работах рассматривалась также роль грибов в круговороте азота, в частности участие грибов в процессах аммонификации, где особенно активны мукоровые грибы. В них освещалась также роль грибов в процессах разложения клетчатки и лигнина.

Что касается русских работ по почвенной микологии, то первой из них можно назвать работу М. М. Самуцевич (1927), которая попыталась охарактеризовать грибную флору целинных и окультуренных почв в подзолистой зоне на различных глубинах. Ею выделено 58 видов грибов, характерных для почв, установлено уменьшение их количества с глубиной. Однако разницы в видах грибов в исследованных почвах она не установила.

Следующая работа по почвенным грибам была опубликована А. И. Райлло (1928), в которой почвенные грибы изучались в широком географическом аспекте. Пункты взятия образцов для исследования различались по географическому положению и по типам почв. А. И. Райлло сравнивала состав грибов в почвах Кольского полуострова, Ленинградской области и Каменной степи. В результате для каждого типа почв был выявлен свой набор видов, за исключением 4 общих для всех исследованных почв форм *Verticillium*, *glaucum*, *Mucor racemosus*, *Monosporium* sp., *Stysanus stemonites*. Было подтверждено также наблюдение Вакмана о преобладании грибов из родов *Penicillium* и *Mucor* в северных почвах и рода *Aspergillus* — в южных.

Продолжением этих исследований является работа А. Рихтера и А. Вернера (1931), где приводятся материалы по количеству грибных зачатков и основным видам грибов в черноземах, каштановых и светло-каштановых почвах Поволжья. Далее в обстоятельной работе Л. И. Курсанова и Т. Н. Шкляр (1938) приводятся результаты изучения состава грибов дерново-подзолистых почв Подмосковья и красноземов в районе Батуми в связи с их активностью в разложении клетчатки. Показано, что почвы Подмосковья и батумские почвы имеют ряд общих видов, но по большинству видов различаются между собой. Общие для 2 типов почв виды *Trichoderma lignorum* и некоторые виды *Penicillium* обладают различной активностью к разложению клетчатки. Грибы из батумских красноземов обладали более высокой целлюлолитической активностью.

Эти работы можно рассматривать как первую попытку охарактеризовать грибную флору почвы. Они ставили своей целью, с одной стороны, подтвердить существование постоянной грибной флоры почвы и выявить наиболее характерные для разных почв виды грибов. Было показано, что почва — не только место резервации грибных зародышей, которые попадают туда случайно, и где споры их сохраняются до времени прорастания после попадания на благоприятный субстрат, но это естественная их среда обитания, где они осуществляют активную деятельность. Во-вторых, насколько характерна и специфична грибная флора разных типов почв, каковы различия в составе грибной флоры в различных почвенных условиях и растительных ассоциациях.

К сожалению, работы на первых этапах проводились в отрыве от систематических почвенных исследований, поэтому и не содержали достаточной характеристики почвенных условий и анализа

биологических факторов. Таким образом, экологического подхода, в современном понимании, в них не было осуществлено. Тем не менее работы имели определенное положительное значение, так как дали возможность судить о существовании в почве постоянной, только ей присущей флоры грибов и дали некоторое представление о наборе видов грибов, встречающихся в почве, а также о различии в составе видов в разных почвах.

Следующая, более поздняя серия работ характеризуется изучением грибов в зависимости от конкретных экологических условий. Первой из них следует упомянуть работу Варкупа (Warcup, 1951), который сделал попытку связать изменение состава грибов с направленностью почвообразовательного процесса, в частности выяснить изменение состава грибов при развитии подзолообразовательного процесса от карбонатных к подзолистым почвам. Он изучал видовой состав грибов в почвах различной стадии оподзоливания. Были взяты почвы, сформированные на меловой гальке и интергляциальном песке с различной глубиной залегания известняков, следовательно с различной степенью карбонатности и величиной рН. При расположении известняков близко к поверхности почвы имели высокое содержание карбоната кальция и высокое значение рН. По мере увеличения глубины залегания известняков снижалась насыщенность поглощающего комплекса основаниями и уменьшалось значение рН. При отсутствии известняков формировался типичный подзол. Варкуп установил, что почвы, имеющие крайние значения рН, бедны грибной флорой. Наибольшее количество грибов было найдено в кислых дерново-подзолистых почвах, имеющих высокую кислотность на поверхности и щелочность глубоких слоев. Также богаты грибами почвы с рН, близким к нейтральному. В щелочных почвах содержится значительное число грибов, при этом в них наблюдается наибольшее разнообразие видов. Ряд видов был выделен только из щелочных почв, среди них *Fusarium sambucinum*, *Penicillium luteum*, *Tielavia* sp. При развитии подзолообразовательного процесса появляются виды, характерные только для этих почв (*Penicillium janthinellum*, *P. frequentans*, *P. terlikowskii*, *Mucor ramannianus*). Таким образом, с изменением почвообразовательного процесса изменяется и набор видов грибов, характеризующий процесс. Варкуп показал, что одни виды грибов встречаются только в верхних горизонтах почв (*Mortierella*), другие же (*Mucor*) распространяются на большую глубину. Возможно, это связано с тем, что эти грибы имеют очень низкую потребность в углероде, чем и объясняется их глубокое проникновение в нижележащие, бедные гумусом горизонты. При этом грибы в почве находятся как в виде спор, так и в виде мицелия.

Такой же подход осуществлен в работе Торнтона (Thornton, 1956), который проследил изменение состава почвенных грибов в связи с оподзоливанием бурой почвы и сменой растительности. Бурые почвы под дубом в связи с развитием вереска подверга-

лись оподзоливанию, изменялись опад, кислотность почвы и видовой состав почвенных грибов.

Далее эти исследования получили развитие в работах Кендрика, Паркинсона, Бургеса, Саксена и др. (Kendrik, 1958; Parkinson, 1960; Burges, 1967; Saksena, 1967).

Продолжением исследований по экологии почвенных грибов у нас в стране являются работы З. Э. Беккер (1963), Т. П. Сизовой (1953), А. Г. Романковой (1954), Т. П. Супрун (1958), Е. С. Лисиной-Кулик (1969) и т. д. По систематике почвенных грибов известны работы М. А. Литвинова (1967). В работах Г. П. Сизовой, З. Э. Беккер и Т. П. Супрун особое внимание уделяется растительности как экологическому фактору, формирующему микрофлору, рассматриваются различные типы растительных ассоциаций и характерный для той или иной растительной ассоциации состав почвенных грибов. Вскрываются взаимоотношения почвенных грибов с ризосферой растений.

Вышеперечисленные работы в большой или меньшей степени характеризуют экологическое направление в почвенной микологии, т. е. зависимость развития определенных видов грибов от отдельных экологических факторов (типа почвы, характера почвообразовательного процесса и растительности и т. д.).

Однако существуют и несколько иные подходы к экологии микроорганизмов, в том числе и грибов. Вопросы экологии грибов рассматриваются с более общих позиций, а грибы оцениваются как составные компоненты экосистемы. Экология грибов изучается с точки зрения их трофических связей и, следовательно, смены видов в экосистеме. На основании различного отношения к субстрату грибы разделяются на экологические группы, сменяющие друг друга по мере разложения субстрата, которые занимают определенные экологические ниши (Garret, 1970; Частухин, 1969; Judson, 1968; и др.).

В настоящее время это является основой для более глубокого изучения экологии грибов на основе анализа самых разнообразных морфологических, физиолого-биохимических свойств организмов, определяющих их экологию, которые позволяют им нормально существовать в данной среде.

В содержание экологии почвенных грибов входит также изучение формы существования их в почве (мицелий, споры, органы пороношения, цикл развития соотношения их), в зависимости от субстрата, влажности, температуры, времени года и т. д. (Chesters, 1948; Thornton, 1952; La-Touch, 1948; и т. д.).

К вопросам экологии грибов относится и характер взаимоотношений грибов с другими организмами, обитающими в почве: паразитизм, симбиоз, антагонизм. Вопросы, связанные с паразитизмом, целесообразнее рассматривать в руководствах по фитопатологии. Изучение симбиотических взаимоотношений грибов с растениями, в частности микориз, антагонизм почвенных грибов

между собой и высшими растениями, может являться предметом почвенной микологии.

Таким образом, изучение экологии грибов на разных уровнях — один из основных вопросов почвенной микологии.

Существенное место в почвенной микологии занимает изучение роли грибов в круговороте веществ, в частности превращение грибами органического вещества, поступающего в почву, в первую очередь растительного опада как в целом, так и отдельных его компонентов, главным образом клетчатки, лигнина и пектиновых веществ (Частухин, 1969, Lindeberg, 1955, и др.). В последнее время изучаются ферментные комплексы, с помощью которых осуществляется этот процесс на разных стадиях разложения. Делаются попытки раскрыть пути биохимического превращения лигнина, последовательность стадий его превращения (McLaren, 1967; Norgans, 1967).

Большой и серьезный вопрос почвенной микологии, представляющий собой целую проблему, составляет изучение образования грибами специфических веществ гумуса в связи со способностью грибов образовывать в процессе обмена сложные циклические соединения, имеющие темную окраску и азот гетероциклов в своем составе (Küster, 1952; Беккер, 1963; Flaig, 1965; Laatsch, 1952; Plotho, 1950; Haider a. Martin, 1970; и др.).

Следствие участия грибов в гумусообразовании — создание структуры почвы.

Специальный и совершенно новый вопрос почвенной микологии представляет собой изучение биологически активных веществ почвенных грибов: антибиотиков, токсинов, стимуляторов роста, их образование и активность в почве, длительность сохранения, адсорбция и инактивация, влияние на свойства почвы и жизнедеятельность почвенных организмов.

Таким образом, почвенная микология рассматривает широкий и разнообразный круг вопросов.

Часть I

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О ГРИБАХ

Глава I

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ СТРОЕНИЯ ГРИБОВ

Грибы — большая гетерогенная группа гетеротрофных организмов, одноклеточных или многоклеточных, но без дифференциации на органы с соответствующими характерными для них органами. Среди них есть сапрофиты, паразиты на растениях и животных, и симбионты.

Все грибы, за немногими исключениями, имеют мицелиальное строение, т. е. их вегетативное тело (таллом) состоит из мицелия или грибницы, которая представляет собой систему ветвящихся нитей (гиф), пронизывающих субстрат и имеющих с ним большую поверхность соприкосновения, через которую осуществляется адсорбция питательных веществ.

Грибы — неподвижные организмы, подвижными бывают только дельные стадии в цикле развития. Все грибы лишены хлорофилла, поэтому необходимое условие их существования — наличие органического углерода.

В настоящее время установлены два фундаментально различных типа клеток всех существующих организмов, отражающих эволюционный уровень эволюции: прокариотный и эукариотный. Прокариотные организмы характеризуются отсутствием ядерной оболочки. Основные признаки эукариотных организмов — ядерная мембрана и сильно развитая система внутренних мембран (эндоплазматический ретикулум), аппарат Гольджи, ограниченные мембранами органеллы (митохондрии, лизосомы). Грибы — эукариотные организмы, так как имеют ядерную мембрану и хорошо развитые мембранные структуры.

Мицелий грибов либо одноклеточный (ценоцитный) и тогда представляет собой единую громадную клетку, либо разделен на клетки.

Клеточная стенка. Клетка грибного мицелия за немногими исключениями всегда одета ригидной оболочкой, что определяет ее устойчивую форму. Оболочка состоит из клеточной стенки, капсулы, которая представляет собой слизистый слой вокруг гифы и не всегда образуется, различных выделений. Основу клеточной оболочки составляет клеточная стенка. Она представляет собой плотную упругую полимерную структуру, которая несет опорно-механическую функцию. Кроме того, она выполняет защитную роль, являясь осмотическим барьером. Стенка обладает избирательной проницаемостью для веществ различной химической природы. В ней происходят синтетические процессы. Внутри от клеточной стенки располагается пристенная цитоплазматическая мембрана — плазмолемма, окружающая внутреннюю часть клетки — сферопласт.

Цитоплазматическая мембрана трехслойна и состоит из липопротеидов. Поверхность ее может быть ровной или фестончатой. На цитоплазматической мембране располагаются ферменты инвертазы, кислые фосфатазы, аденозинтрифосфатазы и окислительно-восстановительные ферменты и трансферазы, контролирующие перемещение различных ионов и молекул в клетку (Бирюзова, 1973). Клеточная стенка у грибов состоит на 80—90% из полисахаридов, азотсодержащих и безазотистых. Кроме полисахаридов в клеточной стенке содержатся белки и липиды, а также полифосфаты и неорганические ионы. Есть данные о наличии в клеточной стенке грибов нуклеиновых кислот. У большинства грибов основной полисахарид — хитин и только у грибов класса Oomycetes — целлюлоза. У очень немногих грибов (класс *Hyphochytridiomycetes*) хитин и целлюлоза присутствуют вместе. В качестве дополнительных безазотистых полисахаридов у грибов представлены различные глюканы. Иногда глюканы объединены с протеинами. Наиболее типичный комплекс для клеточной стенки многих грибов — хитин-глюкан.

Для грибов класса Oomycetes характерен комплекс целлюлоза-глюкан, для класса Zygomycetes — хитин-глюкан, хитин-пентозан вместе с хитозаном. У представителей порядка Mucorales этого класса в качестве мономеров гексанов представлены глюкоза и фруктоза, в качестве мономеров пентозанов — ксилоза. У класса Ascomycetes в клеточной стенке содержатся галактоза и галактозамин, у класса Basidiomycetes в качестве мономеров полисахаридов выступают ксилоза, фруктоза и глюкуроновая кислота. Иногда присутствуют небольшие количества рамнозы, рибозы, арабинозы (Bartnicki-Garcia, 1968).

Хитин и целлюлоза придают клеточной стенке фибриллярное строение, микрофибриллы этих полисахаридов сцементированы аморфными веществами, в качестве которых выступают белки, безазотистые полисахариды и липиды.

Наличие фибриллярного строения установлено методом дифракции рентгеновских лучей и с помощью электронной микроскопии. Диаметр микрофибрилл составляет 250 А. Чаще всего микрофибриллы располагаются в 2 слоя, идущих в разных направлениях, что придает клеточной стенке пластинчатый характер (рис. 1). Внутренний слой ориентирован параллельно главной оси гифы.

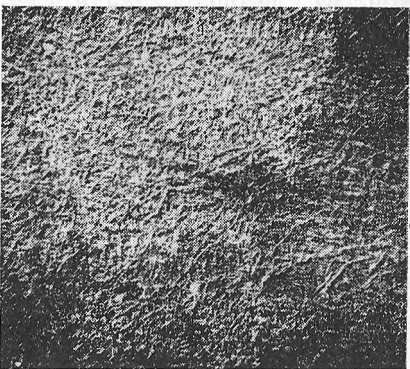


Рис. 1. Часть клеточной стенки гифы *Allomyces macrogynus* (видно фибриллярное строение внутреннего и наружного слоев. Фото Аронсон и Престон)

В протенновой фракции клеточной стенки грибов преобладают дикарбоновые кислоты, обуславливающие их кислую реакцию. Характерна для грибов α -аминоадипиновая кислота. Диаминопимелиновая кислота, характерная для клеточной стенки бактерий, имеет место только у оомицетов; у всех других групп грибов она отсутствует.

Постоянные компоненты клеточной стенки грибов — липиды.

В отличие от липидов цитоплазмы в клеточной стенке они представлены в основном насыщенными жирными кислотами. В состав клеточной стенки входит также РНК в количестве 1% от сухого веса стенки и некоторые ферменты, при участии которых идет ее наращивание в длину. В наружных частях клеточной стенки нередко откладываются пигменты — меланины, представляющие собой полимерные соединения с большим молекулярным весом. Меланины составляют 2—3% от сухого веса клетки. Меланин распределяется по клеточной стенке, в основном локализуется во внешних ее частях. Частично он объединяется с ее хитиновой фракцией. Содержание меланина составляет от 16,3 до 18,2% от сухого веса клеточной стенки.

Мембранные структуры и цитоплазматический матрикс. Внутреннее содержимое клетки можно разделить на компоненты мембранной системы и цитоплазматический матрикс с различными включениями.

Мембранная система делит клетку на «отсеки», в которых замкнуты отдельные участки жидкой фазы, представляющие собой цитоплазматический матрикс — среду для клеточных орга-

целла — ядра, митохондрий, рибосом, лизосом и состоит из белковых макромолекул в разной стадии агрегации.

В цитоплазматическом матриксе находятся цитоплазматические нити, представляющие собой палочковидные структуры 40—50 Å толщины. Иногда эти нити ориентированы в микротрубочки, которые, по-видимому, представляют собой детали механизма движения. Они всегда присутствуют в двигательных органеллах: веретене, кинетосомах, жгутиках.

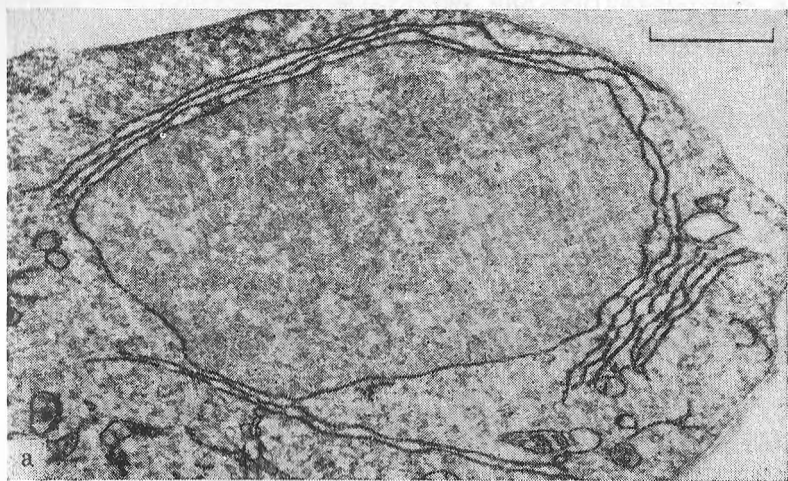


Рис. 2. Ультраструктура грибной клетки. Эндоплазматическая сеть в базидии (фото Лербса)

Жидкая среда цитоплазматического матрикса — цитоплазма, представляющая собой коллоидную фазу различной степени вязкости. В ней содержатся структурные и несвязанные с органоидами ферментные белки, аминокислоты, рибонуклеиновые кислоты, углеводы, липиды и различные низкомолекулярные вещества, а также гранулы запасных веществ различной природы. Цитоплазма осуществляет непосредственную связь между органоидами клеток (Левин, Спекевич, 1971).

У грибов имеется пристенная мембрана и внутренняя система мембран. Цитоплазматическая пристенная мембрана (плазмолемма) составляет единое целое с внутренней системой мембран. Роль мембранной системы многообразна. Она увеличивает поверхность клетки, при участии мембран происходит транспорт веществ и многие метаболические процессы.

Клетке грибов присущи многие структуры мембранной системы, характерные для клетки эукариотных организмов. Грибная клетка имеет сильно развитую систему внутренних мембран —

эндоплазматическую сеть (эндоплазматический ретикулум). Он представляет собой систему канальцев, пузырьков или цистерн. С внутренней стороны они усажены гранулами-рибосомами, хотя рибосомы также содержатся в большом количестве в цитоплазме диффузно. Особенно четко эндоплазматический ретикулум выражен у грибов класса *Basidiomycetes*, у представителей которого цистерны эндоплазматического ретикулума располагаются в непосредственной близости от ядра и окружают его как во много раз сложенные оболочки (рис. 2). Часто в области апикального роста эндоплазматический ретикулум имеет вздутия — везикулы. Возможно, что эти везикулы связаны с процессом роста гиф.

Мембранными структурами клетки является и аппарат Гольджи. Он представляет собой группу пузырьков различного диаметра или дисковидных пластинок — диктисом.

Наилучшим образом аппарат Гольджи изучен у высшего базидиального гриба *Coprinus lagopus*, где он наиболее типичен, но структуры, подобные аппарату Гольджи, обнаружены и у ряда других сумчатых и базидиальных грибов; у грибов класса *Oomycetes* они выявляются не всегда, но описаны у *Pythium debaryanum*, *Phytophthora spp.*, *Peronospora manshurica* и некоторых других. Но у всех грибов аппарат Гольджи не так четко выражен, как у других организмов.

Мембраны аппарата Гольджи морфологически связаны с ядерной мембраной и мембранами эндоплазматического ретикулума. Роль его полифункциональная. Пузырьки аппарата Гольджи — это транспортная структура. Имеются указания на их участие в синтезе клеточной стенки. Известно, что он ответствен за синтез новых мембран.

В цитоплазматическом матриксе грибной клетки имеются и другие мембранные органеллы, характерные для клетки эукариотного организма. В нем находятся типичные митохондрии, которые представляют собой структуры с двойной мембраной. Наружная мембрана митохондрии гладкая, внутренняя — образует выпячивания, называемые кристами (рис. 3), которые увеличивают активную поверхность митохондрий.

Митохондриальные мембраны содержат липиды, представленные главным образом фосфолипидами, которые обеспечивают пространственную организацию мембран.

На митохондриях располагаются многие ферменты, в частности, окислительного фосфорилирования, цепи электронов и др. Ферменты дыхательной цепи составляют 25% белка митохондрий и представляют собой не только функциональные, но и структурные элементы митохондрий. На митохондриях происходит биосинтез самых разнообразных веществ (нуклеиновых кислот, белков, углеводов, липидов).

Митохондрии содержат собственную ДНК, локализованную в определенных зонах, которые можно назвать митохондриальными «нуклеоидами». Поэтому митохондрии являются саморепродуци-

рующимися структурами, а не возникают в клетке *de novo*. В основном митохондрии грибов сходны с таковыми у высших организмов. Некоторые отличия состоят только в том, что у грибов они меньших размеров и представлены иногда сферическими телами, менее регулярными, чем в клетках высших растений. Митохондрии есть у всех грибов.

В цитоплазматическом матриксе присутствуют также лизосомы — органеллы с одинарной мембраной. Лизосомы — производные аппарата Гольджи и представляют собой разнообразные по форме тельца. Они отщуприваются от аппарата Гольджи в виде пузырьков и распределяются по клетке.

Лизосомы выполняют различные функции. В них содержатся протеолитические ферменты, которые осуществляют расщепление белков. Кроме того, лизосомы осуществляют защиту клеток от повреждений: в них отлагаются и расщепляются подлежащие удалению шлаки.

Специфическими характерными элементами грибной клетки являются своеобразные структуры — ломасомы. Они обнаружены в грибах всех классов, а также у красной водоросли и в мезофильных клетках иненицы. Они представляют собой образования в виде пузырьков, возникающие

между клеточной стенкой и плазматической мембраной в результате отслоения мембраны от стенки и могут быть обнаружены в любой части стенки, включая септу. Функции ломасом не достаточно ясны (Ainsworth, Sussman, 1965).

В грибной клетке содержатся вакуоли, как хорошо различные структуры, которые часто локализуются около клеточной стенки. Вакуоли отсутствуют или их мало в апикальной части гифы, но появляются в более старой части и число их увеличивается с возрастом.

Вакуоли имеют двойное происхождение. Это или производные эндоплазматического ретикулума, или аппарата Гольджи. По-видимому, и в функциональном отношении эти структуры отличаются друг от друга. Вакуоли, производные эндоплазматического ретикулума, содержат запасные вещества клетки. Вакуоли, проис-

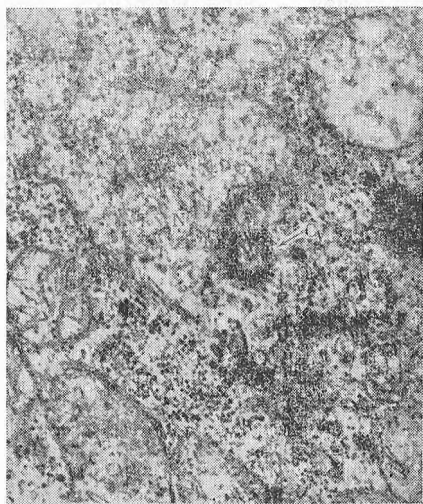


Рис. 3. Ультраструктура грибной клетки (по Айнсворт): N — ядро с двойной мембраной; C — ядрышко

шедшие от аппарата Гольджи, представляют собой структуры, аккумулирующие чужеродные токсические вещества.

Вакуоли связаны с разделительными мембранами и могут передвигаться через поры в септах.

Запасные питательные вещества, которые содержат вакуоли, в основном волютин, липиды и гликоген (см. рис. 3).

Волютин, или метахроматин, скапливается в вакуолях в виде коллоидного раствора или в виде гранул. Гранула волютина представляет собой сложный комплекс рибонуклеиновой кислоты, белка и липидов, покрывающий его с периферии. В центре гранулы располагаются кислоторастворимые полифосфаты, связанные с РНК. Гранулы волютина могут быть локализованы также непосредственно в цитоплазме.

Жиры как запасные вещества грибной клетки представлены в основном ненасыщенными жирными кислотами, которые могут находиться в цитоплазме мицелия в виде капель, а также в соединении с фосфатами и белками, образуя фосфолипидные или фосфолипипротеидные гранулы. Гликоген может содержаться как в вакуолях, так и непосредственно в цитоплазме. Кроме запасных веществ вакуоли могут содержать пигменты, различные кристаллы и аморфные вещества, точно не установленной природы. Непосредственно в цитоплазме содержатся глобулы липидов, включающие пигменты, такие, как каротиноиды и др., гранулы волютина, метафосфатов, гликогена. Гифа содержит кристаллы Са и другие кристаллы неизвестной природы, а иногда бывает ими инкрустирована.

Ядро. Основная клеточная структура любого организма — ядро. Оно осуществляет генетическую, формативную и метаболическую функцию, контролируя дифференцировку клетки, синтез белка, липопротеидов и другие обменные процессы, а также размножение, синтез клеточных структур *de novo*.

Ядро у грибов имеет четкие границы, определяемые двойной мембраной. Оно содержит ядрышко и хромосомы. Покоящиеся ядра грибов окружены мембраной обычного вида, которая достаточно отчетливо видна на электронных снимках (см. рис. 3). Ядерная мембрана имеет поры, осуществляющие перенос макромолекул из ядра в цитоплазму. После фиксации хроматин покоящихся ядер обычно нежно или грубо гранулирован и имеет нитчатое строение. Большую часть времени он не организован в хромосомы и образует так называемую хроматиновую сеть. Покоящееся ядро обычно содержит одно относительно большое ядрышко. У многих грибов ядрышки играют определенную роль при митозе. Участие ядрышка в митозе известно для грибов классов *Oomycetes* и *Zygomycetes*: *Mucor*, *Phycomyces*, *Saprolegnia*, *Basidiobolus* и др. У грибов этих родов ядрышко удлиняется при делении и разделяется между дочерними ядрами.

К моменту деления ядра хроматин организуется в хромосомы. Происходит уплотнение и скручивание хроматиновых нитей. Хро-

хромосомы, как у всех эукариотных организмов, состоят из ДНК и гистонов. Число гаплоидных хромосом у грибов зависит от вида организма, но никогда не бывает меньше 2. Обычно оно варьирует от 3 до 28 и чаще бывает равно 8. Размеры ядер грибов находятся в пределах 1—3 мкм, но в отдельных случаях достигают 20—25 мкм. В вегетативных гифах они меньше, в репродуктивных органах — несколько больше. В вегетативном мицелии по мере роста и деления клеток преимущественно осуществляется митотическое деление ядра, при репродукции (образовании гамет и прорастании спор) имеет место мейоз. Размеры ядер в вегетативных гифах лежат на пределе видимости светового микроскопа, поэтому наличие классического митоза у них при делении все еще дискутируется. У многих грибов ядра аморфны и вытянуты. В электронном микроскопе для ядер сумчатого гриба из рода *Gordiceps* показано, что деление начинается с инвагинации внутренней ядерной мембраны и дальнейшего разделения нуклеоплазмы в субъединицы, так называемые кариомы. Такой способ деления называется кариохоризис.

ДЕЛЕНИЕ ЯДРА

Митотическое деление ядра. Ряд работ свидетельствует о том, что у грибов имеются различные формы митоза, несходные с хорошо известными. Этим грибы отличаются от истинно эукариотических организмов. Наряду с этим некоторые виды грибов имеют все стадии, характерные для этого способа деления. В частности, классическим примером такого деления могут служить гриб из рода *Basidiobolus* (рис. 4). Он относится к классу Zygomycetes, порядку Entomophthorales семейства Basidiobolaceae, имеет как исключение для этого класса грибов постоянные септы и строго одностерные клетки. При этом ядра очень крупные, достигают 25 мкм (Robinow, 1963).

Деление ядра в клетке эукариотных организмов представляет собой единый непрерывный процесс, но условно принято разделить его на главные четыре стадии. Все стадии деления ядра хорошо описаны цитологически особенно у высших организмов, но их пока еще нельзя связать с метаболическими или молекулярными процессами. Эти стадии, которые также хорошо наблюдаются у *Basidiobolus*, следующие.

1. Профаза — обособление хроматиновой нити в хромосомы, уплотнение и скручивание нитей.

2. Метафаза — концентрация хромосом в центре ядра с образованием метафазной пластинки.

3. Анафаза — на этой стадии происходит разделение двойной спирали ДНК хромосом с последующей саморепродукцией и расхождением таких хромосом к полюсам (см. рис. 4).

4. Телофаза — обособление разделившихся ядер с образова-

нием собственной оболочки (см. рис. 4). Расхождение хромосом к полюсам происходит у *Basidiobolus* так же, как у высших орга-

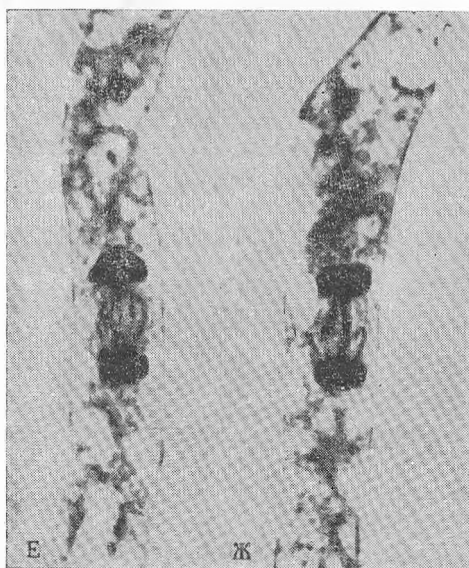
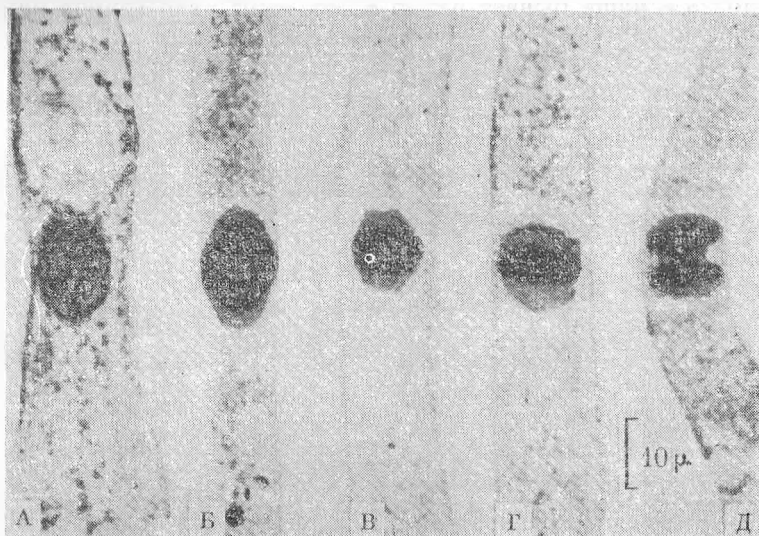


Рис. 4. Стадии митоза ядра *Basidiobolus ranarum*: А — интерфазное ядро; Б — ранняя профаза; В — поздняя профаза; Г — метафаза; Д — анафаза; Е, Ж — поздняя анафаза, видно веретено, (фото Робинсу)

низмов при участии веретена, которое обнаружено при митозе и у базидиальных грибов *Polystictus* и *Schizophillum*.

Веретено — особая структура, образующаяся в клетке при делении ядра. Она состоит из цитоплазматических нитей, имеющих вид микротрубочек, находящихся в цитоплазматическом матриксе, о котором говорилось выше. Микротрубочки веретена взаимодействуют с определенными участками хромосом — центромерами, в результате чего происходит расхождение хромосом.

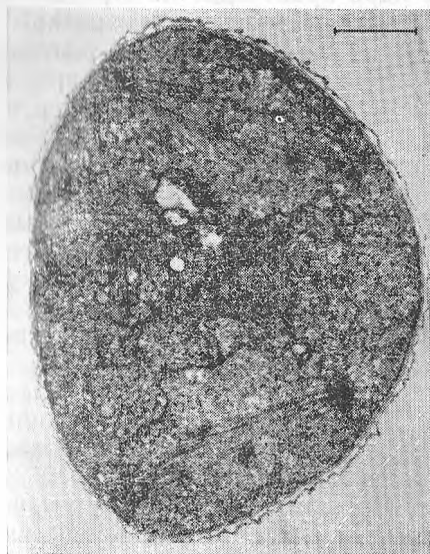


Рис. 5. Мейотическое деление ядра в базидии *Coprinus radiatus*, видно веретено и центриоли (фото Лербса)

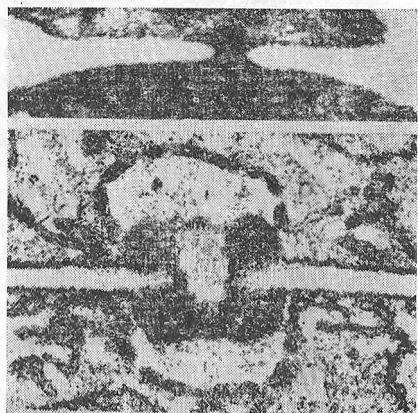


Рис. 6. Строение септы у сумчатых и базидиальных грибов (электронная фотография, сверху — септа сумчатых; внизу — септа базидиальных грибов (по Айнсворт)

В формировании веретена принимают участие особые структуры — центриоли, которые располагаются на обоих полюсах митотического веретена (рис. 5). Центриоли могут перемещаться к поверхностной мембране клетки, образуя здесь базальные тельца или кинетосомы в зооспорах грибов.

У большинства грибов поведение хромосом при митозе имеет следующие определенные отличия от типичного: 1) малое сродство соматических грибных хромосом к обычным покраскам, что говорит об их несколько ином составе; 2) своеобразные ассоциации хромосом в метафазе, отсутствие типичной метафазной пластинки и линейное расположение хромосом, так называемое расположение дугом; 3) отсутствие веретена. Не имеют веретена при митотическом делении виды грибов *Conidiobolus*, *Neurospora*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Helminthosporium*.

У большинства грибов имеет место так называемый эндомитоз, т. е. все стадии ядерного митотического деления проходят внутри ядерной оболочки, что также отличает их от истинных эукариотов. Оболочка исчезает только к концу телофазы. Фрагментация ядерной оболочки и ее исчезновение в профазе имеет место только у базидиомицетов (Robinow, 1963).

Мейотическое деление. Для грибов характерно наличие мейоза в цикле развития, т. е. деление ядра происходит не с разделением ДНК хромосом и их последующей достройкой, а с расхождением и, следовательно, с редукцией числа хромосом, в результате которого восстанавливается гаплоидный набор, характерный для жизненного цикла грибов. Мейотическое деление ядер у грибов наступает часто вслед за слиянием ядер и образованием диплоидной зиготы. Образованию зиготы и слиянию ядер у грибов предшествуют различные формы полового процесса или парасексуальный цикл. В протекании мейоза у грибов нет существенных отличий от других организмов. Имеются отличия только второстепенного порядка. У некоторых грибов из-за малых размеров ядер мало данных о мейозе и не всегда можно установить, на какой стадии жизненного цикла он происходит, хотя в большинстве случаев он происходит при прорастании зиготы.

Самые основные начальные работы по мейозу у грибов были сделаны Гарпером (Harper, 1895). Его описание и иллюстрации мейоза стали классическими. Новые работы 50—60-х годов Мак Клинтонка (McClintok, 1945) и Синглтона (Singleton, 1953) подтвердили прежние наблюдения Гарпера. Среди Ascomycetes наилучшим образом в этом отношении изучены группы пиреномицетов и дискомицетов, особенно *Neurospora crassa*.

Перед мейозом у *N. crassa* происходит кариогамия, т. е. слияние ядер в одно ядро, в результате чего образовавшееся после слияния ядро содержит двойной набор хромосом. Хромосомы в это время находятся в деспирализованном состоянии.

Вскоре после слияния ядер два ядрышка сливаются в одно большое, в то время как хромосомы находятся еще некоторое время в двух отдельных группах.

В профазе мейоза ядро достигает самых больших размеров при наличии довольно малых размеров хромосом и веретена. Ядерная мембрана при мейозе в отличие от митотического деления обычно дегенерирует к концу профазы. Ядрышки также исчезают к концу профазы или несколько позднее.

Далее профазы характеризуется тем, что хромосомы собираются вместе в хорошо красящееся пятно на ядерной мембране, которое Гарпер назвал «центральной телом» (central body). В конце профазы хромосомы обособляются и сильно сокращаются. Затем наступает стадия метафазы. В этой стадии имеет место наибольшее сокращение хромосом, когда наиболее длинная хромосома *Neurospora crassa* имеет длину 1,7 мкм.

В метафазе мейоза хромосомы, так же как и при митозе, у

грибов не всегда слагаются в четкую метафазную пластинку; они могут быть и беспорядочно расположенными, но чаще собираются в центральной части. На этой стадии происходит спирализация хромосом и имеет место кроссинговер, когда парные хромосомы спирально закручиваются одна вокруг другой и осуществляется обмен отдельными гомологичными участками. В результате происходит перераспределение наследственного материала во вновь образующихся ядрах.

В метафазе или в поздней профазе ядерная мембрана разрушается. В это время ядрышко, которое удваивается в размере, дегенерирует в ядре или позднее в цитоплазме, где оно отделяется от ядра. Затем происходит расхождение хромосом при участии веретена, что характеризует собой стадию анафазы. При этом хромосомы начинают удлиняться, достигая максимума в размере, который у *Neurospora crassa* составляет 22,4 мкм.

Ядро вступает в стадию телофазы. В это время и последующую интерфазу ядрышко снова появляется и дегенерирует к следующему делению. В течение телофазы происходит восстановление ядерной мембраны.

ГЕТЕРОКАРИОЗИС У ГРИБОВ

Грибы характеризуются особым свойством — наличием разнокачественных ядер у одного индивидуума. Среди них могут находиться ядра как одного и того же генотипа, так и разных. Часть из них может быть гаплоидной, часть диплоидной.

Такое явление существования различного рода ядер у одного индивидуума и носит название гетерокариозиса, а индивидуум, обладающий такими ядрами, называется гетерокарионтом. Мицелий у гетерокарионтов можно рассматривать как интегрированный организм, как популяцию ядер.

Гетерокариозис возникает в грибном талломе следующими путями.

1. При прорастании гетерокариотической споры, которая затем дает гетерокариотический мицелий.

2. В результате образования анастомозов вегетативных гиф с различной генетической основой. При этом неродственные ядра с различной генетической информацией поступают в мицелий, размножаются там и распределяются по мицелию.

3. При мутациях в многоядерных, гомакариотических структурах с постепенным перевиванием, размножением и распространением мутантных ядер среди дикого типа ядер. При этом мутируют не все ядра, а только одно или несколько ядер, поэтому в цитоплазме одной клетки создаются различные отношения между доминантными и рецессивными генами.

Если у диплоидных организмов отношения между аллелями, т. е. генами со взаимоисключающими признаками, могут быть только трех вариантов (2 : 0, 1 : 1, 0 : 2), то у грибов-гетерока-

рионтов процентное отношение аллелей с доминантными и рецессивными признаками может варьировать от 0 до 100%, так как могут быть самые различные соотношения ядер, несущих те или иные признаки в хромосомах.

4. Как естественное следствие обмена генетическим материалом при слиянии отдельных ядер и образовании диплоидов, так же как и при половом процессе, когда сначала происходит объединение ядер с различной наследственной информацией, а затем их многократное деление.

Таким образом, в гетерокариотном мицелии возможно пять типов ядер: 2 типа гаплоидов, 2 типа гомозиготных диплоидов и гетерозиготный диплоид в самых разнообразных соотношениях. Диплоидных ядер в мицелии бывает обычно меньше, чем гаплоидных. По данным Понтекорво (Pontecorvo, 1958) их отношение равно: 1 диплоидное гетерозиготное ядро к 1000 гаплоидным ядрам.

СТРОЕНИЕ ГРИБНОГО МИЦЕЛИЯ

Вегетативное тело грибов представлено мицелием, который состоит из системы ветвящихся нитей, называемых гифами, нарастающих своими концами. Толщина гиф мицелия варьирует от 2 до 30 мкм. Мицелий грибов образуется при прорастании споры сначала в короткую ростковую трубку. Обычно спора прорастает несколькими ростковыми трубками. Далее мицелий гриба растет равномерно во всех направлениях от центральной точки и образует сферическую колонию.

Мицелий грибов может быть без перегородок и с перегородками. Мицелий, гифы которого не имеют септ, представляет собой одну гигантскую клетку и носит название ценоцитного. Индивидуальная клетка септированной гифы может содержать одно, два или много ядер. Последнее имеет место у большинства грибов.

Наличие большого числа ядер в клетке многоклеточного мицелия является результатом того, что образование перегородки между клетками значительно отстает от деления ядер. Сначала в клетке происходит серия последовательных делений ядер и только затем образуется перегородка. Перегородки всегда есть у аскомицетов и базидиомицетов. Большинство грибов из фикомицетов не имеют перегородок. Септы у них образуются или при формировании репродуктивных структур, или при повреждении гифы. Только 2 семейства порядка Mucorales, выделенные Бенжамином Benjamin, 1959), семейства Dimargaritaceae и Kicxellaceae имеют регулярные перегородки довольно сложного строения, а также представители порядка Entomophthorales.

У всех грибов с септированным мицелием перегородки образуются одним и тем же путем. Формирование септы происходит из внутренних слоев клеточной стенки гифы и протекает от периферии к центру одновременно с двух сторон внутрь гифы. Сначала

происходит инвагинация цитоплазматической мембраны внутрь клетки. Далее в эти выросты поступает материал новообразующейся клеточной стенки. У аскомицетов септа сужается к центру и образует кольцо, внутри которого возникает пора. Это единственная центральная пора, через которую происходит сообщение цитоплазмы между клетками и миграция ядер (рис. 6).

Септы у базидиомицетов имеют более сложное строение. Они образуются также из внутренних слоев боковой клеточной стенки и растут центропетально от периферии к центру. В центре гифы эти отростки вздуваются, образуя широкие лопасти, окружающие пору, называемую дольпорой. Септа и обе лопасти вокруг поры окружаются мембраной эндоплазматического ретикулула. Вокруг поры мембрана образует колпачок, называемый парентосомой. Парентосома вся перфорирована мелкими отверстиями, достаточными для сообщения цитоплазмы между клетками, однако обмен ядрами через эти отверстия затруднен. Иногда пора бывает закрыта особым образованием из электронноплотного материала, так называемой пробкой (см. рис. 6). Предполагалось, что такое строение септ характерно только для класса базидиомицетов и является наряду с базидией их отличительной чертой. Однако в настоящее время сложно устроенные поры обнаружены и у других грибов, не относящихся к классу базидиомицетов. В частности, грибы

Piptocephalis, *Dispira*, *Linderina pennispora* порядка *Mucorales*, а также недавно описанный род сумчатых грибов *Ambrosiazymae* имеют пробку в порах: Септы с пробками имеет и сумчатый гриб *Sporormia australis*, у которого такие септы образуются только между клетками аскогенных гиф и крючка (см. стр. 61).

Мицелий всех грибов имеет хорошо выраженный верхушечный рост, т. е. включение новых пластических веществ в мицелий происходит только в апикальной области (рис. 7). Это наглядно было показано Бургефом (Burgeff, 1924) на развитии спорангия.

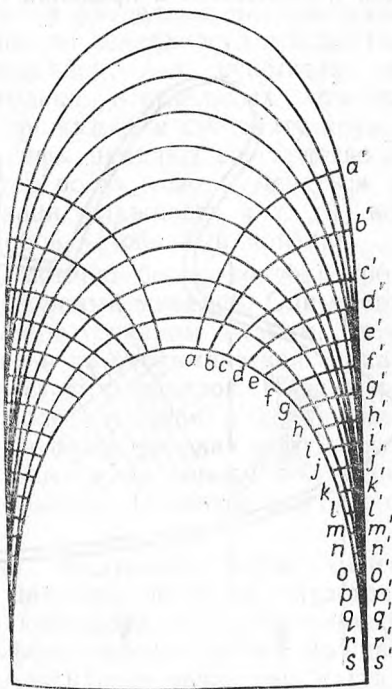


Рис. 7. Диаграмма, иллюстрирующая верхушечный (апикальный) рост гифы. Отношение $a'-b'/a-b$, $b'-c'/b-c$ и т. д. показывает преимущественное увеличение размеров гифы на вершине

Если пометить специальными чернилами точки, находящиеся на равном расстоянии растущего спорангия, то через несколько часов эти точки удлиняются только на вершине, оставаясь без изменения в нижней части спорангия. Таким образом, рост происходит только в зоне под спорангием и осуществляется по спирали.

Скорость роста гифы мицелия может быть несколько различной и находится в пределах от 0,1 до 6 мм/час. Она регулируется

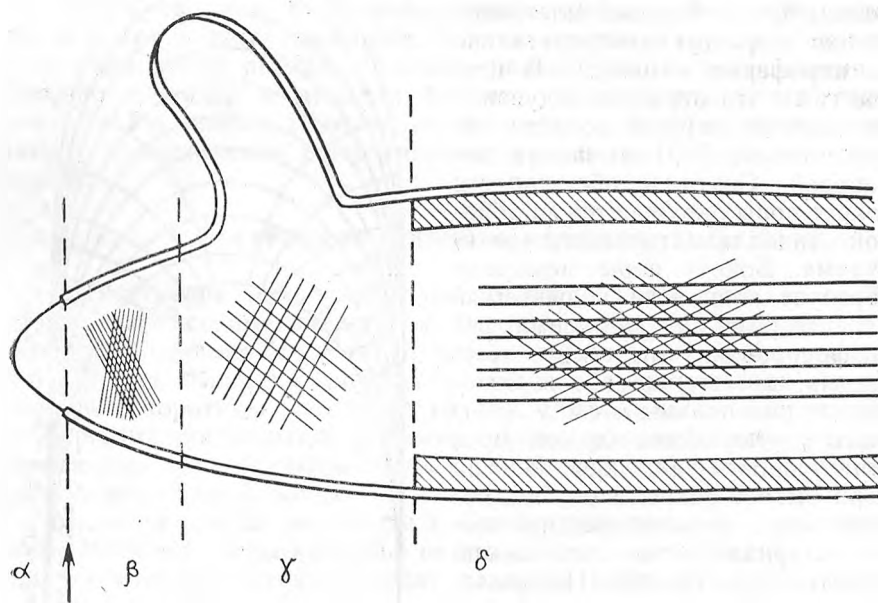


Рис. 8. Дифференциация верхушки гифы на зоны:

α—зона максимальной кривизны; β—зона максимальной синтетической активности; γ—зона растяжения; δ—зона образования ригидной клеточной стенки

в значительной степени скоростью поступления питания и его перемещением к вершине.

При благоприятных условиях гифы гриба *Neurospora crassa* растут со скоростью 100 мкм/мин (6 мм/час). Верхушечная часть гифы размером 100 мкм представляет собой область наиболее активных синтетических процессов, куда быстро перемещаются питательные вещества из более старых частей. Она отделена от более старой сильно вакуолизированной области и на расстоянии 10 мкм от вершины лишена органелл. Эта область характеризуется высоким содержанием РНК и аргинин-тирозин-гистидин содержащими протеинами с SH-группами, но бедна гликогеном.

Верхушечную область гифы в 100 мкм можно разделить еще на несколько зон (рис. 8). Крайняя верхушка гифы (α -зона) — область наибольшей кривизны гифы, за ней лежит β -зона максимального синтеза клеточного материала. Дальше идет γ -зона — очень лабильная зона растяжения. В этой зоне начинается также рост боковых ветвей. И, наконец, δ -зона, где начинается формирование ригидных элементов клеточной стенки (Burnett, 1970).

По характеру роста мицелий грибов разделяют на субстратный, который стелется непосредственно по поверхности субстрата, и воздушный, свободно приподнимающийся над субстратом и плотно соприкасающийся с ним только в отдельных точках. В первом случае колония имеет вид прижатого к субстрату кружка, во втором — приподнимающиеся гифы придают ей сходство с куском ваты. Тот или другой характер роста может меняться в зависимости от условий среды (питания, влажности и т. д.), но для некоторых форм представляет собой устойчивый признак.

Гифы, погруженные в субстрат, обычно более вакуолизированы, содержат больше жира, чем воздушный мицелий. Они часто наддуваются и наполняются резервным материалом, таким, как гликоген или протеин. Они отличаются и по биохимической активности, в частности различной активностью ферментов. Например, активность сукцинат-дегидрогеназы более высокая в воздушном мицелии, а активность β -галактозидазы более высокая в субстратном. У *Neurospora crassa* чувствительный к кислороду β -каротин почти не образуется в воздушном мицелии. Основное место его образования — субстратный мицелий.

У некоторых видов *Aspergillus* воздушные гифы менее чувствительны к окиси углерода и цианиду, но более чувствительны к пониженному содержанию кислорода, чем субстратный мицелий. Это отражает различия в эффективности систем оксидаз или модификации в системе цитохромоксидаз в различных частях мицелия.

Субстратные гифы могут иметь некоторые модификации в виде сильно разветвленных ризоидов (например, у *Rhizopus* spp.), которые несут функцию прикрепления к субстрату и адсорбции питательных веществ. У *Rhizopus* spp. к ним прикрепляются крупные воздушные гифы — столоны.

Характерная особенность мицелия многих базидиальных и небольшого числа сумчатых грибов — пряжки. Это небольшие клеточки, лежащие сбоку от поперечной перегородки. Назначение пряжек будет рассмотрено в разделе о грибах класса Basidiomycetes (стр. 73).

Мицелий многих грибов нередко объединяется в толстые тяжи. Это параллельно идущие гифы, плотно прилегающие друг к другу, имеющие между собой перемычки — анастомозы и часто склеенные ослизненными наружными оболочками. Определенный тип этих тяжей носит название ризоморф. Ризоморфы имеют

некоторую дифференцировку частей, их составляющих. В ризоморфах каждая гифа теряет свою индивидуальность и входит в комплекс гиф, которые имеют более толстый и часто пигментированный наружный покров. Ризоморфы способствуют вегетативному размножению гриба и инфицированию живого растения. Они служат также для сохранения индивидуума при неблагоприятных условиях. С помощью ризоморф грибы могут транспортировать питательные вещества по совершенно бесплодному субстрату.

Некоторые грибы на определенной стадии жизненного цикла образуют еще одно видоизменение мицелия — склероции. Склероции — это тела плотной консистенции, обычно темного цвета или ярко окрашенные, размером от нескольких миллиметров до нескольких десятков сантиметров. Склероции могут образоваться в результате плотного переплетения нитей мицелия и активного его ветвления, создающего подобие ткани. Такая ткань, имеющая место у грибов, в отличие от истинной ткани у высших растений носит название паранектенхимы, или псевдопаренхимы. В то же время иногда они образуются из истинной ткани, возникающей в результате деления клеток мицелия во всех направлениях.

Из псевдопаренхимы у грибов образованы различные типы соматических и репродуктивных структур. Соматические — это строма и склероции. Репродуктивные структуры, сложенные из псевдопаренхимы — различные типы плодовых тел грибов.

Наибольшие из известных склероциев это подземные склероции *Polyporus mylittae*, обитающие в Австралии, размером с человеческую голову, которые весят 15 кг. Их едят аборигены и они известны под названием «black fellow's bread».

При образовании склероциев происходит очень значительная отдача воды мицелием, так что зрелые склероции имеют всего 5—10% воды, в то время как мицелий грибов содержит до 90% воды, но характеризуются большим запасом питательных веществ, в частности содержание жира в них составляет 30%. Склероции также обнаруживают некоторую дифференцировку тканей. Снаружи они покрыты корой из нескольких слоев, обычно пигментированных, внутри — имеют белую сердцевину. Склероции обычно служат организму для перенесения неблагоприятных условий. Они могут оставаться покоящимися долгое время и затем прорастают мицелием или спороношениями после наступления благоприятных условий (Burnett, 1970). Склероции образуются преимущественно на мицелии у некоторых паразитных форм внутри пораженного растения или мумифицируют целые органы, пронизывая мицелием, например, плоды фруктовых деревьев. В этом случае они представляют собой псевдосклероции.

Таким образом, псевдосклероции — это образования, состоящие не только из одного мицелия, но и другого субстрата, каким может быть растительный материал (почва и др.), связанные с помощью мицелия в плотную массу (Ainsworth, Sussman, 1966).

СПОСОБЫ РАЗМНОЖЕНИЯ ГРИБОВ

Грибы имеют разнообразные способы размножения — вегетативное, бесполое и половое. Органы бесполого и полового размножения грибов разнообразны по строению и характеру образования и являются основой для классификации этих организмов.

ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Вегетативное размножение — это размножение без образования каких бы то ни было специализированных органов размножения, чаще всего это размножение отдельными участками мицелия, каждая часть которого способна дать начало новому организму. Это свойство мицелия используется для поддержания роста грибов на искусственных питательных средах путем переноса кусочков мицелия с одной среды на другую. Широко применяемый для размножения высших базидиальных грибов метод тканевой культуры является также примером вегетативного размножения. Этот способ заключается в том, что из кусочка плодового тела, которое представляет собой плотное переплетение мицелия гриба, стерильно вырезается кусочек ткани и помещается на питательную среду. Вегетативным является также размножение, при котором происходит деление одноклеточного организма на две дочерние клетки, или многоклеточного таллома на большое число фрагментов, каждый из которых вырастает в новый индивидуум (фрагментация), а также почкование соматических клеток. При фрагментации гифы предварительно образуют частые перегородки и затем распадаются по ним на отдельные клетки овальной или цилиндрической формы, называемые оидиями, или артроспорами. Если такие клетки до своего разделения покрываются более толстой оболочкой, то они называются хламидоспорами. Они могут быть верхушечными и интеркалярными, образуются одиночно или группами (рис. 9). Далее они также могут подвергаться фрагментации. Некоторые грибы могут образовывать почкующийся мицелий, который может быть определенной стадией в цикле развития.

БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Бесполом размножением называется размножение с образованием специализированных органов, появлению которых не предшествует предварительное слияние клеток или объединение ядер. Половое размножение, напротив, всегда включает предварительное слияние клеток и объединение ядер. Некоторые авторы выделяют вообще только два способа размножения грибов — половой и бесполой, включая в бесполое размножение и вегетативное.

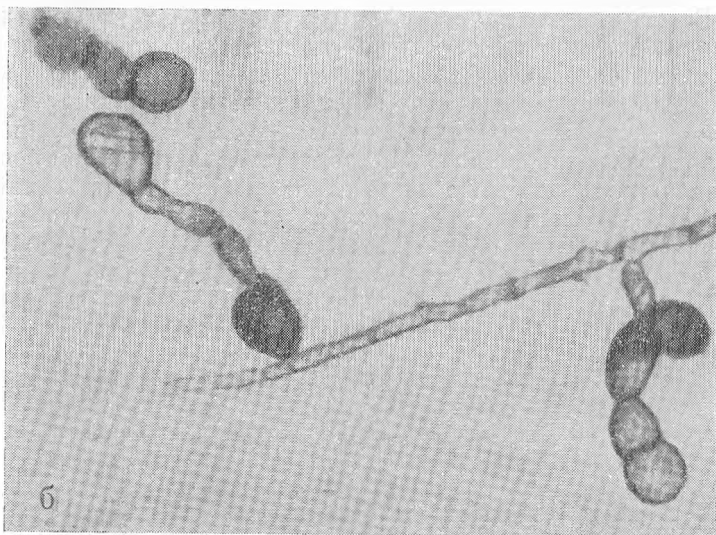
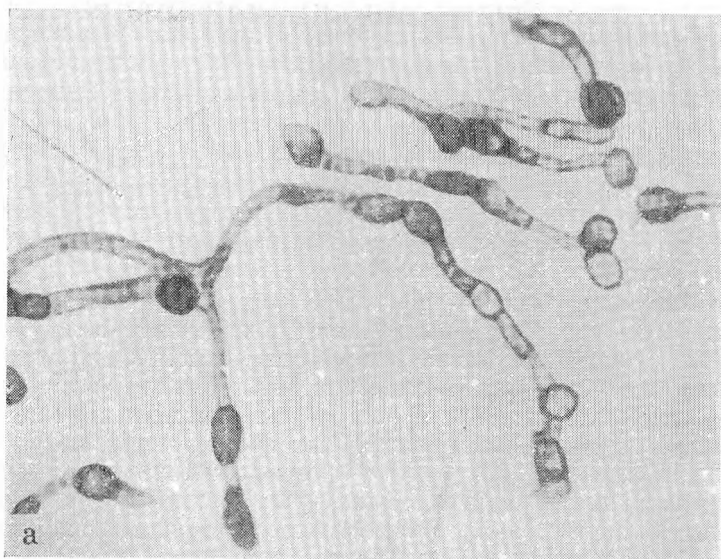


Рис. 9. Хламидоспоры у гриба *Verticillium nigrescens*: а — интеркалярные; б — терминальные (фото Т. Л. Николаевой)

Однако целесообразнее в понятие бесполого размножения включать способ размножения с образованием специализированных репродуктивных органов. У некоторых грибов весь таллом превращается в репродуктивные органы; такие формы называются голокарпическими, но у большинства грибов репродуктивные органы возникают как часть таллома, в то время как оставшаяся часть нормально соматически активна. Такие грибы называются эукарпическими. Бесполой цикл у грибов обычно повторяется несколько раз за сезон, в то время как половой цикл обычно бывает значительно реже.

Наиболее обычный способ бесполого размножения у грибов — размножение посредством спор, образующихся на специализированных органах. Споры грибов очень разнообразны по строению и форме. Они варьируют в цвете от фиолетовых через зеленый, голубой, желтый, оранжевый, красный, коричневый до черного. Варьируют в размерах в очень больших диапазонах. Они очень разнообразны по форме — круглые, овальные, цилиндрические, игловидные, скрученные спиралью, звездчатые и т. д., имеют различное число клеток от одной до мно-

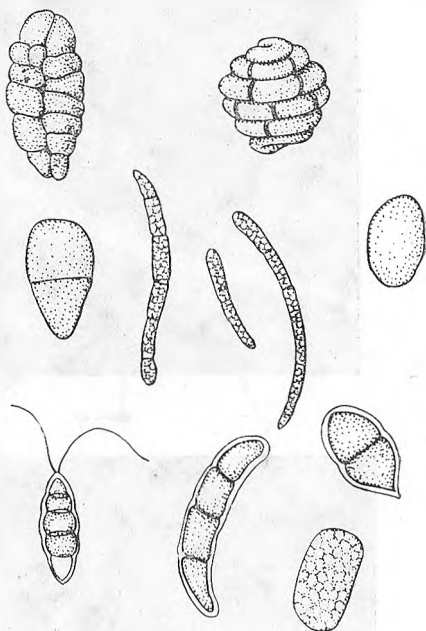


Рис. 10. Различные формы конидий у грибов

гих. Перегородки в клетках могут располагаться поперечно и продольно. Отдельные споры различным способом агрегируются на несущих их репродуктивных органах в цепочках и головках. Некоторые споры могут иметь один или несколько придатков (рис. 10). Поверхность спор также может быть очень разнообразной. Кроме того, споры грибов очень различны по способу их образования. Некоторые грибы образуют только один тип бесполой спор, в то время как другие, по крайней мере, — до четырех видов различных спор.

Бесполое споры у одних грибов образуются в специальных вместилищах — спорангиях и называются спорангиоспоры, у других они образуются открыто на специализированных гифах или на мицелии различным способом и называются конидиями.

Спорангий — закрытое образование, внутреннее содержание которого состоит обычно из многих спор. У мицелиальных форм

грибов спорангий образуется на специализированной гифе, называемой спорангиеносцем. Спорангиеносец может быть неветвящимся, но может ветвиться моноподиально, симподиально или дихотомически. При образовании спорангия вершина гифы пре-

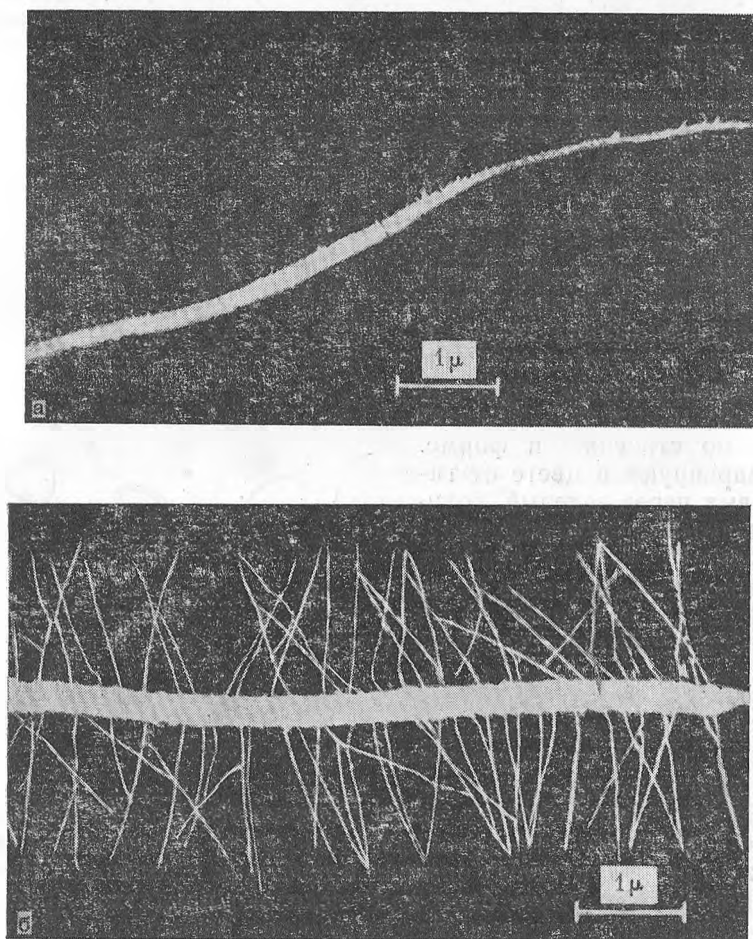


Рис. 11. Типы жгутиков у грибов: а — кнотовидный жгутик у *Synchytrium endobioticum*; б — перистый жгутик у *Phytophthora infestans* (по Айсворт)

кращает расти, слегка вздувается. Спорангиоспоры могут быть подвижными или неподвижными. Подвижные спорангиоспоры называют зооспорами или планоспорами. Неподвижные спорангиоспоры носят название апланоспор. Подвижность зооспор определяется наличием у них жгутиков. Зооспоры грибов снабжены

одним или двумя жгутиками. Жгутики у грибов имеют общий план строения эукариотических организмов, который выражается формулой $9+2$ (девять фибрилл наружных и две внутренние осевые). Такой план строения имеют жгутики зооспор зеленых водо-

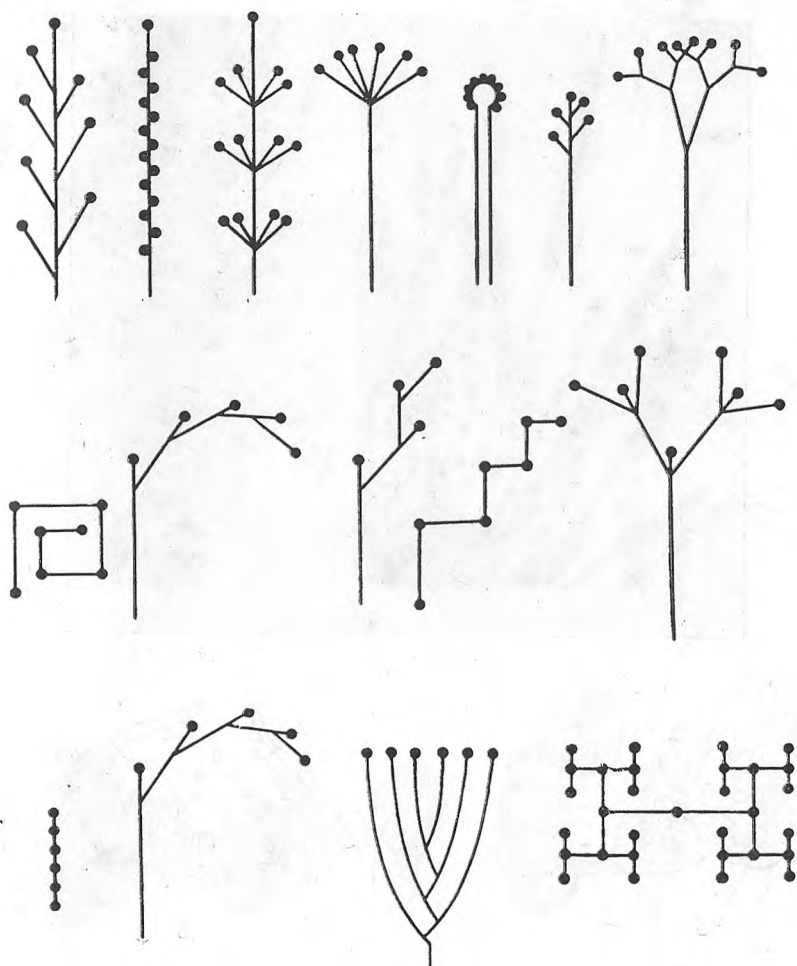
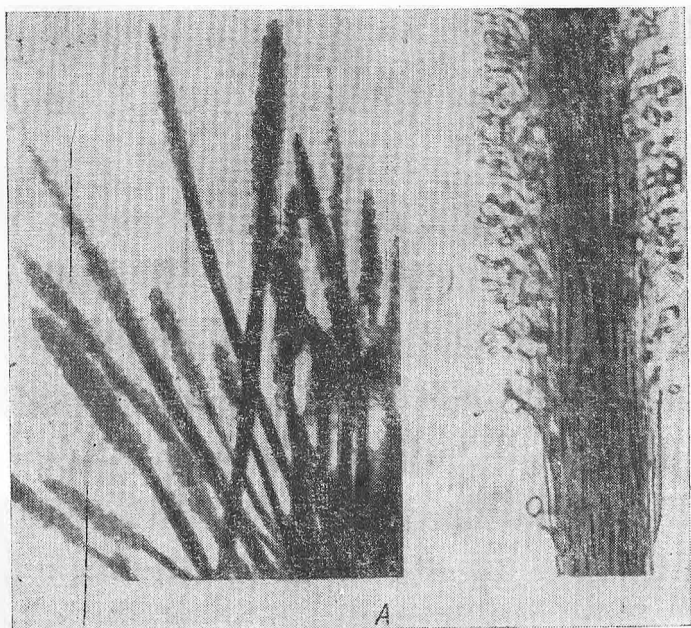


Рис. 12. Схема различных типов ветвления конидиеносцев

рослей, мхов, папоротников, простейших, но он отличается от плана строения жгутиков у бактерий.

Зооспоры грибов имеют два типа жгутиков: жгутики в виде кнута (*wiplash-type*) и жгутики, снабженные придатками, перистые (*tinsel-type*). Жгутик в виде кнута гладкий, не имеет никаких

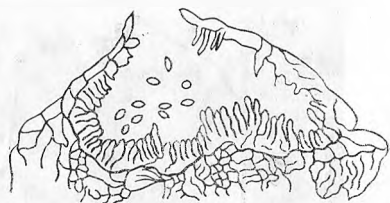
придатков, боковые волоски отсутствуют. Жгутик постепенно утончается к концу, но утончение происходит за счет наружных слоев, но не главной оси. Жгутики с придатками имеют боковые волоски, которые видны только при покраске или в электронный микро-



A



Б



В

Рис. 13. А — коренни у *Stysanus stemonites* (по Литвинову);
 Б — пикниды у *Photopsis*; В — ложе у *Sporonema*

скоп. Волосков больше у вершины и они также утончаются к концу (рис. 11).

Жгутики зооспор прикреплены к базальной грануле клетки — блефаропласту, который связан с ядром с помощью определенного тяжа. Базальный аппарат ядерного происхождения и состоит из хроматиновых тел.

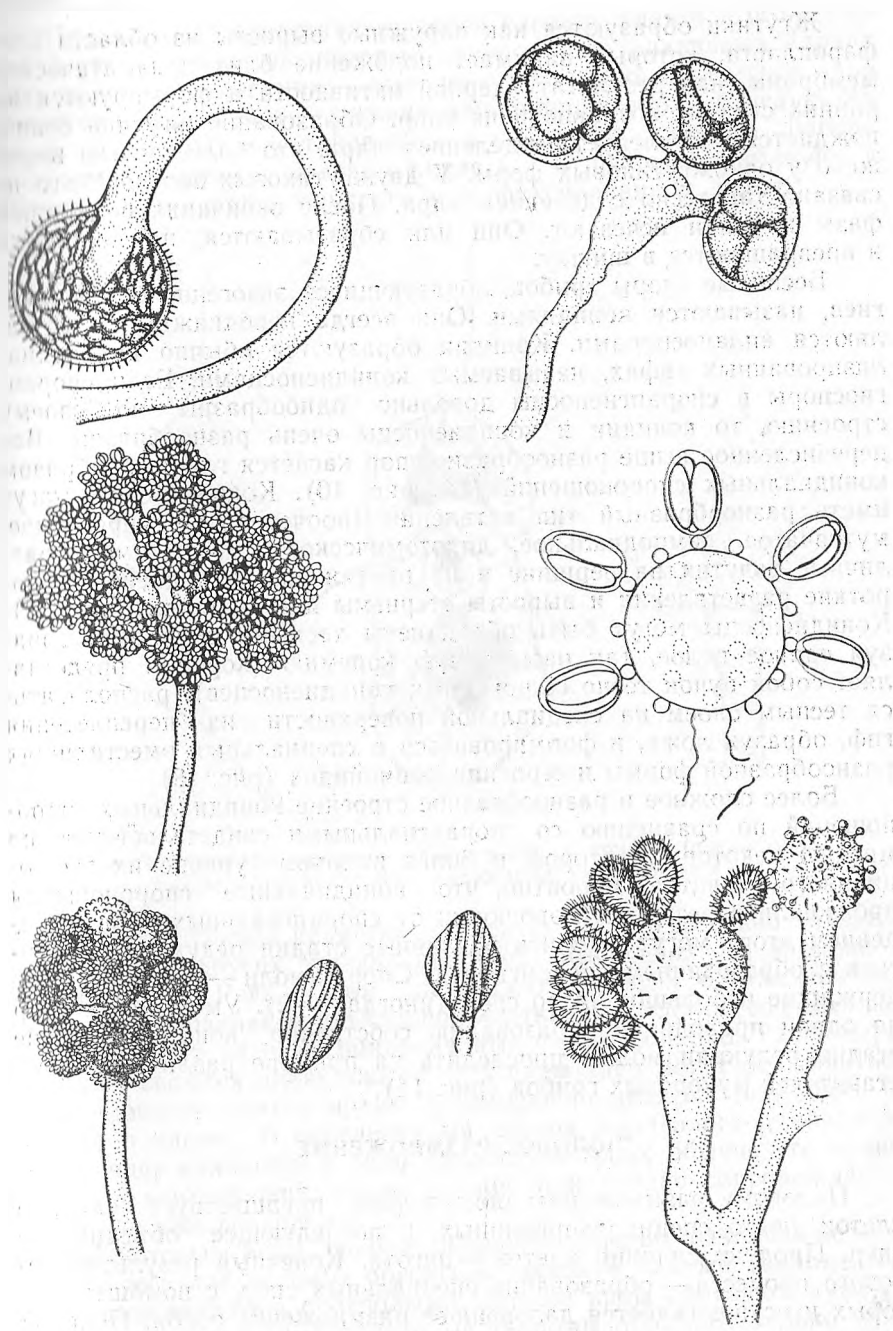


Рис. 14. Спорогний и спорагиоли у различных видов муконовых грибов

Жгутики образуются как наружные выросты из области блефаропласта, который занимает положение близ плазматической мембраны, как результат ядерной активности и формируются на ранних стадиях возникновения спор. Образование жгутика сопровождается или следует за делением ядра, что более четко выражено у одножгутиковых форм. У двужгутиковых зооспор это не связано так тесно с делением ядра. После окончания подвижной фазы жгутики исчезают. Они или сбрасываются, или остаются и превращаются в шишку.

Бесполое споры грибов, образующиеся экзогенно без спорангиев, называются конидиями. Они всегда неподвижны, т. е. являются апланоспорами. Конидии образуются обычно на специализированных гифах, называемых конидиеносцами. Если спорангиоспоры и спорангиеносцы довольно однообразны по своему строению, то конидии и конидиеносцы очень разнообразны. Все перечисленное выше разнообразие спор касается главным образом конидиальных спороношений (см. рис. 10). Конидиеносцы могут иметь разнообразный тип ветвления (поочередное, супротивное, мутовчатое, симподиальное, дихотомическое), могут иметь различные вздутия на вершине и на протяжении конидиеносца, короткие разветвления и выросты стеригмы или фиалиды (рис. 12). Конидиеносцы могут быть объединены тесными группами, образуя единое целое, так называемую коремию (коремия представляет собой пучок тесно сближенных конидиеносцев), располагаться тесным слоем на специальной поверхности из переплетения гиф, образуя ложе, и формироваться в специальных вместилищах разнообразной формы и строения — пикнидах (рис. 13).

Более сложное и разнообразное строение конидиальных спороношений по сравнению со спорангиальными свидетельствует, по мнению некоторых авторов, о более высоком уровне их эволюционного развития. Вероятно, что конидиальные спороношения произошли в результате эволюции от спорангиальных. Подтверждением этого могут служить различные стадии редукции спорангиев с образованием спорангиолей. Спорангиоли — спорангии, содержащие небольшое число спор (иногда 1—2). Уменьшение спор до одной приводит к образованию собственно конидии. Многие стадии редукции можно проследить на примере различных представителей мукоровых грибов (рис. 14).

ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Половому размножению обязательно предшествует слияние клеток, часто специализированных, и последующее объединение ядер. Продукт слияния клеток — зигота. Конечный результат полового процесса — образование специальных спор, с помощью которых и осуществляется дальнейшее размножение особи. Половой процесс состоит из трех стадий: плазмогамии, кариогамии и мейоза.

Плазмогамия представляет собой слияние клеток и объединение двух протопластов, которые приносят два различных ядра в одну клетку. Кариогамия — слияние ядер в одно диплоидное ядро (ядро зиготы). Мейоз — деление диплоидного ядра с редукцией числа хромосом и восстановление в ядрах гаплоидного набора хромосом. В истинно половом цикле эти 3 процесса протекают в регулярной последовательности и в фиксированном месте.

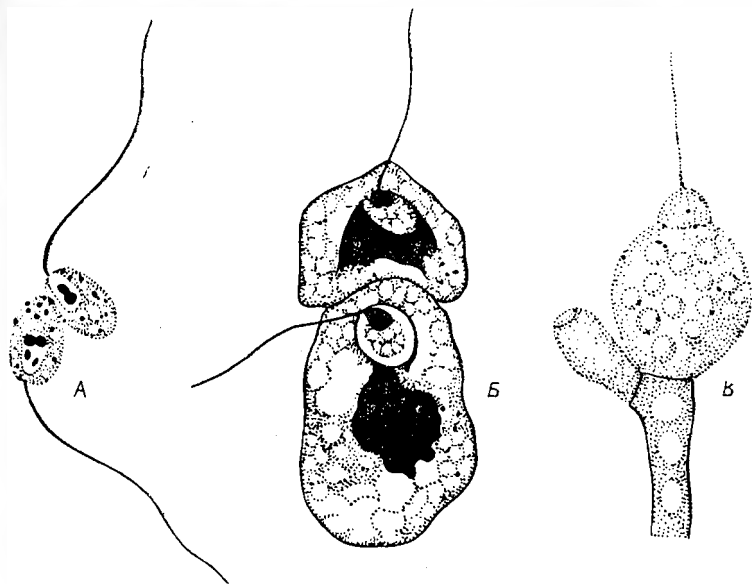


Рис. 15. Способы полового размножения у грибов (планогамия):
 А — изогамия; Б — анизогамия; В — оогамия

У одних грибов кариогамия следует непосредственно за плазмогамией. У других эти два процесса разделены во времени и пространстве. Результатом плазмогамии у этих организмов является образование двухъядерной клетки, или клетки, содержащей несколько пар ядер, ассоциированных строго попарно. Такие пары ядер называются дикарионами. Эти пары ядер могут не сливаться неограниченно долгое время и, синхронно делясь, переходят из клетки в клетку. В определенный период жизненного цикла пара таких ядер сливается в одно диплоидное ядро; обычно это происходит в верхушечной клетке и рано или поздно сопровождается мейотическим делением.

Некоторые виды грибов образуют хорошо различимые мужские и женские половые органы на одном и том же талломе. Такие виды являются обоепопыми. Другие виды образуют мужские или женские талломы, некоторые талломы образуют только мужские половые органы, другие — только женские. Такие виды на-

зываются диморфными или раздельнополыми. Единичный таллом таких диморфных видов не может размножаться половым путем, так как он является или мужским, или женским.

Некоторые виды грибов не образуют дифференцированных половых органов и половая функция принадлежит соматическим гифам. Талломы таких грибов могут или не могут размножаться

половым путем, в зависимости от комбинации с совместимыми или несовместимыми партнерами.

Половые органы у грибов называются гаметангиями. Они могут образовывать половые клетки, называемые гаметами, или могут содержать вместо них одно или более гаметных ядер.

Мужские и женские гаметангии могут быть различными морфологически. Женский гаметангий называется оогоний, или архикарп, мужской — антеридий.

Способы полового процесса у грибов могут быть следующие.

Планогамия. Половой процесс, при котором происходит слияние двух голых гамет, одна из которых или обе подвижны. Подвижные гаметы называются планогаметами. Планогамия включает: а) изогамию, когда обе гаметы подвижны и морфологиче-

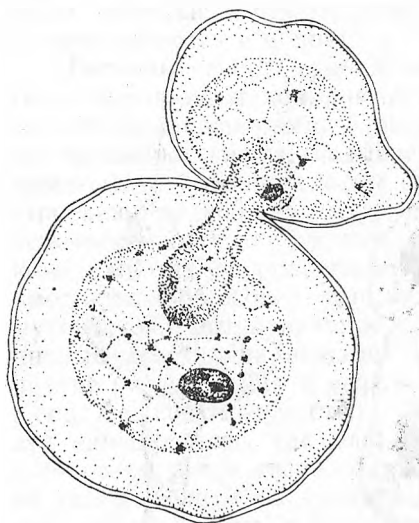


Рис. 16. Способы полового размножения у грибов. Контакт гаметангиев

ски неразличимы; б) анизогамию, или гетерогамию, когда обе гаметы подвижны, но различаются размерами или другими признаками; в) оогамию — половой процесс, при котором женские гаметы неподвижны, в то время как мужские гаметы — сперматозоиды — подвижны, последнее имеет место в порядке *Monoblepharidales*. Подвижные гаметы проникают в оогоний и оплодотворяют яйцо (рис. 15).

Половой процесс, обозначаемый как контакт гаметангиев. У большого числа грибов гаметы мужских и женских гаметангиев редуцированы до недифференцированного протопласта, каждый из которых содержит несколько ядер. Такие гаметы никогда не выходят наружу, но непосредственно поступают из одного гаметангия в другой. При таком способе два гаметангия противоположного пола вступают в контакт (копулируют между собой) и одно или несколько ядер гамет мигрирует из мужского гаметангия в женский. Мужские ядра проникают в женский гаметангий через пору, которая образуется путем растворения клеточной стенки гаметангия на месте контакта, у других видов образуется

специальная оплодотворяющая трубка, которая служит каналом для оплодотворяющих ядер. Частным случаем такого полового процесса является оогамия (рис. 16).

Гаметангиогамия (копуляция гаметангиев) и **гаметогамия**. Этот способ полового процесса характеризуется полным слиянием содержимого двух контактирующих гаметангиев. В случае гаметангиогамии сливаются многоядерные клетки, в случае гаметогамии сливающиеся клетки одноядерны (рис. 17). Это имеет место

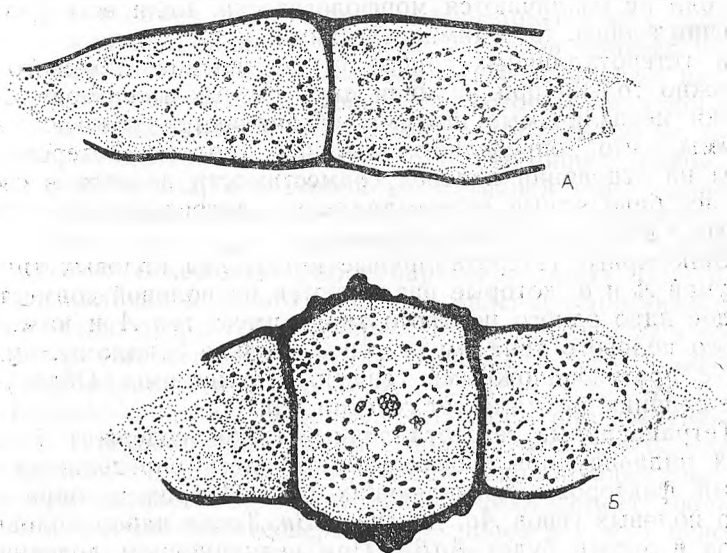


Рис. 17. Способы размножения у грибов (гаметангиогамия)

при растворении контактирующих стенок двух гаметангиев и образовании одной общей клетки, в которой оба протопласта смешиваются.

Сперматизация. Некоторые грибы образуют многочисленные, мелкие одноядерные, спороподобные мужские структуры, называемые спермациями, которые образуются различными путями. Спермации распространяются насекомыми, ветром, водой или каким-либо другим путем к женскому гаметангию, к специально воспринимающей гифе (гифе-рецептору), или даже соматической гифе, к которой они прикрепляются. В месте контакта образуется пора, и содержимое спермация проникает в специально воспринимающие структуры, которые служат в качестве женского органа.

Соматогамия. У многих высших грибов не образуется никаких половых органов и соматические клетки несут половую функцию (Tallbot, 1971).

На основании пола и половой совместимости грибы делятся на: 1) обоеполые организмы — женские и мужские органы развиваются на одном талломе; 2) раздельнополые организмы — мужские и женские талломы разделены.

Обоеполые организмы у грибов обычно называют гомоталлическими, если половые органы у них не различаются морфологически. Если имеется дифференциация гаметангиев, то такие организмы называют гомомиксическими.

Раздельнополые организмы носят название гетероталлических, если они не различаются морфологически. Если есть различия в строении особей, то — димиксическими.

У гетероталлических грибов осуществление полового цикла возможно только при наличии двух разных талломов. Морфологически неразличимые штаммы обозначаются условно как + и — штаммы, что определяет различие полов. Гетероталлические грибы на основании половой совместимости делятся в свою очередь на биполярные гетероталлические, тетраполярные гетероталлические и вторично гомоталлические.

Биполярные гетероталлические имеют два половых типа индивидуумов A и a , которые различаются по половой совместимости. Каждое ядро одного полового типа имеет ген A и каждое ядро другого полового типа имеет ген a . Только талломы, имеющие ядра с противоположными генами, совместимы. Образующаяся после слияния зигота имеет генотип Aa .

Тетраполярные гетероталлические грибы содержат 4 типа половых индивидуумов. Совместимость здесь определяется двумя парами факторов, определяющих пол. Например, одни имеют набор половых генов Aa , другие — Bb . Тогда набор половых признаков в зиготе будет $AaBb$. При редукционном делении тетраполярные особи должны дать в равном числе 4 сорта гаплоидных дер: Ab , aB , AB и ab . Слияние возможно в тех случаях, если два двух мицелиев отличаются обоими половыми факторами, т. е. между AB и ab или Ab и aB , но невозможно, например, между a и Ab . Поэтому при наличии тетраполярного разделения полов имеют место 4 группы неодинаковых в половом отношении спор, так что каждая группа реагирует только с одной из трех остальных.

У некоторых биполярных грибов при образовании спор два противоположного пола регулярно объединяются в каждой споре. Каждая спора поэтому после прорастания дает таллом, который содержит A и a ядра и затем ведет себя как гомоталлический. Такое явление называют вторичным гомоталлизмом.

Все вышесказанное касается морфологического и генетического контроля полового процесса, но есть еще и физиологический контроль.

У грибов имеются специальные регуляторные механизмы, деятельность которых осуществляется через выделение специальных половых гормонов. Они контролируют половой процесс от начала

половой активности до кариогамии. Наиболее изучено это явление у гетероталличных муконовых грибов. Выделение половых гормонов гетероталличными штаммами увеличивает возможность слияния двух противоположных штаммов.

ПАРАСЕКСУАЛЬНЫЙ ЦИКЛ

Некоторые грибы не имеют истинного полового цикла, который характеризуется образованием специализированных органов, но тем не менее обмен генетической информацией у них происходит так же, как при половом процессе. Половой процесс у этих организмов заменяется так называемым парасексуальным циклом.

Парасексуальный цикл — процесс, в котором плазмогамия, кариогамия и гаплоидизация хромосом происходят, но не в специфическом определенном месте таллома или определенной стадии жизненного цикла, а в любой вегетативной гифе мицелия. Парасексуальный цикл имеет большое значение у несовершенных грибов, которые и получили свое название из-за отсутствия полового процесса. У некоторых грибов парасексуальный цикл имеет место и при наличии полового процесса. Явление парасексуальности впервые было открыто Понтекорво (Pontecorvo, 1952) у *Aspergillus nidulans* (несовершенная стадия гриба *Emericella nidulans*). Затем он был обнаружен у многих несовершенных грибов, а также и у базидиомицетов. Основные ступени парасексуального цикла — это гетерокарпозис, затем слияние несходных ядер в гетерокариотической гифе и последующая рекомбинация участков хромосом при митозе. Парасексуальный цикл имеет большое значение в изменчивости несовершенных грибов и у всех ценоцитных грибов при их вегетативном росте. В результате парасексуального цикла в гетерокариотическом мицелии происходит слияние гаплоидных ядер разных генотипов, а также и одинаковых, и соответственно образуется гетерозиготный или гомозиготный диплоид. При последующем размножении диплоидных ядер имеет место митотический кроссинговер. Это наиболее важная фаза парасексуального цикла, как и полового процесса, при котором происходит обмен гомологическими участками хромосом, в результате чего осуществляется перераспределение признаков во вновь образующихся ядрах. В ходе этого процесса происходят различные рекомбинации хромосом. Однако, по данным Понтекорво, рекомбинации при парасексуальном цикле осуществляются в 500 раз реже, чем при половом. У грибов, образующих одноядерные конидии на гетерокариозном мицелии, можно разделить диплоидные и гаплоидные конидии и получить отдельно диплоидный и гаплоидный мицелий. Диплоидные конидии в 1,3 раза больше гаплоидных.

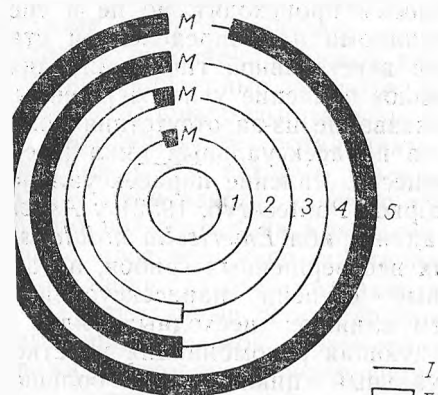
Диплоидные ядра претерпевают гаплоидизацию в мицелии и отсортировываются; часто они образуют сектор в диплоидной колонии. Гаплоидные штаммы, полученные от таких секторов, гене-

тически отличны от их родителей в результате митотических рекомбинаций, происходящих при делении.

В гетерокариотном мицелии после парасексуального цикла присутствуют 5 вариантов ядер: гаплоидные ядра, подобные обоим родителям, гаплоидные ядра с новыми генетическими рекомбинациями, гомозиготные диплоиды, гетерозиготные диплоиды разных типов.

ПОНЯТИЕ О ЦИКЛАХ РАЗВИТИЯ И СМЕНЕ ЯДЕРНЫХ ФАЗ

Жизненный цикл грибов можно рассматривать как развитие организма, начиная от прорастания споры, через образование мицелия, различных форм репродуктивных органов, снова до образования спор. Большинство грибов характеризуется сложным циклом развития, состоящим из нескольких, следующих друг за другом стадий. Они образуют различные, сменяющие друг друга типы спороношений. Чаще всего жизненный цикл грибов состоит из следующих стадий: прорастание спор; образование вегетативного мицелия; образование бесполого спороношения с последующим образованием спор; образование половых спороношений с последующим образованием спор.



ис. 18. Схема Рапера* по соотношению плоидной (I), гаплоидной (II) и дикариотной (III) фаз у грибов, М — мейоз. Циклы развития обозначены: 1 — бесполое, 2 — гаплоидное, 3 — гаплоидно-дикариотное, 4 — гаплоидно-диплоидное, 5 — диплоидное

Иногда в жизненном цикле грибов имеется ряд следующих друг за другом бесполого спороношения, которые затем сменяются половым спороношением (например, ржавчинные).

Наличие разнообразных по морфологии типов спороношений одного вида гриба носит название плеоморфизма.

Бесполое и половое спороношение у разных грибов имеют разное строение. Каждой морфологической стадии развития гриба соответствует ядерная фаза. Ядерная фаза характеризуется определенным набором хромосом.

На соответствующих стадиях развития организм содержит либо одинарный (гаплоидный), либо двойной (диплоидный) набор хромосом. Таким образом, у всех организмов существуют две ядерные фазы. Все высшие организмы основную часть цикла развития проходят в диплоидной фазе, гаплоидны только половые

слотки. Различные низшие организмы имеют преобладание в цикле развития либо диплоидной, либо гаплоидной стадии.

Грибы обладают уникальной особенностью. У многих их жизненный цикл характеризуется тремя ядерными фазами: гаплоидной, диплоидной и дикариотической. Гаплоидная фаза возникает в результате мейоза (редукционного деления ядер), характеризующегося расхождением хромосом. Диплоидная фаза начинается с карпогамии, т. е. слияния ядер и образования двойного набора хромосом в ядре, и кончается мейозом. Дикариотическая фаза образуется в результате ассоциации ядер в строго параллельные синхронно делящиеся пары — дикарионы — без их слияния. У разных групп грибов существуют различные соотношения ядерных фаз в цикле развития, соответствующие морфологическим стадиям, на основании чего можно выделить 5 основных жизненных типов у грибов: бесполой, гаплоидной, гаплоидно-дикариотической, гаплоидно-диплоидной, диплоидной. Эти циклы развития можно продемонстрировать (рис. 18) схемой Рапера (Raper, 1954).

ПРОРАСТАНИЕ СПОР ГРИБОВ

Процесс бесполого и полового размножения у грибов заканчивается обязательным образованием спор, которые служат дальнейшему размножению индивидуума.

Споры грибов по своему биологическому значению можно разделить на две основные группы: покоящиеся споры обеспечивают главным образом сохранение вида в течение периода, неблагоприятного для вегетации, а споры размножения, или пропативные споры, служат для быстрого размножения.

Покоящиеся споры образуются обычно в небольшом числе иногда внутри субстрата и лишены особых приспособлений для рассеивания. Они не способны к немедленному прорастанию и нуждаются в определенном периоде покоя, во время которого происходят, по-видимому, процессы созревания. Покоящиеся споры принадлежат к диплоидной фазе развития гриба и у многих являются непосредственным продуктом оплодотворения, как ооспоры оомицетов и зиготы мукоровых. Кроме этого к покоящимся спорам относятся хламидоспоры, телеитоспоры и некоторые другие.

Пропативные споры образуются обычно в больших количествах и имеют целый ряд приспособлений для рассеивания. Пропативные споры принадлежат к гаплоидной фазе развития и являются либо продуктами бесполого размножения, либо, хотя и берут свое начало от полового воспроизведения, но претерпевают перед своим образованием редукционное деление. К пропативным спорам относятся зооспоры, спорангиоспоры, конидии, аско- и базидиоспоры.

Однако представление о том, что все пропативные споры способны к немедленному прорастанию, нуждается в пересмотре.

зопагативные споры по скорости прорастания также можно разделить на две группы: прорастающие после латентного периода от 30 мин до нескольких часов и прорастающие с периодом покоя от одной недели до месяца.

Период прорастания споры можно разделить на три стадии.

Первая — инициация прорастания. На этой стадии не происходит никаких внешних морфологических изменений, но осуществляется активация ферментов в споре. В первую очередь активируются гидролитические ферменты (фосфатазы, полифосфаткиназа), окислительные (каталаза) и осуществляется активный синтез кленовых кислот.

Вторая стадия — набухание. Цитоплазма на этой стадии набухает водой, спора вздувается. Все споры обычно содержат мало воды, и поэтому гидратация с набуханием споры — очень существенная ступень в прорастании. Сначала изменяется проницаемость стенки спор. На этой стадии исчезают жировые капли, увеличивается базофилия.

На третьей стадии происходят определенные морфологические изменения, намечается полярный центр роста, появляется ростковая трубка.

Состояние покоя у спор может быть конститутивным, т. е. обусловленным внутренними причинами, морфологическими и физиологическими особенностями, или экзогенным, зависящим от внешних условий. Например, аскоспоры *Neurospora tetrasperma* представляют собой споры с типичным конститутивным покоем, который обусловлен наличием у них толстой меланизированной оболочки, клеточная стенка которой содержит хитин. Другой причиной конститутивного покоя может быть наличие в спорах внутренних ингибиторов.

Для прекращения конститутивного покоя требуется удаление оболочки, а также необходима активация спор, которая может быть достигнута нагреванием до 50—60°, обработкой химическими агентами: кислотой, фурфуролом или другими гетероциклическими соединениями. Предполагают, что они действуют или как естественные катализаторы, или инактивируют имеющиеся в споре естественные ингибиторы. В результате такой активации возрастает проницаемость клеточной стенки для анионов и катионов и прорастание может наступить через час после помещения в дистиллированную воду. При этом утилизируются эндогенные резервы аскоспор: жиры — на 27% сухого веса споры; углеводы, состоящие в основном из трегалезы, — на 33%.

В этот период возрастает содержание пируватов, этанола, ацетальдегида, что происходит в связи со смещением метаболизма с гликолитического в сторону окислительного, увеличивается содержание продуктов окислительного обмена, таких, как α -кетогютаровая кислота. При этих условиях становится необходимым удаление спор экзогенными гексозами. Меченая глюкоза непо-

средственно включается в аминокислоты и содержание протеинов увеличивается вдвое за 2 час активации.

Экзогенный покой определяется внешними факторами: влажностью, температурой, рН, CO₂, токсинами во внешней среде. Отсутствие достаточного эндогенного питания также может быть причиной покоя у спор. Некоторые виды грибов для прорастания спор требуют наличия специфических веществ, например споры *Memnoniella echinata* нуждаются в биотине, а споры *Glomerella* — в наличии С-, N-, Р- и S-содержащих соединений.

Глава 3

ОСНОВНЫЕ СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ГРИБОВ

Со времени создания Ч. Дарвиным эволюционной теории в основу классификации любых живых организмов положен филогенетический принцип. Стремления ученых направлены к тому, чтобы классифицировать организмы на основе родственных связей, установленных путем раскрытия основных направлений эволюции живого мира. Для этого используются следующие основные методы: морфолого-анатомический, онтогенетический, цитологический, палеонтологический, географический.

Однако задача построения естественной системы для грибов, так же как и для других микроорганизмов, чрезвычайно сложна. Для них, в частности, невозможно использование целого ряда вышеперечисленных методов, например палеонтологического (ископаемые остатки грибов почти не сохранились), ограничено применение географического метода из-за часто очень широких, неограниченных ареалов некоторых видов грибов и т. д. В свою очередь для построения классификации грибов требуется привлечение дополнительных новых методов, например физиолого-биохимического, экологического и др.

Поэтому существующие системы грибов далеки от совершенства и меняются по мере накопления знаний.

Тем не менее классификация грибов необходима на каждом уровне развития науки. Основная практическая цель такой классификации грибов — назвать найденный исследователем организм в соответствии с принятой интернациональной системой с тем, чтобы связать свою находку с другими определенными грибами; показать, насколько это возможно в настоящее время родственные связи грибов друг с другом и другими живыми организмами.

Традиционно, следуя представлениям Линнея, грибы всегда рассматривали среди растительного царства, исходя из существования двух царств живых организмов. Однако по мере накопле-

некоторые черты и тех и других. Система двух царств перестала удовлетворять современных биологов. Поэтому весь живой мир Виттакер (Whittaker, 1969) и другие предлагают делить не на два царства животных и растений, как это было предложено Линнеем, а на 5 царств.

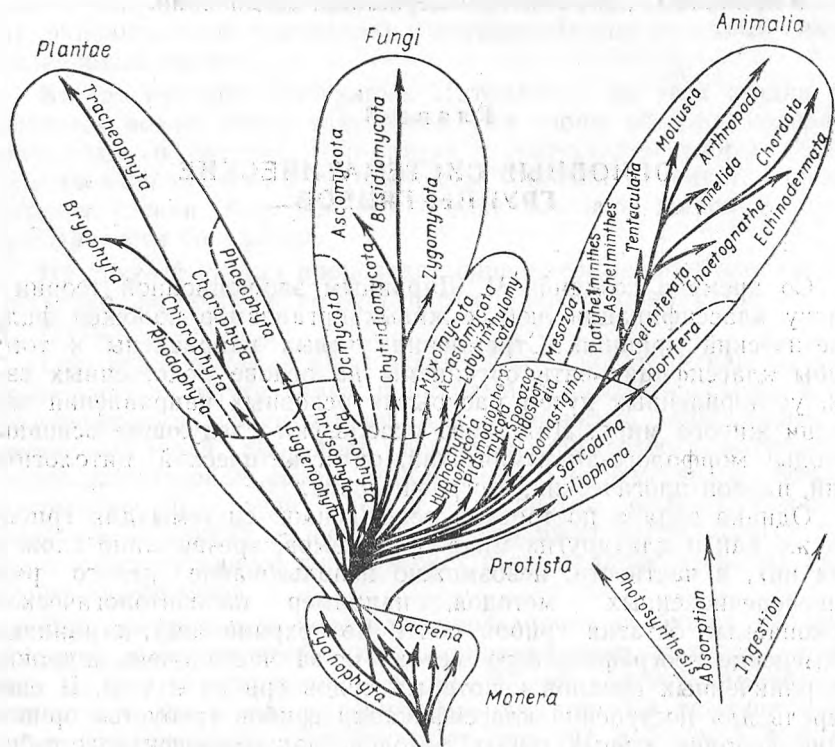


Рис. 19. Схема пяти царств живых организмов (по Виттакеру)

Монога или Procaeyota, представители которых четко отличаются от всех других организмов отсутствием ядерной мембраны и некоторыми другими признаками.

Protista — одноклеточные подвижные микроскопические организмы с ядром и ядерной мембраной. Одни из них пигментированные и автотрофы, другие бесцветные и гетеротрофы. Эти организмы дали, по-видимому, начало многоклеточным организмам, которые эволюционировали на ранних этапах независимо и имеют фундаментальные различия в типе питания и обмена веществ.

обменом веществ.

Animalia (Metazoa) — животные с гетеротрофным обменом, питание, которых осуществляется по типу заглатывания.

Mycota (Fungi) — грибы, гетеротрофные организмы с адсорбционным типом питания (рис. 19).

Таким образом, грибы помещают в самостоятельное царство как организмы, обладающие своеобразными чертами строения и обмена веществ, имеющие свой самостоятельный путь эволюции, отличный от животных и растений, но, видимо, происшедшие от одного общего предка, поэтому сохранившие некоторые черты и тех и других. Черты животных организмов, присущие грибам, — гетеротрофный тип обмена по углероду, потребность в витаминах, наличие гликогена в клетках, синтез хитина, образование и накопление мочевины. Черты, характерные для растений, — клеточная полярность, верхушечный рост, строение клеточной стенки, образование поперечных перегородок.

В систематике и классификации грибов из всех вышеперечисленных методов широко используются морфологический и онтогенетический методы. Последний основывается на изучении всех стадий жизненного цикла, в котором большое место занимает характеристика полового воспроизведения, а у более примитивных грибов и характер жгутиковой стадии. В качестве вспомогательных характеристик организмов служат некоторые биохимические признаки, которые в последнее время приобретают все большее значение, хотя материала по хемотаксономии грибов еще очень мало.

Основные таксономические категории, которые приняты в классификации грибов, следующие: царство, отдел, класс, порядок, семейство, род, вид. Например, царство *Mycota*, отдел *Eumycota*, класс *Ascomycetes*, подкласс *Euascomycetidae*, порядок *Eurotiales*, семейство *Eurotiaceae*, *Aspergillus fumigatus*. Многие из этих категорий разделяются еще на подгруппы.

Царство — самая большая категория, включает несколько отделов, каждый отдел — несколько классов и т. д. Виды разбивают на варианты, биологические штаммы, физиологические расы.

В соответствии с рекомендацией комитета Международных правил ботанической номенклатуры названия отделов грибов имеют окончания *-mycota*, подотдел — *-mycotina*, класс — *-mycetes*, подкласс — *-mycetidae*. Названия порядков — *-ales*, семейств — *-aceae*. Роды и виды не имеют стандартных названий.

Для каждого организма принята биномиальная система названий, предложенная Линнеем, т. е. название организма состоит из двух слов. Первое название — это род, к которому организм принадлежит, второе — видовой эпитет. Дальше стоит имя ученого, описавшего вид. Если стоят два имени, то первое в скобках принадлежит автору, впервые описавшему данный организм, но отнесшему его к другому роду. Следующее имя без скобок — ав-

тора, отнесшего его к роду, к которому он правильно должен относиться, на основании более детального исследования. Например: *Aplanes treleaseanus* (Humphrey) Coner. Humphrey первый описал этот организм, но отнес его к роду *Achlya*, когда он должен быть отнесен к роду *Aplanes*. Указание на двух авторов помогает найти первое описание организма.

Система пяти царств также имеет свои недостатки, так как принципы выделения каждого царства различны (наличие ядерной мембраны, одноклеточность, многоклеточность, тип питания).

Некоторые исследователи по-прежнему оставляют грибы в царстве растений, рассматривая *Mycota* как отдел. В частности, так делает Алексопоулос (Alexopoulos, 1964), который отдел грибов *Mycota* делит еще на подотделы *Mухомycotina* и *Eumycotina*. Каждый из этих подотделов — на ряд классов. Главными признаками, которые кладутся в основу деления грибов на классы, по-прежнему являются морфологическое строение, развитие репродуктивных органов и характер полового процесса. Они могут быть дополнены данными по строению клеточной стенки и составу оснований ядерной ДНК.

Традиционно принято деление грибов на 5 классов, оно приводится в монографиях Гоймана (Gäumann, 1928, 1952, 1964) и используется Л. И. Курсановым в «Микологии» (1940). На основании этих представлений все грибы подотдела *Eumycotina* делятся на следующие классы.

Класс *Archimycetes*, который характеризуется отсутствием мицелия или зачаточным мицелием (у некоторых есть зачатки ризоидов). Их таллом представлен цитоплазмой, лишенной клеточной стенки. Бесполое размножение осуществляется с помощью подвижных зооспор, половое размножение — подвижными планогаметами, неразличимыми морфологически, т. е. изогаметами, имеющими один или два жгутика.

Класс *Phycomycetes*, объединяющий формы, имеющие мощно развитый, но ценоцитный мицелий (без перегородок). Этот класс разделяют по способу полового процесса еще на два подкласса: *Oomycetes* и *Zygomycetes*.

Представители подкласса *Oomycetes* характеризуются половым процессом оогамией со специализированными неподвижными половыми клетками оогонием и антеридием или подвижными сперматозоидами, а также в некоторых случаях имеют гетерогамиию с образованием подвижных гамет разной величины.

Бесполое размножение осуществляется с помощью зооспор с разным числом жгутиков (1 и 2) и различного строения. Представители подкласса *Zygomycetes* характеризуются половым процессом — зигогамией или гаметангиогамией с полным отсутствием подвижных стадий как при половом, так и при бесполом способе размножения.

Класс *Ascomycetes*, или сумчатые грибы, характеризуется строго септированным мицелием. Имеет четко выраженный по-

ловой процесс с образованием специализированных органов оплодотворения. Конечным этапом полового процесса обязательно является образование сумки или аска. Сумка, или аск, в типе имеет фиксированное число спор, равное 8.

Класс *Basidiomycetes*, или базидиальные грибы, имеет строго септированный мицелий, со сложным строением септ, кроме того, базидиальные грибы часто имеют пряжки на мицелии. Они не имеют специализированных половых органов и половой процесс осуществляется у них посредством соматогамии. В ходе полового процесса у базидиальных грибов образуются парно ассоциированные ядра — дикарионы, а его конечным этапом является образование базидий с базидиоспорами, число которых преимущественно бывает равно четырем.

Класс *Deuteromycetes* или *Fungi imperfecti*, несовершенные грибы, представители которых также имеют септированный мицелий, но истинный половой процесс у них отсутствует.

По мере изучения грибов — представителей двух первых классов, выяснилось, что каждый класс представляет собой очень гетерогенную по происхождению группу организмов, с различным характером онтогенеза, течением полового процесса, особенностями химического строения и т. д. Поэтому существовавшее объединение их в классы представлялось очень искусственным. Эти классы были расформированы.

Спарроу (Sparrow, 1943, 1960) при выделении классов выдвинул на первое место строение и количество жгутиков у зооспор. Такой принцип был поддержан в дальнейшем Кантино (Cantino, 1955, 1959) и принят большинством микологов.

Таким образом, в основу деления на классы этой группы грибов было положено строение и расположение жгутиков у зооспор как элементов бесполого размножения. Такой принцип нашел подтверждение в особенностях химического строения основных структурных элементов клеточной стенки.

По новой системе класс *Archimycetes* упраздняется. Формы, относимые ранее к этому классу и имеющие один жгутик у подвижных стадий, и часть форм, относящихся к подклассу *Oomycetes*, также с одним жгутиком, объединяются в один общий класс *Chytridiomycetes*, независимо от того, имеют ли они развитый мицелий, зачатки мицелия или плазмодий.

Выделяется самостоятельный класс *Oomycetes* на основании полового процесса оогамии и строения жгутиков у зооспор. В класс *Oomycetes* отнесены формы с двумя жгутиками различного строения.

Наряду с оомицетами отделяется самостоятельный класс *Zygomycetes* по тому же принципу, что и выделение его в подкласс по системе Гоймана, на основании полового процесса — гаметангиогамии, или гаметогамии. Грибы, входящие в классы *Chytridiomycetes*, *Oomycetes* и *Zygomycetes*, объединяются под

общим названием *Phycomycetes*. Положение классов *Ascomycetes*, *Basidiomycetes* и *Deuteromycetes* остается прежним.

По системе, предлагаемой Арксом (Арх, 1967, 1970), которая основывается на представлениях о пяти царствах всего живого мира, все формы организмов, относимые ранее к грибам, но имеющие подвижные стадии в цикле развития, относятся к царству *Protista*, а среди царства грибов (*Mycota*) остаются только микелиальные формы, полностью утратившие подвижные стадии.

По системе Аркса и класс *Chytridiomycetes*, и класс *Oomycetes* отходят к простейшим (*Protista*), а среди грибов остаются только классы *Zygomycetes*, *Ascomycetes* и *Basidiomycetes*. Кроме того, Аркс выделяет еще самостоятельный класс *Endomycetes*, объединяющий низшие формы *Ascomycetes* и *Basidiomycetes*, которые до нахождения их половых стадий относили к несовершенным грибам и дрожжам. Класс *Deuteromycetes* — несовершенных грибов без половых стадий сохраняется. По-видимому, представления Аркса являются крайней точкой зрения на классификацию грибов, и сам Аркс в практических целях предлагает следующую систему, объединяя все грибы в одно царство полифилетического происхождения.

Царство *Mycota*

Отдел *Mухомycota*

- Класс *Mухомycetes*
- Класс *Acrasiomycetes*
- Класс *Plasmodiophoromycetes*

Отдел *Oомycota*

- Класс *Oомycetes*
- Класс *Hyphochytridiomycetes*

Отдел *Chytridiomycota*

- Класс *Chytridiomycetes*

Отдел *Еумycota*

- Класс *Zygomycetes*
- Класс *Endomycetes*
- Класс *Ascomycetes*
- Класс *Basidiomycetes*
- Класс *Deuteromycetes*

Среди царства *Mycota* мы будем рассматривать только отделы *Oомycota*, *Chytridiomycota* и *Еумycota*, которые по системе, предлагаемой Алексопoulosом, объединяются в один отдел *Еумycota*, содержащий ориентировочно 80 000 видов грибов. В этом отделе рассмотрим только те классы, которые имеют своих представителей среди почвенных грибов, а именно классы *Chytridiomycetes*, *Oомycetes*, *Zygomycetes*, *Ascomycetes*, *Basidiomycetes* и *Deuteromycetes* (*Fungi imperfecti*).

КЛАСС *CHYTRIDIOMYCETES*

Этот класс характеризуется или полным отсутствием мицелия или ценоцитным (неклеточным) мицелием. Если вегетативное

тело не мицелиального строения и представлено голой плазменной массой, то клеточная оболочка отсутствует. Если есть мицелий, то имеется и клеточная оболочка, а основным компонентом клеточной стенки служит хитин, хотя у некоторых представителей есть и целлюлоза. Характерной особенностью этого класса, отличающего его от всех других грибов, является то, что зооспоры и планогаметы — элементы размножения — имеют один задний жгутик, построенный по типу кнута.

Бесполое размножение хитридиомицетов осуществляется с помощью зооспор, образующихся в зооспорангиях. В молодой стадии спорангии наполнены цитоплазмой, содержащей много ядер. По мере развития спорангия протопласт распадается на большое число участков, каждый из которых развивается в одноядерную зооспору. Зооспоры плавают некоторое время в воде или почвенном растворе, инцистируются, теряют жгутик, затем прорастают после короткого периода покоя.

Половое размножение их осуществляется как планогамия следующими способами: копуляция планогамет, которая включает слияние изогамет и слияние анизогамет и оплодотворение неподвижной женской гаметы (оогония) подвижной мужской гаметой. Подвижная мужская гамета выходит из мужского гаметангия в воду или почвенный раствор и плавает некоторое время. После встречи такой гаметы с оогонием происходит их копуляция. Зигота, возникающая в результате копуляции половых клеток, превращается в покоящуюся спору или покоящийся спорангий и прорастает в диплоидный ценоцитный таллом. Бесполоая стадия развития у большинства представителей протекает в гаплоидной фазе, половая — в диплоидной (рис. 20).

Многие Chytridiomycetes — типичные водные организмы, но некоторые из них обитают в почве, а также в тканях живых растений как паразиты или на отмерших остатках органического

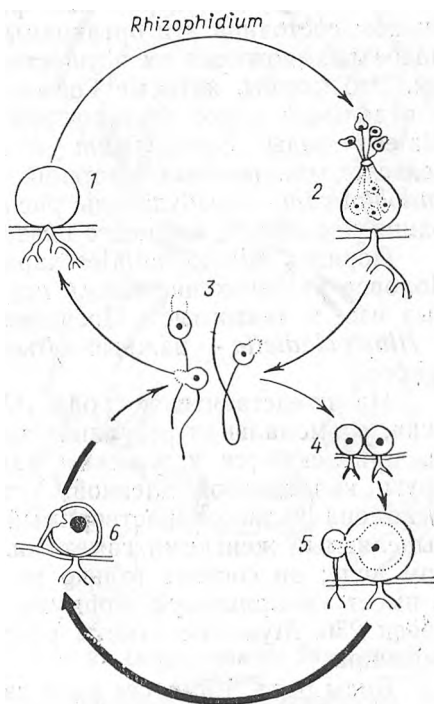


Рис. 20. Цикл развития *Rhizophidium*: 1 — плазмодий с ризоидами; 2 — зооспорангий; 3 — зооспоры; 4 — гаметы; 5 — анизогамия; 6 — образование зиготы

материала, на котором они растут. Некоторые водные представители класса хитридиевых — паразиты на водорослях или сапрофиты, разрушающие отмершие остатки водорослей, являясь звеном в цепи питания водных животных.

Класс Chytridiomycetes делится на три порядка: Chytridiales, Blastocladales, Monoblepharidales.

Порядок Chytridiales характеризуется отсутствием истинного мицелия, но у некоторых есть ризомицелий и ризоиды. В вегетативном состоянии эти организмы не имеют клеточной стенки. Половое размножение их осуществляется подвижными планогаметами. Это формы, которые Гойман (Gäumann, 1928, 1964) выделял в отдельный класс Archimycetes. Представители порядка Chytridiales — роды *Synchytrium* и *Physoderma* — паразиты важных сельскохозяйственных растений. В частности, гриб *Synchytrium endobioticum* — возбудитель распространенного в Европе заболевания картофеля, носящего название рака картофеля.

Порядок Blastocladales характеризуется истинным мицелием. Половое размножение также осуществляется с помощью подвижных изо- и анизогамет. Представители порядка — роды *Allomyces* и *Blastocladia* — важные объекты для изучения морфогенеза грибов.

На представителях рода *Allomyces* показана физиологическая, гормональная регуляция полового процесса. Мужские гаметы привлекаются к женским даже если они отделены друг от друга коллодиевой пленкой. Установлено, что причиной этого феномена является растворимый зиготропный гормон сиренин, выделяемый женскими гаметами. Этот гормон получен в очищенном виде; он состоит только из углерода, водорода и кислорода и имеет эмпирическую формулу $C_{15}H_{24}O_2$, молекулярный вес его равен 236. Мужские гаметы реагируют на концентрацию 10^{-10} М сиренина.

Виды рода *Allomyces* одни из первых грибов, у которых Эмерсоном и Фоксом (Emerson a. Fox, 1940) были обнаружены каротиноидные пигменты в виде γ -каротина, который преимущественно содержится в мужских гаметах. Возможно, что синтез половых гормонов связан с каротиноидными пигментами.

Порядок Monoblepharidales имеет истинный мицелий. Половое размножение происходит с помощью мужских планогамет и женских неподвижных апланогамет. Представитель его — род *Monoblepharis*, большинство видов — водные организмы.

КЛАСС ООМΥCETES

Класс Oomycetes в современном понимании представляет собой хорошо очерченную группу, объединяемую на основании характерного полового процесса — оогамии, строения элементов бесполого размножения — зооспор, своеобразного, отличного от других грибов химического состава клеточной стенки. Все пред-

ставители класса оомицетов имеют хорошо развитый ценоцитный мицелий.

К классу Oomycetes относят грибы, зооспоры которых имеют два жгутика, один из которых перистый (tinsel-type) и направлен вперед, другой — кнотовидный жгутик — направлен назад. Основной полисахаридный комплекс клеточной стенки этих грибов представлен комплексом целлюлоза-глюкан со связями β -1,3; β -1,4; β -1,6, в отличие от многих других грибов, где основу клеточной стенки представляет комплекс хитин-глюкан, а протеин клеточной стенки в качестве основной аминокислоты содержит гидроксипролин в противоположность другим грибам, содержащим пролин. Процентное содержание ГЦ-оснований в ядерной ДНК колеблется в пределах от 45 до 62%.

Класс Oomycetes характеризуется оогамным половым процессом, представляющим собой разновидность контакта гаметаангиев. Он выражается в оплодотворении женской яйцеклетки, находящейся в специальном органе — оогонии, недифференцированным содержимым мужской клетки, через посредство оплодотворяющего отростка (см. рис. 15 и 16).

Оогоний имеет шаровидную форму и одет довольно толстой оболочкой, в которой заметны более тонкие места — поры. Через них происходит впоследствии оплодотворение. Первоначально сплошное многоядерное содержимое оогония распадается затем на несколько

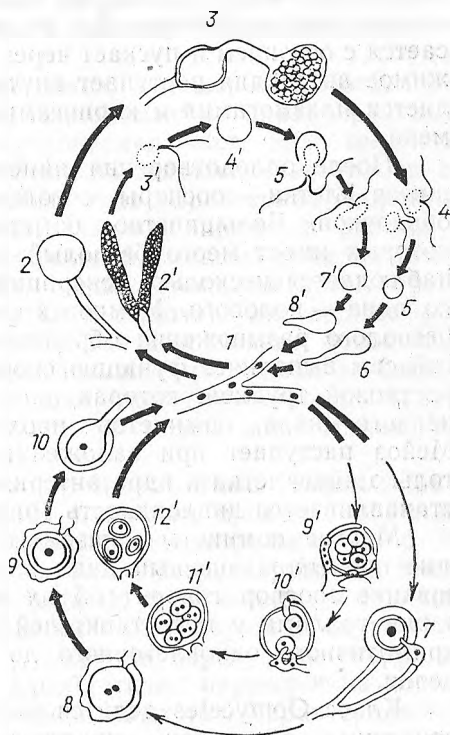


Рис. 21. Цикл развития *Saprolegnia* и *Pythium*:

1 — мицелий; 2' — зооспорангий, 3' — первичные зооспоры; 4' — зооспора, потерявшая жгутик; 5' — прорастание зооспоры; 6' — вторичная зооспора; 7' — инцистированная зооспора; 8' — прорастание мицелия; 9' — оогоний с антеридием; 10' — оплодотворение оогония; 11' — оогоний с оплодотворенными яйцеклетками; 12' — ооспора; 2 — зооспорангий; 3 — зооспорангий с зооспорами; 4 — зооспоры; 5 — инцистированная зооспора; 6 — прорастание зооспоры; 7 — оогоний с антеридием; 8 — дикариотическая ооспора; 9 — диплоидная ооспора; 10 — прорастание ооспоры

однойядерных яйцеклеток, свободно лежащих в виде шаров. Внутри оболочки иногда остается только одна яйцеклетка, на образование которой идет центральная часть

ных спорангиеносцев. Сюда входят роды *Plasmopara*, *Peronospora*, *Bremia* и др. Многие роды *Peronosporaceae* имеют спорангии, прорастающие зооспорами, только представители родов *Peronospora* и *Bremia* прорастают ростковой трубкой и, таким образом, представляют собой конидию. Микологи предпочитают называть эти образования спорангиями по аналогии с другими *Peronosporales*, фитопатологи — конидиями.

Образующиеся в результате полового процесса ооспоры у *Peronospora* прорастают после периода покоя спорангием. Ооспоры образуются в ткани пораженного растения и перезимовывают на опавших листьях. Все виды *Peronosporaceae* — облигатные паразиты растений, вызывающие болезнь мильдью на различных растениях. Например, *Plasmopara viticola* вызывает мильдью на винограде, *Peronospora destructor* — на луке, *Bremia lactucae* — на салате. Все названные паразиты имеют большое экономическое значение.

КЛАСС ZYGOMYCETES

Класс *Zygomycetes* представляет собой группу грибов, полностью утративших подвижные стадии в цикле развития.

Главные характеристики этого класса — половое размножение (гаметангиогамия и гаметогамия). В целом этот процесс еще носит название зигогамии; бесполое размножение осуществляется неподвижными спорангиоспорами или конидиями.

Гаметангиогамия выражается в слиянии двух клеток (мицелия), содержимое которых лишено какой-бы то ни было дифференцировки на особые гаметы. Эти клетки носят название гаметангиев. Большей частью они неразличимы внешне, но могут различаться размером. Гаметангии образуются как вздутия на вершине двух совместимых гиф или ветвей гиф, которые направлены друг к другу и контактируют друг с другом (см. рис. 17). Стенка между ними растворяется и содержимое смешивается. Образуется одна клетка, в которой происходит кариогамия. Образующаяся зигоспора (зигота) покрывается толстой оболочкой и прорастает после периода покоя.

Плазмогамия и кариогамия у этих организмов не разделены во времени и следуют непосредственно друг за другом, в результате чего образуется диплоидная зигота. При прорастании зиготы имеет место мейоз, и весь основной жизненный цикл этих грибов протекает в гаплоидной фазе. Бесполое размножение осуществляется только неподвижными элементами, чаще спорангиоспорами, реже конидиями. Цикл развития *Rhizopus stolonifer* представлен на рис. 22.

При образовании спорангия кончик спорангиеносца шаровидно вздувается и отделяется перегородкой. Затем первоначально сплошная многоядерная цитоплазма спорангия распадается на несколько тысяч спорангиоспор, каждая из которых может прорасти в мицелий. Спорангиоспоры различны по размеру, объе-

му, форме, цвету. У большинства они круглые и овальные, у некоторых видов — цилиндрические, иногда имеют поперечную исчерченность. Спорангиоспоры образуются путем расслоения протопласта спорангия вокруг ядер; споры освобождаются в результате растворения оболочки спорангия. У большинства они сухие, имеют вид порошка и распространяются ветром и токами воздуха, но у некоторых споры окружены каплями слизистой жидкости, которая высыхает и освобождает споры.

У большинства грибов этого класса мицелий ценоцитный, неклеточный, за исключением двух семейств порядка Mucogales, выделенных Бенжамином (Benjamin, 1959), Dimargaritaceae и Kickxellaceae, имеющих регулярные перегородки довольно сложного строения, и представителей порядка Entomophthorales, очень рано приобретающих перегородки и имеющих многоклеточный мицелий.

Полисахаридный комплекс клеточной стенки представлен сочетаниями: хитин-глюкан, хитозан-глюкан, хитин-фруктозан, хитин-ксилозан.

Процентное содержание ГЦ-оснований в ядерной ДНК для всего класса колеблется в очень широких пределах от 27,5 до 60% и не может служить характеристикой для всего класса в целом, но значительно более определенно оно в порядке Mucogales, где содержание ГЦ-оснований в геноме колеблется от 35 до 48%, а у рода *Mucor* составляет от 37 до 39 молярных процента.

Класс Zygomycetes включает два порядка: Mucorales и Entomophthorales. Основная масса представителей этого класса объединена в порядке Mucogales — муконовых грибов, большинст-

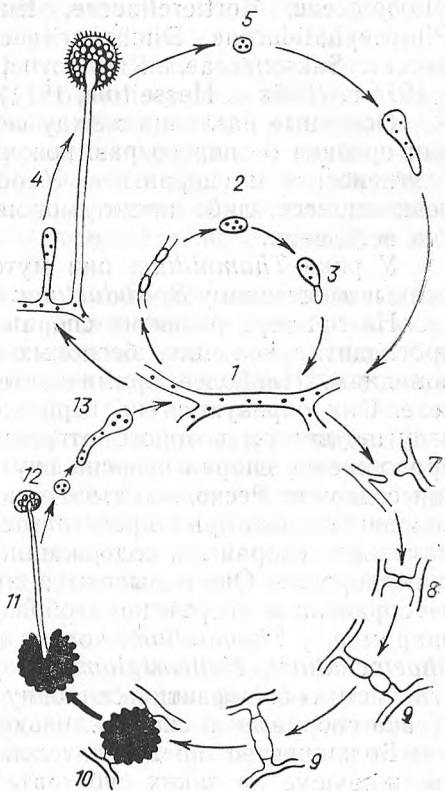


Рис. 22. Цикл развития *Rhizopus stolonifer*: 1 — мицелий; 2 — хламидоспора; 3 — прорастание хламидоспоры; 4 — спорангий; 5 — спорангиоспора; 6 — прорастание спорангиоспоры; 7 — мицелии двух разных половых знаков; 8 — слияние двух мицелиев; 9 — начало формирования зиготы; 10 — зигота; 11 — прорастание зиготы зародышевым спорангием; 12 — спора; 13 — прорастание споры

во которых широко распространенные почвенные сапрофиты. Представители порядка Entomophthorales — преимущественно паразиты на насекомых. Порядок Mucorales включает 14 семейств: Mucoraceae, Thamnidiaceae, Cunninghamellaceae, Choanephoraceae, Pilobolaceae, Mortierellaceae, Endogonaceae, Syncephalastraceae, Piptocephalidaceae, Dimargaritaceae, Kickxellaceae, Helicocephalidaceae, Saksenaceae, Radiomycetaceae. Два последних описаны в 1974 г. (Ellis a. Hesselstine, 1974).

Основные различия между семействами проявляются в строении органов бесполого размножения, в частности в строении спорангиеносцев и спорангиев. У рода *Mucor* спорангиеносцы либо неветвящиеся, либо имеют моноподиальный или симподиальный тип ветвления.

У рода *Thamnidium* они мутовчатые; очень сложные закругленные ветвления у *Spirodactylon* семейства Kickxellaceae.

На примере развития спорангиев у мукоровых грибов можно проследить эволюцию бесполой спороношений от спорангиев к конидиям. Наиболее примитивные — крупные спорангии Mucoraceae. Они образуются на вершине спорангиеносца как круглое вздутие, внутри которого отграничены колонка или столбик как продолжение спорангиеносца внутри спорангия. Типичный спорангий содержит несколько тысяч спор. В противоположность такому спорангию некоторые представители порядка Mucorales образуют маленькие спорангии, содержащие всего несколько спор или даже моноспорные. Они называются спорангиоли (см. рис. 14). Иногда и спорангии и спорангиоли образуются вместе на одной особи, например, у *Thamnidium*; только спорангиоли образуются у родов *Chaetocladium*, *Helicostylum*. Спорангиоли с одной спорой представляют собой фактически одну конидию. В этом случае часто стенка спорангия и споры сливаются воедино.

Большинство представителей порядка Mucorales — сапрофиты, живущие на таких субстратах, как навоз, разлагающиеся остатки растений. Большое число мукоровых грибов — типичные почвенные обитатели, развивающиеся или на растительных остатках, поступающих в почву, или в самой почве, обычно обогащенной органическим веществом. Это различные виды родов *Mucor*, *Rhizopus*, *Zygorhynchus*, *Mortierella* и др. Многие из них синтезируют важные промышленные продукты. *Rhizopus stolonifer* (*R. nigricans*) — промышленный продуцент фумаровой кислоты и с его помощью осуществляется производство кортизона. *R. oryzae* используется для производства спирта. Различные виды *Rhizopus* способны образовывать молочную кислоту. Другие мукоровые образуют лимонную кислоту, щавелевую, α -кетоглютаровую. Многие мукоровые образуют каротиноидные пигменты. Гриб *Choanophora trispora* (*Blakeslea trispora*) — промышленный продуцент β -каротина.

Некоторые Mucorales — слабые паразиты на фруктах, вызывают болезни при их хранении. *Rhizopus stolonifer* — возбудитель

заболевания клубники; *Choanophora cucurbitarum* является причиной заболевания тыквы, дыни, порчи фруктовых соков. *Absidia corymbifera* и некоторые представители *Mucor* и *Rhizopus* вызывают заболевания, связанные с поражением нервной системы человека. Грибы из семейства Piptocephalidaceae — облигатные паразиты на других грибах, главным образом на Mucogales.

На муконовых грибах впервые крупным американским генетиком Блексли (Blakeslee, 1904) было открыто явление гетероталлизма, т. е. среди грибов были обнаружены раздельнополые виды. Блексли установил, что у многих муконовых грибов, выращенных из одной споры, не образуется зигот. Они развиваются только при встрече двух мицелиев, при этом не всяких, а только некоторых, хотя и одинаковых по внешности, но отличных в половом отношении.

Поскольку мужские и женские особи не различались между собой морфологически, то было предложено обозначать их условно знаками (+) и (—), а само явление раздельнополости было названо гетероталлизмом, в отличие от обоуполости — гомоталлизма. При этом обозначения (+)-и (—)-штаммы не являлись случайными для каждого отдельного вида, но устанавливались по сравнению с первоначальными штаммами, которые получили эти обозначения в первых исследованиях Блексли. В случае, когда штаммы имели некоторые морфологические различия, женские обозначались как (+)-штаммы, а мужские как (—).

Далее Бургеф (Burgeff, 1924) показал, что у муконовых грибов имеется вещество, ответственное за начало полового воспроизведения у гетероталлических штаммов.

Гифы мицелиев двух различных знаков направляются друг к другу и одни из них индуцируют образование гаметангиев у других, даже если мицелии разделены коллодиевой пленкой. Это было первое обнаружение гормональной природы полового механизма у грибов.

Работами Племпеля (Plempel, 1960) и его последователей эти гормоны были выделены в виде кристаллического вещества и установлена их химическая природа. Эмпирическая формула гормона, образуемого (+)-штаммами *Mucor mucedo* — ориентировочно $C_{20}H_{25}O_5$, молекулярный вес от 314 до 374. Он представляет собой соединение неароматической природы, имеет ненасыщенные связи и несколько гидроксильных групп. Вещество сходно с триспоровой кислотой, представляющей собой производное β-каротина.

Возможно, что известная интенсивная аккумуляция β-каротина в гаметангиях связана с активным участием его в половом процессе.

КЛАСС ASCOMYCETES

Основная характеристика класса Ascomycetes — сумчатых грибов, — отличающая их от всех других, — это наличие у них

умки, или аска, благодаря которой этот класс и получил свое название. Сумка представляет собой специализированную клетку, формирующуюся в результате полового процесса и являющуюся его конечным этапом, которому предшествует плазмогамия, кариогамия и мейоз. Сумка — это репродуктивный орган; в ней образуются споры, с помощью которых идет дальнейшее размножение особи.

У большинства сумчатых грибов в сумке содержится строго определенное число спор, чаще всего равное 8, но у некоторых видов оно может варьировать в разных пределах.

Другие характеристики класса *Ascomycetes* — наличие строго септированного мицелия и полное отсутствие подвижных форм. Образование септ у сумчатых грибов происходит в результате инвагинации пристенной цитоплазматической мембраны от периферии к центру и заполнения ее материалом клеточной стенки. В результате такого процесса остается отверстие в центре септы, через которое сообщается цитоплазма клеток. Клетки сумчатых грибов обычно многоядерны.

Основным полисахаридным комплексом клеточной стенки сумчатых грибов является комплекс хитин-глюкан, где глюканы представлены галактозанами — галактозой и галактозамином. Процентное содержание ГЦ-оснований в ядерной ДНК варьирует в пределах от 48 до 60 молярных процентов, но основная масса исследованных форм имеет процент ГЦ-оснований от 50 до 55 (Stork a. Alexopoulos, 1970).

Существенной особенностью сумчатых грибов является то, что у большинства из них плазмогамия и кариогамия при половом процессе разделены во времени.

Половой процесс у сумчатых грибов в типе представляет собой контакт гаметангиев. Он протекает следующим образом. Большинство сумчатых грибов — гомоталлические формы. На их мицелии закладываются специализированные половые органы: женский архикарп и мужской антеридий. Архикарп обычно состоит из двух клеток: нижней вздутой, называемой аскогоном и верхней цилиндрической, называемой трихогиной, или он представлен одной клеткой. Антеридий всегда одноклеточный. Как архикарп, так и антеридий многоядерны, но содержимое их лишено какой-либо дифференцировки на отдельные гаметы. При созревании половых органов антеридий соприкасается с трихогиной или аскогоном и мужские ядра поступают через пору в этих образованиях в архикарп. Однако ядра при этом не сливаются, а ассоциируются строго попарно в так называемые дикарионы.

Из продукта слияния двух половых клеток (зиготы) начинают развиваться короткие нити мицелия, носящие название аскогенных гиф, в которые, строго синхронно делясь, поступают дикарионы (рис. 23). Верхняя часть аскогенной гифы погибает в виде крючка и в ней происходит последнее деление пары ядер. Из образовавшихся четырех ядер два остаются в верхушечной

клетке, которая отделяется перегородкой. Одно ядро поступает в крючок, другое — в нижнюю часть аскогенной гифы. Верхушечная клетка аскогенной гифы представляет собой материнскую

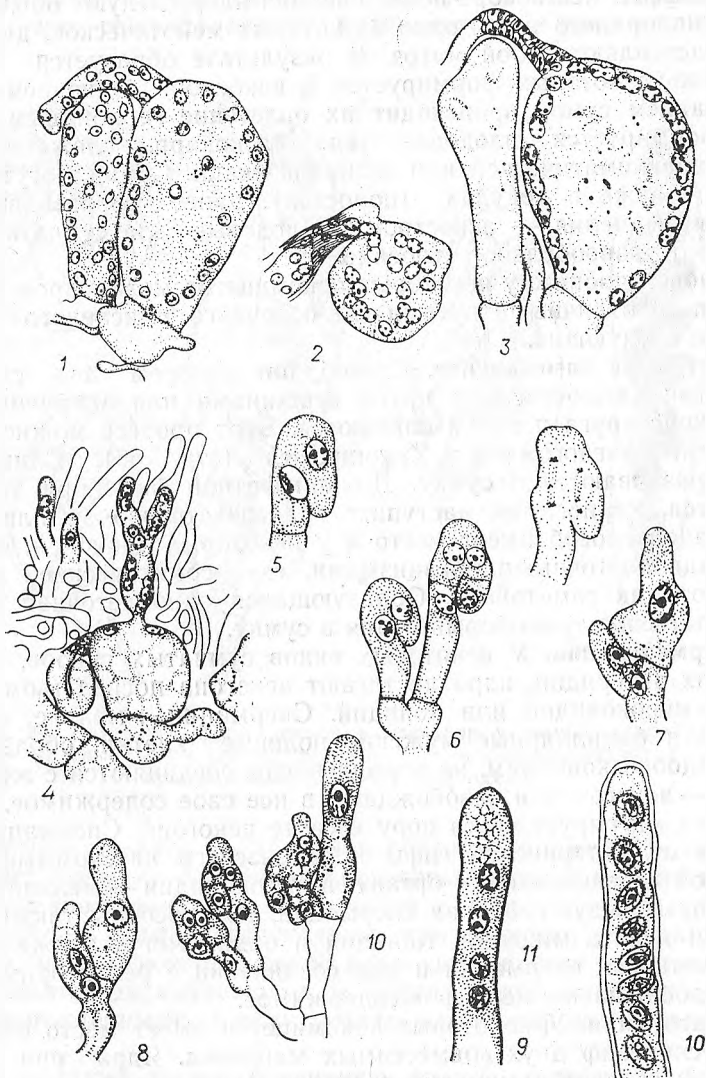


Рис. 23. Половое размножение и развитие сумки у *Pyronema ot-phalodes*:

1 — гаметангии; 2 — плазмогамия; 3 — образование пар ядер; 4 — образование аскогенных гиф; 5 — крючок; 6 — материнская клетка сумки; 7 — зигота; 8 — молодая сумка; 9 — сумка после мейоза; 10 — развитие аскоспор

тку сумки, где происходит слияние дикариона в одно диплоид-ядро. Ядро из крючка поступает в нижнюю часть аскогенной гифы под материнской клеткой и снова образует дикарион. Такие гифы, где происходит слияние ядер, образуются на каждой аскогенной гифе. В ней вскоре после слияния ядер следуют обычно деления диплоидного ядра, одно из которых мейотическое, два других представляют собой митоз. В результате образуется восемь спор, вокруг которых формируется 8 аскоспор. Одновременно с образованием спор происходит оплетение гаплоидным мицелием, формируется плодовое тело — аскокарп, сложенное из вдопаренхиматической или истинной ткани. Сумки могут образовываться также в локулах (полостях), ранее образовавшегося мицелия — аскостромы. Плодовые тела сумчатых грибов имеют разнообразное строение.

Половой процесс у некоторых аскомицетов может происходить несколькими отличными путями от основного, описанного выше. Эти пути следующие.

Копуляция гаметангиев. Способ, при котором два сходных гаметангия касаются друг друга вершинами или закручиваются вокруг друга и затем сливаются. Этот процесс можно сравнить с гаметангиогамией у *Zygomycetes* (стр. 56). Слившиеся гифы развиваются в сумку. Дикариотической фазы при этом не образуется, кариогамия наступает непосредственно за плазмогамией. Такой способ имеет место и у некоторых дрожжей, являющихся одноклеточными организмами, где соматические клетки ведут себя как гаметангии. Образующаяся одноклеточная зигота непосредственно трансформируется в сумку.

Сперматизация. У некоторых видов сумчатых грибов, не имеющих антеридии, ядра достигают аскогона посредством сперматозоидов, микроконидий или конидий. Сперматозоиды — мелкие, сферические или бациллярные мужские половые клетки, образуются в сумке, подобно конидиям, на конидиеносце, соединяются с женской гифой — аскогоном и освобождают в нее свое содержимое. Ядро сперматозоида мигрирует через пору в септе аскогона. Сперматозоиды отделяются от материнской гифы и переносятся насекомыми, ветром, водой к рецепторному органу. Микроконидии — мелкие конидии, которые ведут себя как сперматозоиды, но способны также прорастать и давать мицелий. Конидии и оидии могут также функционировать как сперматозоиды и при соединении с рецепторным органом освобождают в него свое содержимое.

Соматогамия. У некоторых аскомицетов имеет место слияние соматических гиф двух совместимых мицелиев. Ядра при этом образуются из одного мицелия в другой через перфорированные гифы.

Для определенных аскомицетов строго установлено, что плазматическая регуляция регулируется гормональным механизмом. В частности, плазматическая регуляция аскогона может изменять направление роста под действием гормонов.

Среди сумчатых грибов есть гомоталлические и гетероталлические виды, или гомомиксические и димиксические. Большинство гетероталлических видов у сумчатых в половом отношении различаются только по одному гену, т. е. представляют собой биполярно гетероталлические формы. В результате полового процесса в каждой сумке гетероталлических видов четыре аскоспоры имеют

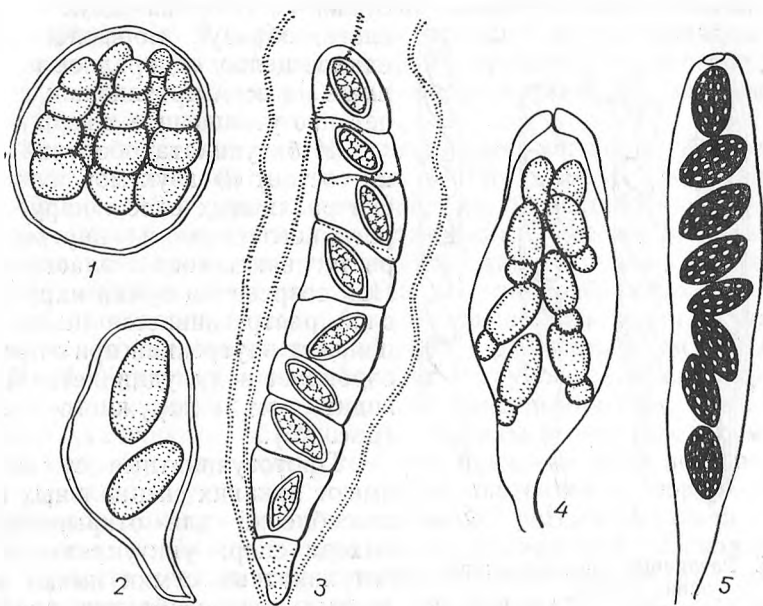


Рис. 24. Различная форма сумок и аскоспор у сумчатых грибов: 1 — круглые; 2 — широкоовальные; 3 — септированные; 4 — булавовидные; 5 — цилиндрические

ген A и четыре — ген a . Дикарион образует формулу $a+A$ и зигота имеет формулу Aa . Однако некоторые виды сумчатых грибов имеют тетраполярное разделение полов.

Аскоспоры обычно одноядерны, как правило, они такими и остаются, но у некоторых видов ядра еще делятся в аскоспоре и они становятся двухъядерными. У других видов аскоспоры становятся многоядерными, между отдельными ядрами образуются септы.

Сумки также имеют различную форму, строение оболочки сумки и способы ее открывания. У большинства грибов они удлиненные, полукруглые или цилиндрические. Но для отдельных групп характерны круглые или овальные сумки (рис. 24). Обычно сумки содержат одну полость, в которой формируются аскоспоры. Сумки могут располагаться в плодовом теле на разных уровнях,

меть ножку, их прикрепляющую. Сплошной ряд сумок называется гимением. Наиболее важная черта морфологии сумки, используемая в классификации, — это строение оболочки сумки. По этому признаку выделяют три типа сумок: прототуниката, унитуниката битуниката.

У сумок типа прототуниката оболочка состоит из одного слоя, не различимого морфологически. У унитуниката оболочка сумки состоит из двух тонких слоев, образуя морфологически, единое целое, однородное по толщине на всем протяжении, но отчетливо утолщенное к вершине.

У битуниката оболочка сумки состоит из двух морфологически различных слоев: наружного ригидного слоя и внутреннего растягивающегося, эластичного. При созревании сумки наружный слой растрескивается ниже вершины, а внутренний при этом адсорбирует воду, удлиняется и выходит из наружного слоя (рис. 25).

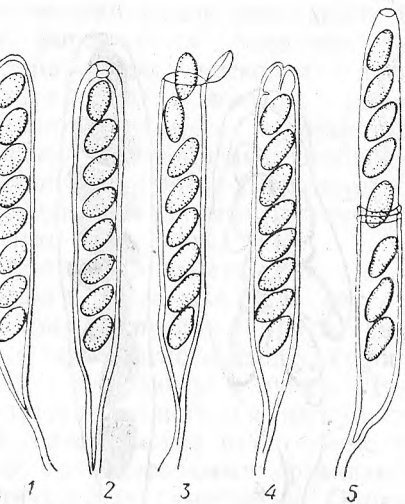


рис. 25. Различные способы открывания сумок:
 — без отверстия; 2 — с порой;
 — с крышечкой; 4 — со щелью;
 — битуникатная сумка с эластичной стенкой и порой

Прототуникатные сумки не имеют никаких специальных приспособлений для открывания и выхода спор; унитуникатные и битуникатные сумки имеют различные приспособления для открывания. Способы открывания сумок могут быть следующими: пора на вершине; сумка открывается крышечкой; на вершине есть щель.

Класс *Ascomycetes* включает несколько тысяч видов. На основании строения плодового тела, способа образования и строения сумки он делится на 3 подкласса: *Hemiascomycetidae*, *Euascomycetidae* и *Loculoascomycetidae*.

Подкласс *Hemiascomycetidae* (*Protoascomycetidae*), включающий наиболее примитивные грибы из класса сумчатых, которые не образуют ни аскокарпов, ни аскогенных гиф, но имеют сумки с прототуникатным строением оболочки. В этот подкласс некоторые систематики включают сумчатые дрожжи, объединяя их в порядок *Endomycetales*; Аркс (Арх, 1967) и Крейзель (Kreisel, 1969) выделили их в самостоятельный класс — *Endomycetes*, объединив в нем не только примитивные сумчатые грибы, но и примитивные базидиальные грибы, имеющие дрожжевые стадии, в частности порядок *Ustilaginales* — головневые грибы.

Подкласс *Eusascomycetidae* включает грибы с хорошо развитыми аскокарпами, имеющие преимущественно унитарное строение оболочки сумок.

К подклассу *Loculoascomycetidae* относят грибы, имеющие хорошо развитые аскокарпы. Сумки образуются в локулах аскокарпов и представляют собой битуникатные образования. К этой группе преимущественно относятся паразитные грибы.

В подкласс *Hemiascomycetidae* входят порядки *Endomycetales* и *Taphrinales*. В первые входят дрожжи, второй порядок представлен исключительно паразитными грибами, вследствие чего эти группы остаются вне нашего рассмотрения, так же как подкласс *Loculoascomycetidae*.

Подкласс *Eusascomycetidae* некоторые микологи, в частности Латрелл (Lutrell, 1951), Мартин (Martin, 1961), Алексопулос (Alexopoulos, 1964) разделяют еще на несколько серий, которые рассматриваются этими авторами как более крупные таксономические категории, чем порядки. Это такие группы, как плектоницеты, пиреницеты, дискомицеты, лабульбенионицеты. Последние представляют собой группу специализированных паразитов на насекомых и в настоящей работе рассматриваться не будут.

Л. И. Курсанов рассматривает группы пиренионидов и дискомицетов не как определенные таксономические категории, а лишь как простое объединение нескольких порядков сумчатых грибов, характеризующихся тем, что плодовые тела построены по типу перитициев у первых и по типу апотециев у вторых. Аналогичным образом, по-видимому, можно рассматривать и группу плектоницетов. Такой подход более правильный, поскольку серией принято считать более мелкую таксономическую единицу, располагающуюся ниже рода, а рассмотрение серии над порядком внесло бы определенную путаницу в эти понятия.

Плектоницеты

Группа плектасковых грибов включает много сотен видов, большинство которых сапрофиты, но есть и формы, паразитирующие на растениях, животных и человеке. Представители этого порядка характеризуются плодовыми телами, называемыми клейстотециями, и имеют унитарное строение оболочки сумок. Плодовые тела типа клейстотециев представляют собой округлые образования размером от десятых долей миллиметра до нескольких миллиметров, не имеющие специальных отверстий для выхода спор. Споры освобождаются только после разрушения плодового тела. Наиболее примитивные формы имеют зачаточные плодовые тела в виде рыхлого переплетения гиф. Сумки беспорядочно расположены в ткани плодового тела, образуются на разных уровнях аскогенных гиф, имеют округлую или овальную форму.

Основной порядок этой группы, который имеет представителей среди почвенных грибов, — *Eurotiales*, включающий два основ-

ных семейства: Eurotiaceae и Gymnoascaceae. Основные наиболее многочисленны представители семейства Eurotiaceae — роды *Penicillium* и *Aspergillus*, среди которых в настоящее время известно несколько сотен видов. Сумчатая стадия *Penicillium* представлена родами *Talaromyces* и *Carpentales*, сумчатая стадия *Aspergillus* — *Eurotium*, *Sartorya*, *Emericella*. Многие представители родов *Peni-*

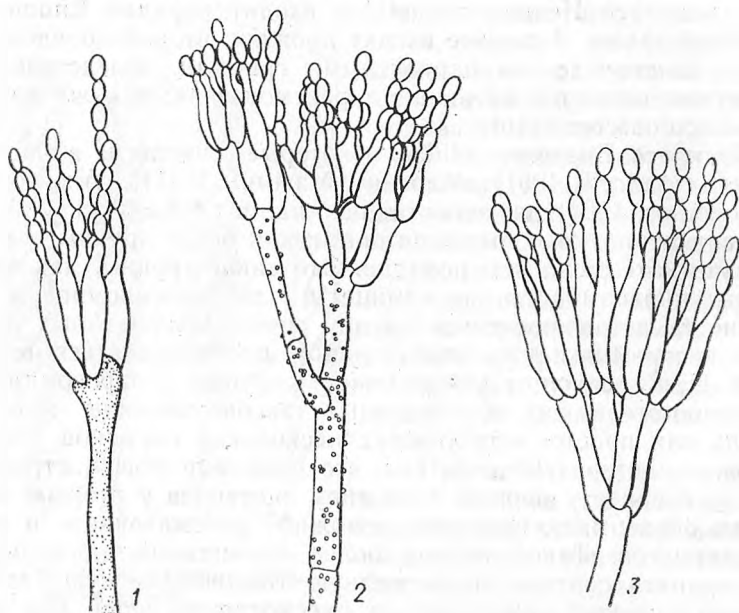


Рис. 26. Строение конидиеносцев у грибов рода *Penicillium*:
1 — *Monoverticillata*; 2 — *Asymmetrica*; 3 — *Biverticillata*

cillium и *Aspergillus* утратили половую стадию размножения и существуют только в конидиальной, которая, по-видимому, эволюционирует у этих двух родов самостоятельно.

Конидиальные спороношения рода *Penicillium* имеют вид кисточки, откуда этот гриб получил свое русское название гриб-кистевик. Конидиеносец прямостоячий имеет разветвления только наверху в виде одного, двух или трех ярусов мутовок. Верхний ярус мутовок обычно состоит из коротких бутылчатых образований — фиалид. Следующий ярус составлен из таких же, но несколько более длинных образований, называемых метулами, и третий, самый нижний, представлен веточками. От последнего самого верхнего яруса мутовок отходят цепочки конидий. Такое строение придает спороношению сходство с кисточкой. Соответственно конидиеносцы с одним ярусом мутовчатых разветвлений носят название моновертициллятных (*Monoverticillata*), с двумя

ярусами — бивертициллятных (*Biverticillata*), разветвления с тремя ярусами обычно бывают асимметричными и носят название *Asimmetrica* (рис. 26).

Конидиальные спороношения рода *Aspergillus* представлены неветвящимися прямостоячими конидиеносцами, имеющими на вершине округлое или булаво-видное вздутие. От поверхности вздутия отходят фиалиды, которые могут располагаться непосредственно на вздутии конидиеносца или на профиалидах. Соответственно конидиальные спороношения рода *Aspergillus* могут быть одно- и двухъярусными (рис. 27).

Представители родов *Penicillium* и *Aspergillus* широко распространены во многих почвах земного шара и являются типичными почвенными обитателями. Кроме того, они могут быть обнаружены на поверхности плодов и овощей, как слабые паразиты, вызывая главным образом их порчу при хранении, а также некоторые из них вызывают порчу пищевых продуктов. Некоторые представители рода *Aspergillus* вызывают тяжелые заболевания

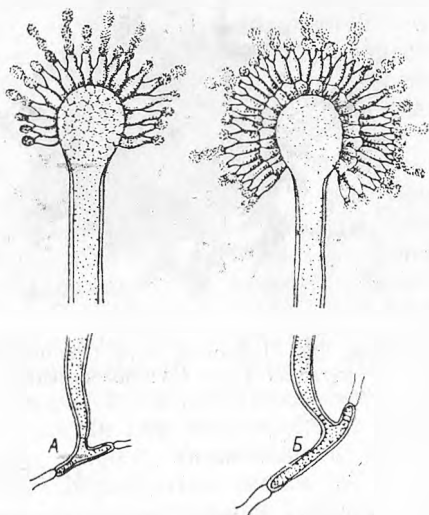


Рис. 27. Строение конидиеносцев у грибов рода *Aspergillus*:

1 — конидиеносец с одним ярусом фиалид; 2 — с двумя ярусами фиалид

внутренних органов человека и животных — аспергиллезы.

Среди представителей родов *Penicillium* и *Aspergillus* сосредоточены основные продуценты антибиотиков — пенициллина, цефаллоспорина, гризеофульвина, цитринина, аспергиллина, фумагиллина и др. Некоторые образуют сильнодействующие токсины группы афлатоксинов (*A. flavus*), рубротоксинов (*P. rubrum*, *P. purpurogenum*) и др.

Виды *Aspergillus* — активные продуценты органических кислот: лимонной, коевой, итаконовой и др. Они используются также для получения ряда ферментов.

Представители семейства *Gymnoascaceae* грибы рода *Gymnoascus* и *Stenomyces*, имеют плодовые тела клейстотеции, состоящие из рыхлого сплетения мицелия, с характерными придатками в виде крючков (рис. 28). В плодовых телах содержатся сумки с восемью аскоспорами. Некоторые грибы этого рода, существующие только в конидиальной стадии, являются дерматофитами и вызывают кожные заболевания человека и животных. Многие представители рода *Gymnoascus* разлагают роговое вещество жи-

вотных, содержащее кератин — перья, волосы, копыта, рога и т. д. Таким образом они участвуют в утилизации этих продуктов при поступлении их в почву.

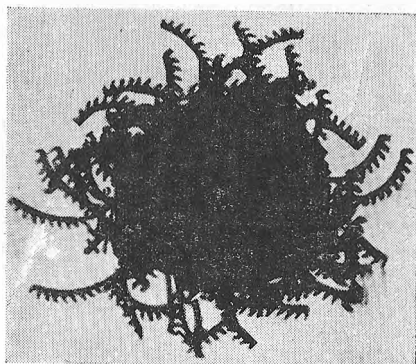


Рис. 28. Плодовое тело *Stenomyces serratus* (сем. Гуппоаскасовые)

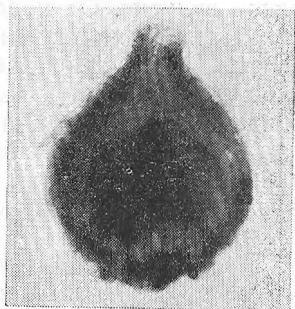


Рис. 29. Плодовое тело (перитеций) гриба *Neocosmospora vasinfecta*

Пиреномицеты

Группа грибов пиреномицетов характеризуется плодовыми телами типа перитециев и также преимущественно унитарным строением сумок. Перитеции представляют собой образования грушевидной или кувшиновидной формы размером 1—2 мм с отверстием (круглой порой — остиолой) наверху для выхода сумок и аскоспор. Сумки обычно имеют полукруглую или цилиндрическую форму.

Эта группа грибов включает много порядков, в том числе Chaetomiales, Sphaeriales, Нурocreales.

В порядок Chaetomiales входит семейство Chaetomiaceae, представленное многими почвенными грибами с основным родом *Chaetomium*. Грибы рода *Chaetomium* имеют характерное строение перитециев с отверстием наверху и длинными отростками — волосками, у многих видов спирально закрученными по всей поверхности перитеция. Сумки у большинства видов *Chaetomium* булавовидные, широкоовальные или цилиндрические. Стенки сумок быстро разрушаются до созревания спор, поэтому споры часто находятся свободно в полости перитеция. Аскоспоры обычно темные и всегда одноклеточные. Они варьируют по форме от вида к виду. Из нескольких десятков видов *Chaetomium* только некоторые образуют конидии. Представители Chaetomiaceae — активные разрушители целлюлозы и приносят вред, разрушая бумагу и книги. Они постоянные обитатели почв. Солома, навоз и сходные материалы, кроме почвы, — обычные субстраты для этих грибов.

В порядок Sphaeriales входит семейство Sordariaceae, характеризующееся темными, кожистыми или углистыми перитециями. К этому семейству относятся роды *Neurospora*, *Sordaria*, *Pleura-ge*, *Neocosmospora* и др. (рис. 29), обитающие как в почве, так и на навозе и пищевых продуктах. *Neurospora* в настоящее время представляет собой в микологии то же, что *Drosophila* для генетиков, так как на ней сделано очень много генетических работ. Основные из них сделаны на *N. sitophila* и *N. tetrasperma* и особенно много на *N. crassa*. *N. sitophila* — один из наиболее известных видов этого рода. Пекарская плесень, или красная плесень хлеба приносит вред в хлебопечении и очень быстро заражает лаборатории и чистые культуры.

Другие распространенные виды — *N. crassa* и *N. tetrasperma*. Мицелий *N. sitophila* содержит обильные ветвящиеся гифы. Воздушный мицелий образует массу розовых овальных конидий, развивающихся в ветвящихся цепочках на разветвленных же конидиеносцах. Наряду с образованием сумок гриб может размножаться только с помощью конидий. Гриб в этой стадии был описан в 1843 г. под названием *Monilia sitophila*, сумчатая стадия его стала известна только благодаря работам Доджа (Dodge, 1928). *Neurospora*, как и большинство представителей Sordariaceae, отличается быстрым ростом. Клетки гиф многоядерны, мицелий пигментированный. *Neurospora* может образовывать многоядерные конидии, хотя одноядерные образуются также. *N. sitophila* и *N. crassa* — восьмиспоровые, гетероталлические организмы. Женские элементы представлены протоперитециями с многоядерными аскогонами. Аскогоны образуют длинную ветвящуюся гифу, которая функционирует как трихогина; антеридиев нет. Мужские элементы представлены микроконидиями, образующимися в цепочках на микроконидиеносцах и прорастающими ростковой трубкой. У этих видов наблюдается дегенерация мужской половой функции и половой процесс осуществляется как сперматизация. Аскоспоры сначала одноядерны, затем становятся двухъядерными и содержат два гаплоидных ядра, образовавшихся в результате деления исходного. Четыре аскоспоры в сумке несут наследственные признаки одного родительского штамма, четыре — другого. *N. tetrasperma*, в отличие от всех других видов, содержит четыре аскоспоры.

Другой широко известный род из этого семейства — *Sordaria*, имеющий типичные перитеции с отверстием наверху, цилиндрические сумки, расположенные пучком, у основания перитеция. В сумках находятся темно-коричневые аскоспоры, окруженные слизистой капсулой. Иногда она довольно толстая и отчетливая, иногда трудно различимая.

Наиболее обычный и наиболее изучавшийся вид этого рода *S. fimicola*, не образующий ни конидий, ни микроконидий и размножающийся только аскоспорами — гомоталлический. *S. fimicola* — наиболее типичный представитель грибной флоры навоза.

В порядок *Pyrenocerales* входит семейство *Pyrenocerales* (некоторые систематики выделяют порядок *Clavicipitales* и в нем семейство *Clavicipitaceae*). К этому семейству относится широко известный паразитный гриб *Claviceps purpurea* — возбудитель болезней многих хлебных злаков,носящий название спорыньи. Аскоспоры этого гриба распространяются ветром и весной попадают на цветущую рожь в соцветие, прорастают ростковыми трубками и вызывают инфекцию. Развивающийся мицелий разрушает завязь. Вместо нее формируется плотный слой конидиеносцев, образующих овальные конидии (сфацилия). Эти конидии находятся в сладких нектароподобных выделениях, привлекающих насекомых, быстро разносящих конидии на неинфицированные растения. Тем временем мицелий в завязи сплетается, уплотняется, твердеет и вытесняет ткани растения, образует склероций. Многие склероции к осени падают на землю, зимуют на ней и весной прорастают плотным сплетением — стромой. Строма у *Claviceps purpurea* имеет вид головки на ножке, внешне сходной с плодовым телом базидиального гриба, и также образована псевдопаренхиматической тканью. Внутри головки стромы, близко к поверхности, возникают многочисленные полости, окруженные псевдопаренхиматической тканью. В этих полостях осуществляется типичный половой процесс с образованием аскогона, антеридия, осуществлением плазмогамии, который приводит к образованию сумок и нитевидных аскоспор. В полостях вокруг половых клеток образуются перитеции, которые открываются длинным шееподобным отверстием.

Склероции гриба содержат ядовитые алкалоиды, ответственные за заболевание животных и человека болезнью, называемой эрготизмом.

Сильное отравление людей алкалоидами спорыньи наблюдалось в 1951 г. в одной из провинций Франции. Заболевания домашнего скота известны еще чаще. Наряду с этим алкалоиды спорыньи применяются как лекарственные препараты, используются в акушерской и гинекологической практике, так как они вызывают сокращение гладких мышц.

Дискомицеты

Группа, относимая к дискомицетам, охватывает грибы, имеющие преимущественно крупные плодовые тела макроскопических размеров, дисковидной или чашевидной формы, называемых апотециями. Некоторые из них могут иметь также форму губки, колокольчика с сильно извитой поверхностью. Однако все апотеции объединены общим признаком — они открыты, и сумки образуются на поверхности плодовых тел или в больших открытых полостях тесным сплошным слоем. Сплошной слой сумок, чередующийся со стерильными гифами, носит название гимения. Сумки обычно булавовидные или цилиндрические унитарного строе-

ния. При созревании сумок и аскоспор, последние с силой выбрасываются наружу, образуя облако спор. Плодовые тела этих грибов обычно ярко окрашены в красный, желтый или оранжевый цвет. Некоторые коричневой окраски и очень немногие — черной. Большинство из них сапрофиты и растут на земле, гниющих ветках, листьях или навозе животных. Группу дискомицетов на основании способа освобождения спор из сумок разделяют на две большие группы: иноперкулятные — споры освобождаются через верхнее круглое отверстие в сумке; оперкулятные — сумка имеет на вершине колпачок, который открывается и освобождает споры. К группе иноперкулята относится порядок Helotiales, который включает несколько семейств. Самое многочисленное из них семейство Sclerotiniaceae наиболее важно в экономическом отношении. Большинство представителей его — паразиты, но хорошо растут в культуре на питательных средах. Паразитная у них преимущественно конидиальная стадия. Половая стадия обычно сапрофитная и развивается на опавших листьях и отмирающих растительных остатках. Апотетии образуются на строме или на склероциях. Апотетии средних размеров, обычно коричневые и на ножке. Аскоспоры обычно бесцветные, однойлеточные, овальные. Характер склероциев, стромы и конидиальных спороношений дифференцирует роды. Важнейшие роды, относящиеся к этому семейству — *Sclerotinia* и *Stromatinia*, включающие несколько десятков видов. Как следует из названия, для *Sclerotinia* характерно образование склероциев, являющихся здесь обязательной стадией в цикле развития. Из них после периода покоя вырастают апотетии, обычно на длинных ножках.

Склероции у *Sclerotinia* образуются только из переплетения гиф мицелия, ткань плодов в их образовании не участвует. *Stromatinia* характеризуется тем, что ее склероции образуются из пронизанных грибными нитями мумифицированных плодов. Конидиальная стадия *Sclerotinia* представлена родом *Botrytis*, *Stromatinia* — *Monilia*.

Из рода *Sclerotinia* особенно важны *S. libertiana*, которая поражает различные растения и *S. fuckeliana* паразит на виноградской лозе.

Из рода *Stromatinia* большое значение имеет *S. fructigena* (*Monilia fructigena*), поражающая плоды яблонь и груш. Аскоспоры или конидии прорастают весной в ростковую трубку или мицелий и заражают цветы или молодые листья и ветви. Затем мицелий образует конидиеносцы и конидии лимонovidной формы. Конидии легко отделяются и распространяются ветром. Большую роль в распространении инфекции играют насекомые плодожорка и казарка. У первой — гусеницы просто проделывают отверстие в кожице и таким образом открывают путь для внедрения гиф гриба. Вторая же активно переносит и инфекцию. Она питается зараженными плодами, а затем переносит инфекцию на лапках, брызжке и особенно в виде экскрементов. Попадая на подходящее

растение-хозяина, конидии при наличии воды прорастают. Во влажные годы заболевание приносит большой урон. В таких условиях возможно несколько конидиальных циклов в год. Молодые деревья более устойчивы, но затем устойчивость падает. Мицелий быстро распространяется, выделяя ферменты, которые разлагают срединную пластинку клеток плода и делают ткань мягкой. Затем плод сморщивается и мумифицируется. Мумифици-

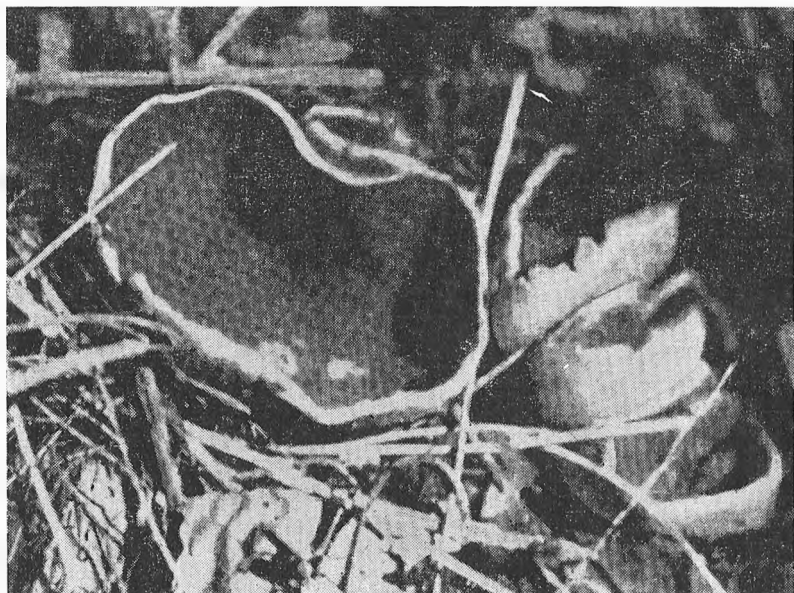


Рис. 30. Общий вид апотеция *Sarcoscypha coccinea*

рованный плод — это масса высохших тканей, пронизанных мицелием гриба и покрытых конидиями. Конидии могут вызвать новую инфекцию весной. Если плоды мумифицируются на почве или частично в почве, то через 1—3 месяца на них могут образоваться апотеции. Они образуются только на земле, но не на мумифицированных плодах, которые остаются на ветвях.

Другой вид паразитных грибов из рода *Monilia* — *M. fructicola* вызывает коричневую гниль персиков и других косточковых.

К группе оперкулята относится порядок Pezizales, включающий основные 3 семейства: Pezizaceae, Sarcoscyphaceae, Helvellaceae. Представители семейства Pezizaceae характеризуются большим разнообразием форм, размеров и окраски плодовых тел. Размеры аскокарпов варьируют у них в пределах от нескольких миллиметров до 10—12 см. Некоторые имеют красивую яркую окраску, другие — черные и коричневые.

Среди них есть съедобные и ядовитые формы. Основные роды — *Peziza*, *Pyronema*, *Ascobolus*.

Большинство существует в сумчатой стадии, конидиальная стадия у многих отсутствует. Конидии известны для *Peziza vesiculosa*, *Patella abundans*. Многие из них сапрофиты, растут в лесах на мертвой древесине, на почве, а также на навозе животных. Разные роды приурочены к навозу определенных животных.

Представители семейства *Sarcoscyphaceae* — главным образом тропические формы, имеющие крупные плодовые тела с яркой окраской. В умеренном климате наиболее известна *Sarcoscypha coccinea* с ярко-красным гимениальным слоем (рис. 30).

Основные представители семейства *Helvellaceae* — различные сморчки. Это сапрофитные грибы, растущие на почве. У них крупные плодовые тела, состоящие из ножки и шляпки, которые имитируют плодовые тела базидиальных грибов. Шляпка имеет складчатую поверхность, которая выстлана гимением на наружной стороне. Сюда относятся ценные съедобные грибы, встречающиеся в лесу весной. Некоторые образуют микоризу с хвойными деревьями. Основные их роды — *Helvella*, *Verpa*, *Morchella*, *Gyromitra* — с точки зрения цитологии изучены мало. Известно, что вид *Verpa bispora* в отличие от других восьмиспоровых видов имеет только две споры в сумке.

КЛАСС BASIDIOMYCETES

Основная отличительная черта базидиальных грибов — наличие специализированного органа — базидии, развивающегося в результате полового процесса и являющегося его конечным этапом. Базидия, как и сумка, — репродуктивный орган, на ней образуются споры, с помощью которых идет дальнейшее размножение особи.

Базидия представляет собой либо одну большую нерасчлененную клетку, развивающуюся из конечной клетки гифы, либо образование, разделенное перегородками. Характерной особенностью базидии является наличие наружных выростов — стеригм, на которых располагаются базидиоспоры. На каждой базидии обычно располагаются по четыре базидиоспоры (рис. 31).

Другая существенная характеристика базидиальных грибов — своеобразное строение септ мицелия (см. стр. 25): у него хорошо развитые септированные гифы. У большинства базидиомицетов характерное строение мицелия, отличающее его от мицелия всех других грибов: он имеет так называемые пряжки (*clamp-connection*), т. е. небольшие полукруглые клеточки, лежащие сбоку на гифе, против поперечной перегородки в ней. Одна часть каждой пряжки сообщается с основной нитью мицелия. Как установлено, эти пряжки имеют специальное назначение. Они участвуют в синхронном делении дикарионов в гифе. При делении ядра дикарионы располагаются рядом по середине клетки, а против них обра-

зуется короткий боковой вырост, загибающийся по направлению к основанию гифы. Ядра в мицелии делятся таким образом, что ось деления одного из них проходит параллельно гифе, а второго —

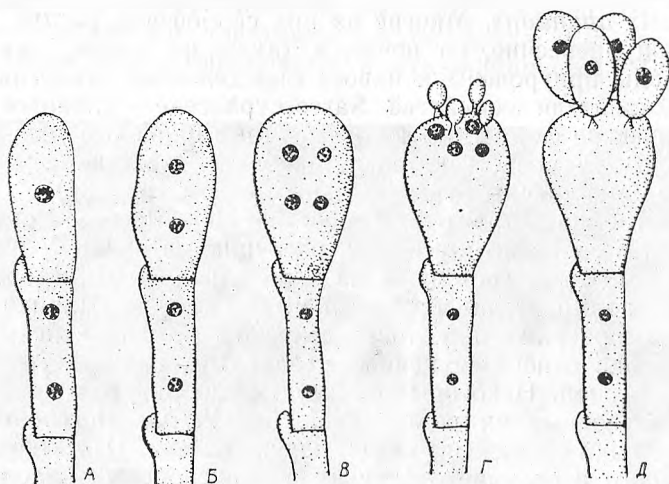


Рис. 31. Схема развития базидии и образования базидиоспор

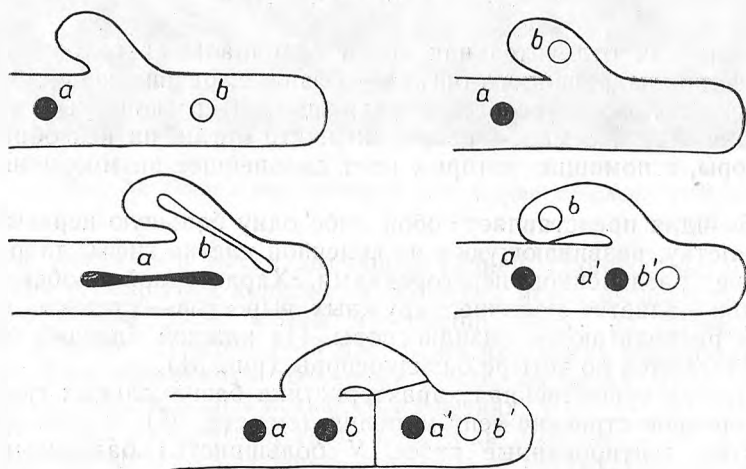


Рис. 32. Схема деления дикариотных ядер у базидиомицетов

под углом, поэтому одно ядро при делении отходит в пряжку (рис. 32). Затем под основанием выроста появляется поперечная перегородка, а также перегородка в основании пряжки. Другая часть пряжки соприкасается с гифой, между ними образуется от-

верстне, ядро из пражки переходит в клетку гифы и восстанавливает ее двухъядерность.

Отличительный биохимический признак класса базидиомицетов — состав полисахаридного комплекса клеточной стенки, основу которой составляют комплексы хитин-ксилозан и хитин-фруктозан. Кроме того, в клеточной стенке базидиальных грибов присутствуют уроновые кислоты.

Грибы класса базидиомицетов имеют наивысший процент ГЦ-оснований в геноме — от 50 до 68%. Таким образом, они относятся к ясно выраженному ГЦ-типу. Половой процесс у грибов этого класса также состоит из трех стадий и включает плазмогамия, кариогамия и мейоз. Однако базидиомицеты не имеют специальных половых органов. Половой процесс представлен у них соматогамией и осуществляется в результате слияния мицелиев разного полового знака. Слияние мицелиев происходит на ранних стадиях прорастания базидиоспор. Базидиоспоры обычно одноядерны и имеют гаплоидный набор хромосом. После прорастания базидиоспоры в ростковую трубку происходит слияние ростковых трубок мицелиев разных половых знаков, так как большинство базидиомицетов гетероталличны. Так же как у сумчатых грибов, плазмогамия и кариогамия у базидиомицетов значительно разделены во времени. В результате слияния двух гаплоидных мицелиев вскоре после прорастания базидиоспор происходит слияние их цитоплазмы, но кариогамии при этом не происходит, а ядра ассоциируются строго попарно, образуя так называемые дикарпоны, так же как это имеет место в аскогенных гифах аскомицетов. Дальнейшее развитие мицелия осуществляется в дикариофитном состоянии. Дикариофитная стадия занимает большую часть цикла развития базидиомицетов. Из дикариофитного мицелия слагается плодовое тело — базидиокарп, представляющее собой образование из псевдопаренхиматической ткани, на котором далее формируются базидии. Таким образом, мицелий большинства базидиомицетов проходит три хорошо выраженные стадии: гаплоидную, дикариофитную и диплоидную.

Почти все базидиомицеты образуют плодовые тела, за исключением грибов из порядков *Uredinales*, *Ustilaginales* и *Exobasidiales*, являющихся высоко специализированными паразитами. Плодовые тела имеют самую разнообразную форму и размеры от микроскопических до одного метра. Образование базидий происходит или на поверхности плодового тела или внутри него из кончика гифы дикариофитного мицелия. Базидии часто располагаются тесным слоем, называемым как и у сумчатых грибов, гимением. В гимении многих базидиальных грибов кроме базидий имеются и другие элементы, такие, как цистиды, парафизы и др. (см. стр. 78). Развитию базидии предшествует слияние пары ядер дикариона в одно диплоидное ядро. Участок гифы, в котором происходит это слияние, отделяется перегородкой и образует материнскую клетку базидии. Она несколько увеличивается в размерах и

в ней происходят два последовательных деления ядра, одно из которых мейотическое, в результате чего образуются четыре ядра. В это же время на поверхности базидии образуются 4 выроста, вздувающихся на концах, в них поступают по одному ядру. Эти выросты, содержащие ядра, образуют базидиоспоры (см. рис. 31). Базидиоспоры в типе одноядерны, одноклеточны, гаплоидны, но могут быть и двухъядерными. Двухъядерные базидиоспоры образуются либо путем деления ядра в споре, либо два ядра из четырех, образовавшихся в зиготе, переходят в спору. В деталях строение и развитие базидии может быть несколько различным. Иногда споры образуются не на верхнем конце ее, а сбоку, число базидиоспор в большинстве случаев равно четырем, но известны и односпоровые базидии, 2-споровые, 6-, 8-споровые, есть базидии у которых число базидиоспор достигает нескольких десятков.

Сама базидия у одних базидиомицетов остается одноклеточной, у других вслед за делением ядер она также делится поперечными или продольными перегородками на 4 клетки. Каждая из клеток содержит по одному ядру и образует по одной базидиоспоре. У одних базидиомицетов базидии по форме более или менее однообразны, у других — базидия очень варьирует, часто расчленяется, образует вилку и т. д. Есть базидии, которые развиваются из толстостенной клетки, представляющей собой покоящуюся спору. Эти покоящиеся клетки называются пробазидиями, или склеробазидиями. Они типичны для порядков паразитных грибов *Ustilaginales* и *Uredinales*.

Базидиоспоры могут быть также разными по форме и по окраске — зеленые, желтые, охряные, оранжевые, розовые, коричневые, фиолетово-коричневые, черные.

Базидиомицеты, как было сказано выше, не имеют половых органов. Половое размножение у базидиальных грибов представлено преимущественно соматогамией, т. е. плазмогамия осуществляется в результате слияния двух соматических гиф. Однако есть и некоторые другие пути полового процесса. В частности, у *Corrinus lagopus*, образующего оидии, плазмогамия осуществляется слиянием оидии с соматической гифой. Оидии обычно образуются в слизи и разносятся водой или насекомыми. Ржавчинные грибы образуют спермации, которые сливаются с мицелием и таким образом осуществляется плазмогамия.

Среди базидиомицетов есть гомоталлические виды, но преобладают гетероталлические, составляющие около 90 % всех известных видов: из них 37 % имеют биполярное разделение полов, остальные — тетраполярное.

Иногда бывает, что уже на одной базидии образуются все четыре типа спор, иногда же споры одной базидии попарно одинаковы, а на другой базидии развиваются две другие пары, несходные с первыми. При прорастании базидиоспор мицелием возможно слияние между такими совместимыми парами.

Базидиоспоры активно разбрасываются благодаря повышенной

тургорного давления, которое создается в результате ферментации гликогена. Но тургорное давление передается через узкий канал стеригмы, поэтому базидиоспора получает очень незначительный толчок и отлетает на несколько миллиметров.

У многих базидиомицетов отсутствует бесполое размножение. Более распространено у них вегетативное размножение путем образования почек, фрагментации мицелия с образованием артроспор. Бесполое размножение, если оно есть, представлено конидиальными спороношениями, но не достигает здесь такого обилия и разнообразия, как у аскомицетов. У гриба *Fomitopsis annosa* оно представлено спороношениями типа *Oedocephalum*; есть конидиальные спороношения и у головневых грибов. У ржавчинных грибов конидиальные спороношения (оидии) образуются в специальных вместилищах. Таким образом, в цикле развития базидиальных грибов прослеживается большая гомология с циклом развития сумчатых грибов. Гомология имеется в развитии сумки и базидии. У базидиальных грибов, так же как и у сумчатых, плазмोगамия и кариогамия разделены во времени. В результате плазмогамии и у тех и у других образуются дикарионы. Кариогамия с образованием диплоидного ядра происходит в клетке, которая затем становится материнской клеткой сумки или базидии. Как в сумке, так и в базидии первое деление диплоидного ядра редукционно, а последующим образованием аскоспор и базидиоспор. Только у аскомицетов они образуются эндогенно, внутри сумки, а у базидиомицетов экзогенно. Кроме того, базидиомицеты имеют более растянутую дикариофитную стадию, которая занимает у них большую часть цикла развития, чем у сумчатых.

Класс Basidiomycetes содержит несколько тысяч видов. На основании строения и формирования базидии он разделяется на 3 подкласса: Homobasidiomycetidae, Heterobasidiomycetidae Teliomycetidae.

Подкласс Homobasidiomycetidae объединяет организмы с базидией, не расчлененной на клетки.

У представителей подкласса Heterobasidiomycetidae базидия состоит из двух частей: базальной, называемой гипобазидией и удлиненной или вздутой верхней части, называемой эпибазидией, расчлененной клетки, на которой образуются базидиоспоры на стеригмах. У многих видов гипобазидия образует две или больше эпибазидии.

В подклассе Teliomycetidae входят организмы, у которых базидия развивается из толстостенной клетки пробазидии, или склеробазидии, которая прорастает и дает промицелий. На промицелии формируется метабазидия с базидиоспорами. Строение и формирование базидии имеет значение в филогении. Японским исследователем Бано (Banno, 1967) было показано, что у аспорогенных дрожжей *Rhodotorula* и *Candida* в результате гибридизации их отдельных штаммов, оказавшихся гетероталличными, образуются структуры, сходные с таковыми у телиомицетов. На этом основа-

они были отнесены к базидиальным грибам и выделены в роды *Rhodosporidium* и *Leucosporidium*. Эти данные дали новое освещение систематическому положению некоторых дрожжевых организмов, показав, что они являются стадиями базидиальных грибов.

ПОДКЛАСС НОМОВАСИДИОМΥСΕΤΙDΑΕ

К подклассу *Homobasidiomycetidae* относятся грибы, которые лучшим образом известны в быту. Они характеризуются нерасчлененной базидией, обычно булавовидной формы. В него входят группы, которые не рассматриваются как строго установленные таксономические категории. Это — гименомицеты и гастеромыцеты.

Гименомицеты

Характерная черта гименомицетов — наличие хорошо развитого, открытого в зрелом состоянии гимения, образованного плотным слоем базидий, чередующихся с бесплодными гифами — цистидами, парафизами и др. Гимений располагается или непосредственно на поверхности плодового тела, тогда он образует гладкий гименофор, или на специальных образованиях — пластинках, трубках, зубчиках, образуя соответственно пластинчатый, трубчатый или зубчатый гименофор. Только у немногих простейших представителей гимений зачаточный или совсем не выражен, так же как и плодовые тела.

В типичном случае гимений состоит из базидий и чередующихся с ними стерильных образований парафиз. У некоторых гименомицетов развиваются еще особые цистиды в виде более крупных, часто причудливой формы, возвышающихся своими концами над общим уровнем гимения.

Большинство гименомицетов — почвенные обитатели. Значительное количество их — сапрофиты на отмершей древесине или паразиты на живых деревьях.

Группу гименомицетов делят на два порядка: *Polyporales* и *Agaricales*. Первый порядок некоторые авторы называют также *Ullorphogales*. Он включает формы с деревянистыми или кожистыми сухими плодовыми телами. Плодовые тела порядка *Polyporales* очень разнообразны по строению. Наиболее примитивные — шляпки или корочки с гладкой поверхностью. Более сложные — чашковидной формы, или состоят из шляпки и ножки, имеют зубчатый шиповатый, трубчатый гименофор. На основании строения плодовых тел в этом порядке можно выделить несколько родов.

Семейство *Thelephoraceae*, наиболее примитивные представители которого имеют плодовые тела в виде нежных пленочек, негусто растущих на одном слое базидий, развивающиеся на опавших листьях и осуществляющие их распад (*Corticium*, *Tomentella*). Многие имеют хорошо различимые плодовые тела, кожистые или

деревянистой консистенции; гладкие, шероховатые или складчатые. Среди них *Pellicularia filamentosa* (*Rhizoctonia solani*) — возбудитель черной парши картофеля, может вести и в почве сапрофитный образ жизни.

Семейство Clavariaceae, основная черта которого — коралло-видное ветвление плодового тела. Гимений покрывает все плодовое тело и отсутствует только у самого его основания. Плодовые тела окрашены в желтый, оранжевый, фиолетовый и другие тона. Основные представители — сапрофитные грибы на растительном опаде *Clavicornia puxidata* и *Ramaria stricta*.

Семейство Cantharellaceae имеет воронковидные плодовые тела. Образует гимений на наружной стороне плодового тела. Основные представители *Cantharellus* (лисички) и *Cratarellus*, имеют складки на поверхности плодового тела, несколько похожие на пластинки агариковых грибов, сапрофитные съедобные грибы.

Семейство Hydniaceae, плодовые тела которого имеют гименофор в виде шпиков или зубчиков, на котором развиваются базидии. Плодовые тела могут быть в виде корочек, кораллов или иметь шляпку и ножку. Кораллоподобные плодовые тела гораздо более мягкие, чем у семейства *Clavariaceae*.

Представитель этого семейства *Hericium coralloides* имеет большие белые красивые плодовые тела, которые образуются на пнях и в дуплах деревьев. Другой представитель — род *Hydnum* — имеет типичную шляпку и ножку и обитает в почве.

Семейство Meruliaceae имеет складчатый гименофор. Наиболее известный представитель — *Serpula lacrimans* (домовый гриб) важнейший разрушитель деревянных построек. Плодовые тела его ресупинатные, т. е. распростертые, неопределенных очертаний до 0,5 м в диаметре. Обильно выделяет капли жидкости, поэтому и получил такое название (*lacrimans* — плачущий).

Другие виды этого семейства обитают в лесу и разрушают древесный опад.

Семейство Polypogaceae — базидии располагаются на поверхности хорошо развитых трубочек или пор, т. е. имеют хорошо выраженный гименофор (рис. 33). Здесь также плодовые тела могут иметь вид корочек, копытообразную форму или развиваться в виде шляпки и ножки. К первым относится род *Poria*, виды которого разрушают древесину или вызывают корневую гниль. Другая группа, известная под названием трутовиков, имеет копытообразные плодовые тела, является также возбудителем различных болезней лесных деревьев. Эти организмы ответственны и за разложение древесного опада, так как активно разрушают лигнин. Можно назвать следующие основные виды этого семейства. Большое экономическое значение имеет *Laetiporus sulfureus*, или серножелтый трутовик, который вызывает гниль дубов и других деревьев. *Piptoporus betulinus* — березовый трутовик; хорошо известен также *P. coriolus*, широко распространенный в Европе и Америке. Во многих лесах встречается *Ganoderma applanatum*, который по-

ражает мертвую древесину березы и других видов деревьев. Его копытообразные плодовые тела могут жить 80 лет и более. *Fomitopsis annosa* вызывает болезнь ели, называемую корневой губкой. Плодовые тела его достигают больших размеров. *F. annosa* один из немногих представителей порядка Polyporales имеет конидиальную стадию в цикле развития.

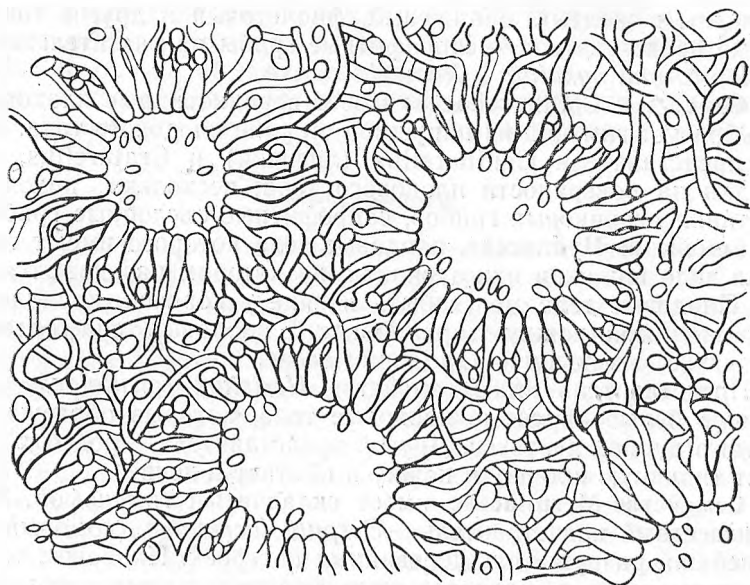


Рис. 33. Разрез через трубчатый гименофор

Среди грибов семейства Polyporaceae два рода — *Lenzites* и *Daedalea* — вызывают интерес. У *Daedalea* поры не только удлинены, но и образуют лабиринты. *Lenzites* имеет удлиненные поры, которые приближаются к пластинчатым структурам.

Род *Irpex* имеет плодовые тела в виде корочки с пористой поверхностью. Стенки пор представлены зубчиками. Таким образом, эта структура представляет собой промежуточную между гименофором Нудпасеае и Polyporaceae.

Порядок Agaricales включает грибы, плодовые тела которых обычно называют либо съедобными грибами, либо поганками. Среди последних есть сильно ядовитые формы. Характерная черта этих грибов — мясистые плодовые тела, обычно состоящие из шляпки и ножки. Базидии образуются у них на поверхности пластинчатого или трубчатого гименофора, на нижней стороне плодового тела, иногда имеющего зонтиковидную форму.

Грибы порядка Agaricales имеют двухъядерный многолетний мицелий, на котором из года в год образуются однолетние плодовые тела. Мицелий растет от центра во всех направлениях, обра-

зую концентрическую колонию. Плодовые тела формируются на концах гиф и образуют кольцо. Особенно хорошо образует так называемое «ведьмино кольцо» *Marasmius oreades* — луговой опенок. В центре такого кольца трава обычно бывает особенно зеленая, что обусловлено накоплением азотистых веществ, которые образуются по мере отмирания мицелия. Такой мицелий у *M. oreades* может существовать сотни лет.

Базидиокарпы (плодовые тела) у грибов порядка Agaricales начинают развиваться на мицелии из небольшого клубка гиф в маленькое круглое или овальное тело. В это время уже закладываются пластинки. У некоторых видов пластинки прикрыты так называемым частным покрывалом — пленочкой из бесплодных гиф, прижимающих края шляпки к ножке, например у рода *Agaricus*. По мере роста гриба наружная часть шляпки растет быстрее покрывала и оно разрывается; остатки его видны в виде бахромы или кольца на ножке. У других родов, например у *Amanita* (мухомор, бледная поганка), плодовое тело целиком покрыто покрывалом (общее покрывало). Остатки этого покрывала при вытягивании плодового тела остаются в виде вольвы или влагалища в основании и в виде белых пятен и чешуй на шляпке. У них есть и частное покрывало.

Для порядка Agaricales почти неизвестно бесполое размножение. Только немногие виды (*Coprinus fimetarius*, *C. lagopus*, *Collybia conigena*) образуют оидии. Оидии несут двойную функцию. Они могут прорасти в мицелий и могут осуществлять функцию сперматозоидов, сливаясь с гифой противоположного пола. Некоторые виды *Agaricus* образуют хламидоспоры (*Agaricus campestris*).

Представители этого порядка растут по всему земному шару. Некоторые виды образуют плодовые тела в разное время года. Самые ранние весенние грибы — *Pholiota praecox*; в то же время *Ph. autumnales* и *Ph. adiposa* — осенние грибы, так же как и большинство других грибов порядка Agaricales. Многие из них растут в лесах, а, например, *Agaricus campestris* (шампиньон) — на открытых лугах, *A. rodmani*, *Marasmius oreadus* растет на лужайках даже в городах. Среди них есть микоризообразователи, другие известны как разрушители древесины и растительного опада. Многие из Agaricales образуют разнообразные антибиотики, в частности полиацетиленовые антибиотики с тремя ненасыщенными связями, обнаруженные только у базидиальных грибов. Широко известный гриб *Armillariella mellea* (опенок) — активный паразит, вызывает гниль яблонь и многих лесных деревьев. *A. mellea* еще известен тем, что его мицелий способен к биолюминесценции, в результате чего светится в темноте. Вероятно, он содержит субстрат люциферин, который подвергается действию имеющегося у него фермента люциферазы. Под действием этого фермента при использовании энергии АТФ и происходит свечение.

В качестве съедобных грибов во многих странах специально культивируется *Agaricus campestris bisporus* (также называют *A.*

bisporus), а в Японии *Cortinellus berkelyanus*. Вкусовые качества определяются набором специфических белков. Эти грибы содержат также некоторые витамины.

В старых классификациях порядок Agaricales включал одно семейство Agaricaceae. Зингер (Singer, 1949) разделил его на 15 семейств и использовал морфологические и химические характеристики для разделения семейств и родов. Согласно Мартину (Martin, 1961), этот порядок разделяется на 5 семейств главным образом на основании строения гименофора. Основные из них — семейства Boletaceae, Russulaceae, Agaricaceae.

Семейство Boletaceae хорошо отличается от других Agaricales трубчатым гименофором (см. рис. 33). Все трубочки равной длины и легко отделяются от основной части плодового тела. Виды этого семейства распространены по всему земному шару. Образование плодовых тел у них в большой степени зависит от влажности и температуры окружающей среды. Плодовые тела мясистые и мягкие, легко и быстро загнивают. Многие образуют микоризу с сосной, лиственницей, березой и другими деревьями. Большинство — съедобные. *Boletus edulis* — белый гриб, считается в некоторых странах Европы, в частности в СССР, лучшим съедобным грибом. Некоторые виды, по данным Лукаса (Lucas, 1957), содержат вещества, задерживающие развитие опухолей. К этому семейству относятся также *Leccinum aurantiacum* (подосиновик), *Leccinum scabrum* (подберезовик), *Ixocomus luteus* (масленок).

Семейство Russulaceae выделяется на основании строения плодового тела и пластинок. Грибы этого семейства имеют толстые пластинки. В мякоти пластинок содержатся особые клетки — сфероцисты. В это семейство входят два рода: *Russula* (сыроежка) и *Lactarius* (грузди, рыжики, волнушки и др.). Род *Russula* хорошо отличим тем, что имеет ломкие плодовые тела. Ножка плодового тела короткая и толстая, шляпка ярко окрашена. Род очень большой; среди его представителей есть съедобные и ядовитые формы. Плодовые тела рода *Lactarius* выделяют млечный сок, который проходит по системе трубок ткани базидиокарпа. Род также очень большой, есть съедобные формы (*L. deliciosus* — рыжик, *L. pipera-tus* — груздь и др.).

Семейство Agaricaceae включает основную массу грибов этого порядка. Базидии образуются на пластинчатом гименофоре, пластинки узкие. Представители семейства разделяются по цвету спор.

Schizophyllum commune имеет белые споры. На этом объекте сделано много работ по генетике и поведению ядер у базидиомицетов. Основной отличительный признак — толстые пластинки, которые радиально расходятся от места прикрепления и расщепляются вдоль. Сюда же относится род *Amanita*, также имеющий белые споры. Большинство видов этого рода ядовиты. *A. phalloides* — бледная поганка — смертельно ядовитый гриб, образует токсин полипептидной природы, состоящий из *d*-аминокислот.

A. muscaria — мухомор, также сильно ядовит. Образуемый им токсин действует не только как яд, но и как галлюциногенное вещество. Род *Pluteus* имеет розовые споры, так же как *Agaricus campestris* и *A. bisporus* — шампиньоны. Оба рода сапрофиты и известны как съедобные грибы.

Представителем черноспоровых грибов является род *Coprinus*, большинство видов которого — типичные навозные грибы; некоторые растут в лесах как подстилочные сапрофиты. Характерны тем, что их плодовые тела расплываются при созревании.

К семейству Agaricaceae относится гриб *Psilocybe mexicana*, который считался священным грибом у древних ацтеков. Они использовали этот гриб в своих ритуальных обрядах. Как установлено в настоящее время, *Psilocybe mexicana* образует галлюциногенное вещество — псилоцибин, вызывающее галлюцинации. Псилоцибин близок к алкалоидам, содержащим индольное кольцо, имеет в своем составе азот, фосфор, действует на нервную систему.

Гастеромицеты

К гастеромицетам относятся гомобазидиальные грибы, имеющие замкнутые плодовые тела на первых стадиях развития и не имеющие специальных отверстий для распространения спор. Базидии, образующие гимений, закладываются внутри плодового тела и базидиоспоры освобождаются только либо вследствие разрыва, либо общего разрушения оболочки. У многих гастеромицетов гимениальный слой не различим к моменту созревания спор, так как базидии быстро разрушаются.

Гастеромицеты имеют довольно разнообразную форму плодовых тел. Чаще всего она клубневидная, иногда звездчатая или в виде ножки с головкой, в виде корзиночки и т. д. Плодовые тела имеют хорошо выраженную оболочку, называемую перидием, которая или разрывается после созревания спор, или споры остаются внутри до освобождения внешними агентами. Перидий часто темноокрашенный снаружи, представляет собой плотную обертку из бесплодных гиф, у одних она бывает однородной, у других дифференцирована на несколько анатомически различимых слоев. Плодущая часть базидиокарпа называется глебой. Она состоит из полостей и камер различной формы и прослоек бесплодной ткани между ними. В камеры вдаются базидии и развиваются базидиоспоры. Почти все гастеромицеты — почвенные сапрофиты; лишь немногие встречаются на гнилой древесине. Для некоторых видов известна способность к микоризообразованию.

По классификации Мартина (Martin, 1961) гастеромицеты разделяются на следующие порядки: Hymenogastrales, Lycoperdales, Sclerodermales, Phallales и Nidulariales. Видовое разнообразие Hymenogastrales незначительно. Большой порядок Lycoperdales включает дождевики (*Lycoperdon*) и земляные звездочки (*Geastrum*). При созревании глеба этих грибов становится пылящей мас-

сой от огромного количества образующихся в ней спор. Большинство представителей — почвенные сапрофиты, растут на пнях, гниющей древесине, на земле в лесу или на пастбищах и лужайках. Некоторые съедобны в молодом возрасте (до созревания глебы).

К этому порядку относится род *Calvatia* (дождевики), имеющий очень крупные плодовые тела диаметром 1—1,5 м и более. Специальных приспособлений для освобождения спор не имеют. *Calvatia* содержит в плодовых телах кальвацин — противоопухолевое вещество, которое извлекается в водные экстракты. Другой род этого порядка *Lycoperdon* — обычный дождевик, растущий по лугам и выгонам. *L. giganteum*, известен своими крупными размерами. В центре его плодового тела по направлению к периферии закладываются лабиринтообразные полости, на которых образуются базидии. Базидии располагаются на дикариотическом мицелии и заполняют всю полость. Развитие идет обычным образом. На базидиях формируются четыре одноядерные базидиоспоры, которые покрываются толстой оболочкой. К моменту созревания многие базидиоспоры становятся двухъядерными. Они заполняют всю полость базидиокарпа, а базидии полностью разрушаются.

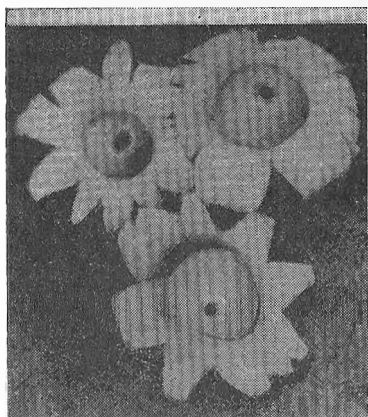


Рис. 34. Плодовые тела *Geaster* sp.

Другой род *Geaster* имеет характерное строение плодового тела. Его перидий состоит из нескольких слоев. Наружный слой к моменту созревания растрескивается радиально и образует звезду. Лопasti звезды отгибаются вниз. На вершине внутреннего слоя перидия возникает отверстие, через которое выпадают споры. Лопasti наружной части перидия отгибаются вниз во влажную погоду, приподнимая внутреннюю часть перидия наподобие ножек, и загибаются кверху в сухую (рис. 34).

Представители порядка Sclerodermales имеют толстый твердый перидий и темную глебу; плодовые тела клубневидной формы. Отличаются от Lycoperdales тем, что не имеют четко выраженного гимения, особенно на ранних стадиях развития.

Представители — роды *Scleroderma*, *Tulostoma*. *S. verrucosum* обычный у нас гриб с плотным наземным плодовым телом, ядовит.

Порядок Phallales имеет наиболее сложное строение плодового тела среди гастеромицетов и всех грибов вообще. Представитель этого порядка *Phallus impudicus* встречается как сапрофит в наших лесах. Плодовое тело у этого гриба, как и у большинства га-

стеромицетов, залагается под землей, затем выходит на поверхность в виде яйцевидных тел, одетых белой плотной оболочкой — вольвой, внутренний слой которой значительно ослизнен. Во внутренней части плодового тела дифференцируется цилиндрическое полое тело со стенками морщинистого строения, занимающее осевое положение в яйце. Вокруг его верхней части в виде колокола диффе-

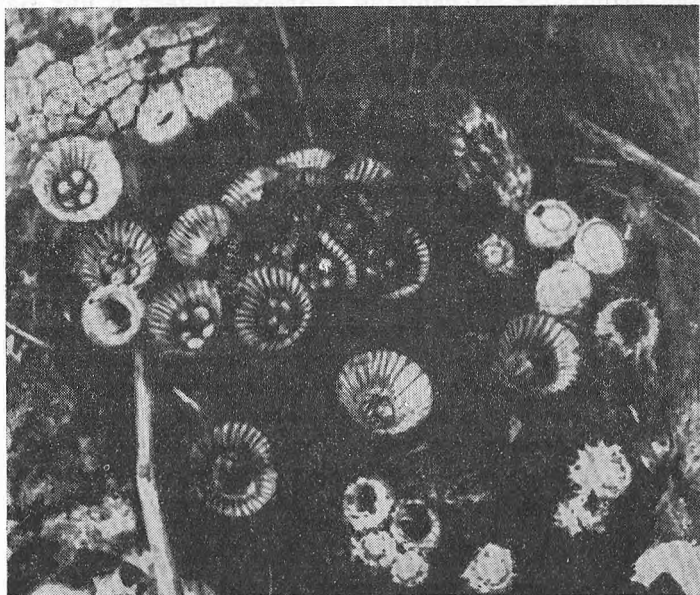


Рис. 35. Плодовые тела *Cyathus trialus*

ренцируется плодущая глеба. При созревании вольва разрывается, стерильная часть глебы сильно вытягивается и выносит кверху плодущую часть с базидиями в виде губчатого тела, быстро ослизняющуюся. Растяжение может происходить в течение 5 час после разрыва перидия при благоприятных условиях. Затем глеба очень быстро разрушается и споры погружаются в желеобразную неприятно пахнущую массу. Этот запах привлекает мух, которые затем разносят споры. Структура и цвет морщинистого тела и шапочки очень варьируют. У рода *Mutinus* «ножка» розовая, а верхняя плодущая часть красная.

К порядку *Nidulariales* относятся виды грибов, называемые гнездовками, плодовые тела которых содержат маленькие твердые структуры, похожие на яйца в птичьих гнездышках. Они представляют собой образования, называемые перидиолями, закладываемые в глебе и обособляющиеся вместе с окружающей их оболочкой внутреннего перидия. Внутренняя щелевидная полость их выстла-

на слоем базидий. При созревании общий перидий плодового тела раскрывается на вершине и перидиоли обнажаются в виде маленьких белых ячеек, лежащих как бы в гнезде (в общем перидии). У рода *Nidularia* перидиоли лежат в перидии свободно, а у родов *Crucibullum* и *Cyathus* они прикреплены к стенке плодового тела каждая особым жгутом гиф, достигающими в расправленном состоянии нескольких сантиметров длины (рис. 35). После созревания перидиоли выпадают из перидия. Содержащиеся в них базидиоспоры освобождаются благодаря разрушению оболочки перидиолей; формы, преимущественно встречающиеся на гнилой древесине и принимающие участие в ее разложении. Основные роды *Cyathus* и *Nidularia* встречаются повсюду.

Среди представителей подкласса Homobasidiomycetidae есть небольшая группа, не имеющая плодовых тел, относящаяся к порядку Exobasidiales. Это паразиты на растениях, которые образуют базидии на поверхностном слое ткани растения так же, как Taphrinales, из класса сумчатых грибов, которые паразитируют преимущественно на растениях из Ericaceae, встречаются на листьях чая. Основной род этого семейства *Exobasidium*. Базидии этого гриба формируются непосредственно на дикариотитном мицелии между эпидермальными клетками хозяина, проникая через кутикулу, где образуют плотный слой. Может образоваться 4, 6 или 8 базидиоспор, в зависимости от поведения ядер. При этом базидиоспоры всегда одноядерны. Они прорастают путем почкования, образуя бластоспоры, или ростковой трубкой, которая инфицирует растение.

ПОДКЛАСС HETEROBASIDIOMYCETIDAE

Основной порядок этого подкласса Tremellales, представители которого сапрофитные грибы имеют достаточно развитые плодовые тела — базидиокарны желеобразной консистенции, но некоторые виды имеют восковидные плодовые тела. По классификации Мартина к этому порядку отнесены грибы, имеющие базидии и с поперечными и продольно-крестообразно расположенными перегородками. Их плодовые тела получают определенный вид только во влажную погоду, когда слизь разбухает, а при высыхании они превращаются в малозаметные корочки. Базидии располагаются по поверхности плодового тела под слизью, довольно правильным слоем. Плодовые тела имеют вид или плоских лепешек неопределенных очертаний, как у *Exidiopsis*, или в виде массивных слизистых тел, как у *Tremella*, иногда лопастных, поднимающихся от субстрата. Некоторые имеют внешнее сходство с гименомицетами.

Представители *Tremellales* — преимущественно сапрофиты на древесных сучьях и пнях, вызывают разрушение древесины и разложение древесных остатков. Некоторые поселяются и на живом дереве. В порядок Tremellales входит несколько семейств, среди них Ceratobasidiaceae, Dacryomycetaceae, Tremellaceae, Auriculariaceae,

Septobasidiaceae. В семейство Ceratobasidiaceae входит род *Ceratobasidium*, интересный тем, что представляет собой связующее звено между подклассами Heterobasidiomycetidae и Homobasidiomycetidae. Он характеризуется несептированной базидией, которая закладывается как сферическая пробазидия, а затем образует эпибазидию. Многие Tremellales имеют сильно пигментированные желтые или оранжевые плодовые тела, особенно представители семейства Dacryomycetaceae. Их пигментация в основном определяется наличием β -каротина. Представители этого семейства имеют характерное строение базидии. Их гипобазидия образуется на двухъядерной гифе в виде значительного удлинения, а эпибазидия формируется на ней в виде вильчатого образования. Плодовые тела всегда состоят из дикариотического мицелия. Кроме того, гриб образует большое число двухъядерных оидий. *Dacryomyces ellisii*, растущий на агаре, не имеет базидии, но образует четыре типа бесполок спор: оидии, хламидоспоры, эллипсоидные споры, растущие в пучках (конидии), и баллистоспоры. Последние представляют большой интерес, так как доказывают родство баллистоспоровых дрожжей Sporobolomycetaceae с Tremellales. Характерным для семейства Tremellaceae является то, что базидии здесь образуются с одной поперечной и одной продольной перегородкой. Ядра также мигрируют из разделенных частей базидии в базидиоспоры. Представители этого семейства имеют разнообразные по форме и цвету плодовые тела, которые могут быть в виде корочки или стержня. Иногда весь базидиокарп представлен как тонкий слой желеобразных гиф, образующих базидии. Цвет плодовых тел может быть серым, пурпурным, коричневым.

Семейство Auriculariaceae характеризуется поперечными перегородками у базидии, которая может быть дифференцирована или недифференцирована на гипобазидию и эпибазидию. У некоторых видов пробазидия развивается в цисту, стенки которой не всегда сильно утолщены. Плодовые тела бывают рыхлые в виде сплетения гиф, как у *Helicobasidium*, хорошо развитые большие плодовые тела, как у *Hirneola*, желеобразные или кожистые. Большинство из них сапрофиты, но есть и паразиты на мхах и корнях цветковых растений.

Наиболее распространенный представитель этого семейства *Hirneola auricula* с крупными плодовыми телами, напоминающими человеческое ухо. Его базидии располагаются на нижней стороне плодового тела и септированы, а базидиоспора имеет изогнутую форму. Вскоре после образования она становится многоклеточной. *H. auricula* — один из первых базидиомицетов, у которого были открыты долипоры.

ПОДКЛАСС ТЕНОМΥСΕΤΙDΑΕ

В подкласс входят порядки Ustilaginales (головневые) и Uredinales (ржавчинные), представленные исключительно паразитны-

ми грибами. Представители этих порядков лишены плодовых тел. Головневые грибы в природе паразитируют на растениях, но они не строго облигатные паразиты. Их можно культивировать на искусственной питательной среде, получая на ней полный жизненный цикл от телеитоспоры (пробазидии) до телеитоспоры. Основные семейства порядка Ustilaginales.—Ustilaginaceae и Tilletiaceae. У первых базидии разделены поперечными перегородками, у вторых — такого деления нет и базидии представляют собой одну клетку.

Оливе (Olive, 1968) обнаружил новый сапрофитный род базидиальных грибов, названный *Filobasidium*, выделенный в специальное семейство Filobasidiaceae, которое на основании строения базидии и цикла развития можно отнести к порядку Ustilaginales, хотя его цикл развития несколько и отличается от типичного цикла этих грибов. Его базидиоспоры прорастают в бластоспоры и образуют дрожжеподобные колонии. Затем в результате слияния бластоспор образуется пряжковый дикариотитный мицелий, образующий пробазидии, из которых развиваются базидиоспоры. Базидии обычно несут 8 базидиоспор. Наличие у него дрожжевой стадии говорит о близости его с дрожжевыми организмами.

Представители порядка Uredinales до последнего времени рассматривались как строгие облигатные паразиты и культивирование их считалось невозможным.

Впервые культура ржавчинных грибов была получена группой австралийских ученых (Williams a. oth., 1966) и затем осуществлена также в Канаде и США (Turel, 1969). Тем не менее получение культуры ржавчинных грибов по-прежнему представляет большие трудности. Поэтому, если нельзя говорить об облигатном паразитизме у ржавчинных грибов, тем не менее может пройти еще несколько лет, прежде чем их культура станет обычным явлением.

КЛАСС DEUTEROMYCETES (FUNGI IMPERFECTI)

Deuteromycetes — несовершенные грибы, искусственно объединяемая в класс группа грибов, которая включает формы с хорошо развитым септированным многоклеточным мицелием, но представители которой не имеют половых спороношений, и известны только в конидиальной стадии.

Вероятно, несовершенные грибы представляют собой конидиальную стадию аскомицетов, реже — это конидиальные спороношения базидиомицетов. Подтверждением этому служит то, что в некоторых случаях мы находим высшие спороношения этих грибов в природе, или их удается получить на искусственных питательных средах в культуре много лет спустя после того, как гриб был описан впервые.

Грибы, у которых конидиальные спороношения были открыты раньше совершенных, имеют два названия, так как конидиальная и половая стадии были названы отдельно и сохранили свои само-

стоятельные родовые и видовые названия. Например, *Fusarium moniliforme* — конидиальная стадия, *Gibberella fujikuroi* — сумчатая, *Helminthosporium victoria*—*Cochliobolus victoria* и т. д.

Названия родов несовершенных грибов являются общепринятыми, но поскольку естественная классификация их невозможна, они рассматриваются как форм-роды.

По мере нахождения высших спороношений у несовершенных грибов они распределяются в соответствующие классы и порядки высших грибов и тогда занимают определенное место в естественной системе.

Тем не менее есть убедительные доказательства того, что ряд видов несовершенных грибов может существовать исключительно в конидиальной стадии вследствие утраты ими в ходе эволюции половых спороношений и наличия парасексуального цикла. Тогда их можно рассматривать как новую эволюционную ветвь.

По-видимому, эволюция половых и конидиальных спороношений шла в различных систематических группах грибов с неодинаковой интенсивностью и в разных направлениях, у некоторых групп определено в направлении угасания полового процесса и увеличения роли бесполого спороношения в сохранении вида, в частности, за счет значительного усложнения конидиального аппарата (Сидорова, 1967).

Такое усложнение конидиального аппарата с постепенной потерей полового спороношения можно наблюдать у грибов родов *Penicillium* и *Aspergillus* порядка Eurotiales (сумчатых грибов), на что впервые было обращено внимание Т. П. Сизовой (1953). В пределах рода *Penicillium* такое усложнение конидиального спороношения происходит в направлении от секции *Monoverticillata*, имеющей наименее развитые одноутовчатые конидиеносцы, через секцию *Biverticillata-symmetrica* с двухъярусными конидиеносцами, к секции *Asymmetrica* с мощными трехъярусными асимметричными кисточками. Одновременно наибольшее число видов, имеющих половую стадию, приходится на секцию *Monoverticillata*, значительно меньше их в секции *Biverticillata-symmetrica*. И, наконец, в очень обширной секции *Asymmetrica* они представлены единичными видами.

У рода *Aspergillus* также большинство видов с сумчатой стадией имеют менее развитые конидиеносцы с одним ярусом фиалид; у большинства видов, имеющих двухъярусные конидиеносцы, половая стадия утрачена.

Потеря половых спороношений могла происходить в самых отдаленных группах аскомицетов и приводить к образованию сходных конвергентных форм конидиальных спороношений у разных родов сумчатых грибов. Так, например, у *Sartoria*, *Eurotium* конидиальное спороношение одного форм-рода *Aspergillus*. У родов *Emericialopsis*, *Nectria*, *Hypomyces* конидиальное спороношение одного типа *Cephalosporium*. *Nectria*, *Gallonectria*, *Gibberella* имеют конидиальное спороношение типа *Fusarium*. И наоборот, есть сви-

детельства того, что конидиальное спороношение эволюционирует самостоятельно, в результате чего у одного рода сумчатых грибов, например у *Hypomyces*, оно может относиться к родам *Fusarium*, *Tubercularia*, *Dactylium*, *Diplosporium*.

Большинство микологов для классификации несовершенных грибов пользуются до настоящего времени системой Саккардо (Saccardo, 1880). Эта система основывается на представлениях об искусственности группы несовершенных грибов и в общем сводится к каталогизации форм и созданию схемы определения. Однако она удобна и наиболее полно отражает многообразие форм в группе несовершенных грибов.

В основу своей системы Саккардо положил строение и объединение спороносных структур. На основании чего он выделяет 3 порядка: *Hymenomycetales* (*Moniliales*), *Melanconiales*, *Sphaeropsidales*.

Порядок *Hymenomycetales* — наибольший порядок несовершенных грибов, включающий до 10 000 видов. Среди представителей этого порядка много типичных почвенных обитателей — сапрофитов, играющих в ней большую роль. Многие представители патогенны для растений, а некоторые и для человека. Сюда же относятся дрожжи и дрожжеподобные грибы, не образующие аскоспор.

К порядку *Hymenomycetales* относятся формы, имеющие конидиеносцы, свободно образующиеся прямо на мицелии, или соединенные в коремии, но без специальных вместилищ.

Порядок *Hymenomycetales* Саккардо разделяет на 4 семейства. *Mucedinaceae* и *Dematiaceae* — на основании отсутствия или наличия темного пигмента; *Stilbaceae* — на основании объединения конидиеносцев в коремии и семейство *Tuberculariaceae* — на основании расположения конидиеносцев в виде скоплений — спородохий. К семейству *Mucedinaceae*, имеющему светлоокрашенный или бесцветный мицелий и спороношения, относятся широко распространенные в почве роды *Aspergillus*, *Penicillium*, *Verticillium*, *Arthrobotrys*, *Trichothecium*, *Cephalosporium* и др. К семейству *Dematiaceae* относятся грибы, имеющие темные гифы и конидии; иногда темными бывают либо гифы, либо конидии. Основные представители — роды *Cladosporium*, *Alternaria*, *Stemphylium* и др. Большинство из них — почвенные сапрофиты или факультативные паразиты растений, некоторые эпифиты на растениях.

К семейству *Stilbaceae* относятся роды *Stysanus*, *Graphium* и др. — сапрофиты, или факультативные паразиты. К семейству *Tuberculariaceae* относятся роды *Tubercularia*, *Volutella*, *Fusarium* и др.

Порядок *Melanconiales* выделяется на основании того, что конидиеносцы у представителей этого порядка образуются сплошным слоем в виде ложа. В основном сюда относятся паразитные формы, ложа (ацервули) которых образуются под кутикулой или под эпидермисом растительной ткани. Порядок *Sphaeropsidales* выделяется на основании того, что конидиальные спороношения

входящих сюда видов образуются в специальных вместилищах — пикнидах. Пикниды несколько напоминают по своему строению плодовые тела сумчатых грибов — перитеции. Они имеют округлую, кувшиновидную, грушевидную форму размером несколько миллиметров. Состоят из псевдопаренхиматической ткани или представляют собой настоящую ткань кожистой или углистой конси-

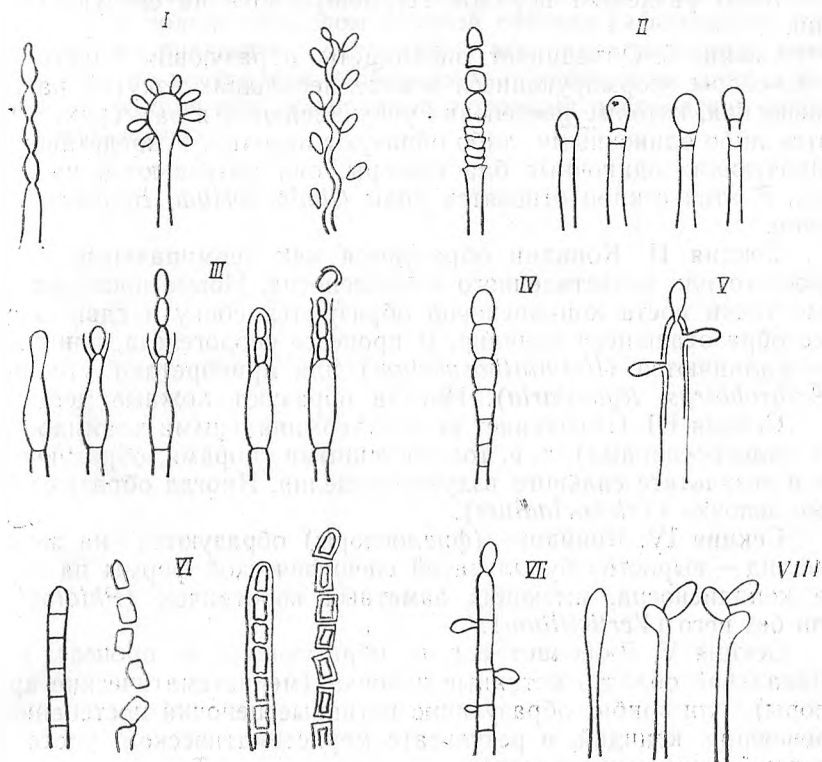


Рис. 36. Типы спорообразования у несовершенных грибов: I — blastospоры; II — пролиферирующие конидии; III — фиалоспоры; IV — базипетальные артроспоры; V — пороспоры; VI — артроспоры; VII — меристематические blastоспоры; VIII — базипетальные, наклоннообразующиеся blastоспоры

стенции. Сюда относятся роды *Coniothirium*, *Aposphaeria*, *Phoma*, *Dendrophoma* — почвенные сапрофиты и факультативные паразиты на растениях.

Еще выделяется искусственный порядок — *Mycelia sterilia*, куда относятся формы, вообще не образующие спороношений. Поэтому выделение видов в этом порядке еще более условно. Наиболее известные роды *Rhizoctonia*, имеющие, по-видимому, половую стадию *Corticium*, и *Pellicularia*, относящиеся к базидиомицетам.

Хьюз (Hughes, 1953) предложил новую классификацию порядка гифомицетов несовершенных грибов на основе морфогенетических признаков и характера спорогенеза.

По системе Хьюза грибы порядка *Hyphomycetales* на основе спорогенеза можно делить на несколько групп, которые Хьюз называет секциями (рис. 36).

Хьюз разделяет порядок *Hyphomycetales* на следующие секции.

Секция I. Объединяет гифомицеты, образующие бластоспоры, т. е. споры, формирующиеся в виде небольших вздутий на конидиеносцах, которые постепенно увеличиваются в размерах, и остаются либо одиночными, либо образуют цепочки. У представителей, образующих одиночные бластоспоры, они развиваются на зубчиках. К этой секции относятся роды *Cladosporium*, *Bispora*, *Septonema*.

Секция II. Конидии образуются как терминальные вздутия простого или разветвленного конидиеносца. Новые последовательные точки роста конидиеносца образуются сбоку и сдвигают ранее образовавшиеся конидии. В процессе спорогенеза конидиеносцы удлиняются (*Helminthosporium*) или приобретают утолщения (*Arthrotrichum*, *Ramularia*). Иногда образуют ложные цепочки.

Секция III. Объединяет виды с терминальными хламидоспорами (алеёрспорами), т. е. толстостенными спорами, образующимися в результате сильного вздутия мицелия. Иногда образуют ложные цепочки (*Trichocladium*).

Секция IV. Конидии (фиалоспоры) образуются на вершине фиалид — выростов бутыльчатой специфической формы на вершине конидиеносца, имеющих заметный воротничок (*Phialophora*) или без него (*Verticillium*).

Секция V. Включает формы, образующие в процессе роста апикальной области истинные цепочки (меристематические артроспоры), или грибы, образующие истинные цепочки постепенно созревающих конидий, в результате меристематического роста апикальной зоны конидиеносца.

Секция VI. Объединяет виды, образующие конидии через поры (путем почкования через поры в стенке конидиеносца — пороспоры). Пороспоры обычно толстостенные, развиваются по одной апикально и латерально (*Helminthosporium*) реже — в акропетальных цепочках (*Diplococcium*).

Секция VII. Конидии образуются путем базипетальной фрагментации конидиеносца или гифы, т. е. являются артроспорами, или конидии образуются в результате расчленения гифы мицелия на отдельные клетки — артроспоры (*Geotrichum*, *Oidiodendron*).

Секция VIII. Характеризуется базальным ростом конидиеносцев, на которых конидии образуются по одной апикально и латерально, обычно муральные (*Dictyoarthrinium*).

В дальнейшем ряд исследователей (Tubaki, 1958), (Subramanian, 1962, 1963) предложили свои схемы классификации гифомице-

тов, основанные на том же морфогенетическом принципе, которые явились частично дополнением схемы Хьюза, частично ее модификациями. Схемы Хьюза, Тубаки, Субраманиана связаны с гаплоидной стадией существования вида, рассматривают несовершенные грибы как самостоятельную группу организмов, способных к дальнейшей эволюции в гаплоидной стадии.

Однако эти схемы пока еще нельзя рассматривать как систему, они являются только подходом к новой системе гифомицетов, так как далеко не полностью охватывают все известные роды этой группы. Для ее построения необходима обработка на морфогенетическом принципе всех материалов, которыми располагает современная микология.

Часть II

ЭКОЛОГИЯ ПОЧВЕННЫХ ГРИБОВ

Глава 4

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ ПО ЭКОЛОГИИ ГРИБОВ

ПОЛОЖЕНИЕ ГРИБОВ В ЭКОСИСТЕМЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ГРИБОВ

Экология — наука, исследующая закономерности жизнедеятельности организмов в их естественной среде обитания. В содержание экологии обязательно входит изучение взаимоотношений организма и среды, взаимоотношений организма с другими организмами.

При рассмотрении любых вопросов экологии мы сталкиваемся понятием экосистемы. Каждый индивидуум не независим от других живых существ и абиотической среды, а напротив, все виды представляют собой взаимодействующие и взаимозависимые части более крупных единиц, составляющих единую, нормально функционирующую систему. Экосистема — совокупность биотических и абиотических элементов, связанных пространственно и функционально, в результате взаимодействия которых создается достаточно стабильная система, где имеет место круговорот веществ и обмен энергией между живыми и неживыми ее частями. В экосистеме осуществляется функционирование организмов и взаимодействие их друг с другом и внешней средой (Одум, 1968).

Существуют общая экология и экология отдельных групп организмов, функционирующих в экосистеме. Общая экология, или энэкология, занимается изучением общих закономерностей функционирования экосистемы в целом, т. е. изучением продуктивности основных групп организмов, составляющих экосистему, интенсивности их обмена, скорости превращения вещества и энергии.

Экология отдельных групп организмов, или аутоэкология, занимается изучением закономерностей жизни отдельных ее составляющих, изучением влияния факторов внешней среды на развитие тех или иных сообществ и их обратное влияние на среду, изучением особенностей этих организмов, определяющих их развитие в тех или иных условиях внешней среды.

Отличительной чертой современного этапа развития экологии является то, что отношение организмов к среде рассматривается на популяционном уровне, т. е. целью экологии является не изучение взаимосвязи отдельного организма со средой, а изучение взаимосвязи и приспособительных реакций популяции¹, с условиями существования. Процесс освоения жизненных ареалов, приспособление к условиям внешней среды происходит не отдельными особями, а популяцией как функционального целого. Далее это освоение продолжается как интеграция видовых популяций в сообщества и биоценозы.

Характерной чертой экологии грибов, как вообще всех микроорганизмов, во-первых, является то, что экологию их можно рассматривать только как популяционную, так как микроорганизмы в любых условиях, в отличие, например, от некоторых животных, существуют не как отдельные индивидуумы, а как их популяция. Во-вторых, они тесно связаны с субстратом, обладают большой поверхностью всасывания, питание их происходит по адсорбционному типу. В свою очередь они оказывают активное влияние на окружающую среду через продукты метаболизма.

Грибы имеют ряд морфологических, физиологических и генетических особенностей, которые определяют специфику их взаимоотношений со средой. Они характеризуются мицелиальным строением, быстрым верхушечным ростом мицелия в длину, активным метаболизмом. Все это способствует быстрой колонизации субстрата и может приводить к быстрому истощению последнего. Многим грибам свойственна способность образовывать токсические продукты, что еще больше повышает их конкурентоспособность за освоение субстрата.

По мере истощения субстрата метаболизм замедляется, но происходят определенные полезные морфологические изменения организма, образуются хламидоспоры или другие покоящиеся клетки. Превращение мицелия в покоящиеся клетки позволяет им переносить неблагоприятные условия или перемещаться с одного субстрата на другой, так как споры грибов имеют ряд приспособлений для рассеивания.

Наличие гетерокариозиса у грибов делает их весьма лабильными в генетическом отношении и обуславливает их высокую адаптивность к условиям окружающей среды. Многократная смена коиндигиальных спороношений и смена половых и бесполовых циклов

¹ Популяция — совокупность особей одного вида, ограниченная определенной территорией.

способствует увеличению жизненности вида у грибов, так как каждое спороношение приводит к образованию большого числа спор, что, в свою очередь, способствует быстрому заселению субстрата и закреплению популяции на нем.

Наиболее общие вопросы изучения экологии грибов связаны с изучением положения грибов в экосистеме в целом. Положение организмов в любой экосистеме определяется в первую очередь их трофическими связями, т. е. местом, какое они занимают в цепи превращений вещества и энергии. Грибы, являясь гетеротрофами, входят в группу активных разлагателей органического вещества.

По взаимоотношению со средой и другими организмами на основе трофических связей грибы можно разделить на 5 экологических групп: сапрофиты, патогены факультативные, патогены облигатные, микоризообразователи, грибы-хищники.

Только облигатные патогены имеют очень ограниченную связь с почвой, остальные группы грибов играют в ней значительную роль.

Сапрофиты и факультативные патогены являются основными разрушителями органического вещества в экосистеме и играют большую роль в превращении вещества и энергии. Грибы-микоризообразователи и грибы-хищники занимают несколько иное положение в экосистеме, так как оно основывается на взаимоотношениях с живыми организмами.

Несмотря на то что все грибы являются гетеротрофами, они очень разнообразны по своим пищевым потребностям и возможностям в освоении субстрата и поэтому составляют еще несколько экологических подгрупп. Эти различия объясняются главным образом различием в наборе ферментов, которыми они обладают. Деление на такие экологические подгруппы в зависимости от отношения грибов к субстрату было дано Гаррет (Garret, 1951). Эти подгруппы хорошо выявляются при заселении грибами какого-либо животного или растительного субстрата и постепенном его разложении.

По мере разложения субстрата создается определенная смена (сукцессия) видов. Ее на корнях растений можно представить следующим образом: слабые паразиты (грибы, внедряющиеся в корни); сапрофитные грибы, усваивающие легкодоступные вещества: сахара, пентозаны, гемицеллюлозы («sugar fungi» — сахарные грибы); целлюлозоразрушители, разлагатели лигнина.

Слабые паразиты, внедряясь в корни, продолжают существовать некоторое время на его поверхности и после отмирания. Эта группа существенно отличается от специализированных паразитов. Паразитизм у них почти на грани сапрофитного существования, они локально ограничены, представлены в основном грибами родов *Fusarium*, *Pythium*, *Corticium*, некоторыми видами *Cladosporium*.

Мицелий у этих грибов обычно растет поверхностно на корнях и внедрение его внутрь клеток встречает сопротивление растения-

хозяина. Они открывают дорогу для инвазии быстро захватывающим пространством так называемым «сахарным грибам». Не выдерживая конкуренции с этими сапрофитными грибами, заселяющими мертвые растительные остатки, они переходят в состояние покоя.

В группу «сахарных грибов» входят грибы, быстро использующие легкодоступные углеводы, сахар, крахмал, гемицеллюлозу, но не целлюлозу. Несмотря на то что сахар доступен всем организмам, группа «сахарных грибов» немногочисленна, так как ее составляют только формы, способные быстро захватывать пространство. Основная особенность грибов этой группы — активный рост мицелия, быстрое прорастание спор и покоящихся клеток при наличии подходящего субстрата. К «сахарным грибам» с такими свойствами относятся в первую очередь грибы класса *Zygomycetes*, главным образом мукоровые грибы, частично к ним примыкают несовершенные грибы, некоторые виды из родов *Penicillium*, *Aspergillus* и небольшое число других форм. Многие из них характеризуются способностью образовывать антибиотики, что еще больше способствует захвату субстрата и закреплению своих позиций.

Целлюлозоразрушающие грибы — менее определенная группа по пищевым потребностям, так как она включает грибы, у которых свойство разлагать целлюлозу может быть выражено и очень слабо и очень сильно. Они растут более медленно и не выдерживают конкуренции с «сахарными грибами» за легкодоступные субстраты. В эту группу входят многие представители сумчатых и несовершенных грибов.

В группу грибов, разрушающих лигнин, входят главным образом базидиомицеты. Они растут медленно, начинают развиваться тогда, когда все легкодоступные углеводы уже использованы первичными колонизаторами. Базидиомицеты характеризуются также наличием развитых ризоморф, которые служат им для переброски питательных веществ на большие расстояния по бесплодному субстрату и лучшему освоению и закреплению на нем, о чем было сказано выше.

По мере разложения растительных остатков начинают развиваться грибы, довольствующиеся малым количеством питательных веществ и способные разлагать специфические вещества гумуса.

Смена экологических групп в зависимости от пищевых потребностей очень хорошо прослеживается на таком субстрате, как навоз травоядных животных. Эта смена видов изучена давно и является классической. Первые поселенцы на навозе — мукоровые грибы *Pilobolus* spp., *Pilaira*, *Mucor* и другие грибы с быстро прорастающими спорами, активно растущим мицелием, поэтому имеющими преимущества в захвате легкодоступного субстрата. Затем они сменяются сумчатыми грибами (виды родов *Ascobolus*, *Sordaria*, *Humaria* и др.), растущими более медленно, не успевающими захватить легкодоступные углеводы, но приспособленные к использованию целлюлозы и имеющие соответствующий набор фер-

ментов. После них развиваются медленно растущие базидиомицеты, усваивающие лигнин (виды родов *Coprinus*, *Stropharia*).

Начиная с 50-х годов сукцессии видов грибов исследуются на различных растительных субстратах, в конкретных эколого-географических условиях при разложении травянистых и древесных растений в различных почвенно-климатических зонах. Эти работы подтверждают положения об экологических группах грибов. Они конкретизируют формирование этих групп в определенных условиях климата и растительности. Многие из них обобщены в обзоре Гудсона (Hudson, 1968), который рассматривает смену видов грибов при разложении растительных остатков, т. е. смену экологических групп, начиная с живых здоровых растений через период зрелости, ослабления, отмирания и поступления в почву. Первыми поселенцами на растении могут быть либо эпифиты, либо паразиты. Та или другая группа может преобладать в различное время. Наблюдаются различия в заселении верхних и нижних междоузлий. Сначала заселяются верхние междоузлия, так как они быстро стареют после цветения, позднее заселяется нижняя часть растения. Сукцессия видов на травянистых однодольных растениях в условиях умеренного климата выглядит следующим образом: на *Dactylis glomerata* (ежа сборная) первыми поселяются *Cladosporium herbarum*, *Epicoccum nigrum*, *Alternaria tenuis*, *Leptosphaeria microsporica*. Часто им сопутствует *Aureobasidium pullulans*; грибы порядка Mucorales на этой стадии отсутствуют. Первые поселенцы имеют быстро прорастающие споры при довольно низкой влажности, это дает им преимущество первичного заселения субстрата и они готовят почву для последующей группы (*Acrothecium* и некоторых других форм). Третья группа, представленная *Leptosphaeria nigricans*, характеризуется тем, что споры этих грибов могут прорасти только при большой влажности. Четвертая и пятая группы состоят из сумчатых и несовершенных грибов, появляющихся в различной последовательности. Последняя стадия, представленная базидиальными грибами, на этом субстрате может отсутствовать. Иногда развиваются грибы рода *Corticium*. На отдельные стадии сукцессии большое влияние оказывают условия внешней среды. Особенно большое значение при этом имеет влажность. При изменении условий внешней среды отдельные стадии сукцессии могут выпадать.

Смена видов на тропических растениях (бананы, сахарный тростник) имеет следующие стадии. Первые поселенцы — некоторые сумчатые и преимущественно несовершенные грибы (*Leptosphaeria sacchari*, *Helminthosporium sacchari*, *Guignardia sp.*, *Glomerella sp.* и др.). Затем их сменяют *Alternaria tenuis*, *Curvularia lunata*, *Nigrospora sphaerica*, сначала существующие как паразиты, а потом переходящие к сапрофитному существованию. На поверхности листа в разных местах могут распространяться различные формы грибов. На черешке и у основания — *Verticillium theobromae*, *Deightonella torulosa*, а всю листовую поверхность занимают

Nigrospora spp., *Gloeosporium musarum*, *Pyricularia musae*. При высыхании листа они сменяются такими нетребовательными к влаге формами, как виды *Cladosporium*, *Aspergillus*, *Alternaria*, *Fusarium*, *Curvularia*. *Cladosporium herbarum*, *Alternaria tenuis*; встречаются как на тропических растениях, так и на растениях, произрастающих в условиях умеренного климата (*Carex*, *Triticum* и др.). *Epicoccum nigrum*, *Aureobasidium pullulans* не встречаются на сахарном тростнике и бананах. Вторая группа грибов появляется через 2—3 месяца. В основном это *Periconia echinoclloe*. Третья группа представлена несовершенными и сумчатыми грибами.

Состав видов грибов на каждой стадии сукцессии у тропических растений и растений умеренного климата хотя и различен, но последовательность смены видов на однодольных и двудольных растениях одна и та же.

На двудольных растениях, в частности *Heracleum spondylium*, первичная микрофлора сходна с таковой у однодольных. Нижние и верхние междоузлия тоже различаются по составу грибов. Основное отличие — развитие на двудольных грибов порядка Mucorales на третьей стадии, которые отсутствуют на однодольных. Хогг и Гудсон (Hogg a. Hudson, 1966) проследили смену видов на опавших листьях широколиственных пород, в частности на буке европейском от разворачивания листьев до их опадения и последующие 18 месяцев после опадения. Первыми поселенцами на молодых листьях были *Gnomonia errabunda* (паразитные формы), кроме того, часто встречались *Cladosporium herbarum*, менее часто — *Botrytis cinerea*, *Alternaria tenuis*. Вторая стадия на зрелых молодых листьях состоит из несовершенных грибов рода *Discosia* и сумчатых *Mollisia anserina*, также являющихся паразитами.

Третья стадия появляется поздним летом после опадения листьев. Она представлена *Polystictum fagarum*, *Spondylocladium*, sp. *Endophragma*, sp. *Chalara*, sp. *Stysanus stemonitis*, аскомицетами и базидиомицетами. Кроме того, на этой стадии развивается много дрожжей из семейства Sporobolomycetaceae: *Sporobolomyces roseus*, *Bullera alba*, *Tilleteopsis minor*, *Itersonilia perplexans*. Четвертая стадия, на которой происходит разложение листьев, характеризуется преобладанием грибов *Mortierella ramanniana* и родов *Trichoderma*, *Penicillium*.

Смену видов на лесной подстилке лиственных пород в соответствии с делением ее на слои, предложенным Хессельманом (Hesselmann, 1926), можно представить следующим образом: сразу после опадения листьев и до 6 месяцев, т. е. в слое L, преобладающими формами являются *Aureobasidium pullulans*, *Cladosporium herbarum*, *Epicoccum nigrum*. Через 6 месяцев, т. е. в слое F (в ферментационном слое), где наиболее активно идут процессы разложения, появляются в больших количествах грибы родов *Penicillium* (*P. lapidosum*, *P. raistrickii*, *P. chrysogenum*) *Mucor*, *Trichoderma*. Постоянные компоненты слоя H (слоя гумификации) — *Mortierella ramanniana* и *Mucor hiemalis*.

Различные грибы разное время сохраняются на листьях: *P. lapidosum* — только 3 месяца после опадения листьев; *P. implicatum* — 8—15 месяцев; *Mortierella rammanniana*, *M. hiemalis* — 9 месяцев.

Смена видов на хвойных субстратах (для хвои *Pinus silvestris*) на типичной подзолистой почве — (Kendrick, 1958) представлена следующим образом: весной 40% живых хвоинок бывают заражены *Lophodermium pinastri*, *Coniosporium* sp., в небольшом числе присутствуют *Aureobasidium pullulans*. После отмирания хвоинок на них в массовом количестве развиваются представители родов *Aureobasidium* и *Fusicoccum*, а *Coniosporium* к этому времени исчезает. *Lophodermium* сохраняется на опавшей хвое в небольшом количестве, но через 10 месяцев и он исчезает. На стадии опавшей хвои, но еще в слое L к ним присоединяется *Verticicladium* (сумчатая стадия — *Desmazierella acicola*), а также может быть обнаружена *Sympodiella acicola* и *Helicoma monospora*. После двух месяцев хвоя сильно спрессовывается и составляет уже слой F, где подвергается воздействию представителей почвенной фауны; на этой стадии появляются грибы *Trichoderma*, *Penicillium*. Хвоинки и их фрагменты очень слабо подвергаются воздействию базидиомицетов. Последняя стадия длится около 7 месяцев, после чего остатки переходят в слой H. *Mucor hiemalis*, только спорадически выделяется с хвоинок слоя L, но часто обнаруживается в слое F.

Состав форм грибов зависит также от влажности субстрата. При недостатке влаги в слое L и F преобладают *Sclerophoma pithyphila*, *Cenangium acicola*; при большой влажности — *Desmazierella*, *Dasyscyphus*, *Phialea*. Таким образом, состав грибов может быть несколько различен на каждой стадии, но на последней стадии всегда присутствует *Aureobasidium pullulans* и отсутствует *Cladosporium herbarum*.

Горизонт гумификации имеет сравнительно более низкую биологическую активность. Однако добавление к нему растительных остатков сильно стимулирует развитие популяции грибов. Сначала очень обильно развиваются виды *Mucor* и другие «сахарные грибы», что сопровождается исчезновением сахара и крахмала, затем появляются виды родов *Penicillium*, *Aspergillus*, а также *Aphanomyces*, *Rhizoctonia*, *Fusarium*, *Pythium*, *Cylindrocarpon*. Дальше их сменяют грибы, разрушающие целлюлозу, в зависимости от типа почвы: *Chaetomium*, *Hemicola grisea*, *Stachybotrys*, *Stysanus*, *Oidiodendron*. Эти виды являются обычными компонентами горизонта A.

Таким образом, заселение грибами и разложение всех растительных субстратов имеет общие черты. Живые листья заселяются еще на ветвях специфическими формами слабых паразитов. Затем их сменяют первичные сапрофиты, главным образом несовершенные и сумчатые, и на опавших листьях развиваются различные грибы из этих групп. Грибы родов *Penicillium*, *Trichoder-*

та и порядка Mucorales появляются вместе с базидиомицетами преимущественно в горизонте Н.

На субстратах животного происхождения прослеживается своя смена видов. Важный и весьма специфический субстрат животного происхождения представляет собой кератин (роговое вещество), в виде остатков волос, рогов, копыт, птичьих перьев и т. д. На нем можно выделить особую экологическую группу кератинразрушающих грибов.

Первые исследования по кератинофильным грибам в почве были сделаны бельгийским ученым Ванбрейзегемом (Wanbreisegeem, 1952). Выделение кератинофильных грибов проводилось им на соответствующую приманку, содержащую роговое вещество. Чаще всего использовались отмытые, обезжиренные волосы, помещенные на поверхность нестерильной почвы. Ванбрейзегемом и другими авторами было выделено несколько новых видов грибов, сходных по ряду морфологических признаков с патогенными дерматофитами. Им и его последователями установлено, что кератинофильные грибы содержатся в почвах многих стран всех континентов и являются постоянными обитателями почв. Наиболее часто встречаются *Keratinomyces ajelloi* (*Microsporum ajelloi*), *Trichophyton terrestre* и *Microsporum cookei*. Большинство из них представляет собой конидиальную стадию сумчатых грибов сем. Gymnoascaceae.

Кератинофильные грибы чаще встречаются в почвах, богатых органическим веществом, в местах, посещаемых животными, в садовых почвах и на фермах. Торфянистые, болотные и другие преимущественно кислые почвы почти их не содержат.

Другим распространенным, но трудноразлагающимся субстратом, содержащимся в животных тканях и клетках грибов, является хитин.

Хитин содержится в клеточных стенках грибов, у животных, в покровных тканях насекомых, моллюсков, нематод и простейших. Следовательно, его достаточно много в почвах.

Для выделения грибов, разлагающих хитин, также используют метод приманок в виде препаратов хитина, который закапывают в почву.

В почвах умеренного климата среди хитинразлагающих грибов доминируют формы с несептированным мицелием, относящиеся в основном к родам *Mucor*, *Mortierella*. Небольшой процент составляют формы с септированным мицелием (виды родов *Aspergillus*, *Chaetomium*). В почвах тропического климата — последние преобладают, среди них много видов из рода *Thielavia*.

Существуют и несколько иные подходы, отличные от схемы Гаррет, к делению грибов на экологические группы. Аткинсон и Робинсон (Atkinson a. Robinson, 1955) делят почвенные грибы на группы в зависимости от потребностей в источниках питания, которые они обнаруживают на искусственных питательных средах, предполагая, что это определяет их существование в естественной

среде обитания. Группы классифицируются ими по скорости роста на той или иной среде.

По их данным, в каждой почве можно обнаружить все группы грибов, но соотношение их может быть несколько различным.

	% от общего числа
Грибы, обнаруживающие максимум роста на среде с солями и минимумом глюкозы	1—5
Грибы, требующие	
аминокислоты и дрожжевой экстракт	30—40
аминокислоты с факторами роста	12—26
только ростовые вещества	10
почвенный экстракт	единичные
почвенный экстракт с дрожжевым экстрактом	1—10

Хотя это деление основывается на потенциальных потребностях грибов в источниках питания на искусственных питательных средах, эти потенциальные потребности также в какой-то степени могут определять отношение грибов к субстрату в естественных условиях, и поэтому, хотя и приближенно, но быть основой для выделения соответствующих экологических групп.

ЗАВИСИМОСТЬ ПОЧВЕННЫХ ГРИБОВ ОТ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

Основными звеньями в становлении определенного сообщества грибов в экосистеме являются характер субстрата и конкурентоспособность каждого члена сообщества за захват этого субстрата. Однако при наличии сходного субстрата (во всяком случае присутствия одного класса соединений) в разных экосистемах состав сообщества может быть различным. Это объясняется тем, что на распределение организмов по субстрату накладывается влияние других физико-химических факторов среды: температуры, влажности, аэрации, кислотности, интенсивности облучения и т. д. Тогда из группы грибов, сходных по пищевым потребностям и, следовательно, сходных по отношению к субстрату, выделяются организмы с особыми приспособительными свойствами соответствующим условиям среды — дефициту влаги, микроаэробным условиям и т. д.

Определенный тип почвы с произрастающей на ней растительностью может рассматриваться как экосистема, и развитие тех или иных сообществ грибов с одинаковыми пищевыми потребностями в ней зависит от взаимодействующего влияния субстрата (почва, растительные и животные остатки), конкуренции и физико-химических факторов среды, которые формируют конечный состав сообщества.

Однако до сих пор экологические исследования почвенных грибов сводятся к установлению набора видов, характерных для того или иного типа почвы, для той или иной растительной ассоциации, т. е. определяется видовая группировка организмов,

объединяемая общностью занимаемой территории без какой бы то ни было попытки проанализировать их особенности или свойства, дающие возможность существовать в тех или иных местах обитания. Попытка такого анализа делается только в очень немногих работах.

Распределение грибов по профилю почвы. Для большинства почв характерно максимальное количество грибных зародышей в верхних гумусированных горизонтах и резкое снижение их числа и числа видов с глубиной. Большее число грибов в верхних горизонтах почв в первую очередь связано с большим содержанием органического вещества в этих горизонтах. С глубиной количество органического вещества убывает и одновременно снижается число грибных зародышей (табл. 1).

В совершенно иных условиях лесных почв Индии обнаруживается также закономерное уменьшение числа зародышей с глубиной, за исключением почв, подверженных сильному высыханию.

Однако в типично подзолистых почвах, при отсутствии верхнего аккумулятивного горизонта, самым верхним будет подзолистый горизонт A_2 , содержащий меньше органического вещества, чем нижележащий горизонт B_1 ; соответственно количество грибных зародышей в горизонте A_2 в этих почвах меньше, чем в B_1 . В качестве примера можно привести песчаные подзолистые почвы Англии под вереском (табл. 2). Такое же распределение числа грибных зародышей по горизонтам наблюдается в подзолистых почвах австралийских верещатников.

Вторым существенным фактором, ограничивающим проникновение грибов в глубокие горизонты, является то, что в большинстве своем грибы строго аэробные организмы. Только представители немногих видов могут обитать на больших глубинах. Это, например, некоторые виды *Mortierella*, *Phialophora*, *Zygorhynchus vuillemini*, *Gliomastix convoluta*.

Вид *Mortierella ramanniana* закономерно приурочен к иллювиальному горизонту подзолистых почв.

В специальных опытах Бургес (Burges, 1950) показал, что грибные организмы, обитающие только в верхних горизонтах почвы, такие, как *Penicillium nigricans*, *P. cyclopium* нуждались в большем притоке кислорода, чем виды *Zygorhynchus vuillemini* *Gliomastix convoluta*, обитающие на больших глубинах.

Концентрация CO_2 выше 5% сильно задерживала линейный рост и накопление биомассы *P. nigricans*, но оказывала только очень слабое влияние на другие грибы (рис. 37). В песчаных подзолистых почвах *P. nigricans* был обнаружен только в верхнем горизонте почвы (до 5 см); *Zygorhynchus vuillemini* развивался ниже 10 см, а *Gliomastix convoluta* встречался по всему почвенному профилю. Кроме того, виды грибов, проникающие на большие глубины, имеют слизистые споры, легко смачиваемые водой, что дает им возможность легче проникать с током воды в нижележа-

Количество грибов на разной глубине различных почв, тыс./г (по Мишустину и Емцеву, 1970)

Дерново-подзолистая (Московская обл.)			Чернозем (Харьковская обл.)			Серозем (Узбекистан)		
глубина, см	гумус, % от веса почвы	число грибов зародышей	глубина, см	гумус, % от веса почвы	число грибов зародышей	глубина, см	гумус, % от веса почвы	число грибов зародышей
0-5	3,4	40,0	0-5	9,2	37,0	0-5	2,2	20,0
5-10	3,3	18,9	5-10	9,1	36,5	5-10	2,1	12,0
20-30	1,4	0,9	20-30	7,7	19,3	20-30	1,0	2,4
40-50	0,4	0,5	40-50	4,5	17,2	40-50	0,5	0,4
70-80	0,1	0,3	70-80	2,7	0,8	70-80	0,3	0,2

Таблица 2

Количественное содержание грибов по генетическим горизонтам различных типов почв

Дерново-подзолистая суглинистая под сльником (по Мирчинке, Московская обл.)		Подзола		Подзолистая песчаная под вереском (по Thornton, 1956)		Бурая лесная песчаная под дубом (по Thornton, 1956)		
горизонт	глубина, см	число грибов, тыс./г	горизонт	глубина, см	число грибов, тыс./г	горизонт	глубина, см	число грибов, тыс./г
A ₁	0-8	52,6	A ₂	4-20	0,70	A	4-10	0,89
A ₁ /A ₂	8-30	17,7	B ₁	20-30	3,24	B	10-20	0,74
A ₂	30-45	4,3	B ₂	30-50	0,71	C	20-40	0,04
B ₁	45-73	10,2	C	—	0,09			
B/C	73-84	2,1						

щие горизонты. В соответствующих экспериментах слизистые споры грибов *Gliomastix convoluta* и *Zygorhynchus vuillemini* проникали с током воды вниз через слой почвы, в то время как сухие споры *P. cyclospium* оставались на поверхности.

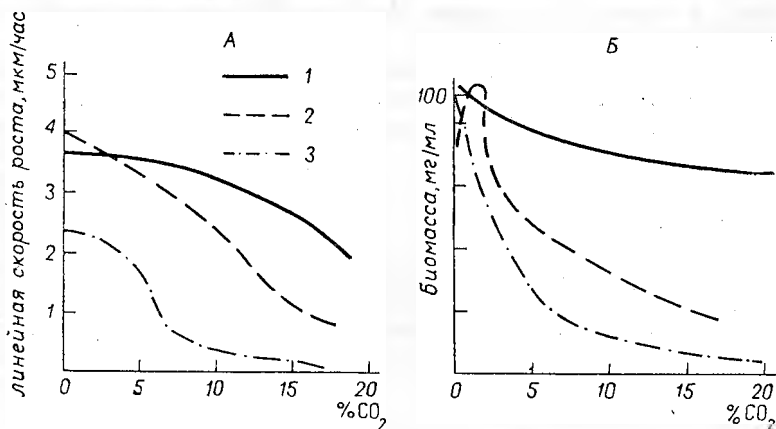


Рис. 37. Зависимость роста грибов от концентрации CO₂: А — линейный рост мицелия; Б — сухой вес мицелия; 1 — *Zygorhynchus vuillemini*, 2 — *Gliomastix convoluta*, 3 — *Penicillium nigricans*

Кислотность почвы. Установлено, что грибы могут развиваться в очень широких пределах pH, т. е. как в сильнокислых, так и в щелочных почвах. Однако, в связи с тем что в кислых почвах грибы подвержены меньшей конкуренции со стороны бактерий, они развиваются там в большем числе, но большее разнообразие видов наблюдается в щелочных почвах.

По данным Уоркап (Wagcup, 1951), в видовом составе грибов кислых и щелочных почв существуют заметные различия, хотя ряд видов может быть общим. Только в кислых песчаных подзолах Англии им выделены *Penicillium janthinellum*, *P. frequentans*, *P. terlikowskii*, *Mucor ramannianus* (*Mortierella ramanniana*), только в щелочных карбонатных почвах выделены *Fusarium sambucinum*, *P. luteum*, *Thielavia* sp. Интересно, что одни виды грибов рода *Mortierella* встречаются только в кислых почвах, другие — только в щелочных. Характерными для щелочных почв являются *M. alpina*, *M. minutissima*, *Spicaria violaceae*. По данным Лисиной-Кулик (1967), в карбонатных почвах Пермской области отмечается стопроцентная встречаемость грибов рода *Mortierella* и высокое ее содержание (до 55%). Грибы рода *Mortierella* характерны для субстратов, богатых CaSO₄, SiO₂, CaO.

Специальное исследование по составу грибов известняковых почв с pH от 7,3 до 8,3 было сделано Никольс (Nicolls, 1956). Исследованные ею почвы содержали известняк в верхнем гори-

зонте в виде больших и маленьких частиц и имели высокое содержание свободных карбонатов кальция. Никольс обнаружила в этих почвах 26 родов и 56 видов грибов. Наиболее частыми видами в этих щелочных почвах были виды рода *Mortierella*, те же, которые отмечал Уоркап для щелочных почв (*M. alpina*, *M. minutissima*), а также виды родов *Absidia* и *Rhizopus* из порядка Mucorales класса зигомицетов.

В тех и других почвах обнаружены *P. nigricans*, а также *P. thomii* и *P. janthinellum*, однако последние в количествах, меньших, чем *P. nigricans*. Во всех почвах встречались виды родов *Phoma*, *Spicaria*, *Paecilomyces*.

В щелочных аллювиальных почвах Судана, по данным Нуар (Nour, 1956), содержится много видов *Aspergillus* и темноокрашенные грибы *Alternaria tenuis* и *Curvularia lunata*. Мицелий, принадлежащий грибу *Cephalosporium lamellaecola*, обнаружен в известняковых пещерах на стенках сталактитов и других известняковых структурах. В некоторых случаях гифы этого гриба связывают вновь образующиеся кристаллы с телом сталактита. Гриб существует за счет органического вещества, выщелачиваемого из почвы CaHCO_3 .

Работы Иенсена (Jensen, 1931) по содержанию грибов в различных почвах Дании, с использованием прямых методов учета наряду с высевом на питательные среды, также констатируют, что кислые почвы с рН 4,0—5,0 более богаты грибным мицелием, чем нейтральные и щелочные с рН 6,0—7,0. Минимальное количество грибных зачатков в щелочных почвах (24 тыс/г), максимальное — в кислых (460 тыс/г). Особенно много грибного мицелия в кислых богатых органикой почвах и торфах, хотя прямая корреляция между рН почвы и количеством грибов отсутствует (коэффициент корреляции — $0,32 \pm 0,12$). При искусственной нейтрализации почв грибы очень слабо реагируют на этот процесс,

Таблица 3

Соотношение микроорганизмов
в зависимости от кислотности почвы

рН	F:В+А	Коэффициент корреляции
<4	0,4—0,9	$8,35 \pm 0,82$
4,0—6,0	0,01—0,02	$8,35 \pm 0,67$
>6,0	0,018—0,026	$8,35 \pm 0,03$

но при этом всегда очень существенно повышается количество бактерий и актиномицетов. Иенсеном отмечено, что с изменением рН почвы отчетливо изменяется количество бактерий и актиномицетов, поэтому очень сильно меняется отношение грибов к сумме бактерий и актиномицетов (F:В+А). Причем этот показатель коррелирует с рН почвы. Коэффициент корреляции достаточно высок (табл. 3).

Таким образом, грибы могут существовать в широкой амплитуде рН, мало реагируют на изменение рН почвы, но при этом очень сильно меняется соотношение грибов, бактерий и актиномицетов, так как бактерии и актиномицеты более чувствительны к

pH среды. Рост грибов при различных значениях pH можно продемонстрировать табл. 4.

Таблица 4

Рост грибов при различных значениях pH

Виды грибов	pH среды											
	1,4	2,0	2,5	3,1	3,7	4,3	5,5	6,0	6,5	7,2	7,8	8,8
<i>Mucor hiemalis</i>	0	0	2	3	3	4	4	4	4	4	4	4
<i>Mortierella ramanniana</i>	0	0	1	2	—	3	—	3	3	2	1	0
<i>Zygorhynchus vucilemini</i>	0	0	0	3	3	3	—	3	3	2	2—3	1—2
<i>Absidia cylindrospora</i>	0	1	5	5	5	5	5	4	3	3	3	3
<i>Trichoderma lignorum</i>	1	3	3	4	5	5	4	3	3	3	3	3
<i>Penicillium sp.</i>	1	2—3	2—3	—	—	3	3	3	3	3	3	3
<i>Aspergillus fumigatus</i>	0	1	1	4	5	5	5	5	5	5	5	4
<i>Coccospora agricola</i>	0	0	0	0	0	2	4	4	4	4	4	4
<i>Mycogone nigra</i>	0	0	0	1—2	—	3	—	3	3	3	3	2
<i>Fusarium orthoceras</i>	0	1	1—2	2—3	2—3	3	—	4	5	3	5	3—4
<i>Phoma sp.</i>	0	0	0	0	1	2	3	3	3	3	3	3

Примечание. Интенсивность роста обозначена в пятибалльной системе.

Влажность почвы. Вода необходима всем формам жизни, в том числе и грибам, так как любые жизненные процессы могут протекать только при наличии свободной воды. Вода, во-первых, необходима для непосредственного роста организма, во-вторых, элементы питания становятся доступными благодаря наличию воды; действие токсинов и антибиотиков большей частью осуществляется в водной среде.

Наличие влаги в атмосфере сильно влияет на морфогенез грибов, степень ветвления, интенсивность споруляции, репродукцию и т. д.

Для получения воды из почвы организм должен обладать энергией, преодолевающей водоудерживающие силы почвы. Наиболее важными из них являются капиллярные силы и силы осмотического давления почвенного раствора.

Многие грибы обладают достаточно высокой энергией для преодоления водоудерживающей силы почвы. В частности, было показано (Griffin, 1972), что скорость роста фитопатогенного гриба *Phymatotrichum omnivorum* абсолютно не уменьшалась при водоудерживающей силе почвы, равной 5 атм, а при водоудерживающей силе 10—20 атм скорость роста снижалась только на 30%.

Потребность микроорганизмов в воде можно выразить количественно в форме активности воды (a_w), при которой они могут существовать:

$$a_w = \frac{P}{P_0}$$

нием давления пара над раствором к давлению пара над чистой водой.

Микроорганизмы могут развиваться на средах со значением активности воды от 1,00 до 0,60. При этом пределы активности воды у грибов от 1,00 до 0,60 гораздо ниже, чем у бактерий (1,00 до 0,93).

По отношению к влаге грибы разделяются на 3 группы: 1) гигрофилы — минимум активности воды 0,95, максимум — 1,00, т. е. они развиваются при высокой активности воды; 2) мезофилы — минимум 0,90—0,95, максимум — 0,97—0,98, активность воды средняя; 3) ксерофилы — минимум ниже 0,80, активность воды низкая.

По этой классификации такие грибы, как *Ophiobolus graminis*, *Verticillium albo-atrum* — гигрофилы. Гриб *Rhizoctonia solani* активен при всех значениях влажности. Активность роста *Thielaviopsis basicola* также мало изменяется при изменении влажности. Грибы родов *Fusarium*, *Rhizopus*, *Phycomyces* — мезофилы, а грибы рода *Aspergillus* — ксерофилы, хотя развитие последних очень зависит от температуры. При температуре 30° они ксерофилы, при более низкой температуре могут быть мезофилами и гигрофилами (Новогрудский, 1956).

Высокой ксерофильностью обладает гриб *Cladosporium cladosporioides*. Его жизнедеятельность, которая определялась по интенсивности дыхания, сохранялась при активности воды равной — 0,60 (Звягинцев, Питрюк, Судницын, 1973). Таким образом, грибы характеризуются наиболее высокой ксерофильностью среди других микроорганизмов.

Влажность окружающей среды имеет большое значение для прорастания спор. Минимальная влажность для прорастания спор лежит в пределах от 0,70 до 0,90 активности воды, а такие грибы, как *Acrothecium*, некоторые *Fusarium*, *Aspergillus*, *Cladosporium* прорастают при активности воды 0,90. Некоторые расхождения в цифрах определяются еще температурой и содержанием субстрата. Значительно больше зависят от воды грибы, споры которых распространяются с водой. Вообще грибы менее зависят от воды, чем высшие растения, так как они характеризуются большой величиной адсорбционной поверхности к общему объему таллома. Потери воды грибными гифами также незначительны, так как грибы в почве находятся во влажной атмосфере.

Многие исследователи не находят корреляции между влажностью почвы и числом грибов. Однако Саксена и Уоркап (Saksena, 1955, Warcup, 1951) констатируют заметное уменьшение грибных зачатков летом при высыхании почвы, так как часть мицелия при этом погибает.

мость содержания грибов от влаги. С увеличением влажности увеличивается число грибов, если только не достигаются условия полного насыщения влагой, когда создаются анаэробные условия. Установлены определенные виды грибов, особенно устойчивые к недостатку влаги (*Aspergillus fumigatus*, *A. terreus*, *Penicillium funiculosum*, *Cladosporium cladosporioides*). Устойчивость их к недостатку влаги определяет их ареалы. Грибы родов *Aspergillus*, *Alternaria*, *Cladosporium*, *Stemphylium* обнаружены во многих пустынных почвах, в том числе в Сахаре.

Температура. Температура оказывает прямое и непосредственное влияние на формирование сообщества. Преимущества всегда имеют грибы с температурным оптимумом, близким к окружающим условиям. Большинство грибов мезофилы, оптимум развития которых лежит между 24 и 28°, но бывает трудно провести границу между ними, термофилами и психрофилами, поскольку среди грибов мало строго термофильных и психрофильных форм. Термофильные грибы определяют по следующим температурным точкам: минимум 20°, максимум 50° и выше, оптимум 35—40°. К термофильным грибам, имеющим такие кардинальные точки, относятся *A. fumigatus*, *Mucor pusillus*, *Humicola lanuginosa* и некоторые другие. Виды рода *Humicola* имеют оптимум 40—50°. Термофильные грибы встречаются преимущественно в навозе и компостах, а *Humicola lanuginosa* обнаруживается только в почве. Многие грибы являются термотолерантными формами, т. е. имеют очень широкие температурные пределы выживания, но с оптимумом при 25—30°. Среди грибов много психротолерантных организмов, но есть и облигатные психрофилы с температурными границами от -2 до +20°, например, грибы рода *Cephalosporium*.

Отношением к температуре, по-видимому, определяется обитание пенициллов и аспергиллов в разных широтах. Аспергиллы имеют более высокие кардинальные точки, чем пенициллы. Многие аспергиллы можно отнести к термофилам, в то время как пенициллы относятся скорее к мезофилам, но с достаточно широкой температурной амплитудой. Пенициллы преобладают в почвах северных широт, где они представлены большим разнообразием видов. В южных широтах они также встречаются, но занимают гораздо меньшую долю среди других грибов и имеют меньшее разнообразие видов. В этих условиях они, видимо, вытесняются аспергиллами, которых гораздо больше и они разнообразнее в видовом отношении в почвах южных широт и почти не встречаются или представлены ограниченным числом видов в северных почвах (табл. 5). Однако среди пенициллов, более чем среди других родов, можно выделить виды эвритопные, с широким ареалом, встречающиеся во всех широтах, и виды стенотопные, ограниченные узкими пределами экологических факторов. При этом лимитирующие факторы могут быть различными: темпе-

Соотношение процентного содержания и числа видов родов *Penicillium* и *Aspergillus* в различных почвах

Почвы	<i>Penicillium</i>		<i>Aspergillus</i>		Автор
	% от общего числа	число видов	% от общего числа	число видов	
Подзолистые	70	34	1	3	Сизова, Супрун, 1962
Дерново-подзолистые	77	38	3	5	Мирчинк, 1963
Серые лесные	70	30	5	6	Мирчинк, 1963
Серые лесостепные	62	22	5	4	Лисина-Кулик, 1969
Черноземы	40—80	59	7—20	9	Пидопличко, 1969
Каштановые	37	24	56	8	Лисина-Кулик, 1969
Сероземы	24	19	38	12	Беккер, 1963
Красноземы тропиков	20—40	10—15	50—60	17—20	Farrow, 1954
Аллювиальные тропические почвы	15—20	10—15	50—60	15—20	Noug, 1956

ратура, влажность, рН, органическое вещество, CO_2 и т. д. Широким ареалом характеризуются виды *P. crysogenum*, *P. notatum*, *P. janthinellum*; среди аспергиллов эвритопным можно считать *A. niger*, хотя он представляет собой сборный вид.

Виды с узким ареалом — *P. egyptiacum*, *P. lapidosum*, *A. fisheri*. Из других родов грибов — *Neocosmospora vasinfecta*. Все они (кроме *P. lapidosum*) характерны только для тропических и субтропических почв, *Acrothecium apicale* и некоторые другие темноцветные формы — только для пустынных и высокогорных почв. Как редкие виды Гоос (Goos, 1960) рассматривает *A. conicus*, обнаруженный только в почвах Англии, и *A. janus* — в почвах Панама. *Sphaerostilbe repens* упоминается только для почв Гондураса и Конго. *Staphylotrichum coccosporum* описан Нико (Nicot, 1960) и обнаружен в подстилке почв Центральной Африки.

Солнечная радиация. Она представляет собой экологический фактор, который может определять существование одних видов в каких-то условиях и исключать другие. Особенно большое значение он имеет для высокогорных и пустынных почв.

В высокогорных и пустынных почвах Памира содержится специфическая флора грибов, состоящая в основном из темноокрашенных форм. Темноцветные грибы, имеющие черно-коричневые пигменты, по нашим данным, доминируют среди грибов в высокогорных почвах Памира, где на высоте 5000 м они могут быть единственными представителями микофлоры (Мирчинк, 1963, 1971а). Наиболее часто встречаются там виды родов *Cladosporium* и *Stemphylium*. Большой процент темноцветные грибы составляют также в пустынных почвах Тянь-Шаня и пустынях Туркмении, где представлены в основном родами *Alternaria*, *Stemphylium*, *Acrothecium*, *Curvularia*, *Mycogone*. Много их содержится в почвах южных широт (табл. 6) (Мирчинк, Запрометова, 1970).

с их предшествующим развитием на поверхности растений, что подтверждается наличием одних и тех же форм как на поверхности листьев, так и на опаде. Однако не все темноокрашенные формы грибов попадают в подстилку с опадом, так как есть виды, для которых подстилка — их основное местообитание (Мирчинк, 1971).

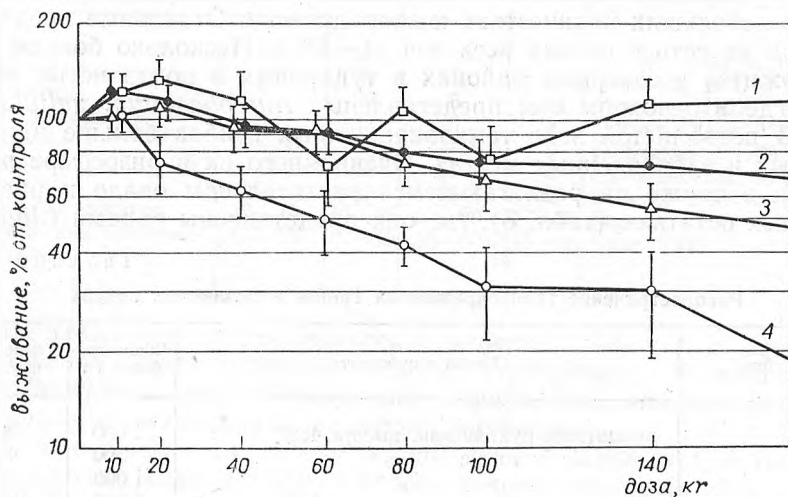


Рис. 38. Выживание темноцветных грибов *Stemphylium* и *Alternaria* при различных дозах облучения: 1 — *Stemphylium botryosum* 41; 2 — *Alternaria tenuis* 134 (высокогорные); 3 — *Stemphylium botryosum* 11; 4 — *Alternaria tenuis* 66 (равнинные)

Темноокрашенные грибы — это многочисленная и разнообразная в систематическом отношении группа, содержит в мицелии и спорах черный пигмент сложной полимерной структуры, который на основании исследований последних лет можно отнести к меланинам. Наличие черного пигмента типа меланинов и определяет защитные свойства грибов против облучения и дает им возможность существовать в условиях повышенной радиации, какие имеют место в высокогорных и пустынных почвах, а также на поверхности растений.

Известно, что споры темноцветных грибов устойчивы к УФ-лучам. При облучении *Stemphylium ilicis* в течение 60 мин при длине волны 2573 Å и мощности 40 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ в минуту выживает 95—100% спор этого гриба.

В настоящее время имеются экспериментальные данные о большой устойчивости темноцветных грибов к γ -облучению. При сравнении ряда видов темноокрашенных грибов с беспигментными и светлоокрашенными по устойчивости к γ -облучению нами обна-

ружено, что наименее устойчивыми были беспигментные (*Gliocladium fimbriatum* и *Cephalosporium acremonium*). Они почти полностью погибают при дозе 80—100 кр. Такой же чувствительностью обладают грибы, имеющие желто-оранжевые пигменты некаротиноидного типа. Несколько большую устойчивость обнаруживают грибы с красно-фиолетовыми пигментами и значительной устойчивостью обладают темноокрашенные грибы. Наиболее устойчивы — виды родов *Stemphylium* и *Alternaria*. Они выдерживают дозу в 625 кр. при выживаемости 1,2—1,7%. Из темноцветных грибов более устойчивы высокогорные штаммы, чем равнинные (рис. 38) (Мирчинк и др., 1968, 1972).

Черные пигменты этих грибов характеризуются высоким содержанием свободных радикалов (табл. 7), которые и обуславливают защитные свойства этих пигментов.

Таблица 7

Концентрация свободных радикалов в черно-коричневых пигментах грибов

Виды грибов	Количество парамагнитных частиц в 1 г сухого пигмента
<i>Cladosporium cladosporioides</i> 227	$3,8 \times 10^{19}$
<i>Cladosporium cladosporioides</i> 100	$4,3 \times 10^{19}$
<i>Stemphylium botryosum</i> 41	$4,0 \times 10^{19}$
<i>Stemphylium botryosum</i> 116A*	$7,6 \times 10^{19}$
<i>Mycogone nigra</i> 101	$5,8 \times 10^{19}$

Примечание. А* — высокогорный штамм.

На примере пигментных грибов можно демонстрировать значение физико-химических факторов среды и свойств организмов в определении их ареалов, что является одной из сторон их экологии.

Как было отмечено выше, все сапрофитные грибы, занимающие в экосистеме место редуцентов (к ним также относят факультативных паразитов), можно разделить на соответствующие экологические группы по способности утилизировать тот или иной субстрат. Они занимают соответствующие экологические ниши в природе, в результате чего происходит смена видов на субстрате. Тем не менее группы грибов, сходные по пищевым потребностям, могут иметь различные ареалы, различные местообитания, которые будут определяться их приспособленностью к другим физико-химическим факторам среды. Особенное значение имеет приспособленность к воздействию экстремальных факторов, например пигментация грибов как приспособление к солнечной радиации. Наличие пигментов будет дифференцирующим фактором, разделяющим ареалы сходных по пищевым потребностям организмов.

В связи с этим в группе грибов, сходных по пищевым потребностям, беспигментные формы обитают в почвах, в ризосфере растений, частично на опаде, а пигментированные — на поверхности растений, на пожнивных остатках и опаде, в высокогорных и пустынных почвах, близко к поверхности. Существование последних в этих условиях, с одной стороны, обусловлено конкуренцией с беспигментными формами, которую они не выдерживают в хорошо развитых почвах, а с другой стороны, наличие пигмента, который дает им возможность существовать в условиях, неблагоприятных для других грибов. Такая же дифференциация может идти и по другим признакам (дефицит влаги, высокая температура, высокое или низкое значение рН и т. д.).

Растительный покров. Для формирования грибных ценозов очень важны характер и степень развития высшей растительности. В работе Торнтона (Thornton, 1956) демонстрируется изменение состава грибной флоры в связи с изменением высшей растительности и связанного с этим характера почвообразовательного процесса. Исходная растительность — дубовый лес с основной породой *Quercus robur*, *Q. petraea*, с травянистым покровом из *Pteridium aquelinum*, *Deschampsia flexuosa* и небольших пятен вереска — была сформирована на песчаной каменистой мало структурной легко выщелачиваемой бурой лесной почве. В результате внедрения вереска в травянистый покров идет изменение почвообразовательного процесса в сторону оподзоливания, который сопровождается обеднением травянистого покрова, где вереск вытесняет другие растения. Одновременно происходит обеднение видами грибов, хотя общее число грибов в подзолистых почвах выше, чем в бурых. В бурых почвах характерными оказываются виды родов *Mortierella* (*M. gracilis*, *M. humilis*, *M. nana*), *Sporotrichum*, *Paecilomyces*, *Fusidium*.

В подзолистых почвах грибная флора менее разнообразна в видовом отношении, но только в них встречается *Mortierella ramanniana*, которая совсем отсутствует в бурых почвах. Этот вид часто связан с иллювиальным горизонтом В₁ подзолистых почв. Он типичный представитель многих подзолистых и дерново-подзолистых почв Советского Союза, где в большом количестве встречается в верхнем аккумулятивном горизонте. В подзолистых почвах Англии под вереском много грибов рода *Penicillium*, представленного большим многообразием видов, среди которых преобладает *P. frequentans*. В бурой и подзолистой почвах обнаружены сумчатые грибы из родов *Gymnoascus*, *Thielavia*, *Melanospora*. В подзолистых почвах верещатников Австралии и Англии много *Mortierella ramanniana*. Кроме него для этих почв характерны *Penicillium adametzi*, *P. janthinellum*, *P. nigricans*, *P. restrictum*, *P. spinulosum*. Последние три вида пенициллов характерны для многих подзолистых почв Советского Союза.

Определенную связь высшей растительности с грибной флорой можно наблюдать и в почвах Индии. Саксена (Saksena,

а. Sarbhou, 1963) рассматривает изучаемые им растительные сообщества как различные стадии формирования биоценозов. Ценозы, наиболее бедные высшей растительностью, наиболее бедны и грибами. По мере развития растительности увеличивается и число видов грибов. Для стадии климакса, т. е. для устойчивой стадии расцвета, характерно значительное разнообразие видов. Типичные виды для этой стадии в лесных почвах Индии — *Gliocladium deliquescens*, *G. roseum*, *Aspergillus versicolor*, *Cunninghamella verticilla*. Некоторые виды грибов встречаются во всех исследованных типах почв (*Absidia spinosa*, *Aspergillus niger*, *P. nigricans* — эвритопные виды). *Aspergillus fumigatus*, *Paecilomyces varioti* встречаются чаще всего в почвах со скудным растительным покровом, бедных органическим веществом и минеральными солями, т. е. эти виды стенотопные, характерные для обедненных почв.

Одним из подходов изучения экологии грибов является попытка некоторых американских исследователей охарактеризовать грибные популяции как членов всего биогеоценоза в целом, оценить сформировавшееся грибное сообщество, используя те же показатели, какие используют геоботаники для характеристики растительных сообществ, а именно: 1) флористический состав сообщества; 2) соотношение систематических групп; 3) специфические виды — виды индикаторы, характерные только для данного биоценоза, необязательно преобладающие; 4) виды, находящиеся в преобладающем числе.

Треснер с соавторами (Tresner a. oth., 1954) на примере растительных ассоциаций горных почв южного Висконсина впервые для изучения структуры популяции и вскрытия взаимоотношений между микроорганизмами и высшими растениями применили сочетание микробиологической техники с измерениями, используемыми экологами для изучения высшей растительности (показатели частоты встречаемости вида, относительная плотность) и на основании этого выявление доминирующих видов и видов, которые могут быть индикаторными формами определенной растительной ассоциации. По мнению некоторых исследователей, определенные сообщества высшей растительности по набору составляющих их видов могут быть охарактеризованы как молодые, еще не сложившиеся ассоциации («pioneer»). В данном случае это ассоциации, где доминирующей породой был дуб (*Quercus macrocarpa*) с другими сопутствующими ему породами и кустарниками. И, наоборот, хорошо сложившиеся, устойчивые ассоциации, находящиеся в расцвете — ассоциации «climax». В данном случае это — ассоциации, где доминирующей породой был клен (*Acer saccharum*) с соответствующими породами деревьев и кустарников. По мере развития ассоциаций от «pioneer» к «climax» в этих почвах увеличивается обменный Са, рН среды, содержание органического вещества.

Для характеристики стадии развития растительности были введены специальные индексы зрелости ассоциации, устанавливаемые по соотношению определенных древесных и кустарниковых пород и травянистого покрова. Условно индекс зрелости ассоциации, равный 300, характеризует наиболее молодую ассоциацию, а величина 3000 — наиболее устойчивую ассоциацию «climax». Между этими крайними ассоциациями имеются промежуточные стадии с соответствующими промежуточными индексами. Наличие видов грибов в соответствующих ассоциациях характеризовалось следующими показателями: частотой встречаемости и плотностью.

$$\text{частота встречаемости} = \frac{\text{число образцов, где вид был обнаружен}}{\text{общее число образцов}}$$

$$\text{плотность} = \frac{\text{общее число штаммов вида}}{\text{общее число штаммов всех видов}}$$

Основываясь на этих показателях и принимая во внимание индекс зрелости ассоциации, оцениваемый геоботаниками, такой вид, как *Mucor angulisporus* (*Mortierella angulispora*) — типичный индикатор молодой ассоциации, он встречается при индексе зрелости ассоциации от 600 до 1800, с максимумом при 800 и 1200,

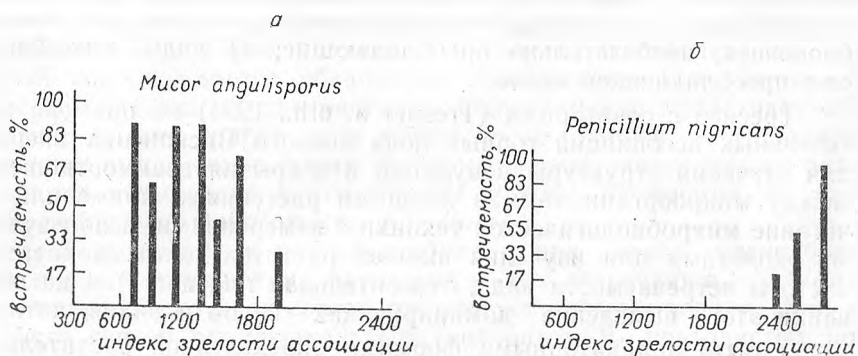


Рис. 39. Встречаемость грибов в почве в зависимости от степени зрелости ассоциации:

а — *Mucor angulisporus*; б — *Penicillium nigricans* (по Треснер)

так же как *Penicillium janthinellum* (рис. 39). А *P. nigricans* — четкий индикатор на ассоциацию «climax». Его индекс зрелости ассоциации лежит в пределах от 2400 до 2800. Несколько менее выраженным, но также достаточно четким индикатором на ассоциацию climax является *Spicaria violaceae* с индексами от 1200 до 2800. Это достаточно растянутая амплитуда встречаемости, но пик ее лежит в климаксе при 2000. *P. implicatum* занимает промежуточное положение.

Одни виды могут быть общими для всех ассоциаций, а другие — характерными индикаторами определенного типа растительности. Это постоянно присутствующие виды в данном типе, но далеко не преобладающие количественно. Микромицеты, так же как и высшие растения, не образуют дискретных сообществ, где объединены строго определенные формы, не встречающиеся в других ассоциациях. Среди них есть также виды с широкой амплитудой встречаемости в разных сообществах, есть виды с более строгим ограничением ареала.

Другая попытка выделить индикаторные формы микроскопических грибов для почв прерий с различной степенью влажности была сделана Орпарт и Картис (Orpurt a. Curtis, 1957). Исследования велись в прериях центрального и южного Висконсина. Прерии представляли собой реликт растительности, существовавший в течение 115 лет. Выделение растительных ассоциаций основывалось на степени влажности. От наиболее влажных (wet) до наиболее сухих (dry) в интервале индексов от 100 до 500, также с промежуточными градациями: средневлажная, средняя, среднесухая с соответствующими числовыми индексами.

Наиболее четким индикатором сухих степей является *Spicaria violaceae* с максимумом встречаемости при 450 и несколько меньшим, но также достаточно большим пиком при 400.

Менее четким индикатором на влажность с растянутой амплитудой встречаемости, но также с максимумом при 380, оказался *P. lilacinum*. Наиболее характерные индикаторы на влажные условия — *Cylindrocarpon* sp., *Myrothecium striatosporum*. *Fusarium solani* имеет растянутую амплитуду встречаемости с двумя максимумами при 200 и 450 (рис. 40).

Для грибов в целом общее число видов достигает максимума при средних значениях влажности. Максимальное количество видов наблюдается при индексе 280.

Таким образом, в экологии грибов намечается несколько аспектов для изучения.

1. С позиций общей экологии (синэкологии) — трофодинамические исследования, вскрытие трофических связей грибов с субстратом, выявление сукцессий видов на субстрате, расчеты их продуктивности за определенный промежуток времени, скорости обмена веществ и доли участия в общем балансе превращения веществ.

2. С точки зрения частной экологии (аутоэкологии) изучение особенностей грибов, морфологических, физиологических, генетических и т. д., определяющих их существование в конкретных условиях среды. Влияние факторов внешней среды на их распространение и жизнедеятельность.

Особенно большое значение имеет действие экстремальных условий — мощных факторов отбора, взаимодействие с которыми определяет в конечном итоге местообитание определенных видов.

3. Изучение и характеристика уже сложившихся грибных сообществ с использованием геоботанических подходов, их взаимоотношений с высшей растительностью и почвой как результата

б

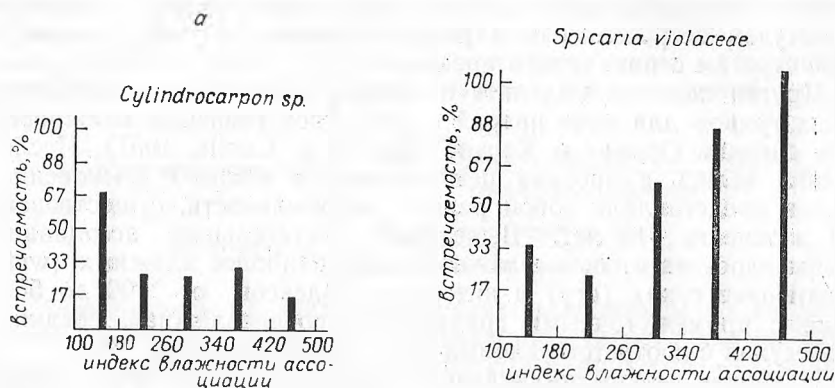


Рис. 40. Встречаемость грибов в почве в зависимости от степени влажности:

а — *Cyindrocarpon sp.*; б — *Spicaria violaceae* (по Орпарт)

интегрального взаимодействия всех компонентов многофакторной системы, каковыми являются определенная растительная ассоциация и тип почвы.

Глава 5

ВЗАИМООТНОШЕНИЕ ПОЧВЕННЫХ ГРИБОВ С ДРУГИМИ ОРГАНИЗМАМИ

Грибы могут вступать в разнообразные отношения с растениями и животными. Формы связи с растениями могут быть паразитическими и симбиотическими. Особые отношения складываются между растением и организмами прикорневой зоны, растением и эпифитной микрофлорой. Известны грибы-паразиты животных и грибы-хищники. Своеобразны отношения грибов и насекомых.

Формы связи между грибами-паразитами и растениями рассматривают в специальных разделах фитопатологии. Паразиты животных — это предмет медицинской и ветеринарной микологии, поэтому они находятся вне нашего внимания.

Грибы, как и другие микроорганизмы, являются постоянными обитателями прикорневой зоны, где между ними и корнями растений складываются особые отношения.

Прикорневую зону растения разделяют на область, находящуюся вокруг корней и прилегающую к корням — ризосферу и область непосредственно на поверхности корней — ризоплану.

Ризосфера представляет собой слой почвы, значительно отличающийся по своим физико-химическим свойствам от остальной почвы.

Почвенные частицы здесь более оструктурены. В связи с этим улучшается процесс движения корней и микроорганизмов, лучше сохраняется влага, поддерживается постоянная температура. Более высокая влажность почвы в зоне ризосферы связана как с изменением структуры почвы, так и со способностью корневых систем растений активно изменять влажность окружающей среды.

Прикорневая почва заметно отличается величиной рН. Растения изменяют также восстановительный потенциал вокруг корней. Чаще эти изменения происходят в сторону понижения рН почвы.

Ризосфера — область, богатая питанием, обусловленным выделениями корней (экзоосмосом), в которых обнаружены сахара, аминокислоты, витамины, ауксины, фосфатиды и различные ароматические вещества. Наблюдаются определенные различия в составе корневых выделений разных растений. У кукурузы, кормовых и овощных культур они богаты сахарами. Злаковые растения выделяют много органических кислот (уксусная, щавелевая, лимонная, яблочная), которые сильно подкисляют почвенный раствор. В частности, в подзолистых почвах рН в зоне корней злаков изменяется от 4,5 до 5,5. Корневые выделения бобовых содержат много нейтральных аминокислот, вследствие чего почва становится менее кислой. Некоторые растения выделяют антибиотики. В этой зоне создается повышенная концентрация продуктов метаболизма микроорганизмов.

В ризосфере более энергично протекают многие химические и биохимические процессы. Например, быстрее разрушаются различные минералы, горные породы — известняк, мрамор и др. Процесс этот вызывается не только корневыми выделениями, но и микрофлорой ризосферы.

Под влиянием микрофлоры в ризосфере создаются условия более высокой растворимости железа и марганца, что обусловлено изменением окислительно-восстановительного потенциала. Железо и марганец в ризосфере находятся в соединениях с органическими веществами — аминокислотами, органическими кислотами и другими, обладающими сильными хелатирующими свойствами и образующими прочные комплексы, сохраняющиеся в почве длительное время. Они используются растениями как источни-

ки железа, марганца и других минеральных элементов. В ризосфере такие органо-металлические комплексы находятся в больших количествах, чем вне ее, вследствие более высокого содержания органических веществ, а растение лучше усваивает железо и марганец в виде комплексов, которые создаются при участии микроорганизмов. Таким образом, вокруг корней формируется особая зона с благоприятными условиями не только для микроорганизмов, но и для самих растений.

В ризосфере растений грибов и других микроорганизмов больше, чем вне ее. А. Рихтер и А. Вернер (1931) указывали на увеличение численности грибов в ризосфере по сравнению с неризосферной почвой на 37—51%. Старки (Starkey, 1929) — от 80% и более. В зависимости от того, бедна почва гумусом или сильно гумусирована, количество грибов в ризосфере изменяется. В почвах, бедных органикой, увеличение численности грибов в ризосфере более значительно, чем в сильно гумусированных, так как в первых более заметна добавка органического вещества за счет корневых выделений.

Выделяемые корнями вещества играют значительную селективную роль в формировании корневой микрофлоры, в том числе влияют на состав грибов ризосферы.

Специфика корневых выделений определяет состав видов грибов в корневой зоне растений. В ризосфере злаковых, например, преобладают грибы родов *Fusarium* и *Alternaria*.

В ризосфере бобовых и крестоцветных — пенициллы; лютиковых — *Penicillium paxilli* и т. д.

По данным Тимонина (Timonin, 1941), даже два сорта льна различаются по своей микрофлоре в ризосфере. У сорта Бизон преобладают грибы родов *Mucor*, *Cladosporium*, *Penicillium*, *Trichoderma*. У сорта Новелти — роды *Alternaria*, *Cephalosporium*, *Fusarium*, *Helminthosporium*, *Verticillium*.

Особенно существенны различия в наличии или отсутствии атогенных форм грибов в корневой зоне устойчивых и поражаемых сортов растений в связи со значительными различиями в составе их корневых выделений. По данным Бакстона (Buxton, 1962), эксудат корней бананов содержит набор аминокислот, из которых 13 общие как для устойчивых сортов, так и для поражаемых к патогенным грибам *Fusarium oxysporum* f. *cu.*

У устойчивых сортов отсутствуют цис-лейцин и треонин, а у поражаемых нет лейцина, серина, тирозина. Корневые выделения поражаемых сортов содержат в полтора раза больше углеводов, чем устойчивые. Это и обуславливает наличие в ризосфере поражаемых сортов грибов из рода *Fusarium* и отсутствие их в ризосфере устойчивых сортов.

Состав грибных ценозов может также регулироваться действием физиологически активных веществ, выделяемых корнями растений. При этом возможно прямое стимулирующее действие корневых выделений, прямое их ингибирующее действие. Кроме

этого возможна стимуляция роста микробов-антагонистов в ризосфере к определенным видам грибов, в частности к фитопатогенным. Тогда последние угнетаются не корневыми выделениями, а микробами-антагонистами. Наконец, возможно угнетение роста микробов-антагонистов. Тогда могут усиленно размножаться многие грибы ризосферы, в том числе фитопатогенные и, возможно, некоторые симбионты.

Действие корневых выделений на грибы представлено в табл. 8.

Таблица 8

Действие корневых выделений высших растений на грибы (по Rovira, 1965)

Действие	Высшие растения	Грибы
Стимуляция роста	редис салат	<i>Rhizoctonia solani</i>
Ингибирование роста	земляника овес картофель томаты турнепс горох	<i>Rhizoctonia</i> sp. <i>Byssochlamys fulva</i> <i>Spongospora subterranea</i> <i>Colletotrichum atramentarium</i> <i>Pythium mamillatum</i> <i>Aphanomyces lutescens</i>
Стимуляция прорастания	лук томаты редис салат бобы бананы	<i>Sclerotium cepivorum</i> <i>Fusarium</i> spp. <i>F. solani</i> f. <i>phaseoli</i> <i>F. oxysporum</i> f. <i>cubense</i> <i>F. oxysporum</i> f. <i>pisi</i>
Ингибирование прорастания	горох	

Микроорганизмы ризосферы, в свою очередь, могут оказывать влияние на растение через корневую систему. Некоторые из них снабжают растение витаминами, ростовыми веществами и антибиотиками. Работами Н. А. Красильникова (1958) показана возможность поступления антибиотиков в растение, в результате чего может повышаться устойчивость растений к заболеваниям.

Распространение грибов на поверхности корней (в ризоплане) является не только результатом специфичности субстрата, а зависит также от конкурентной способности грибов. По представлениям Гаррет (Garret, 1970), сапрофитные грибы, обитающие на поверхности корней, менее конкурентоспособны, чем истинные обитатели почв. На поверхности корней обитают сапрофитные грибы и факультативные паразиты. Сапрофитные грибы этой зоны в основном представлены темноокрашенными стерильными формами. Некоторые из них относятся к базидиомицетам, другие не могут быть идентифицированы. Факультативные паразиты на поверхности корней быстро растут, активно образуют экстрацеллюлярные ферменты, разрушающие стенки растения-хозяина и про-

никают внутрь клеток, но могут быстро переходить к сапрофитному образу жизни.

Они рассматриваются как почвенные грибы, хотя многие из них находятся в почве в состоянии покоя и прорастают только тогда, когда стимулируются экссудатами корней. Примером может служить *Pythium mammilatum*. Корневые выделения привлекают также подвижные зооспоры этого гриба, обладающих хемотаксисом.

ГРИБЫ-МИКОРИЗООБРАЗОВАТЕЛИ

Многие грибы могут вступать в тесную симбиотическую связь с высшими растениями, образуя микоризу.

Микориза, что означает в переводе с греческого грибо-корень, — термин, введенный Франком (Frank, 1885), представляет собой комплекс мицелия гриба с корнями высших растений.

Первые работы, посвященные изучению микориз, были сделаны русским ученым Ф. М. Каменским (1881) на микоризах бесхлорофильного растения подбельника — *Hypopitys monotropa*.

В природе образование микориз у растений является правилом, их отсутствие — исключением. Под воздействием гриба корень претерпевает существенные морфологические и анатомические изменения и приобретает специфические черты. Различают микоризу эндотрофную, эктотрофную и эктоэндотрофную. Эндотрофные микоризы характеризуются тем, что мицелий гриба проникает через эпидермис корневых окончаний в коровую паренхиму, и дальше развивается внутриклеточно. При этом снаружи корень не претерпевает никаких изменений в морфологии, его ветвление не изменяется, на поверхности корня сохраняются корневые волоски.

У различных растений образуются разные типы эндотрофных микориз. Это зависит от грибных симбионтов, которые вступают с ними в контакт.

У растений семейств орхидных и вересковых образуется микориза, при которой грибные гифы, проникая в полость клетки растения-хозяина, слетаются в клубок, а затем подвергаются постепенному перевариванию или фагоцитозу.

Грибные компоненты растений семейства орхидных — обычно представители рода *Rhizoctonia*, культура которых впервые была получена Бернаром (1905) и повторена Бургефом в 1909—1911 гг. Иногда это могут быть *Armillariella mellea* и виды *Marasmius*. У вересковых известно, что микоризу образуют грибы рода *Pythium* часто *P. ulimum*. У этих растений существует наиболее тесная связь с грибом, так как эти растения в обычных условиях не могут развиваться без микориз, а семена не прорастают при отсутствии гриба. Обычно мицелий гриба уже находится в семени этих растений (Келли, 1952).

У большинства травянистых растений образуется везикулярно-арбускулярная или фикомицетная микориза. Она обнаружена на злаках, клевере, горохе, сое, хлопке, табаке, тюльпанах, яблонях, citrusовых и многих других растениях.

Арбускулы — это образования мицелия, представляющие собой многократно дихотомически ветвящиеся гифы, в массе образующие подобие деревца. Они также постепенно подвергаются интруклеточному перевариванию (рис. 41). Грибы, образующие

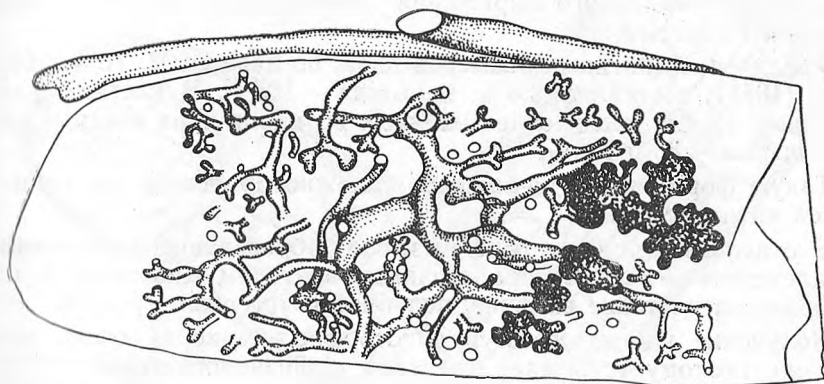


Рис. 41. Эндотрофная микориза. Арбускул в клетках *Encephalartos hildebrandtii*

эту микоризу, принадлежат в основном к роду *Endogone* порядка Mucogales, поэтому такие микоризы и получили название фикомицетных.

Грибы *Endogone* почти невозможно выделить из почвы, поэтому их видовая идентификация очень затруднена. Виды *Endogone* образуют микоризы с большим набором растений. Микоризы с септированным мицелием образуют некоторые несовершенные грибы рода *Rhizoctonia* и рода *Pythium*.

И образование клубков, и образование арбускул является ответной реакцией растения на внедрение гриба. Существует мнение о том, что степень развития арбускул может служить критерием взаимоотношений гриба и высшего растения.

Эндотрофная микориза обнаружена и у некоторых древесных и кустарниковых пород, таких, как клен, туя, можжевельник, саксонник, араукария, секвойя и других. Грибные симбионты этих растений часто неизвестны. Мицелий гриба в клетках этих растений может образовывать клубки или арбускулы.

Более обильное развитие арбускул указывает на менее уравновешенный характер взаимоотношений с растением и на наличие более интенсивных защитных реакций со стороны растения.

При более уравновешенных взаимоотношениях гриба и растения происходит образование клубков из мицелия. У некоторых древесных пород, в частности у клена, в результате внедрения мицелия в клетки растения-хозяина происходит сильная деформация клеточного ядра. Ядро увеличивается в размерах и деформируется в своих очертаниях, принимая амебоидную форму. Одновременно увеличивается число и размеры ядрышек. Эти изменения начинаются еще в клетках, содержащих неизменные гифы, но максимального выражения достигают в клетках, где происходит лизис гриба.

Увеличение линейных размеров ядра, по данным Н. П. Горбуновой (1951), составляет 56%, ядрышка — 105%. В клетках, где идет лизис гриба, увеличение линейных размеров ядра и ядрышка еще большее — 80 и 120%.

Такую форму ядра, по-видимому, можно объяснить его повышенной активностью.

В отдельных случаях гриб вызывает образование в растении фитоалексинов — веществ аналогичных антителам животных, т. е. оказывает на растение влияние, подобное патогенным грибам.

Получение чистых культур эндотрофных микориз очень затруднено, поэтому есть мало сведений о физиологической сущности взаимоотношений растений и гриба в эндотрофных микоризах. Основные данные по этому вопросу получены при выращивании растений и спор *Endogone* в пастеризованной почве. Споры *Endogone* довольно крупных размеров, поэтому их можно выделить отсеиванием и декантацией из почвы. Этими опытами установлено, что микоризные растения имеют более высокое содержание фосфора и калия и более низкое содержание азота; особенно заметно увеличение фосфора в микоризных растениях на почвах с низким содержанием его. Микоризные растения утилизируют труднодоступные соединения фосфора, такие, как фосфатиты, фосфориты, трикальцийфосфат. Более интенсивная адсорбция фосфора микоризными растениями была доказана опытами с P^{32} . На микоризах орхидей показано, что между эндотрофными грибами *Rhizoctonia* и растениями существует тесная взаимосвязь по синтезу и потреблению витаминов. Гриб синтезирует пиримидиновую, а орхидея тиазоловую часть (Hijner a. Arditti, 1973).

Экзотрофные микоризы характеризуются тем, что мицелий гриба оплетает корневые окончания растения, образуя плотный чехол из псевдопаренхиматической ткани с многочисленными отходящими от него свободными гифами. Отдельные гифы проникают в межклетники коровой паренхимы корня, образуя так называемую сеть Гартига (рис. 42). Корневые волоски при этом исчезают (микоризный корень не имеет корневых волосков). Иногда отдельные гифы проникают внутрь клеток корня; через них осуществляется питание гриба. Такие микоризы называются эктоэндотрофными.

Между экто- и эктоэндотрофными микоризами существует ряд переходов. Скорее всего, большинство микориз являются эктоэндотрофными и истинно эктотрофные микоризы встречаются очень редко. При образовании эктоэндотрофных микориз происходят и значительные морфологические изменения корней. Под влиянием гриба они усиленно ветвятся. Особенно типичны такие

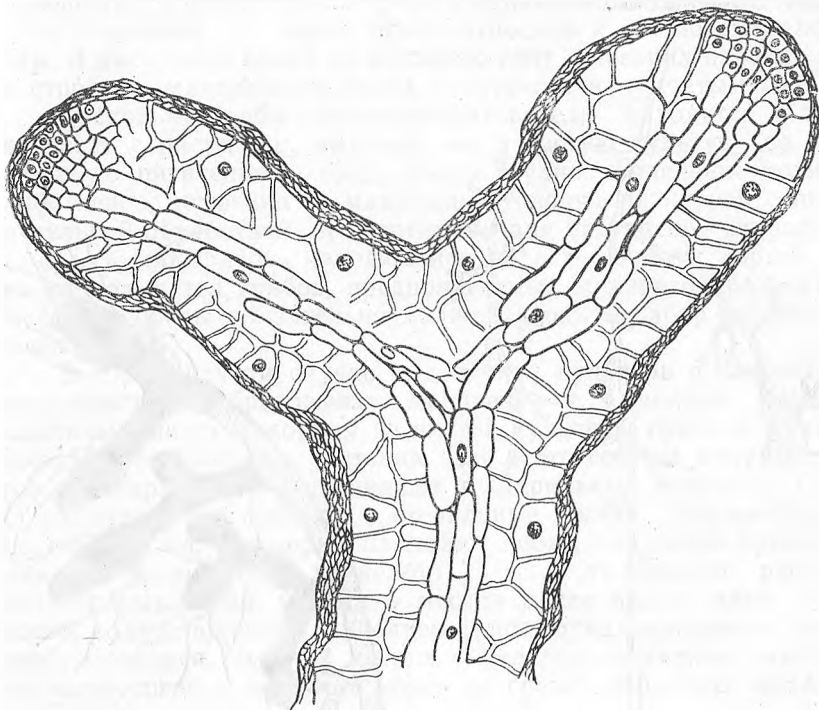


Рис. 42. Срез через вильчатую микоризу

изменения у корневых окончаний сосны, имеющих характерное вильчатое или кораллоподобное ветвление. Вероятно, такое ветвление корневых окончаний стимулируется выделением ауксинов, в частности β -индолилуксусной кислоты (ИУК), образование которой показано для грибов-микоризообразователей (рис. 43).

Исследованиями последних лет установлено, что сильные морфологические изменения корней в микоризах вызваны также образованием кинетинин, в частности цитокинина. Образование кинетина микоризным грибом *Rhizopogon roseolus* определяли на культурах тканей сои, табака, моркови. Гриб инокулировали на специальной среде рядом с тканью. При этом рост ткани наблюдался только в присутствии гриба или чистого кинетина (Мишке, 1974).

Из чистых культур микоризных грибов *Suillus conthurnatus*, *S. punelipes* и *Amanita rubescens* цитокинины получены в кристаллически чистом виде. Эти соединения, ранее обнаруженные у кукурузы, представляли собой зеатин и рибонуклеозид зеатина. Цитокинины не были обнаружены у микоризного гриба *Cenococcum graniforme*, а он, как известно, не вызывает заметного ветвления корневых окончаний.

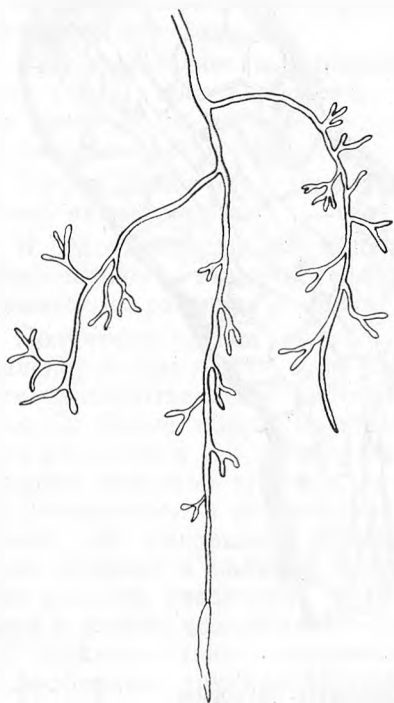


Рис. 43. Общий вид вильчатой микорризы

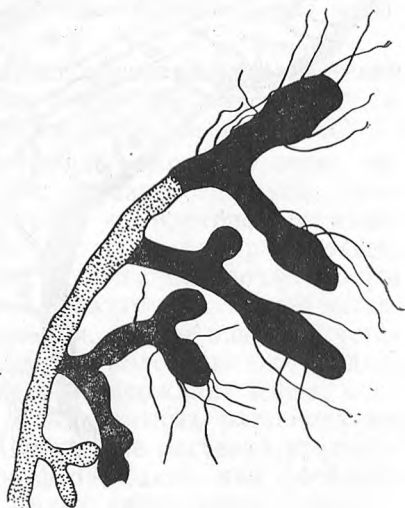


Рис. 44. Черная микорриза, образованная *Cenococcum graniforme*

Эктоэндотрофная микорриза имеется у большинства древесных и кустарниковых пород. Грибные компоненты этих растений — главным образом высшие базидиальные грибы, представители родов *Boletus*, *Suillus*, *Russula*, *Lactarius*, *Amanita*, *Cortinarius* (гименомицеты) и гастеромицеты и др., небольшое число сумчатых грибов из родов *Elaphomyces* и *Tuber*. Однако многие роды *Agaricales* не образуют микорризу.

Некоторые грибы-микорризообразователи — высоко специализированные симбионты. Например, *Ixocomus elegans* — лиственничный масленок, дающий микорризу только с лиственницей. В большой степени специализированы грибы *Suillus granulatus*, *S. luteus*, *Lec-*

cinum scabrum, менее специализированы грибы рода *Amanita*, *Russula* и т. д. Примером наименее специализированного микоризообразователя может быть гриб *Senococcum graniforme*, образующий так называемую черную микоризу (рис. 44) более чем со 130 породами кустарников и деревьев. Он распространен по всему земному шару во многих типах почв. Гриб не образует никаких спороношений, а существует в почве в виде мицелия и склероциев. На этом основании его долгое время относили к несовершенным грибам. В настоящее время по строению септ, имеющих простые поры, и строению микоризного чехла он отнесен к сумчатым грибам.

Поскольку грибы-микоризообразователи находятся в тесном контакте с растением, выделить их в чистую культуру на искусственную питательную среду очень трудно. Выделение возможно либо непосредственно из микоризных окончаний корней с предварительной обработкой антисептиками для устранения сапрофитной микро- и микофлоры, находящейся на поверхности корней, либо из плодовых тел грибов, предполагаемых микоризообразователей. В состав среды обязательно должен входить набор аминокислот и витамин В₁.

В том и другом случае выделенная культура проверяется на способность ее образовывать микоризу, т. е. должен быть осуществлен синтез микоризы из чистой культуры гриба и стерильно выращенного высшего растения. Для этого сеянцы, например, сосны предварительно выращивают в стерильных условиях. Семена стерилизуют и помещают в стерильные колбы Эрленмейера емкостью 500 мл, в которые насыпают песок, промытый крепкой соляной кислотой (160 г на колбу). Песок увлажняют раствором питательных солей. Спустя 4 месяца после прорастания семени сосны колбу заражают мицелием гриба, предполагаемого микоризообразователя. Через 2 месяца определяется наличие микоризы, по морфологии и анатомии корня на срезах, строению чехла и сети Гартига.

Физиологическая сущность взаимоотношений гриба и растения остается до сих пор не полностью выясненной. Некоторые исследователи отмечают у грибов-микоризообразователей очень низкую активность гидролитических ферментов, в частности у грибов рода *Boletus* полностью отсутствуют инвертаза (β -глюкозидаза) и β -амилаза. Они не содержат и полифенолоксидаз, за исключением *Xerocomus subtmentosus* и рода *Lactarius*. Это говорит о том, что грибы-микоризообразователи представляют собой определенную физиологическую группу, способную к утилизации только простых сахаров. Вследствие отсутствия или слабой активности гидролитических ферментов они не выдерживают конкуренции с грибами — подстилочными сапрофитами, активно разлагающими растительный опад, что обусловило их совместное существование с корневыми окончаниями деревьев, где они черпают необходимые им легкодоступные углеводы, в большом количестве отлагающиеся в корневых окончаниях растений.

По Бьоркману (Bjorkman, 1942), обильные микоризы образуются при наличии оптимального освещения, когда идет активный синтез углеводов и при некотором дефиците азота или фосфора как элементов, лимитирующих синтез белков и приводящих к накоплению углеводов в корнях. Это доказано экспериментально с помощью изотопа C^{14} .

Грибы-микоризообразователи нуждаются в витамине B_1 , который получают от растения. Возможно также использование грибами некоторых аминокислот растения.

В свою очередь гриб оказывает определенное положительное влияние на растение. Доказано, что микоризный чехол с отходящими от его поверхности грибными гифами увеличивает поверхность всасывания и снабжения растения водой и минеральными элементами. Особенно большое значение это имеет на малоплодородных почвах. У микоризных растений существует более интенсивный обмен питательными элементами с почвой, чем у немикоризных. Опытами последних лет это доказано с помощью изотопов. Микоризные корни более активно поглощают радиоактивные азот, фосфор, кальций и магний, а также частично железо и калий, и аккумулируют их в грибном чехле в больших количествах, чем ткани растений.

Микоризная корневая система активнее адсорбирует органические соединения азота, чем немикоризная. Экспериментально показано, что микоризные грибы могут воздействовать на минералы посредством различных органических кислот, таких, как яблочная, щавельная, гликолевая, шикимовая, цис-аконитовая и др., активно образуемые этими грибами. Под действием органических кислот идет извлечение калия из силикатов — биотита, мусковита, вермикулита, а также фосфора и калия из ортоклаза и апатита. Грибы-микоризообразователи продуцируют биологически активные вещества, главным образом витамины группы В, за исключением тиамина, который большинство из них не синтезирует (Шемаханова, 1962).

В настоящее время существует мнение, что любые симбиотические отношения представляют собой сильно эволюционировавшие отношения паразитизма. То же касается и микориз. Их можно рассматривать как уравновешенное сожительство гриба и высшего растения в течение длительного периода времени. Эволюция паразитизма идет в направлении все большего взаимного приспособления патогена и хозяина. Малоприспособленные факультативные патогены вызывают очень быстрое отмирание тканей питающего растения и вскоре начинают развиваться в мертвых тканях (Горбунова, 1957).

Примером такого рода являются древоразрушающие грибы. Наоборот, высокоприспособленные организмы долго не обнаруживают своего губительного действия на клетки растения-хозяина и сначала даже вызывают повышение его жизнедеятельности. В таких случаях нередко растение, пронизанное мицелием гриба, раз-

вивается почти так же или лучше, чем здоровое, цветет и даже плодоносит. Примером такого наиболее приспособленного паразита может служить ржавчинный гриб *Chrysomyxa pirolae*, мицелий которого сохраняется из года в год в корневище грушанки (*Pirola rotundifolia*). Мицелий проникает в заложившиеся в почке зачатки листьев и на следующий год все листья оказываются пронизанными мицелием, хотя выглядят совсем здоровыми. Только на второй год на листьях появляются спороношения гриба и листья отмирают. Следовательно, здесь наблюдается длительный период уравновешенного сожительства паразита и растения-хозяина.

Такая эволюция взаимоотношений между патогенными грибами и растениями-хозяевами достигает наивысшей ступени в явлениях симбиоза. Во всех микоризах гриб извлекает из сожительства с растением такую же пользу, как и при любой форме паразитизма. Что же касается высшего растения, то оно также извлекает определенную пользу, меньшую в случае эндотрофных микориз и большую — в случае эктоэндотрофных.

В частности, взаимоотношения в эндотрофных микоризах можно рассматривать как односторонний паразитизм гриба, сильно ограниченный защитными реакциями растения. Такие взаимоотношения могут существовать неограниченно долго.

ГРИБЫ-ХИЩНИКИ

Хищные грибы занимают особое место среди микроскопических грибов по взаимоотношению со средой и другими организмами. Это грибы, которые связаны пищевыми связями с животными. По образу жизни их нельзя причислить ни к паразитам, существующим на животных и растениях, ни к обычным сапрофитам, поселяющимся на мертвых растительных или животных остатках. Хищничество по представлениям Н. А. Мехтиевой (1969) — это особая форма сапрофитизма, при котором гриб улавливает здоровые живые особи нематод, быстро их умерщвляет и питается за счет тканей мертвых убитых им животных.

Первое наблюдение хищных грибов было сделано М. С. Ворониным (1869) о способности гриба *Arthrobotrys oligospora* образовывать на мицелии своеобразные петли; Цопф (Zopf, 1888) установил их значение в улавливании и умерщвлении микроскопических нематод. С 30-х годов началось систематическое изучение хищных грибов и хищничества (Drechler, 1933; Сопрунов, 1958; Даддингтон, 1959; Мехтиева, 1967 и др.).

В связи с особым образом жизни и типом питания хищные грибы имеют специфические морфологические черты — специальные ловчие приспособления — аппараты для улавливания микроскопических животных, главным образом нематод: загнутый на конце и внешне ничем не отличимый от обыкновенных гиф отросток, дифференцированные, изогнутые или крючковидные отростки; одиночные липкие почки или их цепочковидные соединения; ша-

ровидные или широкоэллипсоидальные липкие головки, расположенные на гифоподобных утолщениях; шаровидные липкие головки и округлые не сжимающиеся кольца, расположенные на удлинённых тонких ножках; липкие петли и их сложные соединения в виде сети; округлые 2—3-клеточные сжимающие кольца, расположенные на толстых ножках; гантелевидные головки, окруженные шаровидной липкой каплей и расположенные на почковидных вы-

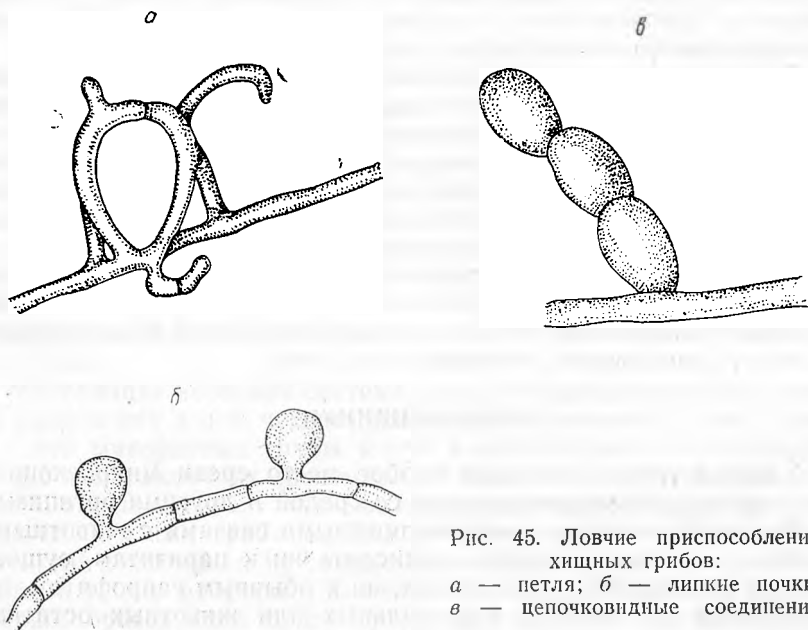


Рис. 45. Ловчие приспособления хищных грибов:

а — петля; б — липкие почки, в — цепочковидные соединения

ростах. В случае наличия петель нематода проникает в петлю, в случае липких головок последние прилипают к ее поверхности. В обоих случаях постепенно движение нематоды прекращается, мицелий гриба пронизывает все тело и полностью ассимилирует ее содержимое (рис. 45).

Умерщвление нематоды происходит в результате как механического поражения животного, так и токсического действия продуктов метаболизма гриба. Животное попадает в ловчее кольцо, которое сжимается и сильное сжатие его губит животное. Если нематода прилипает к липкой головке или петле, выделяются токсические вещества, поражающие нематоды. В этих случаях нематоды гибнут быстро. Только после умерщвления нематоды или после прекращения движения в ее теле образуется инфекционная луковица гриба, которая дает ростки мицелия, во всех направлениях пронизывающие тело нематоды. Они служат ассимилятивными гифами, которые используют вещества уже мертвой нематоды. Таким образом,

гриб активно улавливает здоровые живые особи животных, хотя питается за счет тканей мертвых, убитых им нематод. В данном случае основной источник питания хищных грибов — животные белки.

В отличие от обычных сапрофитных грибов хищные грибы предпочитают среды с повышенным содержанием азота, особенно органической его формы, и витаминов. Большинство хищных грибов способны к обычному сапрофитному питанию и могут быть выделены в чистую культуру.

Хищные грибы, улавливающие нематоды, принадлежат к порядку *Hyphomycetales* несовершенных грибов семейства *Mucedinaceae* и представлены ограниченным числом систематически обособленных родов гифомицетов. Они относятся главным образом к родам *Arthrobotrys*, *Dactylella*, *Monatophagus*, *Golovinia*, *Dactylariopsis*. Они обитают на разнообразных субстратах, богатых органическими веществами: на разлагающихся растительных остатках, подстилке, мхах, экскрементах животных, а также в водоемах, иле и т. д. Основное местообитание их — почва. Нахождение хищных грибов на различных других субстратах — результат соприкосновения этих субстратов с почвой или перенесения почвенных частиц разными путями на эти субстраты.

Необходимые условия для развития хищных грибов — наличие органического вещества, доступного для сапрофитных микроорганизмов, оптимальная влажность, слабокислая или нейтральная реакция среды, достаточная обеспеченность среды кислородом, защищенность от прямого действия солнечных лучей, осемененность почвы нематодами.

В почве обитает большое количество микроорганизмов, способных подавлять развитие хищных грибов. Главным образом это актиномицеты и некоторые споровые бактерии (*Bac. subtilis*, *Bac. mesentericus*, *Bac. megatherium*). Среди грибов ярко выраженный антагонизм по отношению к хищным грибам обнаруживается главным образом у пенициллов и аспергиллов.

Хищные грибы, по-видимому, произошли от сапрофитных грибов, обитавших на животных остатках. О приспособленности к животным субстратам свидетельствует их более интенсивный белковый обмен в отличие от грибов сапрофитов, обитающих на растительных остатках, у которых наблюдается определенная потребность в углеводах. Ловчие аппараты их образуются только в присутствии животных субстратов, но не растительных.

По мере приспособления к захвату животных организмов возникали и совершенствовались их специальные ловчие аппараты, обеспечивающие им связь с субстратом, улавливание и умерщвление жертвы. Приспособление их к захвату животного субстрата в виде активно существующих организмов обеспечило им большую конкурентоспособность.

Есть попытка практического использования хищных грибов в борьбе с нематодами человека, животных и растений.

Особенно широкий размах эти исследования приобрели в СССР за последние 10 лет. При применении нематод в случаях, когда условия внешней среды благоприятствуют развитию гриба, инокуляция ими почвы приводит к значительному снижению числа нематод и процента зараженности ими растений.

Наилучший эффект от применения хищных грибов получают на огурцах, пораженных нематодой в условиях вегетационного опыта и закрытого грунта. Однако для эффективного использования хищных грибов в практических целях необходимо соблюдение целого ряда условий, выбор активных штаммов и установление степени и продолжительности их активности в почве, создание оптимальных условий для их развития.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ПОЧВЕННЫХ ГРИБОВ С НАСЕКОМЫМИ

Между грибами и насекомыми существуют самые разнообразные взаимоотношения, начиная от случайных (непрочных) ассоциаций до вполне сложившихся симбиотических отношений и паразитизма.

Строго облигатными паразитами насекомых (преимущественно жесткокрылых) являются сумчатые грибы порядка Laboulbepiales, которые в силу их специализированного паразитизма никогда не удавалось культивировать на питательных средах. Эта группа грибов преимущественно распространена в тропиках.

Паразитами насекомых являются также представители порядка Entomophthorales класса зигомицетов с основными родами *Entomophthora*, *Massospora* и *Basidiobolus*. Эти грибы распространены в умеренной зоне и паразитируют на мухах, пчелах, саранче и т. д.

Своеобразный характер взаимоотношений складывается между грибами и насекомыми, когда грибы поселяются внутри тела насекомых, в кишечнике или в самих клетках. Наиболее яркий пример такого внутриклеточного сожительства — так называемые мицетомы или мицетоциты, известные у многих тлей, щитовок и некоторых муравьев. Это группы довольно крупных клеток насекомых, в протоплазме которых находится масса дрожжеподобных грибов. Постоянное присутствие таких мицетом в теле некоторых видов насекомых, их определенное положение в теле насекомого, а также передача грибов при размножении через яйца позволяют заключить, что здесь имеет место не случайная инфекция, а урегулированный симбиоз. Однако сущность этих взаимоотношений не раскрыта.

Инфекция мицетомы может появиться при заглатывании гриба насекомыми или как результат заражения поверхности яиц грибами. В некоторых случаях удается культивировать эти грибы на искусственных средах с добавлениями в среду витаминов группы В и дрожжевых стеролов. Видимо, в мицетомах эти вещества гриб получает от насекомого. Каждое насекомое имеет своего дрожже-

вого определенного партнера, но эти организмы пока не удается идентифицировать. Многие из них очень плеоморфны.

В кишечнике артропод обнаружены виды совершенно новой группы грибов — трихомицетов, характеризующихся настолько своеобразным строением, что систематическое положение их до сих пор не ясно (Dubosoue a. oth, 1948). Эти организмы представлены простыми септированными нитями, размножаются амебовидными или неподвижными спорами. В некоторых случаях они образуют структуры, напоминающие зигоспоры. Взаимоотношения их с насекомыми и другими членистоногими также недостаточно ясны. Некоторые из них удается культивировать на питательных средах.

Очень интересны примеры сожительства грибов с жуками — древоточцами и короедами. Последние прогрызают многочисленные ходы в древесине и коре, эти ходы заполняет грибной мицелий, который они постоянно переносят в своем теле. Мицелий служит пищей для личинок насекомых. Частично он сохраняется в их теле, а потом снова попадает наружу с экскрементами и, таким образом, может перемещаться на значительные пространства вместе с насекомым. Грибы в таком сожительстве принято называть «амброзией».

Среди грибов, выделяемых из ходов насекомых, могут быть обычные плесени, относящиеся к родам *Trichosporium*, *Monilia*, *Cephalosporium* или дрожжам. В некоторых случаях это бывают высокоспециализированные паразиты (например, *Ceratostomella ulmi*, вызывающий болезнь ильмовых).

Аналогичная ситуация имеет место с древесной осой. Ее внутренние органы бывают заражены древоразрушающим базидиальным грибом *Stereum sanguinolentum*, так что яйца, которые откладывает насекомое в древесину, оказываются уже зараженными. Древесина инфицируется и постепенно разрушается грибом, а личинка осы питается при этом продуктами разложения древесины.

Большинство грибов «амброзия» не растут на сусло-агаре, но культивируются на гидролизате казеина или пептоне. Многие обнаруживают потребность в витаминах группы В и неспособны утилизировать неорганический азот, но активно используют жиры. Видимо, они восполняют свои потребности в витаминах, органическом азоте и жирах за счет партнера. Жуки, в свою очередь, поедают мицелий и споры грибов.

Совершенно уникальны взаимоотношения с грибами некоторых муравьев. Наиболее хорошо изучены в этом отношении муравьи родов *Atta* и *Acromyrmex*, распространенные в Южной Америке. Эти муравьи питаются только грибами, которые они сами культивируют, создавая так называемые грибные плантации или сады в своих гнездах.

Сначала муравьи готовят субстрат для разведения грибницы в виде листьев и цветов, которые они обгрызают с веток и измельчают. Затем они спрессовывают их челюстями, превращая в бесформенную массу, смоченную слюной и жидкими фекалиями.

Этот субстрат муравьи переносят в гнезда с помощью передних ног и челюстей и заражают мицелием грибов, принесенным из старого гнезда.

Муравьи этих родов используют в качестве субстрата очень многие растения. Другие виды муравьев выбирают маленькие фрагменты гниющей древесины или остовы насекомых.

Первым описал грибы, которые выращивают в своих «садах» муравьи рода *Atta*, Мёллер (1893). Он отнес их к роду *Rozites* из базидиальных грибов. Несмотря на то что спороношения этого гриба не были получены, А. Крайзель (1972) отнес его к *Attomyces bromatificus* Kreis. gen et sp. nov. (*Micelia sterilia*). Гриб образует броматы — колбовидные тельца на концах гиф. Позднее Вебер (Weber, 1972) описывает их как *Leucocoprinus gongylophora* и *Leucoagaricus gongylophora*. Другие роды муравьев культивируют еще грибы из родов *Daldinia* или *Xylaria* и *Auricularia*, но чаще всего из рода *Lepiota*. Плодовые тела последнего Веберу удалось получить в чистой культуре.

Все вышеперечисленные формы представляют собой истинные грибы с нитчатым мицелием и только муравьи *Cyphomyrmex rimosus* культивируют в своих гнездах дрожжевые грибы.

Грибы растут в «садах» в виде вегетативного мицелия и не образуют спороношений. Благодаря постоянному обгрызанию муравьями гиф мицелия на нем образуются головки из вздутых клеток, которые и составляют пищу муравьев.

Грибные «сады» — это источник пищи для муравьев, это место, где они выводят потомство, здесь располагается самка. Когда самка кладет яйца, рабочие муравьи расселяют их по «саду».

Самые крупные «сады» у наиболее крупных муравьев: *Atta* и *Acromyrmex*. Первые имеют размеры 10—13 см, вторые—8—12 см. Зрелая колония использует от 1 до 2 кг свежих листьев для «сада».

Муравьиные гнезда содержат много органического вещества в виде грибных «садов». Это специфическое органическое вещество, переработанное муравьями и снабженное их продуктами жизнедеятельности, слюной и фекалиями. Кроме того, оно подвергается активному воздействию растущих на нем грибов и дает возможность для размножения бактерий, нематод, насекомых и других организмов, которые также активно изменяют исходный субстрат. Переработанный субстрат поступает в почву, оказывая существенные изменения в составе органического вещества почв.

Таким образом, муравьи через свои «сады» снабжают почву специфическим органическим веществом. Они являются основными агентами внедрения органического вещества в почву тропических лесов.

ВЗАИМООТНОШЕНИЕ ГРИБОВ С ДРУГИМИ МИКРООРГАНИЗМАМИ

Взаимоотношения грибов с другими микроорганизмами почвы весьма разнообразны и могут складываться как симбиотические,

паразитические, антагонистические. Грибы также могут быть просто субстратом для других микроорганизмов: бактерий, актиномицетов, простейших и даже клещей и корненожек.

Заселение поверхности грибных гиф бактериями и актиномицетами часто можно наблюдать на стеклах обрастания и педоскопах, на что впервые обратил внимание Н. Г. Холодный (1933). На стеклах обрастания сначала появляются грибные гифы, затем на их поверхности поселяются бактерии. Они располагаются небольшими агрегатами или покрывают гифу рядами толщиной в один или более слой клеток, а иногда образуют мощные чехлы.

Виды бактерий, которые заселяют грибные гифы, относятся к *Pseudomonas fluorescens*, *Achromobacter denitrificans*, *Bact. coli*, *Proteus vulgaris*, *Bac. mesentericus*, *Bac. cereus*.

Более активно заселяют грибные гифы актиномицеты, чем бактерии. Возможно, что заселение гиф грибов микроорганизмами объясняется выделением грибами определенных продуктов метаболизма.

По мнению Т. В. Аристовской (1967), почвенные грибы играют определенную средообразующую роль в микробоценозах. Гриб, как инертная поверхность, стимулирует развитие бактерий, так как известно, что размножение микроорганизмов увеличивается при контакте с инертными поверхностями. Летом и осенью все микробное население почвы особенно интенсивно концентрируется около грибных гиф. Являясь организмами очень активными в биохимическом отношении, грибы создают вокруг себя среду, насыщенную продуктами обмена, что также привлекает другие микроорганизмы. Установлено, что мицелий грибов, особенно в линейной фазе роста, выделяет такие вещества, как аминокислоты, белки, пептиды, мочевины, моносахара, органические кислоты, витамины и минеральные вещества, главным образом фосфор и серу. Таким образом, грибы являются организмами-эдификаторами. Такая связь грибов с другими микроорганизмами проявляется не только в случае хорошо развитого мицелия, но и на стадии прорастания спор. Однако иногда колонизация мицелия микроорганизмами заканчивается лизисом мицелия, тогда отношения между ними становятся паразитическими. Тем не менее никакой специфики в лизирующих организмах не наблюдается. Самые различные бактерии и актиномицеты могут вступать в такие отношения.

Первые наблюдения лизиса микроорганизмами грибного мицелия были сделаны русскими учеными.

Среди микроорганизмов, лизирующих мицелий грибов, можно назвать *Streptomyces* spp., *Bac. cereus*, *Bac. macerans*, *Bac. megatherium*, *Pseudomonas* sp. Лизису могут подвергаться грибы родов *Rhizoctonia*, *Phycomyces*, а также разнообразные представители несовершенных грибов, многие из которых являются фитопатогенными.

Иногда одни грибы могут лизировать мицелий других. Например, *Penicillium purpurogenum* лизирует *Aspergillus niger*.

Лизирующие ферменты, обнаруженные у бактерий, обладают субстратной специфичностью. *Bac. cereus* лизирует грибы, которые в составе клеточной стенки имеют хитин, но не целлюлозу, свойственную оомицетам. Наиболее часто литические ферменты бактерий и актиномицетов, разрушающие клеточные стенки грибов, представлены глюконазами: глюкозидазы, хитиназы, липазы. Эти ферменты внеклеточные и поэтому лизис мицелия в почве может осуществляться и без его колонизации, за счет выделения экзоферментов.

Наличие меланинов в клеточной стенке грибов существенно препятствует ее лизису. В связи с этим лизис мицелия грибов, принадлежащих к семейству *Dematiaceae*, почти не имеет места.

Отмерший грибной мицелий может служить питательным субстратом для других микроорганизмов. При внесении отмершего мицелия в почву происходит заметное увеличение числа почвенных бактерий в 10—70 раз (через 7 дней).

В свою очередь микроорганизмы могут оказывать влияние на жизнедеятельность грибов. Бактерии могут развиваться на гифах грибов как эпифиты, используя грибные метаболиты и не причиняя им никакого вреда. Они могут вызывать также явление фунгистазиса за счет выделения специфических веществ, задерживающих прорастание грибных спор. Бактерии и актиномицеты могут вступать в конкурентные взаимоотношения с грибами за питательный субстрат, причем их конкурентоспособность повышается за счет выделения антибиотиков и токсинов, свойственных многим микроорганизмам.

Глава 6

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПОЧВЕННЫХ ГРИБОВ

ВЫДЕЛЕНИЕ ГРИБОВ ИЗ ПОЧВЫ С УЧЕТОМ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП

Грибы в почве находятся или в виде спор, или в состоянии активно растущего мицелия. Для установления набора видов, характерных для исследуемых почв, без выяснения состояния, используется наиболее широко распространенный в почвенной микробиологии метод разведения почвенной суспензии с последующим высевом ее на агаризованные питательные среды.

Поскольку грибы в почве представлены различными систематическими и экологическими группами, для их выделения не может быть какой-то одной универсальной среды. Необходимы различные среды с разными источниками углерода и азота, дополнительными факторами роста (ростовыми веществами), специфиче-

скими ингибиторами бактериальной микрофлоры. Состав питательных сред должен основываться на пищевых потребностях и специфических особенностях роста представителей основных экологических групп почвенных грибов.

Наиболее употребляемые среды для грибов — сусло-агар, содержащие легкодоступные углеводы, и некоторые синтетические среды, в состав которых входят глюкоза, сахароза, фруктоза. Эти углеводы доступны очень многим грибам, но вырастают на таких средах преимущественно представители быстро растущей экологической группы «сахарных грибов».

Метод селективных сред для выделения экологических групп или даже отдельных видов грибов нашел применение и получил широкое развитие только с 1960 г. (Tsao, 1970). Применяя его, удается выделить из почв ряд видов грибов и целые группы, которые ранее не поддавались выделению. Особенно это касается фитопатогенных грибов. Метод селективных сред основывается на следующих принципах.

1. Использование специфических источников энергии, доступных только немногим организмам, или определенной группе организмов, которую желательно выделить. В качестве селективных источников энергии могут служить целлюлоза, хитин, кератин, целлобиоза, лигнин, глицерол, маннитол, пектат, ксилоза и др.

2. Применение специфических химических веществ (микробных ингибиторов роста), подавляющих развитие одних микроорганизмов и дающих беспрепятственно развиваться другим.

3. Внесение в среду нетоксичных веществ, не используемых в метаболизме, но изменяющих условия среды (кислотность, щелочность, осмотическое давление и т. д.).

Для выделения экологической группы грибов, разлагающих целлюлозу, применяют синтетические среды с целлюлозой или карбоксиметилцеллюлозой (КМЦ). Целлюлозу применяют в виде фильтровальной бумаги, разложенной на поверхности питательной среды, или в среду добавляют целлюлозный порошок. Часто вносят производное целлюлозы — карбоксиметилцеллюлозу (Мирчинк, 1970).

Для выделения грибов, разлагающих лигнин, в среду добавляют препарат лигнина или субстраты, содержащие лигнин. Лигнин, близкий к нативному, получают следующим образом: еловую древесину растирают с толуолом до образования суспензии, а затем отделяют от толуола, высушивают и из полученной древесной муки экстрагируют лигнин диоксаном. При таком способе в раствор переходит до половины всего содержащегося в древесине лигнина. Выделенный по этому методу лигнин содержит 63,5% — С, 6,4% — Н и 14,8% — метоксильных групп.

Для грибов, усваивающих кератин и хитин, можно также вносить препараты этих веществ в среду, но чаще используется метод «приманок» (bait), когда субстраты, содержащие эти вещества, помещают в почву. Метод «приманок» широко применяется

для выделения многих фитопатогенных грибов, обитающих в почве.

Для выделения кератинофильных грибов из почвы используют приманки, предложенные Ванбрейзегемом (Vanbreuseghem, 1952), содержащие роговое вещество. Чаще всего берутся отмытые, обезжиренные волосы, помещенные на поверхность нестерильной почвы.

Для выделения грибов, разлагающих хитин, также применяется метод приманок в виде препарата хитина, который готовят из покровных тканей каракатицы (*Sepia officinalis*). Предварительно декальцинируют их в 10%-ной HCl. Полученный хитино-протеиновый комплекс гидролизуют 6 час 10%-ной NaOH при 105° в автоклаве. Хитозан удаляют 5%-ной HCl. Полученный хитин в виде пленки в 0,25 мм толщины разрезают на квадраты 0,5×0,5 см, приклеивают на покровное стекло и помещают в почву. Через определенное время инкубации учитывают общую микрофлору, развивающуюся на хитине. По данным Окафора (Okafor, 1966), в случае инкубации почвы при 10°, на хитине развиваются только грибы и бактерии, при инкубации 29°, кроме этих организмов развиваются еще актиномицеты, нематоды и простейшие.

Для грибов, разлагающих вещества гумуса, в среду в качестве источника углерода и азота вносят препараты гумата натрия или готовят почвенные вытяжки и почвенный агар. Для приготовления почвенного агара почву заливают водой в соотношении 1 : 5 или 1 : 9, добавляют 2% агара и стерилизуют при 1 атм.

Для грибов, растущих в условиях дефицита органического вещества, применяют голодный агар, т. е. агар на водопроводной воде.

Высшие базидиальные грибы выделяют на средах специального состава. Обязательным компонентом среды для этих грибов служат витамин B₁ и некоторые аминокислоты, чаще других используется аспарагин. Культивирование этих грибов также возможно на сусло-агаре с добавлением экстракта из свежих плодовых тел базидиальных грибов.

Для выделения грибов-микоризообразователей в среду вводят различные комбинации из аминокислот, либо гидролизат белка, либо дрожжевой автолизат, а также витамин B₁.

Обязательные компоненты питательных сред для выделения почвенных грибов — различные ингибиторы, подавляющие бактериальный рост, но не препятствующие развитию грибов. В качестве ингибиторов, оказывающих избирательное действие на бактерий, используют следующие вещества: органические кислоты; красители, из которых наибольшее применение получили бенгальский розовый, кристалл-виолет, малахитовый зеленый и некоторые другие; ретарданты, такие, как фосфон, пентахлорнитробензол.

Наиболее широко в последние годы применяют разнообразные антибиотики с широким антибактериальным спектром действия или комбинации из красителей и антибиотиков. Краситель бен-

гальский розовый более эффективно применять совместно со стрептомицином (50—70 мг/л), так как он не столько подавляет рост бактерий, сколько ограничивает рост быстро растущих грибных колоний, поэтому не дает им подавлять медленно растущие грибы. Кроме стрептомицина в качестве ингибиторов бактерий используют еще хлормицетин (5 мг/л), неомицин (50—100 мг/л), полимиксин (50 мг/л), пенициллин (50 мг/л), полиеновый антибиотик эндомицин (5—10 мг/л) и некоторые другие.

Одним из принципов применения селективных сред также является использование высокоспецифичных антибиотиков с избирательным действием. Это дает хорошие результаты для выделения фитопатогенных грибов, особенно из семейства Pythiaceae.

Для такого гриба, как *Phytophthora*, наиболее трудно выделяемого из почвы, Экерт и Тсао (Eckert a. Tsao, 1962) впервые применили среду, селективность которой создавалась полиеновым антифунгальным антибиотиком пимарицином в количестве 10 мкг/мл, который ингибировал рост почти всех грибов, кроме маленькой группы, относящейся к семейству Pythiaceae. Для выделения *Phytophthora* можно применять также антибиотик нистатин, кроме того, в среде обязательно должен присутствовать тиамин и возможно добавление галловой кислоты, стимулирующей развитие грибов семейства Pythiaceae.

Для обнаружения максимального количества видов при посевах применяют различные приемы десорбции организмов с почвенных частиц по Д. Г. Звягинцеву (1973), в первую очередь предварительное растирание навески почвы в небольшом объеме воды или на электрической мешалке (размешивание в течение 5 мин.) или различные химические десорбенты. Производят также многократные смывы с почвенной навески по Уоркап (Warcup, 1955) и Е. С. Лисиной-Кулик (1970), так как освобождение грибных зачатков с поверхности почвенных частиц происходит постепенно.

Выделение грибов на питательные среды дает возможность выявить в большей или меньшей степени набор видов грибов, содержащихся в той или иной почве. Однако этот метод совершенно не может дать представления о том, в каком состоянии находятся те или иные виды грибов в почве: в состоянии спор или активно растущего вегетативного мицелия. Как указывалось ранее, грибы характеризуются разнообразной морфологией и сложным циклом развития, включающим наличие вегетативной стадии в виде неограниченно растущего мицелия и различных спороношений, имеющих споры различных размеров.

Для выявления в почве грибов, существующих в виде активного мицелия, и отделения их от грибов, находящихся на данный момент в виде спор, делаются попытки выработать соответствующие методы. Основные группы этих методов следующие.

1. Помещение в почву специальных приспособлений, таких, как экранизированные стекла Торнтонна, иммерсионные трубки Честер-

са, стекла ловушки Ля-Туш и Сьюелла. Методы рассчитаны на то, что в соответствующие отверстия этих приспособлений проникнут только нити растущего мицелия, а не споры. Наиболее перспективно в этом отношении использование капилляров Б. В. Перфильева и Д. Р. Габе (1961), широко применяемых Т. В. Аристовской (1965), позволяющее наблюдать не только растущий мицелий в естественной среде обитания, но и взаимоотношения его с другими организмами.

2. Использование флотационного метода, при котором навеска почвы помещается в двухфазную среду (воду и масло), где споры грибов в результате большой гидрофобности всплывают в масле на поверхность.

3. Высушивание спор над хлорной известью или другими способами. Предварительно определяется скорость гибели от высушивания спор и вегетативного мицелия. Мицелий погибает значительно быстрее, чем споры.

4. Смыв спор сильной струей воды по Уоркап. Споры хуже адсорбируются почвенными частицами, чем нити мицелия, и смываются значительно быстрее.

Подробное описание этих методов можно найти в соответствующих руководствах (Сизова, Супрун, 1958; Красильников и др., 1965; Литвинов, 1969).

В результате применения этих методов установлено, что, например, такие виды, как *Mortierella acuminata*, *M. gracilis*, *M. nana*, *Trichocladium opacum*, *Bisporomyces chlamydosporis*, существуют в дерново-подзолистых почвах преимущественно в виде мицелия. *Trichoderma viride*, *Cephalosporium acremonium*, *Penicillium frequentans*, *P. nigricans*, *P. notatum* и другие виды этого рода существуют преимущественно в виде спор. Однако в определенные периоды времени, в частности в период активного поступления в почву питательных веществ с растительным опадом, организмы, находящиеся в почве в виде спор, начинают прорастать мицелием.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ КОЛИЧЕСТВА И БИОМАССЫ ГРИБОВ В ПОЧВЕ

Вышеизложенные методы по выделению почвенных грибов пригодны только для установления видового состава грибов в почве и почти неприемлемы для учета их количества.

Использование метода разведений почвенной взвеси (чашечный метод) с высевом на различные питательные среды не дает реального представления об истинной заселенности исследуемой почвы грибами. При использовании набора сред часть экзemplаров одних и тех же видов может вырастать на нескольких средах, поэтому при суммировании числа колоний на всех использованных средах данные будут сильно завышены. При использовании же одной среды не будут учтены все формы, так как на одной среде не может быть выделено все разнообразие видов. Кроме того, на пи-

тательных средах колонии могут вырастать как из обрывков мицелия неопределенной длины, так и из одной споры и представляют собой несоизмеримые единицы. Это также затрудняет истинную оценку заселенности почв грибами.

Группа методов, которая предполагает разделение вегетативного мицелия от спор, естественно, дает представление только о видовом составе активного мицелия почвенных грибов.

Наиболее приемлемым методом правильной оценки количества и биомассы грибов в почве является метод прямого микроскопирования, предложенный еще С. Н. Виноградским (Winogradski, 1925), который рекомендовал помещать каплю почвенной суспензии на предметное стекло и подсчитывать число грибных гиф и бактериальных клеток под микроскопом, просматривая определенное число полей зрения. Для лучшего различения отдельных элементов возможны различные покраски. Недостатком этого метода было отсутствие определенного расчета грибных зачатков на навеску почвы.

Более усовершенствованный метод Джонса и Моллисона (Jones a. Mollison, 1948), дающий возможность более точной оценки грибов в почве, заключается в том, что определенную навеску почвы (от 0,5 до 4 г в зависимости от содержания в ней грибов) предварительно растирают в фарфоровой ступке, помещают в 100 мл расплавленного и слегка охлажденного 1,5%-ного агара. После этого каплю суспензии распределяют тонкой пленкой в гемоцитометре, имеющем определенные размеры и глубину квадратов.

Наличие агара в суспензии, благодаря его вязкости, обеспечивает быстрое и равномерное застывание и распределение суспензии по поверхности.

Для окраски грибных гиф используют анилин-блау в 5%-ном водном феноле (1 мл 1%-ного красителя в 15 мл водного фенола), а дифференциацию после покраски осуществляют ледяной уксусной кислотой.

Кроме этого метода, который получил название метода агаровых пленок, Бургесом и Николасом (Burges a. Nicholas, 1961) был предложен метод почвенных срезов, заключающийся в том, что молилит почвы с ненарушенной структурой пропитывают смолами или канадским бальзамом и т. д., (бакелитом, агар-агаром, желатиной). Первоначально почву либо прогревают, либо обрабатывают 96%-ным спиртом и 10%-ным формалином. При применении смол предварительно образцы почв помещают в жидкий азот для быстрого замораживания и высушивания, после чего пропитывают смолой. Затем готовят срезы, так же как делают шлифы минералов.

При использовании метода агаровых пленок и почвенных срезов определяют встречаемость и измеряют длину грибных зачатков на определенную единицу веса или площади почвы. Метод почвенных срезов сохраняет целостность структуры мицелия, но затрудняет количественный учет, отнесенный к определенной весовой единице.

Тем не менее этим методом можно учесть процент покрытия мицелием гриба определенной площади почвы.

Николас и др. (Nicholas a. oth., 1965) предлагают поэтому выражать заселенность почвы грибами в общей длине гиф мицелия на 1 г почвы или на 1 см³ почвы. К этому еще необходимо прибавить биомассу спор. На основании учета общей длины гиф можно рассчитать количество биомассы мицелия на единицу почвы.

Расчет биомассы проводят исходя из удельного веса мицелия 1,05 к среднему диаметру гиф 5 мкм, сначала на 1 см³ почвы, а затем на гектар на глубину почвенного горизонта, максимально заселенного грибами. Биомассу спор определяют исходя из объема спор, умноженного на удельный вес.

Для подсчета длины гиф используется гемоцитометр — камера Горяева. Подсчет длины гиф мицелия и числа спор проводится в 40 квадратах камеры в трех повторностях. Длина гиф измеряется с помощью окуляр-микрометра. Окончательный расчет длины гиф в 1 г проводится по следующей формуле:

$$a = \frac{b \cdot 250 \cdot 10^3 \cdot x \cdot 10^{-4} \cdot 100}{40 \cdot c}$$

где a — суммарная длина грибных гиф в 1 г почвы, выраженная в см; b — длина гиф в единицах окуляр-микрометра; x — цена деления окуляр-микрометра в мкм; c — навеска почвы в г. Площадь квадрата камеры Горяева равна 1/25 мм²; глубина — 0,1 мм, следовательно, объем одного квадрата равен 1/250 мм³ или 1/250 · 10³ см³. Объем гиф, выраженный в см³, рассчитывается по формуле $v = a \cdot \pi r^2$. Если диаметр гифы принимается в среднем за 5 мкм, тогда $v = a \cdot 3,14 (2,5)^2 \cdot 10^{-8}$ см³ и вес мицелия на 1 г почвы при удельном весе 1,05 равняется $g = a \cdot 2 \cdot 10^{-7} \cdot 1,05$ г. Вес мицелия на 1 га равняется $g_{га} = g_1 l \cdot 10^8$, где g_1 — вес мицелия в 1 см³, l — глубина горизонта.

По нашим данным, при использовании прямого метода количество грибных зачатков в среднеподзолистой почве под смешанным лесом составляет 615 000 тыс. на 1 г почвы, в серо-бурых почвах под различными типами растительности от 24 500 до 44 000.

Таким образом, процентное содержание грибных зачатков в почвах, определяемое чашечным методом к числу грибных зачатков, определяемых прямым методом, составляет десятые доли процента.

Процентное содержание грибных спор от общего числа грибных зачатков в этих почвах составляет от 13 до 52% в осенний период.

Длина гиф мицелия в дерново-подзолистых почвах под различными насаждениями, по нашим данным (Мирчинк, 1972), измеряется сотнями метров на 1 г почвы. В 2—3 раза больше мицелия содержится в подстилке (A_0), чем в верхних горизонтах почвы (A_1). Можно дифференцировать грибной мицелий на темноокрашенный, принадлежащий грибам семейства Dematiaceae, светлоокрашен-

ный и мицелий с пружками, принадлежащий базидиальным грибам.

В окультуренных дерново-подзолистых почвах длина гиф мицелия на порядок меньше и измеряется десятками метров на 1 г.

В дерново-подзолистых лесных почвах и подстилках грибная биомасса измеряется десятками долями миллиграмма на 1 г. В окультуренных дерново-подзолистых почвах она значительно меньше (сотые доли миллиграмма на 1 г почвы).

В верхних горизонтах дерново-подзолистых почв на глубину наиболее населенного грибами слоя 4—5 см содержится биомассы грибов от 50 до 320 кг на гектар. Соответственно в окультуренных почвах ее в 10 раз меньше. В лесных подстилках биомасса грибного мицелия в 2—3 раза больше, чем в нижележащих горизонтах почв.

Однако метод Бургеса и Паркинсона все же имеет ряд недостатков, основной из которых — трудность дифференциации живых и мертвых гиф, потому что покраска дает не вполне удовлетворительные результаты. Кроме того, очень трудно учитывать гифы в лесной подстилке, так как они тесно переплетаются с тканью листа. Поэтому для учета биомассы мицелия было предложено несколько новых методов (Parkinson a. oth., 1971)

Аналитический метод. Основан на определении уникальных для изучаемой группы организмов веществ. В частности, для определения бактериальной биомассы Миллер и Касида (Miller a. Casida, 1970) предлагают определение мурамовой кислоты, а Стенбинг (Stenbing, 1970) — диаминопимелиновой кислоты, которые содержатся только в клетках бактерий. Для определения биомассы мицелия грибов был предложен метод по содержанию хитина в субстрате. Он имеет безусловно ограниченное применение, так как хитин содержится не только в мицелии грибов, но и в тканях насекомых. Поэтому биомассу грибов по хитину можно определять только там, где грибы изолированы от других организмов, в частности при поражении древесины грибами в лабораторных условиях или в опытах по разложению растительного опада для отделения биомассы мицелия от продуктов распада растительных остатков (биомассы разложившихся листьев).

Авторадиографический метод. Его можно использовать для определения живых гиф мицелия и разделения живых и мертвых гиф мицелия в лесной подстилке.

Из листьев, пронизанных мицелием, вырезают диски определенного диаметра, которые помещаются в раствор меченой глюкозы C^{14} и далее фиксируются формальдегидом. Поверхность гиф на листе обрабатывается полистеролом в хлороформе, путем нанесения его на листья; дают пластику застыть, затем снимают тонкую пленку с кожицей листа и расправляют ее на стекле. Затем пленку проявляют в жидкой фотоэмульсии с экспозицией 2 дня.

Мертвые гифы не поглощают меченый углерод, поэтому не проявляются на пленке. По полученным на пленке ауторадиограм-

мам определяют длину живого мицелия. Затем определяют суммарную длину всего мицелия методом агаровых пленок и вычитают длину живого мицелия, определяя тем самым длину отмерших гиф.

Метод флюоресцирующих антител. Используется для обнаружения определенных видов грибов в почве. Этот метод был предложен Шмидтом (Schmidt a. Bancole, 1962), в частности, для определения в почве мицелия *Aspergillus flavus*. Споры *A. flavus* вводят в кровь кролика и получают специфическую сыворотку с антителами. Антитела красят специфическими флюорохромами, а затем сыворотку вводят в изучаемый субстрат. Антитела дают специфическую реакцию с белками определяемого вида и окрашивают мицелий.

Несмотря на некоторые преимущества, эти методы все же имеют ограниченное применение.

Часть III

РОЛЬ ГРИБОВ В ПОЧВЕННЫХ ПРОЦЕССАХ

Глава 7

РАЗЛОЖЕНИЕ ГРИБАМИ РАСТИТЕЛЬНОГО ОПАДА И ДРЕВЕСИНЫ

ПРЕВРАЩЕНИЕ КЛЕТЧАТКИ И ЛИГНИНА

Процессы распада сложных органических веществ биологического происхождения, таких, как клетчатка и лигнин, представляют собой одну из важных проблем биологии и почвоведения. Эти вещества являются главными составными частями растительного опада и древесины и от их разложения зависит круговорот соединений углерода в природе.

Общая продукция органического вещества на земном шаре ежегодно определяется 50—100 млрд. т. Основную массу их составляют соединения растительного происхождения. Ежегодное количество опада, по данным Л. Е. Родина и Н. И. Базилевич (1965), составляет для таежной зоны 20—70 ц/га, для лиственных широколиственных лесов 50—130 ц/га; опад остепненных лугов колеблется в пределах от 52 до 95 ц/га.

В состав растительных клеток входят разнообразные химические вещества: белки, аминокислоты, жиры, воска, и многие другие, но преобладающими по массе являются клетчатка, гемицеллюлозы и лигнин.

Содержание целлюлозы у древесного опада составляет 34—59%, а лигнина — 28—34% у хвойных пород и 18—28% — у лиственных. Основную утилизацию клетчатки и лигнина в природе осуществляют грибы. Грибы — активные разрушители целлюлозы. В настоящее время установлено, что разложение целлюлозы — многоступенчатый процесс, обусловленный ее сложным строением, ко-

торый идет в несколько стадий. Он осуществляется комплексом ферментов — целлюлаз (Шиврина и др., 1969).

Целлюлоза — полисахарид, нерастворимое вещество, которое в природных материалах всегда связано со многими другими соединениями, чаще всего с другими полисахаридами. Молекулы целлюлозы представляют собой мицеллы или микрофибриллы, которые сложены из линейных молекул, агрегированных в пучки. Линейные молекулы, в свою очередь, состоят из глюкозных остатков. Молекула клетчатки содержит от 1400 до 10 000 глюкозных остатков.

Линейные молекулы целлюлозы образуют участки с параллельным расположением цепей и соединены между собой водородными связями.

В образовании водородных связей участвуют все свободные гидроксилы, имеющие различную прочность связи. Поэтому в микрофибриллах чередуются участки с более высокой степенью упорядоченности, образующие кристаллиты, с участками, в которых нет упорядоченности — аморфными.

Высокая степень упорядоченности служит причиной их устойчивости к ферментативному гидролизу. Истинными целлюлозоразлагающими организмами являются только организмы, способные воздействовать на нативную целлюлозу, но не на ее производные. Разложение ее осуществляется ферментами C_1 , C_x и β -глюкозидазой через следующие стадии: нативная целлюлоза $\xrightarrow{C_1}$ целлюлодекстрины $\xrightarrow{C_x}$ целлобиоза $\xrightarrow{\beta\text{-глюкозидаза}}$ глюкоза. Таким образом, целлюлоза представляет собой комплекс ферментов, действующих на разных стадиях разложения целлюлозы.

Представление о множественной природе целлюлаз впервые было высказано Риизом (Rees a. oth., 1950), а Селби (Selby, 1967) выделил с помощью метода фракционирования на сефадексах каждый фермент в отдельности у гриба *Trichoderma viride*.

На первой стадии разложения нативной целлюлозы фермент C_1 осуществляет подготовительный процесс и превращает нативную целлюлозу в реактивную форму, увеличивая поглощение субстратом влаги, гидратируя его и раздвигая плотно упакованные цепи. На следующей стадии фермент C_x гидролизует более короткие полиангидроглюкозные цепи до растворимых небольших молекул, способных к диффузии в клетку, т. е. гидролизует глюкозидные связи с образованием восстановленных сахаров (целлобиоз). Следующая стадия заключается в воздействии β -глюкозидазы на глюкозидные связи целлобиозы и образовании глюкозы — конечного продукта разложения целлюлозы.

Фермент C_1 — экстрацеллюлярный фермент, представляет собой гомогенную фракцию и является гликопротеином с соотношением углеводов и белков 1 : 1. Его молекулярный вес равен 61 000, он термолабилен и теряет при нагревании 50% активности. Фермент C_x представляет собой неоднородную группу белков; два фер-

мента этой группы отличаются механизмом гидролиза, так как представляют собой эндо- и экзоглюконазы.

Очищенные компоненты целлюлазы каждый в отдельности неактивны, но совместно проявляют синергизм действия. Для воздействия на целлюлозу необходимо наличие всех трех компонентов. Ферменты целлюлазы рассматривали долгое время как образующиеся только в присутствии целлюлозы. В настоящее время выделяется группа грибов, которые образуют целлюлазы, и в том числе C_1 , в отсутствии целлюлозы.

Целлюлозная активность всего комплекса ферментов обнаружена у некоторых сумчатых и несовершенных грибов, хотя они различаются по содержанию и соотношению C_1 и C_x .

Chaetomium globosum, *Aspergillus niger*, *A. fumigatus*, *Memnoniella echinulata*, *Penicillium verrucosum*, *Trichoderma viride*, *Fusarium solani* и некоторые другие образуют индуцированные C_1 и C_x ферменты.

У *Paecilomyces varioti* обнаружены неиндуцированные C_1 и C_x целлюлазы. Виды *Fusarium* и *Alternaria tenuis* образуют в основном неиндуцированную C_x целлюлазу (Фениксова, 1972).

Наличие всего комплекса целлюлолитических ферментов особенно характерно для высших базидиальных грибов. С этим свойством связано их активное участие в разложении растительного опада.

Активные целлюлазы могут быть обнаружены в фильтрах грибов. Для большинства грибов наибольшая их продуктивность характерна для молодого мицелия и верхушек гиф. Это имеет большое экологическое значение, так как дает возможность молодому растущему мицелию активно внедряться в клеточную стенку растения.

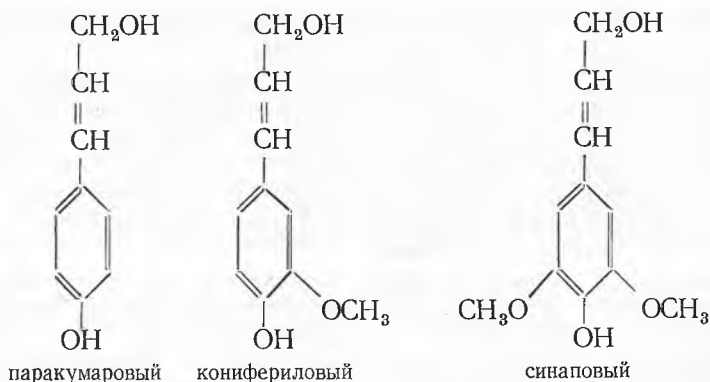
Установлено, что для определенных видов грибов (*Aspergillus niger*, *A. fumigatus*, *Memnoniella echinulata*) необходимы субстраты — индукторы образования целлюлаз. Наряду с этим среди продуктов метаболизма грибов есть и репрессоры их образования. Репрессорами могут служить сахара, т. е. продукты распада целлюлозы. Репрессорами — ингибиторами целлюлаз могут быть также метил-целлюлоза, глюконолактоны, полиолы.

Наличие репрессоров может иметь большое биологическое значение, препятствуя проникновению патогенных грибов в растение, а также регулируя внедрение грибов-микоризообразователей.

Грибы почти единственные разрушители лигнина. Способность грибов осуществлять глубокое разрушение лигнина представляет собой уникальное явление.

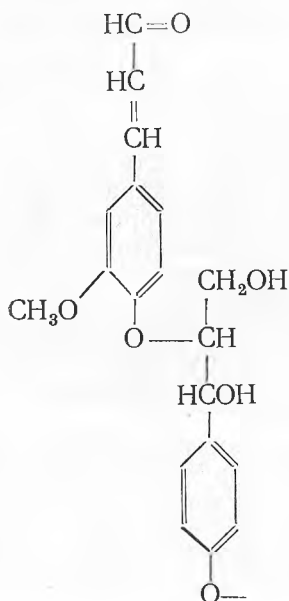
Лигнин наиболее распространенное в природе циклическое соединение. Однако до сих пор химическое строение из-за его большой сложности до конца не ясно.

Известно, что лигнин — высокомолекулярный разветвленный полимер, состоящий из фенилпропановых единиц. Основными номерами его являются три спирта — производные фенилпропана:

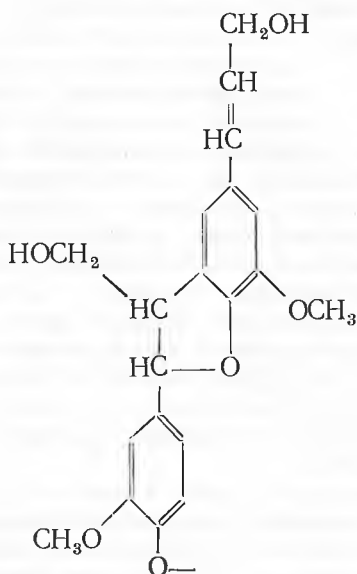


Относительное соотношение всех трех компонентов различно в лигнине разного происхождения. В лигнине хвойных деревьев преобладает кониферилловый спирт, в лигнине лиственных содержится кониферилловый и синаповый спирты, у злаковых растений доминирует синаповый и имеется еще и паракумаровый. У двудольных растений в значительном количестве обнаруживают паракумаровый (Kirk, 1971). Характерной особенностью лигнина является то, что отдельные его мономеры связаны между собой не одной формой связи, а различными. Имеются три основные формы связи в лигнине: арилглицерил- β -арилэфирная связь; фенилкумаровая структура; дифениловая структура.

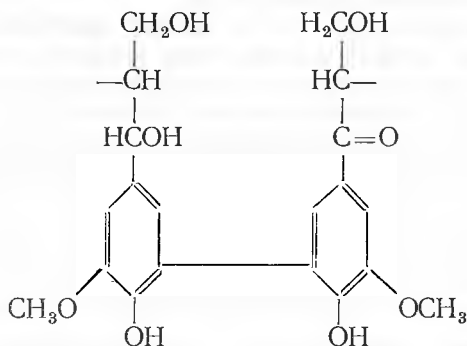
1. Арилглицерил- β -арилэфирная связь



2. Тип связи в фенилкумаровой структуре



3. Тип связи в дифениловой структуре



В частности, остатки кониферилового спирта связаны эфирной связью в гваяцил-глицерол-кониферилловый эфир.

Исследования, касающиеся микробной деградации лигнина, относятся к одной из наиболее сложных биологических проблем, поскольку лигнин пока не может быть точно определен как химическое вещество. Также не могут быть точно определены и промежуточные реакции его биологического превращения. Наиболее активные группы микроорганизмов, разрушающих лигнин, принадлежат к древоразрушающим базидиомицетам, вызывающим белую гниль. Они разрушают лигнин и целлюлозу одновременно, однако до настоящего времени неизвестны полностью все стадии ферментатив-

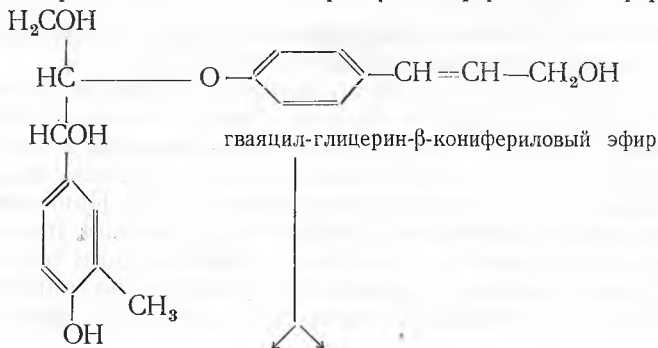
ных реакций в процессе разложения лигнина, т. е. известны далеко не все ферменты, осуществляющие этот процесс.

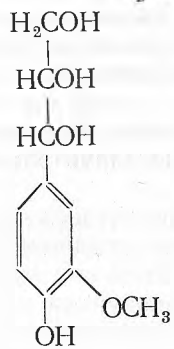
Отличия деградации лигнина от деградации других полимеров заключаются в том, что такие полимеры, как протеины, полисахариды, нуклеиновые кислоты представляют собой регулярно повторяющиеся единицы, в то время как лигнин состоит из различных мономеров, имеющих различные типы связей. Большинство микроорганизмов, воздействующих на лигнин, вызывают в нем очень незначительные изменения, которые проявляются в основном в уменьшении числа метоксильных групп и очень слабой потере в весе. Некоторые сумчатые и несовершенные грибы могут расти на средах, содержащих препарат лигнина в качестве единственного источника углерода, такие, как *Fusarium lactis*, *F. hivale* и некоторые другие, но они не вызывают существенных изменений в молекуле лигнина. Вещества, представляющие собой производные лигнина: ванилин, сиреневый альдегид и другие — используются грибами родов *Chaetomella*, *Coniothyrium*, *Cylindrocarpon*, *Torula*, *Hormiscium*, *Hormodendron* и др.

Исследования последних лет показывают (McLaren, 1967), что полное разложение лигнина с разрушением ароматического кольца могут осуществлять только базидиальные древоразрушающие грибы, вызывающие белую гниль: *Coriolus versicolor*, *Fomes fomentarius* и некоторые подстилочные базидиомицеты, такие, как виды родов *Collybia*, *Marasmius*, *Mycena* и др.

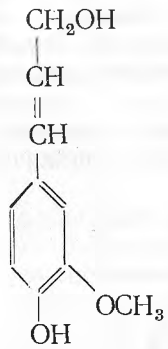
Высокий молекулярный вес и низкая растворимость лигнина препятствуют его прямой ассимиляции микроорганизмами. Предварительно идет его расщепление экзоферментами во внешней среде до образования фенолпропановых единиц. Грибы белой гнили образуют ферменты, воздействующие на арилглицерол-β-арилловые эфирные связи в лигнине. В результате образуются продукты распада лигнина в виде гваяцил-глицерола, что можно обнаружить хроматографически. Затем идет дальнейшее разложение молекулы лигнина, сопровождающееся укорачиванием боковых цепей, окислением и карбоксилированием их, в результате чего образуются ванилиновая кислота и ванилиновый альдегид. Дальше возможно

Разложение грибами гваяцил-глицерин-β-кониферилового эфира

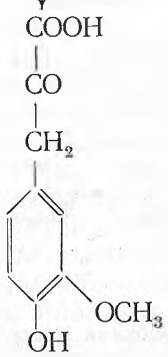




оксикониферильный спирт



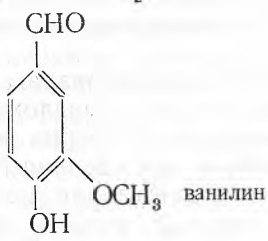
кониферильный спирт



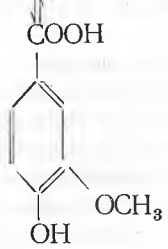
4-окси-3-метоксифенилпируват



феруловая кислота



ванилин



ванилиновая кислота

деметилирование и окисление фенолов в хиноны с образованием темноокрашенных продуктов. Эти процессы идут при участии фенолоксиляющих систем—полифенолоксидаз. Эти ферментативные системы могут быть обнаружены в культурах грибов, вызывающих белую гниль.

Деградирующий при белой гнили лигнин содержит меньше углерода и метоксильных водородов, но значительно больше кислорода

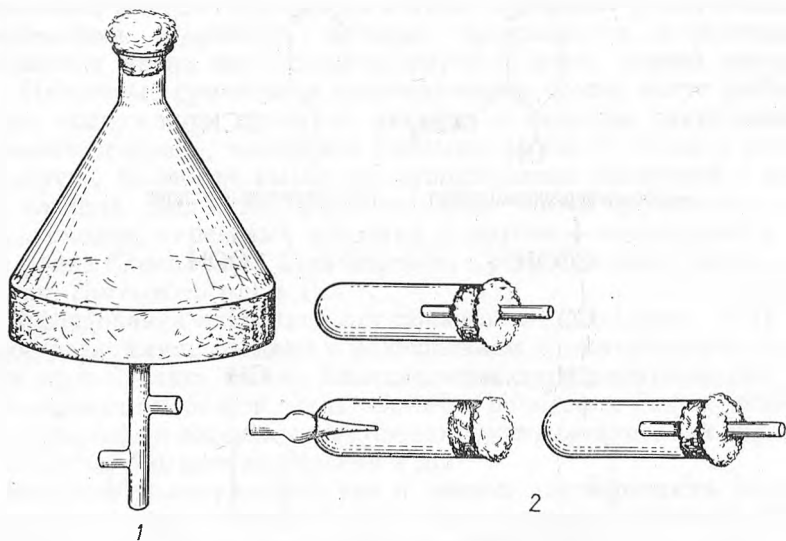


Рис. 46. Колбы со сливными трубками Частухина:
1 — общий вид колбы; 2 — колпачки для стерильной смены жидкости

да, а также характеризуется более высоким содержанием карбонильных, карбоксильных, гидроксильных, что установлено с помощью ИК-спектроскопии.

Способность многих грибов разлагать клетчатку и лигнин определяет их активное участие в разложении растительного опада. Подтверждением этому служит серия экспериментов по разложению растительного опада, проведенная В. Я. Частухиным в 1969 г. Им была разработана специальная методика для лабораторного изучения процессов распада, которая дала возможность создать модель процессов, происходящих в природе, в условиях точно контролируемых опытов.

Такая методика давала возможность использовать в опыте естественный растительный субстрат в виде лесной подстилки, а также обеспечивала длительное проведение опытов в течение 3—6 месяцев при поддержании определенного режима влажности, близкого к природному, и удалении продуктов распада.

Для этой цели В. Я. Частухиным (1929) были сконструированы специальные колбы со сливными трубками для выращивания

культур грибов на растительном опаде. Колбы имели плоское дно, к которому припаивалась стеклянная сливная трубка с двумя боковыми отводами. На концы стеклянных трубок надевались каучуковые трубки с колокольчатыми запорами (рис. 46). Колокольчатые запоры закрывались стерильной ватой. Отдельно имели колбы со стерильной водой также с припаянной внизу стеклянной трубкой, которая через каучук закрывалась стерильным стеклянным колпачком.

Благодаря такой конструкции колбы могли неограниченно долго сохранять стерильность, при этом была обеспечена периодическая подача воды со дна колбы через соединение колокольчатых запоров одних колб с каучуковыми трубками других. Поэтому в колбах создавался определенный режим; поступление влаги происходило снизу, а подсыхание подстилки начиналось, как в природе, с верхних слоев.

Колбы для выращивания загружали растительным опадом (4—5 г листьев на колбу) и в таком виде стерилизовали. Затем каждую из них заражали испытуемой культурой гриба. Периодически, раз в месяц, через сливные трубки брали образцы продуктов распада и осуществляли стерильную подачу воды.

В опыте использовали как микроскопические грибы, выделенные из различных слоев подстилки: *Alternaria*, *Cladosporium* — из верхнего слоя, *Penicillium*, *Trichoderma* — из нижнего, *Mucor* и *Mycogone* — из гумусированного. Мезоскопические грибы, такие, как *Mycosphaerella punktiformis*, *Venturia tremulae*, так и базидиальные — *Collybia dryophila*, *Clitocybe* (несколько видов), *Marasmius androsaceus*, *Phallus impudicus*, *Lepiota procera*. Эти виды были выбраны потому, что они являются основными в составе микофлоры подстилок дубрав (Частухин и Николаевская, 1969).

Микроскопические грибы обнаруживали очень скудный рост на растительном опаде. К концу опыта они не вызывали существенных изменений в строении листьев. Листья несколько темнели, но не теряли механической прочности. Мезоскопические грибы не росли вовсе. Видимо, эти грибы ведут паразитический образ жизни на растениях. Базидиальные грибы росли очень активно на растительном опаде, вызывали побеление листьев и потерю их механической прочности. Сперва исчезали наименее стойкие части ткани, в основном содержимое клеток, межклеточные пластинки и др. Сосудисто-волоконные пучки разрушались в последнюю очередь.

Под влиянием высшего базидиального гриба *Collybia dryophila* листья дуба и клена почти полностью разложились за 8 месяцев.

При снятии опытов учитывались вес сухого остатка после разложения и вес сухих веществ, перешедших в раствор. Вычитая количество веществ, перешедших в раствор, и вес образовавшихся плодовых тел из величины общей потери в весе, определяли количество вещества, потраченного грибом на дыхание. В табл. 9 приведены результаты интенсивности разложения растительного опада разными видами грибов из различных групп.

Интенсивность разложения опада разными культурами грибов на листьях дуба и клена

Группа	Вид грибов	Потеря в весе, %
Базидиальные грибы	<i>Clitocybe flaccida</i>	62,39
	<i>C. nebularis</i>	53,23
	<i>Phallus impudicus</i>	73,84
	<i>Lepiota procera</i>	76,10
	<i>Collybia dryophila</i>	82,20
Несовершенные грибы	<i>Marasmius androsaceus</i>	55,04
	<i>Cladosporium herbarum</i>	11,63
	<i>Mycogone nigra</i>	15,35
	<i>Trichoderma lignorum</i>	10,58
	<i>Penicillium</i> sp.	18,28
Бактерии	<i>Cytophaga hutchinsonii</i>	9,50
	Контроль	20,0

Наиболее энергично разлагают растительный опад высшие базидиальные грибы. Разложение ими растительных остатков осуществляется более чем на 80%. Значительно слабее — несовершенные грибы, и очень слабо осуществляется этот процесс бактериями. Остаток вещества после воздействия грибов представляет сложную массу, состоящую из неразложившихся элементов листа, нерастворимых продуктов жизнедеятельности гриба и грибного мицелия. При воздействии на опад микромицетов в остатке превалируют ткани листа, при воздействии базидиомицетов значительная масса оставшегося вещества приходится на долю грибного мицелия. Таким образом, базидиальные грибы — подстилочные сапрофиты вызывают почти полную минерализацию листьев и представляют собой поэтому основных агентов разложения опада в лесах.

Анатомическое наблюдение остатков листьев позволило выделить по характеру воздействия на опад три группы подстильных сапрофитов: грибы, преимущественно разлагающие клетчатку (деструктивное разложение по Фальку; Falck, 1926) — *Lepiota procera*; грибы, преимущественно разлагающие лигнин (коррозионное разложение по Фальку), — *Phallus impudicus*; грибы, осуществляющие смешанное воздействие, — *Collybia*, *Marasmius*, *Clitocybe*.

Следует отметить, что хвойный опад разлагается медленнее, чем лиственный, так как он значительно беднее основаниями и легкоподвижными органическими соединениями и содержит смолы. Особенно большое значение в процессе разложения имеет содержание азота в опаде. Чем выше содержание азота и ниже соотношение C : N, тем интенсивнее идет процесс разложения.

Мицелий подстильных сапрофитов из базидиальных грибов, осуществляющих процесс разложения растительного опада, может переносить длительное высушивание в течение 9—10 месяцев, не теряя ферментативной активности. Эта биологическая особенность

обеспечивает им устойчивость к недостатку влаги и сохранение ферментативной активности, что очень важно в природных условиях и увеличивает их значение в процессах распада.

Линдебергом (Lindeberg, 1955) были проведены опыты по определению интенсивности разложения клетчатки и лигнина подстилочными сапрофитами, принадлежащими к различным видам *Marasmius*, непосредственно в растительном опаде с точным учетом исходного и конечного содержания этих продуктов в субстрате.

Опыты проводились в обычных колбах Эрленмейера в течение 6—7 месяцев. В качестве субстрата использовались сосновые иглы, листья бука, листья осины.

Почти все виды *Marasmius* оказались способными разлагать лигнин, кроме *M. chordalis*, но интенсивность разложения лигнина у разных видов различна. Также было различным отношение разложения лигнина к разложению клетчатки: у *M. androsaceus* оно равно 2,4, у *M. putillus* — 3, 4, у *M. chordalis* — 0,1. Таким образом, внутри рода *Marasmius* можно выделить группы, разлагающие преимущественно лигнин, клетчатку или тот и другой компонент вместе.

В естественных условиях имеет значение конкуренция с другими организмами и исходный субстрат. При разложении листьев бука виды *M. alliaceus*, *M. foetidus*, *M. ramealis* разлагают 67—72% лигнина и 85—87% целлюлозы. Такие же результаты были получены для этих видов на хвое, но разложение длилось на 1,5 месяца дольше.

В целом, большинство видов *Marasmius* разлагает 48—59% лигнина. Очевидно, они часто и в большом количестве встречающиеся в хвойных и лиственных лесах, занимают значительное место в разложении клетчатки и лигнина.

Грибы активно разлагают древесину и древесный опад. Разложение древесины начинается еще в растущем дереве под влиянием паразитных грибов. Сначала происходит изменение окраски, вызываемое деревоокрашивающими грибами — сумчатыми и различными несовершенными, такими, как *Ceratostomella*, *Cladospirium* и некоторыми другими (серо-синее и коричневое окрашивание). Розовую окраску вызывают *Fusarium*, *Penicillium*. Истинными разрушителями древесины являются базидиальные грибы. Они имеют активный комплекс ферментов, воздействующий на древесину, например у *Polyporus abietinus* найдено 19 ферментов, в составе которых имеется комплекс активных целлюлаз и полифенолоксидаз, пектиназа, амилаза, ксилоназа. Среди грибов-разрушителей древесины можно выделить группы, преимущественно разрушающие либо клетчатку, либо лигнин. К первой группе относятся грибы, вызывающие деструктивную гниль (*Daedalea quercina*, *Fomitopsis pinicola*, *Polyporus squamosus*). Ко второй — *Armillariella mellea*, *Fomes fomentarius*, *Phellinus igniarius* и др., вызывающие коррозийную гниль (McLaren, 1967).

Грибы, разрушающие твердую древесину, характеризуются очень эффективным использованием связанного азота, которого в древесине очень мало. Отношение C : N в древесине может быть 350 : 1 и даже 1250 : 1.

В зависимости от целлюлозной и лигнинной активности грибов создается определенная сукцессия их видов на субстрате, в частности на древесине. При разложении, например, дубовой древесины наблюдается следующая сукцессия видов (Частухин, 1969): паразитные древоразрушающие грибы поселяются еще на живом растении (*Fomes robustus*, *Armillariella mellea*, *Phellinus igniarius*, *Laetiporus sulfureus*, *Polyporus dryophilus*). Затем уже на мертвой древесине появляются деревоокрашивающие грибы (*Ceratostomella* и др.). Если гибель дерева вызывается опенком *Armillariella mellea*, то вслед за ним после гибели дерева поселяются *Daedalea quercina*, *Huopholoma* sp. Последняя стадия распада вызывается главным образом шляпочными грибами (*Mycena galericulata*, *M. polygramma* и др.).

По мере разложения древесины происходит её колонизация уже почвенными грибами в такой последовательности: первым доминирует *Fusarium solani*, затем появляется *Trichoderma viride*, *Aspergillus ustus* и разные виды *Penicillium* и, наконец, *Rhizoctonia solani*.

РАЗЛОЖЕНИЕ ГРИБАМИ ПЕКТИНОВЫХ ВЕЩЕСТВ

Среди грибов имеются активные разрушители пектина, который также является существенным компонентом растительного опада. Пектин представляет собой высокомолекулярные соединения углеводной природы — полисахариды, в которых метоксилированные остатки галактуроновой кислоты связаны между собой α -1,4-гликозидными связями. В растениях пектиновые вещества присутствуют в виде нерастворимого протопектина, вероятно, в соединении с другими полисахаридами клеточной стенки.

Протопектин — комплексное соединение пектина со сложными веществами клеточной оболочки — целлюлозой, гемицеллюлозой, арабаном и ксиланом.

Растворимый пектин представляет собой полисахарид, состоящий из соединенных между собой остатков галактуроновой кислоты, присутствующей в ней в виде метилового эфира. Молекулярный вес пектина различен в зависимости от его происхождения и изменяется величинами от 25 000 до 50 000. Протопектин и пектин пропитывают клеточные оболочки стеблей, плодов, корней и семян многих растений, образуя в комплексе с другими полисахаридами склеивающий субстрат клеток.

Действие пектиназ проявляется в размягчении ткани и распаде на отдельные клетки. Существует несколько типов ферментов-пектиназ в зависимости от специфики их воздействия на субстрат.

Протопектиназа вызывает превращение нерастворимого протопектина в растворимый пектин. Расщепляет связи между метоксилированной полигалактуроновой кислотой и связанным с ней арабаном. Пектинэстеразы гидролизуют метоксильные молекулы растворимого пектина (гидролитическое отщепление метоксильных групп от растворимого пектина), в результате чего образуется полигалактуроновая кислота и метиловый спирт. Полигалактуроноазы гидролизуют α -1,4-глюкозидные связи пектиновой кислоты до свободных α -галактуроновых кислот. Встречаются главным образом у различных видов бактерий и грибов.

Многие грибы образуют пектинолитические ферменты. Пектинолитическая активность обнаружена у *Aspergillus aureus*, *A. foetidus*, *A. niger*, *Penicillium expansum*, *Fusarium moniliforme*, *Neurospora crassa*, *Verticillium dahliae*, *Botrytis cinerea* и многих других.

Значительной пектинолитической активностью обладают грибы рода *Fusarium*. *F. oxysporum* f. *lycopersici* обнаруживает высокую пектинэстеразную активность. Активная пектинметилэстераза образуется грибом *Sclerotinia sclerotiorum*. Есть данные о том, что среди пектинразлагающих грибов растительного опада большое место занимают грибы рода *Cladosporium* (Билай, 1965).

Ферментативное разрушение пектиновых веществ в растениях имеет значение в патогенезе некоторых заболеваний. Фитопатогенные грибы разрушают пектин срединной пластинки и пектаты в первичных клеточных оболочках, что приводит к изменению их физико-химических свойств и создает условия для внедрения паразита.

Существенное значение разрушение пектиновых веществ имеет при разложении растительного опада.

РОЛЬ ГРИБОВ В ПОДЗОЛООБРАЗОВАТЕЛЬНОМ ПРОЦЕССЕ

При разложении растительного опада грибы утилизируют все основные компоненты растительной клетки, начиная от простых углеводов и белков и кончая трудноусвояемыми клетчаткой и лигнином.

Разложение этих веществ приводит к образованию разнообразных органических кислот. В результате разложения лигнина образуются органические кислоты — производные фенолов, такие, как ванилиновая, сиринговая, параоксibenзойная и др. В результате разложения углеводов образуются разнообразные кислоты цикла Кребса. Характерной особенностью обмена веществ у грибов является то, что эти кислоты не вовлекаются далее полностью в обмен, а в значительном количестве могут накапливаться в окружающей среде. При определенных условиях органические кислоты могут составлять 40—50% от исходного органического вещества, используемого грибом. Со способностью образовывать и накапли-

вать органические кислоты при разложении растительного опада связывают их роль в процессах подзолообразования. Эти представления нашли свое развитие в работах Т. В. Аристовской (1965), которая исходит из того, что подзолистые почвы, формируясь под хвойной растительностью, опад которой беден минеральными элементами, характеризуются слабой обеспеченностью необходимыми питательными веществами, высоким содержанием в опаде трудно-разлагаемых органических соединений и наличием бактерицидных веществ, а также высокой кислотностью. Они характеризуются относительно бедной микрофлорой, в составе которой большое место занимают грибы.

Подзолистые почвы богаты как микроскопическими грибами, так и базидиальными, мицелий которых обильно пронизывает лесную подстилку. Соотношение бактерий и грибов в подзолистых почвах, по данным разных авторов, таково: 8 : 1, 5 : 1 и даже 0,9 : 1, 1,9 : 1.

Характерная особенность микрофлоры подзолистых почв — не требовательность в питании, способность использовать те вещества, которые присутствуют в очень низких концентрациях: высокая эффективность использования субстрата и, возможно, способность потреблять специфические вещества гумуса. Все эти особенности — результат приспособления к тем специфическим условиям, которые создаются в подзолистых почвах.

Эти черты в значительной мере присущи грибам, обитающим в них, т. е. способность развиваться на чрезвычайно бедных питательных субстратах и, следовательно, усваивать питательные вещества из рассеянного состояния, хотя они не проявляют заметной олиготрофности, так как, по-видимому, могут существовать в широком диапазоне условий питания и осмотического давления. Вторая особенность грибов, обитающих в подзолистых почвах, — активное образование ими органических кислот происходит при наибольшем дефиците минеральных элементов. Образование кислоты в этих условиях в 5—8 раз превышает ее образование в нормальных условиях обеспеченности минеральными элементами. Особенно отчетливо, по данным Т. В. Аристовской (1965), эта закономерность проявляется у грибов рода *Penicillium*, составляющих наиболее многочисленную группу плесневых грибов в подзолистых почвах (табл. 10). По-видимому, это имеет адаптивное значение и связано с постоянной борьбой за минеральную пищу в условиях подзолистых почв. Образующаяся кислота воздействует на минералы породы, что приводит к переходу отдельных зольных элементов породы в растворимое состояние. Тем самым грибы осуществляют процессы выветривания минералов, что имеет большое значение в процессах почвообразования. Процессы выветривания минералов под действием органических кислот и других подобных продуктов обмена грибов и бактерий, таких, как полисахариды и другие полимерные соединения, осуществляются интенсивно, так как эти соединения способны образовывать хелаты с элементами, входящими в состав

минеральной породы и тем способствовать быстрейшему выветриванию. В виде таких комплексных соединений происходит перемещение минеральных элементов в нижележащие слои почвы, где формируется горизонт вымывания — иллювиальный горизонт.

Таблица 10

Зависимость роста и кислотообразующей способности грибов от условий зольного питания (по Т. В. Аристовской)

Штаммы грибов	N	Количество сухого мицелия, мг/мл среды		Количество кислоты, выделенное на 1 г сухого мицелия в мл 0,02 N	
		полная минеральная среда	обедненная среда	полная минеральная среда	обедненная среда
<i>Penicillium</i>	1	20,0	1,6	235	500
»	2	4,0	0,16	250	805
»	3	4,4	0,36	230	1625
»	4	2,36	0,12	190	1560
»	5	1,92	0,12	165	1290
»	6	0,60	0,10	следы	2000
»	7	0,52	0,09	905	860
»	8	0,52	0,08	410	905
»	9	0,68	0,12	425	1150
«	10	1,16	0,04	345	2000
»	11	1,06	0,18	20	140
»	12	1,53	0,27	30	180
<i>Mucor</i>	1	0,64	0,12	255	следы
«	2	1,60	—	155	—

Примечание. Грибы выделены из подзолистой почвы.

Поэтому исходя из общей схемы Т. В. Аристовской (1965) можно следующим образом представить роль грибов в подзолообразовательном процессе.

Первоначально идет интенсивное развитие мицелия грибов на растительном опаде и накопление биомассы за счет разложения растительного материала. Затем по мере обеззоливания разлагающегося материала, за счет потребления минеральных веществ микрофлорой и частичного их вымывания в нижележащие горизонты, развитие мицелия замедляется, но усиливается процесс кислотообразования, который влияет на почвенные минералы, способствует освобождению зольных элементов, увеличивает их запас. Это, с одной стороны, обеспечивает возможность дальнейшего развития микроорганизмов, с другой — происходит вынос этих веществ часто в виде органо-минеральных комплексов и отложение в иллювиальных горизонтах, что и характеризует собой подзолообразовательный процесс.

РОЛЬ ГРИБОВ В ПРОЦЕССАХ ПРЕВРАЩЕНИЯ АЗОТА

Роль грибов в превращении азота в природе менее многообразна, чем бактерий, хотя они используют и превращают в процессе жизнедеятельности различные соединения азота: различные формы органического азота и неорганический азот в виде солей аммония и нитратов. Существовавшие некоторое время представления о способности грибов, в первую очередь эндотрофных микоризообразователей фиксировать атмосферный азот, в настоящее время не подтвердились.

Все грибы без исключения используют органические формы азота, почти все ассимилируют аммонийный азот, и значительно меньший набор видов использует нитратный азот.

Ассимиляция нитратного азота. Нитратный азот ассимилируют некоторые представители из класса Chytridiomycetes порядка Blastocladales, Oomycetes семейства Saprolegniaceae, сумчатые грибы, среди них представители родов *Chaetomium*, *Gymnoascus*, небольшое число базидиальных грибов — *Armillariella*, *Lepitinus*, многие несовершенные грибы. Не используют нитратный азот все мукооровые грибы, большинство базидиальных грибов, некоторые сумчатые грибы (Ainsworth a. Sussman, 1965).

Усвоение нитратного азота грибами идет через его восстановление по следующей схеме при участии соответствующих ферментов: нитратредуктазы, нитритредуктазы, гидроксилламинредуктазы.

HNO_3 нитратредуктазы HNO_2 нитритредуктазы NH_2OH гидроксилламинредуктазы $\text{NH}_3 \rightarrow$ аминокислоты \rightarrow белок.

Таким образом, способность к ассимиляции нитратов объясняется наличием у грибов соответствующих ферментов на каждом этапе восстановления нитратов. В качестве нитратредуктазы выступает никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФН), являющийся донором водорода, передающий водород через флавиновые ферменты, содержащие молибден.

Вследствие наличия этих ферментов некоторые сумчатые и несовершенные грибы могут расти на чистой азотной кислоте. В частности, *Aspergillus niger* при концентрации HNO_3 0,015 моля использует ее на 90%.

Усвоение аммонийного азота. Азот аммонийных солей усваивают почти все грибы за небольшим исключением, относящимися к некоторым видам сумчатых и базидиальных грибов. Ион аммония непосредственно включается в синтетические процессы организма без предварительного восстановления. Обычно виды грибов, использующие NO_3^- , всегда усваивают NH_4^+ , но не наоборот. При наличии в среде соли NH_4NO_3 сначала потребляется ион NH_4^+ , и только после его исчерпания начинается потребление

ше NO_3^- . Это объясняется тем, что ион аммония подавляет активность нитратредуктазы и тем самым возможность усвоения иона NO_3^- .

Превращения органического азота. Процессы аммонификации. Все грибы без исключения используют органический азот или в виде белков протеинов и протеидов, или отдельных аминокислот, тем самым активно участвуя в разложении белков и входящих в их состав соединений. Они обладают активными протеолитическими ферментами, действующими на пептидные связи в молекуле белка, в результате чего освобождаются отдельные аминокислоты. Под действием грибов этот процесс может идти и дальше до образования конечных продуктов разложения белка, каковыми являются аммиак, CO_2 , сульфаты, вода и др.

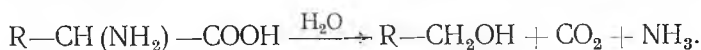
Аминокислоты могут ассимилироваться грибами, включаясь в их конструктивный обмен, или могут быть разрушены до конечных продуктов.

Есть виды грибов, которые нуждаются в определенных аминокислотах. К ним относятся некоторые сумчатые грибы и многие базидиальные, особенно микоризообразователи. Есть аминокислоты, которые включаются в обмен в неизменном состоянии, это так называемые «первичные» аминокислоты. Другие первоначально подвергаются дезаминированию.

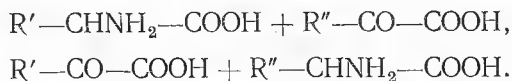
Дезаминирование у грибов может происходить так же, как и у других организмов. Дезаминирование путем гидроксирования с образованием оксикислот и аммиака: $\text{R}-\text{CH}(\text{NH}_2)-\text{COOH} \xrightarrow{\text{H}_2\text{O}} \text{R}-\text{CH}(\text{OH})-\text{COOH} + \text{NH}_3$.

Окислительное дезаминирование с образованием кетокислот и аммиака: $2\text{R}-\text{CH}(\text{NH}_2)-\text{COOH} \xrightarrow{\text{O}_2} 2\text{R}-\text{CO}-\text{COOH} + 2\text{NH}_3$.

Дезаминирование с одновременным декарбоксилированием:



Грибам свойственна также способность к переаминированию аминокислот. Этот процесс установлен для *Neurospora crassa* и некоторых других грибов. Переаминирование происходит в результате взаимодействия между аминокислотами и кетокислотами по следующей схеме:

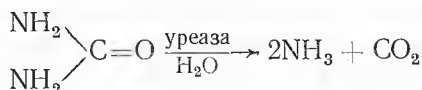


Использование органического азота идет в двух направлениях: с одной стороны, он непосредственно используется как конструктивный материал в синтетических процессах при наличии дополни-

ельного источника углерода. С другой стороны, в качестве энергетического материала, когда он представляет собой единственный органический субстрат. В этом случае грибы проявляют себя как организмы-аммонификаторы, так как при этом идет окисление субстрата с образованием большого количества аммиака.

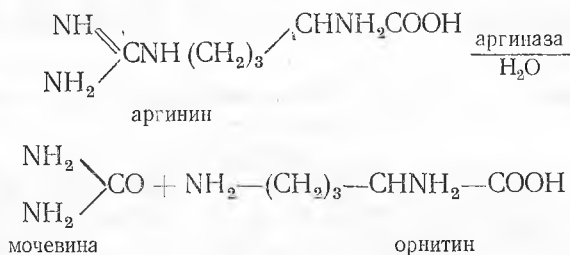
Процесс аммонификации осуществляют многие грибы, но наиболее активны в этом отношении грибы порядка *Mucorales*, а также представители родов *Aspergillus*, *Trichoderma* и некоторые другие.

Многие грибы активно утилизируют мочевину, так как обладают ферментом уреазой. Разложение мочевины приводит к образованию аммиака и углекислоты и служит как энергетическим про-

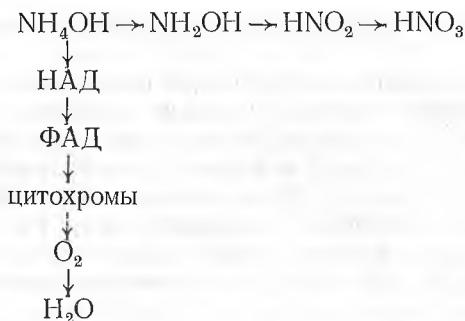


цессом, так и используется при синтезе белка. Мочевина может быть также резервным продуктом азотистых веществ. При недостатке углеводов она откладывается в мицелии, а в результате дополнительного притока углеводов снова вовлекается в обмен. Таким образом, ее роль в грибах аналогична роли глутамина и аспарагина в высших растениях.

Особенно много мочевины содержится в высших базидиальных грибах (Иванов, 1923). Ее содержание в мицелии шампиньона составляет 13,2%, дождевика — 10,7%. Мочевина в грибах может образовываться при гидролитическом распаде аргинина под действием фермента аргиназы. При этом образуются орнитин и мочевина:



Участие грибов в процессах нитрификации. Наиболее хорошо изучены в этом отношении некоторые виды рода *Aspergillus*, такие, как *Aspergillus flavus* и *A. wentii* и некоторые другие. Этот процесс проявляется в окислении солей аммония до нитритов и нитратов при участии ферментов — дегидрогеназ (НАД, ФАД) и цитохромов — и осуществляется одним грибом сначала и до конца без деления на две стадии, как это имеет место у бактерий, по следующей схеме:



Однако этот процесс не используется грибами как энергетический и наступает обычно после периода активного размножения культуры. Он протекает при наличии дополнительного энергетического субстрата и носит название гетеротрофной нитрификации, которая может осуществляться в среде, содержащей пептон, аминокислоты, аммонийные соли (Ainsworth a. Sussman, 1965).

Глава 9

ПИГМЕНТЫ ГРИБОВ И ИХ РОЛЬ В ПРОЦЕССАХ ГУМУСООБРАЗОВАНИЯ

Основные группы пигментов как классы химических соединений, обнаруженных у грибов, представлены каротиноидами, хинонами и меланинами. Все грибы лишены хлорофилла и у них отсутствуют пигменты флавоноиды (антоцианы, флавоны, флаванолы и др.), но имеются γ -пироны, а также феназиновые производные.

ПИГМЕНТЫ-КАРОТИНОИДЫ

Каротиноидные пигменты представляют собой ненасыщенные соединения терпенового ряда, производные изопрена. Характерный признак каротиноидов — большое число сопряженных двойных связей, что объединяет их в группу полиенов и обуславливает характерные спектры поглощения в видимой области. Большое число двойных связей придает им неустойчивый характер.

Известны две основные группы каротиноидов: каротиноиды-углеводороды, или собственно каротины, и кислородсодержащие соединения. Примерами каротиноидов-углеводородов являются α -, β - и γ -каротины и ликопин. Примерами кислородсодержащих каротиноидов могут быть торулородин и нейроспорин.

У грибов преимущественно содержатся каротиноиды-углеводороды. Есть каротиноиды с карбоксильными группами, которые встречаются преимущественно у дрожжей, но совершенно отсут-

вуют каротиноиды, содержащие метоксильные и эпоксигруппы (Goodwin, 1965).

В этом смысле каротиноиды имеют определенно систематическое значение и служат характеристикой таксонов микроорганизмов. Образование каротиноидных пигментов известно для целого ряда грибов, принадлежащих к различным систематическим группам. В частности, они образуются грибами классов Chytridiomycetes, Zygomycetes, Ascomycetes, Basidiomycetes, Fungi imperfecti.

У большинства грибов они точно идентифицированы при использовании методов хроматографии, спектрофотометрии и др.

Так, они обнаружены в классе Chytridiomycetes в порядке Chytridiales у *Rhizophlyctis rosea*; в порядке Blastocladales того же класса каротиноидные пигменты образуют многочисленные представители рода *Allomyces*. Очень многообразны каротиноидные пигменты у представителей класса Zygomycetes. В порядке Mucogales этого класса они присутствуют у *Phycomyces blakesleanus*, который давно стал излюбленным объектом для изучения каротиноидов, а также у *Mucor hiemales*, различных видов *Choanephora*, в частности *Choanephora trispora* (*Blakeslea trispora*), которая используется для промышленного получения β -каротина, а также целого ряда других представителей этого класса, которые раньше считали необразующими их.

Каротиноиды есть в классе Ascomycetes у представителей порядков Taphrinales, Protomycetales в группах пиреномицетов и дискомицетов у родов *Neurospora*, *Sarcoscypha* и др. В классе базидиомицетов каротиноиды имеются у ржавчинных грибов и у некоторых гименомицетов. Каротиноидные пигменты обнаружены у многих несовершенных грибов. Среди светлоокрашенных у родов *Cephalosporium*, *Trichothecium*, *Arthrobotrys*, *Fusarium*, *Verticillium* и некоторых др. У темноокрашенных несовершенных грибов в семействе Dematiaceae они установлены нами впервые у родов *Cladosporium*, *Stemphylium*, *Curvularia*, *Acrothecium*, *Helminthosporium* присутствуют как дополнительная фракция к темным пигментам (Мирчинк, Меркулов, 1969; Мирчинк, Оби, 1970). Функции каротиноидов у грибов разнообразны: они принимают участие в фотореакциях, связанных с фототропизмом грибов и фототаксисом подвижных клеток; в процессах репродукции некоторых грибов, в защите клеток от повреждения, вызываемого поглощением видимого света вследствие фотоокисления. Каротиноиды в связи с их высокой реакционной способностью могут блокировать сильные окислители.

ПИГМЕНТЫ-ХИНОНЫ

Эти пигменты представляют собой многочисленную группу соединений, разнообразно окрашенных веществ, включающих бензохиноны, нафтахиноны, антрахиноны, фенантрахиноны и др. Пигменты-хиноны широко представлены у грибов. К ним, в частности,

относятся многие желтые пигменты некаротиноидной природы. Окраска хинонов разнообразна; она варьирует от светло-желтой до почти черной, а в некоторых случаях красной; хиноны часто меняют окраску в зависимости от рН, являясь таким образом индикаторами. Наибольшее число исследований по хинонам грибов посвящено родам *Penicillium*, *Aspergillus* и *Fusarium*. У этих родов найдены все три типа хинонов (бензо-, нафто- и антрахиноны). Бензохиноны в большинстве метаболиты *Penicillium*, *Aspergillus* представляют собой желтые, фиолетовые и красные пигменты. Типичный пример бензохинонов — фумигатин, образуемый *A. fumigatus*.

Нафтахиноны реже встречаются в грибах. Они в небольшом количестве образуются грибами рода *Penicillium*, *Aspergillus* и наиболее типичны для *Fusarium*, например, нафтахиноны фузарубин и яваницин у *F. solani*.

В грибах найдены разнообразные антрахиноны с различным числом гидроксильных групп и других заместителей, чаще всего производные эмодина и хризофановой кислоты. Эти два вещества свойственны как высшим растениям, так и грибам. Некоторые хиноны, например исландицин и скирин, встречаются в грибах, но не найдены в высших растениях. Антрахиноны обнаружены главным образом у представителей порядка *Hyphomycetales*, а также *Pyrenidiales* у их темноокрашенных форм, таких, как *Alternaria solani*, *Cladosporium fulvum*, родов *Curvularia*, *Helminthosporium*. (Запрометова, Мирчинк, 1971).

По мнению Райстрика (Raistrick, 1950), ароматические вещества типа хинонов могут служить строительными единицами первичной молекулы гумусового вещества почвы, соединяясь с азотсодержащими компонентами — продуктами распада белка.

Хиноны обладают антибиотическим действием (бактериостатическим и бактерицидным), но отличаются токсичностью к высшим организмам. Они участвуют в процессах переноса электронов. Витамины К и Е, также представляющие собой хиноны, убихиноны и пластохиноны, участвуют в процессах дыхания.

ТЕМНЫЕ ПИГМЕНТЫ ГРИБОВ — МЕЛАНИНЫ

Наибольшее значение в почвенных процессах имеют темные пигменты грибов типа меланинов. Они присущи разнообразным систематическим группам грибов. На основании наличия темных пигментов в мицелии и репродуктивных органах выделяется целое семейство несовершенных грибов — семейство *Dematiaceae* порядка *Hyphomycetales*. Кроме видов этого семейства темным пигментом обладают представители других порядков несовершенных грибов: *Melanconiales* и *Sphaeropsidales*, многие сумчатые грибы, особенно их плодовые тела и споры, а также базидиальные. Темные пигменты содержатся в зиготах многих мукоровых грибов.

Темные пигменты грибов в основном относятся к истинным меланинам. К ним относят высокополимерные соединения с молекулярным весом несколько тысяч и десятков тысяч, образующиеся при энзиматическом окислении фенолов, главным образом пирокатехина и тирозина, и последующей окислительной полимеризации этих соединений. Таким образом, меланины могут быть азотсодержащими и безазотистыми соединениями (Nicolaus, 1968).

Поскольку в образовании меланинов участвуют разнородные по строению исходные мономеры, без строгой закономерности в их чередовании, высказывается мнение, что в природе не существует двух совершенно одинаковых меланинов. Установление элементного состава вещества в какой-то степени характеризует его химическое строение. Однако для меланинов эта характеристика довольно условна, так как элементный состав отдельных меланинов сильно варьирует из-за большой неоднородности данной группы веществ. Тем не менее при изучении элементного состава меланинов разных групп организмов выявилась определенная закономерность: меланины животных всегда азотсодержащие соединения, а растительные меланины, или фитомеланины, либо полностью лишены азота, либо содержат его в незначительных количествах. Если в меланинах животных содержание азота колеблется от 5 до 8%, то в фитомеланинах оно составляет 0,3—0,7% и даже снижается до нуля.

Кроме того, по своей структуре меланины животных близки к полимерам индольной природы, а растительных — к пирокатехиновым полимерам, хотя последнее положение нуждается еще в подтверждении. Меланины грибов занимают в этом отношении промежуточное положение. Они содержат в своем составе азот, в том числе и негидролизующий, но содержание общего азота составляет от 1 до 4,5%; в редких случаях оно достигает 8% (табл. 11) (Лях, Рубан, 1972; Запрометова и др., 1971).

Таблица 11
Элементный состав меланинов различного происхождения, %

Объекты		С	Н	Н
Животные	пигмент глаза	60,4	4,6	8,7
	пигмент шерсти	61,2	4,0	5,1
Растения	<i>Sepia officinalis</i>	60,8	3,4	8,5
	<i>Helianthus annuus</i>	65,0	4,1	0,7
Грибы	<i>Citiullus vulgaris</i>	63,5	4,1	0,7
	<i>Ustilago maydis</i>	62,7	3,4	1,0
	<i>Rhizoctonia solani</i>	62,0	4,8	3,0
	<i>Nadseniella nigra</i>	54,2	5,6	2,9
	<i>Cladosporium cladosporioides</i>	60,7	4,0	2,2
	<i>Stemphylium botryosum</i>	43,9	5,1	3,8

РОЛЬ ГРИБОВ В ГУМУСООБРАЗОВАНИИ И РАЗЛОЖЕНИИ ГУМУСА

Изучение гуминовых кислот почвы развивалось независимым от изучения меланинов путем. Лишь после накопления достаточно-го количества экспериментальных данных постепенно становилось ясным, что между этими двумя группами соединений существует большое сходство. Причем это сходство касается не только свойств, но и самого генезиса меланинов и гуминовых кислот.

На возможность участия темноокрашенных продуктов метаболизма микробов в образовании почвенного гумуса указывали еще С. П. Костычев (1886), С. Н. Виноградский (1952) и др. Дальнейшие работы подтвердили это положение.

Почвенный гумус представляет собой смесь многих органических соединений, как специфической, так и неспецифической природы. Неспецифические вещества гумуса представлены углеводами, белками, жирами, органическими кислотами и др. Специфические вещества составляют 90% гумуса и представлены двумя типами полимеров: гуминовыми кислотами и полисахаридами.

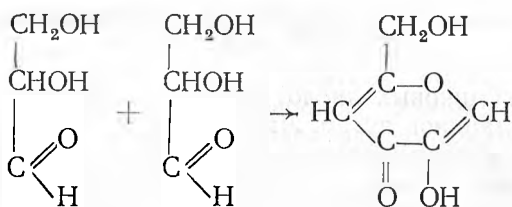
Гуминовые кислоты, составляющие 50—80% почвенного гумуса, представляют собой полимерные высокомолекулярные соединения, состоящие из фенольных и индольных единиц, связанные с аминокислотами, пептидами и другими органическими соединениями, называемые поэтому гетерополиконденсатами (Кононова, 1963).

Химическое строение их, как многих полимеров, до конца не расшифровано, так как последовательность этих циклических соединений может быть различна в каждом отдельном случае.

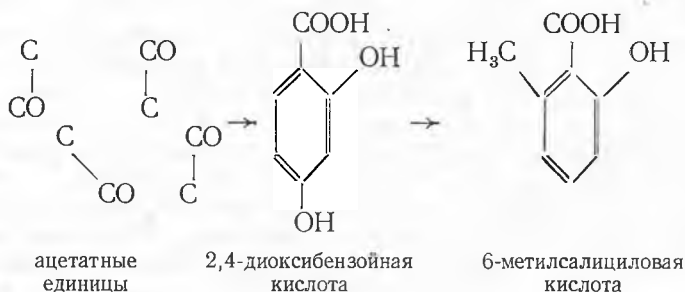
Долгое время существовало мнение о том, что гуминовые кислоты образуются только в результате разложения лигнина, содержащего фенольные мономеры, которые могут быть окислены в хиноны, образуя темноокрашенные продукты. Основоположником этого мнения был Ваксман (Waksman, 1932). Предполагалось, что эти фенольные мономеры целиком входят в состав гумуса, образуя лигнопротеиновый комплекс с аминокислотами и пептидами, т. е. обязательным условием для образования гумуса считался лигнин. Предполагалось, что ароматическое ядро лигнина, не претерпевая изменений и сохраняя основную структуру, входит в состав гуминовой кислоты.

Исследования по физиологии грибов, в частности изучение путей их метаболизма, показали, что грибы могут образовывать самые разнообразные циклические соединения из соединений прямого ряда. Основные пути образования грибами циклических соединений следующие (Фостер, 1950).

1. Образование койевой (кодзиевой) кислоты из двух триоз: диоксиацетона, или глицеринового, альдегида в процессе анаэробного гликолиза сахаров в результате дегидрирования и дегидратирования

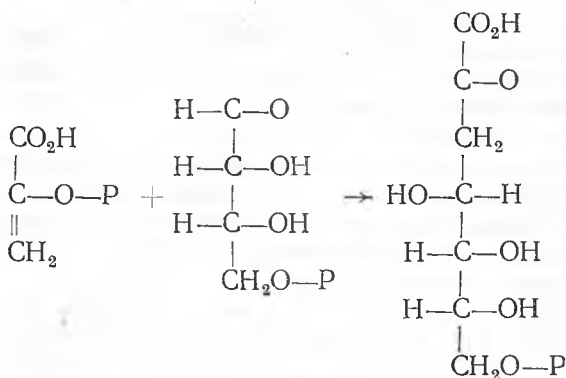


2. Конденсация четырех молекул уксусной кислоты при участии ацетил — коэнзима А с образованием 6-метилсалициловой кислоты



3. Через образование шикимовой кислоты (это основной путь образования циклических соединений у многих высших и низших организмов). Шикимовая кислота в свою очередь может подвергаться дальнейшим превращениям, в результате чего в продуктах жизнедеятельности грибов образуются многие другие фенольные соединения (орселлиновая, крезорселлиновая, ванилиновая, феруловая кислоты и т. д.). Некоторые грибы в процессе жизнедеятельности образуют до 45 различных фенолов.

Шикиматный путь биосинтеза



фосфоэнол-пируват эритрозо-4-фосфат седогептулеза-7-фосфат

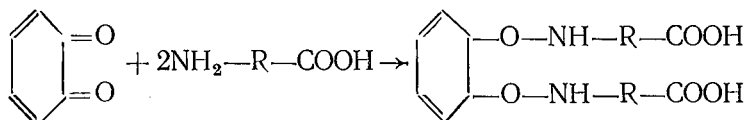
Затем происходит альдольная конденсация



Не исключается также значение разложения лигнина грибами до фенольных мономеров и дальнейшее их окисление полифенолоксидазами грибов (Martin a. Haider, 1971).

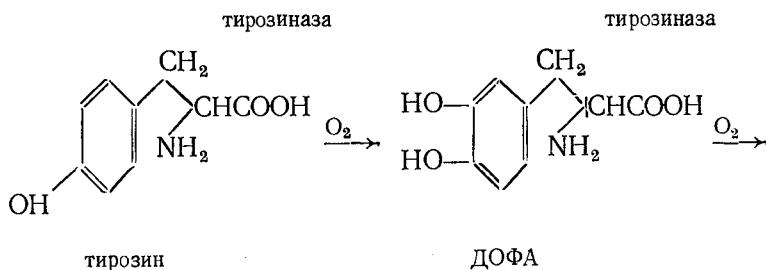
Далее происходит конденсация циклических соединений с азотсодержащими, каковыми могут быть протеины и продукты их распада — аминокислоты, которые образуются в среде в процессе роста или в процессе аутолизиса грибов.

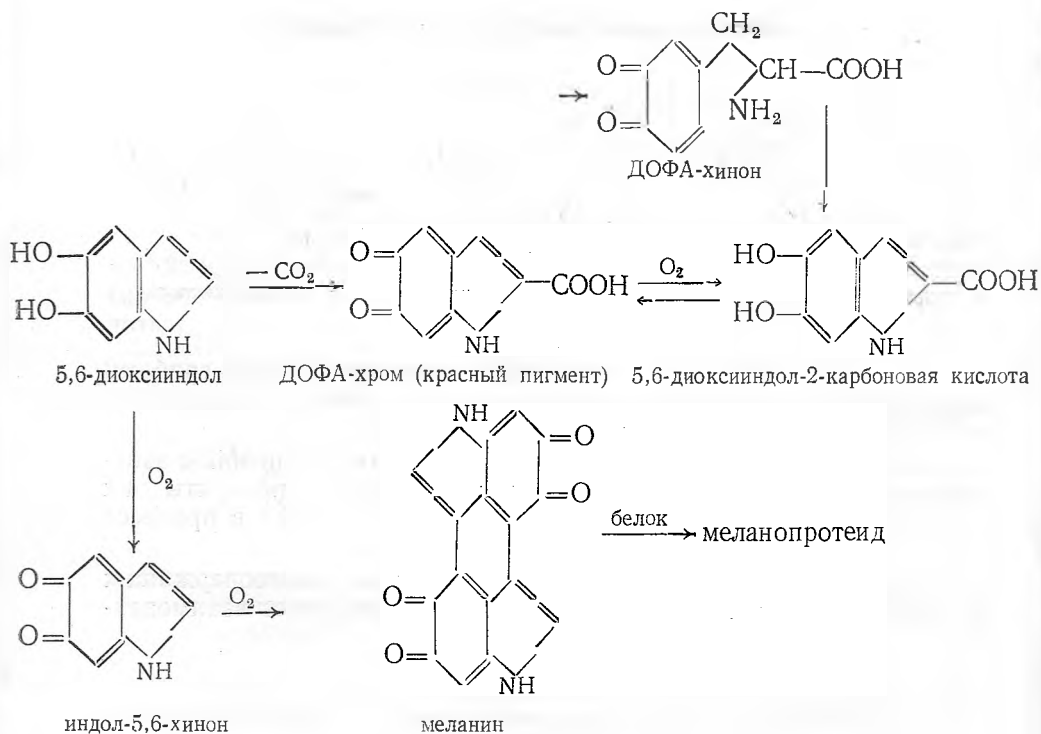
Один из возможных путей присоединения азотсодержащих соединений к фенольному ядру может протекать через взаимодействие с хинонами:



Окисление фенолов в хиноны осуществляется при участии полифенолоксидаз.

Наряду с образованием отдельных элементарных циклических мономеров грибами и последующей их конденсацией возможен внутриклеточный биосинтез ими сложных полимеров — соединений типа меланинов, включающих азот. Чаще всего исходный продукт для этого процесса — тирозин. Окисление тирозина грибами происходит по следующей схеме.





При изучении физико-химических свойств продуктов жизнедеятельности грибов типа меланинов и гуминовых кислот было выявлено их большое сходство по целому ряду признаков, а именно: не растворяются ни в одном органическом растворителе, но извлекаются из субстрата щелочами и осаждаются кислотами; обесцвечиваются такими окислителями, как H_2O_2 , KMnO_4 , бромная вода; имеют спектры поглощения в ультрафиолетовой и видимой области в виде пологой кривой, убывающей в сторону увеличения длины волны; имеют величины экстинкций, т. е. интенсивность светопоглощения при определенной длине волны, в одних и тех же пределах от 0,01 до 0,1 при $\lambda=465$; имеют сходный элементный состав и процентное содержание негидролизующего азота (табл. 12).

Меланины грибов и гуминовые кислоты обнаруживают парамагнитные свойства, определяемые с помощью электронного парамагнитного резонанса, свидетельствующие о присутствии в них и других свободных радикалов в сходных концентрациях, порядка 10^{18} и 10^{19} спинов на 1 г сухого вещества; меланины обычно представляют собой хромопротеиды, т. е. вещества, связанные с белками.

Таблица 12

Элементный состав и молекулярный вес меланинов грибов и гуминовых кислот

Объекты	С. %	Н. %	Н. %	Н. % негидролиз- зучемый	Σ 465	Молекулярный вес
По Орлову (1969) гуминовые кислоты	гуминовые кислоты в целом	46—61	—	3—6	0,01—0,1	4000—80 000 ..
	подзол	46—53	4,8	3,3—6,0	0,05—0,12	—
	чернозем	55—61	4,0	3,6—4,5	0,097—0,1	—
	серозем	49—58	4,8	3,9—5,7	0,05—0,1	—
По Мартин а. Хаидер (1971) метаболиты грибов	<i>Epicoccium nigrum</i> «экзо»	59,1	—	4,5	—	5000—200 000
	<i>Stachybotrys chartarum</i> «экзо»	52,7	—	5,1	—	—
	<i>Stachybotrys chartarum</i> «эндо»	50,8	—	5,7	—	—
	<i>Cladosporium cladosporioides</i>	64,2	3,9	2,58	48	0,021
По Запроме- товой (1971) меланины грибов	<i>Alternaria tenuis</i>	57,0	4,8	4,55	43	—
	<i>Stemphylium botryosum</i>	42,8	5,06	1,76	следы	—
	<i>Aspergillus nidulans</i>	56,4	6,55	3,93	—	350000—2000000

ми, гуминовые кислоты также имеют в своем составе набор аминокислот, сходный с составом аминокислот в меланинах.

Пигменты с такими свойствами обнаружены и исследованы по этим признакам у следующих видов грибов: *Aspergillus nidulans*, *Cladosporium herbarum*, *C. cladosporioides*, *Nadsoniella nigra*, видов рода *Aureobasidium*, *Stachybotrys alternans*, *Alternaria tenuis*, *Stemphylium botryosum* и др. Характеристика элементного состава гуминовых кислот и продуктов жизнедеятельности грибов приведена в табл. II (Запрометова и др., 1971).

Таким образом, не отрицая существенной роли лигнина и его отдельных структурных единиц в образовании гумуса, приходится считать с активным участием грибов в синтезе сложных полимерных соединений типа гуминовых кислот. Отдельные мономеры гуминовых кислот могут образовываться как путем микробной деградации лигнина и других растительных полифенолов, так и путем непосредственного микробного синтеза из более простых соединений. Кроме того, грибы могут синтезировать внутриклеточно не только фенолы, но и сложные полимерные соединения меланинового типа.

Образующиеся первоначально фенольные соединения далее трансформируются путем ферментативных превращений, гидроксирования, деметилирования и т. д., подвергаются автоокислительным реакциям, образуя высокоактивные радикалы и хиноны, которые связываются с другими фенольными единицами, а также пепидами, аминокислотами, образуя полимерные молекулы. Фенольные или индольные полимеры, образуемые грибами, частично изменяются в результате микробиологических и химических реакций в почве. Некоторые из молекул разлагаются, изменяются и образуют комплексы с ионами металлов. Пигменты во всяком случае представляют собой углеродную основу для формирования гуминовых кислот, т. е. грибы при отмирании мицелия могут поставлять в почву весьма сложные гуминоподобные соединения, которые способны служить основой для образования специфических гумусовых веществ.

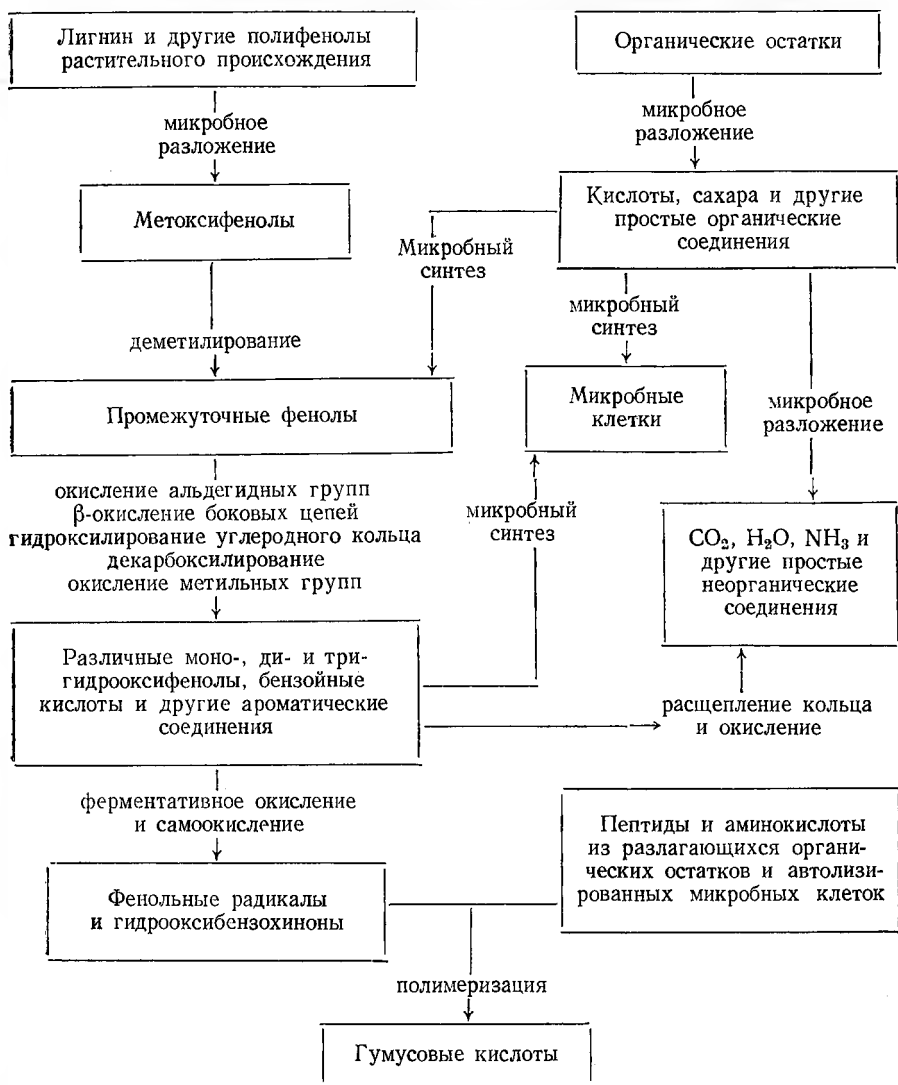
Общая схема возможных путей образования гумуса приведена ниже.

Большая вполне определенная роль грибов в образовании гумуса проявляется также в синтезе ими индивидуальных веществ, сходных с отдельными фракциями гуминовых кислот.

Японским исследователем Кумада (Kumada, 1965) было редложено деление всех известных гуминовых кислот на 4 типа, которые различаются формой и углом наклона кривых светопоглощения, обозначенных им как А-, В-, R_p- и Р-типы.

Гуминовая кислота Р-типа, по данным Кумада, характеризуется определенными, хорошо выраженными максимумами светопоглощения в области 430, 450, 580 и 620 нм, что отличает ее от всех других гуминовых кислот. Эта форма гуминовой кислоты была обнаружена Кумада, а вслед за ним многими другими

Схема синтеза гумусовых кислот в почве по Хайдеру и Мартину



исследователями в почвах разных типов: подзолистых, дерново-подзолистых, лесных, коричневых, пойменных, высокогорных почвах многих стран, в том числе и СССР.

Характерные максимумы поглощения этой гуминовой кислоты объясняются наличием в ней особой фракции зеленого пигмента, которую Кумада назвал фракцией P_g гуминовой кислоты P-типа.

Фракция зеленого пигмента была получена Кумада из гуминовой кислоты почв Японии при использовании метода гельфильтрации на сефадексах. Эта фракция обладает наименьшим молекулярным весом из всех других фракций (около 500) и вследствие этого элюируется с колонки сефадекса последней. Первые две фракции гуминовой кислоты темно-коричневого цвета имеют молекулярный вес 100 000 и 20 000 соответственно.

Фракция зеленого пигмента имеет в щелочи четко выраженную зеленую окраску. Она получена Кумада в кристаллическом виде. Пигмент сходен по спектру поглощения с синтетическим 4,9-дигидрооксиперилен, 3,10-хиноном. Подобно синтетическому веществу, пигмент обладает индикаторными свойствами. Точки плавления пигмента $>360^\circ$, эмпирическая формула его $C_{30}H_{18}O_8$. В водном спирте пигмент изумрудного цвета.

По данным Кумада, в горизонтах почвы с большим содержанием гуминовой кислоты Р-типа широко распространены черные склероции микоризообразующего гриба *Cenococcum graniforme*, из которых Кумада выделил фракцию, очень сходную с фракцией зеленого пигмента гуминовой кислоты. Выделение осуществлялось теми же методами, что и выделение зеленой фракции гуминовой кислоты. Это дало ему основание считать, что зеленая фракция гуминовой кислоты образуется грибом *C. graniforme*.

Нашими исследованиями показано, что зеленый пигмент, сходный с зеленой фракцией гуминовой кислоты, могут образовывать и другие темноокрашенные грибы, такие, как *Alternaria tenuis*, *Aureobasidium pullulans*, *Diplococcium resinae* и др. (Вольнова, Мирчинк, 1972а, 1972б).

Зеленый пигмент грибов, по всей вероятности, — один из непосредственных источников фракции P_g в гуминовых кислотах почв, где обнаружено значительное содержание этих грибов. В свою очередь зеленый пигмент образует не только *C. graniforme*, но и целый ряд других темноокрашенных грибов.

Почвенный гумус устойчив к разложению. Сохранность гумуса, определяемая методом радиоактивного углерода, составляет от 250 до 3000 лет. Однако некоторые почвенные грибы способны разлагать гумус и использовать его в качестве единственного источника азота или углерода, или того и другого вместе. Несмотря на разложение гумуса микроорганизмами, существующие запасы гумуса в почве постоянны, так как существует равновесие между разлагающимся и вновь образующимся гумусом.

Существует несколько методов определения разложения гумуса микроорганизмами. Наиболее распространенный метод — определение интенсивности роста микроорганизмов на гуматных средах. Гуминовая кислота добавляется в синтетическую питательную среду в виде гумата Na в качестве единственного источника C и N.

К росту на гуматных средах способны грибы *Trichothecium roseum*, некоторые виды *Aspergillus*, *Helminthosporium*, *Dicoccum*

и др. Однако этот метод не дает представления о действительном разложении гумуса. Для решения этого вопроса необходим комплекс методов. В частности, для более точной оценки разложения гумуса определяется элементный состав гуматов до и после роста на них микроорганизмов; изменение молекулярного веса отдельных фракций при фракционировании на сефадексах; разрушение ароматического ядра по изменению отношений экстинкций при различных длинах волн $E_{465} : E_{665}$. Чем меньше эта величина, тем более высокое содержание ароматических соединений в составе полимера. Увеличение этого показателя свидетельствует об уменьшении содержания ароматических соединений, т. е. их разрушении.

Потеря основных элементов гумуса (в процентах от исходного содержания) под воздействием различных микроорганизмов характеризуется данными, приведенными в табл. 13, 14, 15, из

Таблица 13

Разложение гуминовой кислоты микроорганизмами
(Mathur a. Paul, 1967)

Роды и виды бактерий и грибов	Уменьшение содержания, %	
	C	N
<i>Agrobacterium</i> sp.	5—9	5,7
<i>Pseudomonas</i> sp.	11	0
<i>Arthrobacter</i> sp.	13	9,6
<i>Penicillium frequentans</i>	19	17,3
<i>Cephalosporium</i> sp.	7,7	—
<i>Fusarium</i> sp.	3,0	2,5
<i>Aspergillus versicolor</i>	9,6	—

Таблица 14

Изменение молекулярного веса отдельных фракций почвы под влиянием гриба *P. frequentans*

Фракции	Потеря М. В., %
<5 000	22,0
5 000—10 000	34,0
10 000—50 000	23,0
>50 000	53,0

Таблица 15

Экстинкция гуматов до и после воздействия *P. frequentans*

Образцы	$E_{465} : E_{665}$
Гумат исходный	4,71
Гумат после роста <i>P. frequentans</i>	5,33

которых следует, что наиболее активно из испытанных микроорганизмов разрушает гумус гриб *Penicillium frequentans*. Эти данные говорят о значительном разрушении ароматического ядра

определить колориметрически.

Процесс разложения гумуса микроорганизмами приводит к освобождению азота, который в гумусе находится в закрепленном состоянии и недоступен для растений.

Соотношение углерода к азоту в гумусе в среднем равно 10:1, а потребление этих элементов микробами, в том числе и грибами, обычно осуществляется в отношении 25:1. Поэтому при воздействии микроорганизмов на гуминовые кислоты освобождается до 60% азота, который далее может быть потреблен растением.

РОЛЬ ГРИБОВ В СТРУКТУРООБРАЗОВАНИИ

Первые высказывания о роли микроорганизмов в формировании почвенной структуры были сделаны П. А. Костычевым в 1886 г. Он впервые высказал мысль о том, что продукты жизнедеятельности микроорганизмов могут быть цементирующими веществами, склеивающими почвенные частицы в структурные элементы. Такую же роль могут играть продукты распада органических веществ, образующихся в результате жизнедеятельности микробов.

В дальнейшем экспериментально было показано, что большая роль в этом процессе принадлежит грибам. Грибы еще при жизни, развиваясь около живых корней или разлагая растительные остатки, вызывают цементирование почвы, пронизывая ее мицелием и пропитывая различными органическими веществами. После отмирания цементирующую роль могут играть продукты их автолиза.

Структура — существенное свойство почвы, от которой зависит ее плодородие. Особенно большое значение она имеет на глинистых и суглинистых почвах. В структурной почве много некапиллярных промежутков, она легко впитывает влагу. Средние и крупные поры быстро освобождаются от воды и в них образуется запас воздуха, поэтому в таких почвах устанавливается благоприятное соотношение воды и воздуха. Хорошо оструктуренная почва характеризуется высоким содержанием (70—80%) макроструктурных водопрочных элементов, которые имеют размеры от 0,25 до 10 мм.

Установлено, что в оструктуривании почвы принимают участие многие виды грибов. Такие данные были получены при внесении в бесструктурные почвы чистых культур разных видов грибов или смеси культур, а также для сравнения чистых культур бактерий и актиномицетов (Рассел, 1955). В частности, грибы *Mucor hiemalis*, *Alternaria tenuis*, *Stachybotrys atra*, *Aspergillus niger*, *Penicillium chrysogenum*, по данным Аспирас (Aspiras a. oth, 1971), создают стабильные агрегаты с достаточно высокой водопрочностью в образцах пылевой глины с добавлением небольшого количества органического вещества, устойчивость которых не изменяется в те-

Гриб *Trichoderma lignorum* значительно повышает, по данным Н. Н. Канивец (1939), структурность некоторых черноземных почв. Хорошей агрегирующей способностью (Мишустин, Пушкинская, 1942) в образовании крупных водопрочных структур — макроагрегатов обладают грибы родов *Choanophora*, *Aspergillus* и особенно *Cephalosporium*, агрегирующие свойства которых были проверены на бесструктурной сероземной почве Голодной степи, при внесении незначительного количества органического вещества.

На окультуренных почвах Ротамстедской опытной станции (Англия) был произведен подсчет микроагрегатов, сформировавшихся под влиянием гиф грибов и слизиобразующих бактерий. Культуры грибов *Absidia glauca* и *Aspergillus nidulans*, выросшие в стерильной почве, обогащенной глюкозой, образовали 374 и 242 м гиф на 1 г почвы и связывали 96,5 и 80,3% соответственно почвенных частиц в стабильные агрегаты. Длина грибных гиф, найденных в свежей нестерильной почве, составляла 38,8 м/г почвы и, следовательно, по расчетам можно было ожидать 15,5 и 8,4% образования агрегатов. В действительности агрегатов образовывалось несколько больше.

Агрегирующая роль грибов была установлена в песчаных почвах Австралии и в песчаных дюнах Англии Бондом (Bond, 1964) и Барратом (Bagrat, 1962). Эти почвы содержат в большом числе гифы грибов, которые участвуют в агрегировании почвы. Эти гифы могут быть двух типов: одни из них имеют клейкую поверхность, благодаря которой они легко прилипают к поверхности отдельных песчаных зерен, другие — восковидную сухую поверхность, поэтому в агрегации почвенных частиц принимают участие только гифы первого типа. Бонд наблюдал прямую связь между степенью оструктуренности почвы и развитием мицелиальных организмов. В почвах с более высокой оструктуренностью, каковыми были поверхностные корочки песков, или пески с резко выраженной водоотталкивающей способностью под степной растительностью, преобладали базидиальные грибы.

При определении устойчивости агрегатов, сцементированных различными органическими веществами, было установлено, что наиболее прочные агрегаты образовывались при добавлении грибного мицелия.

Большинство экспериментов, проведенных по оструктуриванию почв с помощью микроорганизмов, показывают наибольшую роль грибов в этом процессе.

Особенно хорошей агрегирующей способностью обладают грибы из родов *Absidia*, *Mucor*, *Rhizopus*, *Chaetomium*, *Fusarium*, *Aspergillus*, *Cephalosporium*. Мак Калла (McCalla, 1950) распределяет все организмы в порядке убывания их агрегирующей способности следующим образом: грибы и слизиобразующие бактерии > актиномицеты > дрожжи > большинство бактерий. При исполь-

овании смеси культур их агрегирующая способность располагалась ледующим образом: грибы > грибы + актиномицеты + бактерии > > актиномицеты > бактерии.

Роль грибов в структурообразовании может быть многообразной. Во-первых, грибы осуществляют механическое оплетение миелием почвенных частиц, тем самым скрепляя их, во-вторых, грибы, адсорбируя на гифах мелкие частицы почвы, образуют пористые, не разрушающиеся водой агрегаты. В-третьих, грибы выделяют разнообразные продукты обмена, которые адсорбируются на почвенных частицах и способствуют их цементированию. Многие грибы образуют полисахариды, содержащие в своем составе уоновые кислоты. О полисахаридах бактерий известно давно. Одной из первых работ по изучению роли полисахаридов почвенных дрожжей в структуре почвы была работа Е. В. Кононенко (1959) с дрожжами рода *Lipomyces*. Далее это было подтверждено работами авторов.

Микробные полисахариды более устойчивы, чем растительные. Еще более устойчивыми они становятся, когда вступают в соединения с другими веществами, например Na-бентонит, Na-каолинит и гидроокиси железа.

Вообще образование комплексов между металлами, в частности Ca, Cu, Zn, Al, Fe и полисахаридами, содержащими уоновые кислоты, может резко уменьшать степень разрушения полисахаридов в почве. Полисахариды, связанные с глинистыми минералами, более устойчивы к микробному разрушению, что приводит к образованию стабильных агрегатов.

Кроме полисахаридов большое значение в агрегации почвенных частиц имеют протеины. Некоторые протеины адсорбируются внутри кристаллической решетки глини монтмориллонитового типа, причем адсорбция делает их более устойчивыми к действию ферментов. Другими агрегирующими веществами могут быть жиры, масла, воска и смолы, но их влияние на агрегацию значительно меньше.

Липидоподобные вещества, образуемые некоторыми почвенными грибами, могут значительно увеличить стабильность агрегатов, покрывая поверхность их пленкой и предохраняя от разрушающего действия воды. Например, гидрофобность песчаных почв некоторых районов Австралии частично обязана липидоподобным продуктам метаболизма базидиомицетов. Почвенные частицы обволакиваются органической, непроницаемой для воды пленкой и вода проникает только по узким каналам, оставляя большие участки сухими.

Таким образом, грибы играют очень существенную роль в формировании макроагрегатов почвы. Опутывая гифами минеральные частицы почвы, они механически скрепляют их. Гифы грибов адсорбируют частицы почвы, а метаболиты склеивают их. Образование основного цемента почвенной структуры — гуминовых веществ — происходит при существенном участии грибов, как в разложении

растительных остатков, так и в синтезе полимеров. Кроме того, косвенная роль грибов в структурообразовании проявляется в том, что разрушение грибных гиф бактериями приводит к образованию слизистых веществ, являющихся активными агрегирующими агентами.

Глава 10

СПЕЦИФИЧЕСКИЕ МЕТАБОЛИТЫ ПОЧВЕННЫХ ГРИБОВ

АНТИБИОТИКИ И ТОКСИНЫ ПОЧВЕННЫХ ГРИБОВ

В процессе жизнедеятельности грибы образуют разнообразные метаболиты, которые могут оказывать существенное влияние на процессы, происходящие в почве. Среди них большое значение имеют специфические физиологически активные вещества — токсины и антибиотики.

Как уже говорилось выше, взаимоотношения организмов в любой биологической системе (экосистеме) формируются на основе трофических связей и конкуренции между ними. Поэтому конечным этапом в формировании микробного сообщества является характер субстрата и антагонизм, который усиливает конкурентную способность организмов. Антагонизм микроорганизмов в первую очередь определяется образованием антибиотиков и токсинов.

Антибиотики и токсины — не единственный класс химических соединений, а представляют собой разнообразную группу химических веществ. Это могут быть белки, полипептиды, полисахариды, органические кислоты, глюкозиды, стеролы, разнообразные гетероциклические соединения, включающие различные неорганические элементы, и т. д. Механизм действия этих веществ различен и для многих до конца не ясен. Поэтому классификация их, особенно токсинов, на основе химического строения и механизма действия пока затруднена. Деление их основывается на биологическом действии по тем объектам, на которые оно направлено. Антибиотики определяют как продукты жизнедеятельности микроорганизмов, останавливающие и подавляющие рост других микробов; токсины — как вещества, ингибирующие рост и развитие макроорганизмов — животных и растений. Однако имеется целый ряд антибиотиков, обладающих сильным токсическим действием на животные и растения, и токсинов, обладающих сильным антибиотическим действием. Поэтому деление на антибиотики и токсины достаточно условно. Антибиотики в общебиологическом смысле можно рассматривать как токсины, действие которых направлено преимущественно на микроорганизмы. Это определяет и сходство методов изучения токсинов и антибиотиков.

Изучение токсинов проводилось и проводится с различных точек зрения и в различных аспектах. Первоначально изучение их было связано с медицинской микробиологией, с обнаружением у патогенных микробов, возбудителей инфекционных заболеваний человека и животных. Действие этих токсинов определяло симптомы заболеваний. Тогда же было показано, что токсины, образуемые патогенными бактериями, представляют собой высокоспецифические вещества, действующие в очень малых дозах и являющиеся протеинами с высоким молекулярным весом, обладающие антигенными свойствами. Поэтому в дальнейшем надолго укоренилось мнение, что токсины — это только белки. Однако с развитием фитопатологии токсины были обнаружены у многих микроорганизмов, вызывающих заболевания растений. Изучение их строения и свойств показало разнообразную химическую природу их. Вслед за этим токсины иного химического состава были обнаружены и у патогенов животных. Далее, токсины разнообразного химического строения были выявлены у сапрофитных организмов, обитающих в почве.

Среди токсинов почвенных сапрофитных грибов обнаружено много таких, которые одновременно с токсическим и фитотоксическим действием обладают также антимикробной активностью. Таким образом, действие токсинов почвенных грибов может быть направлено на самые разнообразные макро- и микрообъекты. Поэтому токсинами можно называть вещества микробного происхождения, вызывающие любое нарушение функции организма или какие-либо структурные изменения в нем, интегральное действие которых результативно выражается в ингибировании роста и развития организма.

По биологическому действию токсические вещества грибов условно можно разделить на три группы.

Токсины-антибиотики (табл. 16). Некоторые из них токсичны для животных. Минимальные концентрации действия этих веществ, по нашим данным, лежат в одних и тех же пределах (1—100 мкг/мл) и для микроорганизмов, и для растений. Таким образом, они наряду с антибиотическим действием обладают также токсическим и фитотоксическим. Примерами этих токсинов могут служить патулин, цитринин, пеницилловая кислота.

Специфические фитотоксины, по данным ряда авторов, действующие (Wehler, 1963) только на растения и не обладающие антибиотическим действием. Образуются преимущественно фитопатогенными грибами (см. табл. 17). Специфичность их определяется тем, что они угнетают только строго определенные виды и даже сорта растений, а высокая биологическая активность выражается в очень малых концентрациях их активности в пределах десятых и даже сотых долей мкг/мл. Наиболее высокой специфичностью обладают фитотоксины — викторин и перикулярин.

Токсины, действующие на животные организмы, представляющие собой преимущественно вещества общеплазматического дей-

Характеристика токсинов-антибиотиков

Продукцент	Токсин	Токсичность для растений (минимальная доза), мкг/мл	Токсичность для животных, мг/кг LD ₅₀	Антибиотическая активность, мкг/мл	УФ-спектр λ_{max} , nm	Растворимость
<i>Penicillium claviforme</i> <i>P. griseofulvum</i> <i>P. lapidosum</i> <i>P. urticae</i> <i>Aspergillus clavatus</i> <i>A. terreus</i>	паулин	10—60 (пшеница, томаты, кукуруза)	10—35	30—10 (Γ^+ и Γ^-)	275	хорошо — в воде и многих органических растворителях, плохо — в бензоле
<i>Penicillium cycloporium</i> <i>P. martensii</i> <i>P. puberulum</i>	пеницилловая кислота	1—10 (многие растения)	110—250	2—35 (Γ^+ и Γ^-)	не выражен	хорошо — в воде и многих органических растворителях, плохо — в бензоле и хлороформе
<i>Penicillium citrinum</i> <i>P. implicatum</i> <i>Aspergillus candidus</i> <i>A. terreus</i>	цитринин	5—100 (многие растения)	35	30—100 (Γ^+)	220 255 315	во многих органических растворителях, плохо — в воде

Примечание. Γ^+ — грамположительные бактерии; Γ^- — грамотрицательные бактерии.

ствия, обычно называемые микотоксинами (табл. 17). Помимо действия на животные организмы они часто обладают специфической антимикробной и фитотоксической активностью. Эти токсины могут быть причиной серьезных микотоксикозов человека и живот-

Таблица 17

Физиологическая активность фитотоксинов

Продуцент	Токсин	Токсичность для растений, минимальная доза, мкг/мл	Антибиотическая активность, мкг/мл
<i>Helminthosporium victoriae</i>	викторин	0,02 (чувствительные сорта овса)	не активен
<i>Periconia circinata</i>	периконин	0,1 (чувствительные сорта сорго)	не активен
<i>Fusarium oxysporum</i> <i>F. moniliforme</i> <i>F. orthoceras</i>	фузариевая кислота	1—10 (хлопчатник томаты)	500 Г ⁺
<i>Alternaria tenuis</i> <i>A. solani</i>	альтернариевая кислота	1—10 (проростки редиса, капусты, томатов)	0,1—1,0 (прорастание спор грибов)
<i>Rhizoctonia solani</i>	фенилуксусная кислота	5—50 (корни свеклы, риса, семена люцерны, хлопчатника)	не активен
<i>Alternaria kukuchiana</i>	альтенин	0,02 (листья груши)	не активен
<i>Cochliobolus miabeanus</i>	кохлиоболин	1—10 (проростки риса)	—
<i>Colletotrichum fuscum</i>	коллетоксин	30—60 (томаты)	—
<i>Myrothecium roridum</i>	некротитин	0,10 (томаты)	—

Таблица 18

Физиологическая активность микотоксинов

Продуцент	Токсин	Токсичность для растений, мкг/мл	Токсичность для животных, мг/кг	Антибиотическая активность, мкг/мл
<i>Dendrodochium toxicum</i>	дендродохин А	100 (пшеница, овес, горох)	LD ₁₀₀ —1,9—13,3	дрожжи и грибы 5—20
<i>Aspergillus flavus</i>	афлатоксины	25	—	—
» »	афлатоксин В ₁	—	LD ₅₀ —20	—
» »	афлатоксин В ₂	—	LD ₅₀ —55	—
» »	афлатоксин G ₁	—	LD ₅₀ —60	—
» »	афлатоксин G ₂	—	LD ₅₀ —60	—
<i>Stachibotrys alternans</i>	стахиботриотоксин	10—100 (горох, фасоль)	LD ₅₀ —10	—
<i>Penicillium rubrum</i>	рубротоксин В	5—55 (пшеница, овсюг)	—LD ₅₀ —0,2—0,4	не активен
<i>P. purpurogenum</i>	» »	—	—	не активен
<i>Fusarium sporotrichiella</i>	спорофузариогенин	не токсичен	LD ₅₀ —0,3—1,5	не активен

ных, многие из которых приводят к смертельному исходу (Матогу, Saito, 1971).

Токсины, вызывающие подобного рода заболевания, начали изучать в 30—40-х гг. (Вертинский, Саликов, Пидопличко, Билай, 1965; Дроботько, 1949) в связи с массовыми заболеваниями лошадей и рогатого скота. Было выявлено, что причиной заболеваний является развитие на кормах и зерне грибов с остротоксичными свойствами, таких, как *Stachybotrys alternans*, *Dendrodochium toxicum*, *Fusarium sporotrichiella* (Билай, Пидопличко, 1970). Усиленно изучается в настоящее время во многих зарубежных странах группа токсинов, получившая название афлатоксинов. Появление интереса к этой группе токсинов связано с массовыми заболеваниями домашней птицы и мелкого скота в этих странах, вызванных отравлениями такими токсинами. Таблица токсинов и их свойств приведена на стр. 182.

Характерно, что у сапрофитных грибов среди образуемых ими физиологически активных веществ преобладают антибиотики-токсины. У паразитных для растений грибов преобладают более высоко специфичные фитотоксины. Это объяснимо с биологической точки зрения. По представлениям М. В. Горленко (1971), токсины сапрофитных грибов обеспечивают производящим их организмам преимущества в борьбе за питательный субстрат, являются их основным оружием в конкурентной борьбе, а фитотоксины служат в основном для обеспечения организму паразитического существования. Однако вещества всех перечисленных выше групп, образуясь в почве и поступающем в почву органическом материале — опаде, лесной подстилке, соломе, сене, зерне, могут придавать ей токсические свойства и влиять на почвенное плодородие и далее на развитие произрастающих на ней растений.

РОЛЬ ГРИБОВ В ТОКСИКОЗЕ ПОЧВ

Наибольшее значение для почвы имеют токсины сапрофитных и фитопатогенных грибов, являющихся ее постоянными обитателями.

При образовании в почве токсинов они могут отравлять ее и оказывать воздействие на растение. В результате складываются сложные взаимоотношения между микроорганизмами, почвой и растением, где почва становится посредником между двумя другими компонентами в биоценозе. Тогда влияние микроорганизмов на растение сказывается через почву, что в свою очередь может иметь значение для раскрытия взаимоотношений отдельных компонентов в биоценозах. При образовании токсинов в почве возникает явление токсикоза почв и как частный случай его — почвоутомление. Оно известно в практике сельского хозяйства давно, значительно раньше, чем токсикоз почв. Оно проявляется в резком угнетении растений и снижении их урожая, которое возникает при бесменном культивировании какой-то одной культуры (монокультуре).

Широко известно льноутомление, клевероутомление, утомление почв под плодовыми деревьями. Токсикоз почв более широкое понятие. Оно включает проявление угнетения роста растений, обнаруживаемое и на целинных почвах, и на окультуренных, где происходит смена культур; обнаруживается на самых разных растениях, в том числе и на сеянцах древесных пород.

Проявление токсикоза почв, не связанного с явлением почвоутомления и обнаруживаемое в угнетении развития сосны (Brian & G. oth., 1950; Рейнер, Нельсон-Джонс, 1949). Почвы из-под дубовых насаждений подавляли прорастание желудей, а также почвы из-под степной растительности. Сильное проявление токсикоза почв по отношению к ячменю, клеверу, травам и другим растениям наблюдается на дерново-подзолистых почвах, особенно при внесении кислых азотных удобрений без серьезных сдвигов в агрохимических свойствах этих почв.

Токсикоз почв может проявляться и по отношению к микроорганизмам. Наиболее хорошо это прослежено на таких микроорганизмах, как азотобактер, целлюлозоразрушающие бактерии, угнетение которых часто бывает связано с низким плодородием почв, наличием неблагоприятных условий в этих почвах и иногда совпадает с угнетением растений. Токсичность почв по отношению к микроорганизмам наблюдалась рядом авторов. Данные по этому вопросу имеются в работах Н. А. Красильникова (1958), З. И. Южиной (1958), Р. А. Жуковой (1960), Ван Го-сюня (1962) и Л. Н. Степановой (1958). Этими авторами показано, что часто наблюдается корреляция между угнетением определенных микроорганизмов и угнетением растений. В том случае, когда такого совпадения не происходит, т. е. не проявляется прямого угнетения растений, гибирование микроорганизмов говорит о наличии каких-то неблагоприятных свойств этих почв.

Особым проявлением токсикоза почв может служить фунгистазис — явление, которое выражается в сильной задержке и подавлении прорастания спор грибов, находящихся в почве, или помещаемых в нее. Фунгистазис распространен во многих почвах и обнаруживается на различной глубине по профилю почвы. Наиболее сильно фунгистазис проявляется в почвах с большим количеством микроорганизмов и дефицитом питательных веществ (Dobbs & Hinson, 1953).

Один из методов определения фунгистазиса — метод агаровых доков. Агаровые блоки помещают на поверхность испытуемой почвы и выдерживают определенное время. После экспозиции на почве на поверхность блоков помещают суспензию грибных спор, а затем определяют процент проросших спор по сравнению с контролем.

Причиной фунгистазиса может быть дефицит элементов питания в почвах или их недоступность для спор, прорастание которых зависит от экзогенного питания, а также наличие специфических ингибиторов — физиологически активных веществ, ионов металлов

и т. д. В некоторых случаях фунгистазис может определяться дефицитом влаги, который имеет значение на ранних этапах прорастания спор.

Большое значение в возникновении токсикоза почв имеют токсичные продукты жизнедеятельности микроорганизмов, в том числе грибные токсины. Грибные токсины образуются в почве в результате жизнедеятельности грибов — продуцентов токсических веществ и могут быть там обнаружены. Токсины можно обнаружить в почве после обогащения ее культурами грибов-продуцентов, а также в естественных, необогащенных почвах при достаточном содержании в ней органического вещества в виде растительного опада, а в окультуренных почвах — при внесении мульчи в виде соломы.

Опыты Гроссбард (Grossbard, 1952) и Райт (Wright, 1955) показывают, что культуры грибов *Aspergillus terreus*, *A. clavatus*, *P. patulum*, *P. nigricans*, *Trichoderma viride* образуют токсины в почве. Почву заражают в колбах или в вегетационных сосудах, а также в колонках для перколяции культурами этих грибов и после 1—2 недель инкубации определяют наличие токсинов в органических экстрактах из этих почв по стерильным зонам на газоне чувствительных к ним микроорганизмов.

В наших работах была показана возможность образования токсинов в почвах при заражении ее культурами грибов *P. cyclospium* (Мирчинк, Грешных, 1961), *P. lapidosum*, *P. citrinum* (Мирчинк, Бондаревская, 1970). Предварительно у этих культур была определена способность образовывать токсины, соответственно пеницилловую кислоту, патулин и цитринин. Все три вида грибов наряду с фитотоксической активностью обладают широким антимикробным спектром, т. е. являются типичными антибиотиками. Благодаря этому для их идентификации можно использовать метод суммарной хроматографии с проявлением по микробному тесту, который основан на различной скорости прохождения токсина в разных системах растворителей. На основании данных по скорости прохождения вещества в разных системах растворителей строится график. Сходные вещества имеют и сходные графики распределения. Для идентификации этих веществ используется также метод спектрофотометрии, например, патулин и цитринин имеют характерные хорошо выраженные спектры поглощения в УФ-свете (Мирчинк, 1967; Мирчинк и др., 1966; Мирчинк и др., 1967).

После внесения суспензии этих грибов в почву, обогащенную органическим веществом в виде измельченного сена, в ней можно обнаружить токсины. Наличие токсинов проявляется по подавлению прорастания семян (табл. 19). Их можно идентифицировать в этанольных и метанольных вытяжках из почв по суммарной хроматографии и методом спектрофотометрии. На рис. 47 приведены суммарные хроматограммы и спектры поглощения препарата цитринина, полученного в чистой культуре *P. citrinum* и образованного этой культурой в почве.

Прорастание семян пшеницы на почве, зараженной токсичными культурами грибов

Вариант	Дни развития гриба в почве			
	15-й день		25-й день	
	про- ростки см	корни см	про- ростки см	корни см
Почва (контроль)	10,3	8,8	8,3	5,8
Почва + <i>P. cyclopium</i>	11,0	9,2	6,3	4,6
Почва + <i>P. lapidosum</i>	8,5	9,6	10,0	7,5
Почва + <i>P. citrinum</i>	10,2	9,3	—	—
Почва + 1% сена	9,8	7,4	10,7	9,3
Почва + 1% сена + <i>P. cyclopium</i>	8,0	8,4	4,9	4,7
Почва + 1% сена + <i>P. lapidosum</i>	7,9	9,2	9,2	8,2
Почва + 1% сена + <i>P. citrinum</i>	7,5	1,5	—	—

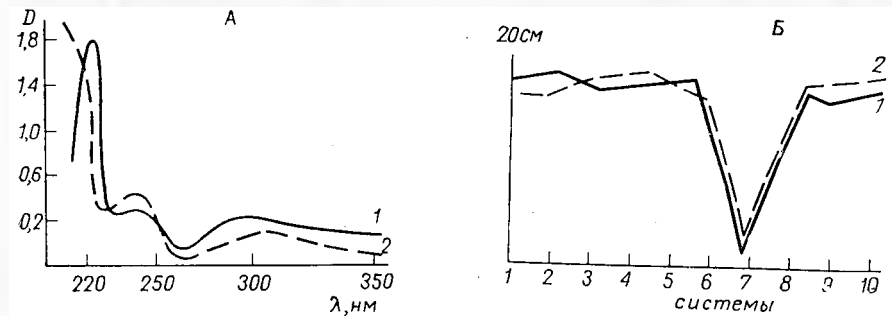


Рис. 47. УФ-спектр (А) и схема хроматограммы (Б) цитринина в культуре и в почве: 1 — чистый цитринин; 2 — вытяжка из почвы

Обнаружение токсинов возможно также и в естественных не обогащенных продуцентом почвах, особенно при поступлении туда свежего растительного опада как субстрата для развития грибов—токсикообразователей. В окультуренных почвах развитие токсикообразователей и образование ими токсинов происходит на мульче.

В работах Норштадта и Мак Калла (Norstadt a. Mc Calla, 1968) приводятся данные об образовании патулина грибом *Penicillium urticae* на соломе, применяемой для мульчирования почвы.

Токсичность почвы, возникающая при ее мульчировании, в основном объясняется авторами образованием токсических веществ грибами. При этом наибольшее значение имеет патулин, так как его продуцент *P. urticae* обнаруживается там в наибольшем количестве. Патулин извлекается из соломы органическими растворителями и также идентифицируется по хроматограмме и спектру поглощения в УФ-свете. В естественных лесных почвах токсины могут

быть обнаружены в лизиметрических водах и органических экстрактах из почв. Образование патулина грибом *P. urticae* было показано О. А. Берестецким (1967) в почвах под яблоневыми садами.

В лизиметрических водах, полученных от промачивания почв естественными осадками, токсины определяют по угнетению прорастания семян и антимикробному спектру. Лизиметрические воды предварительно упаривают до $1/30$ — $1/50$ исходного объема, а затем замачивают в них семена растений, а также наносят в лунки на газон микроорганизмов-тестов. Лизиметрические воды дерново-подзолистой и подзолистой почв обладают довольно слабой токсичностью по отношению к семенам растений, но обнаруживают большую антибиотическую активность, которая несколько меняется в течение сезона (табл. 20, 21).

Таблица 20

Токсичность лизиметрических вод для семян пшеницы

Название почв, из которых получены лизиметрические воды	Длина проростков, см	Длина корней, см
Контроль (вода)	5,8	6,0
Сильноподзолистая под сосняком	4,9	5,4
Подзолистая под ельником	5,0	6,3
Дерново-сильноподзолистая под березняком	4,9	5,7
Серо-бурая под липняком	5,6	6,4

Большей токсичностью обладают органические, в частности ацетоновые экстракты из почв. Ацетоновый экстракт из почвы отгоняется под вакуумом до сухого остатка, который испытывается на семена растений и спектр микроорганизмов. Для испытания сухой экстракт из почвы растворяется в 1 : 10 этилового спирта. Токсичность и антимикробный спектр ацетоновых экстрактов приведены в табл. 22 и 23. Суммарные хроматограммы лизиметрических вод и органических экстрактов из почв в наборе растворителей не дают возможности идентифицировать содержащиеся в них токсины, но они показывают наличие нескольких биологически активных веществ как в лизиметрических водах, так и в ацетоновых экстрактах. Экстракты содержат различный набор токсических веществ, обладающих различными свойствами. При искусственном обогащении почвы культурами-продуцентами токсинов в почве образуются индивидуальные токсические вещества, обычно локально, близко к поверхности, в местах наибольшего развития продуцента (Мирчинк, 1963).

В естественных почвах, где не бывает такого обильного преобладающего развития продуцента, индивидуальные токсины и антибиотические вещества образуются в гораздо меньших количествах и быстро утилизируются другими микроорганизмами, поэтому не всегда могут быть обнаружены. Тем не менее они, очевидно, об-

Антимикробный спектр лизиметрических вод

Микроорганизмы-тесты	Подзол под ельником	Подзол под сосняком	Дерново-подзолистая почва под березняком	Бурая лесная почва под липняком
<i>tobacter chroococcum</i>	5	5	2	2
<i>aureus</i>	1,5	2	1,5	1,5
<i>t. coli</i>	0	1	0	0
<i>ratia marcescens</i>	2	1	1	1,5
<i>cobact. violaceus</i>	2	0	0	0
<i>. subtilis</i>	6	5	0	4
<i>. mesentericus</i>	5	3	2	4
<i>. mycoides</i>	0,5	0	0	0,5
<i>nilia</i> sp.	0	0	0	0
<i>aryomyces globosus</i>	0	0	0	0
<i>ulopsis pulcherima</i>	0	0	0	0
<i>charomyces cerevisiae</i>	0	0	0	0
<i>izosaccharomyces octosporus</i>	0	0	0	0
<i>arium oxysporum</i>	0	0	0	0
<i>rytis alli</i>	0	0	0	0
<i>minthosporium sativum</i>	0	0	0	0
<i>ernaria brassicae</i>	0	0	0	0
<i>chothecium roseum</i>	0	0	0	0
<i>choderma viride</i>	0	0	0	0
<i>. griseus</i>	0	0	0	0,5
<i>. violaceus</i>	0	0	0	0
<i>. globisporus</i>	0	0	0	0
<i>. coelicolor</i>	7 (зона стимуляции)	6 (зона стимуляции)	0	6 (зона стимуляции)

Таблица 22

Токсичность ацетоновых экстрактов из почв к семенам пшеницы

Почва	Горизонт	Длина проростка, см	Длина корней, см
Контроль (спирт — вода 1:10)	—	5,6	5,2
Дерново-подзолистая под сосняком	A ₂	3,0	2,8
Подзолистая под ельником	A ₂	1,5	2,6
Дерново-подзолистая под березняком	A ₁	2,5	3,5

зуют более сложные и устойчивые комплексы веществ, сохраняющие токсические и антибиотические свойства.

Помимо возможности образования токсинов в почве очень важен вопрос о длительности их сохранения в ней, адсорбции и инактивации. Сведения по адсорбции антибиотиков, главным обра-

зом продуцируемых актиномицетами, приведены в ряде работ Н. А. Красильникова (1958), Д. Готлиба (*Gottlieb a. Siminoff* 1952) и некоторых других. В этих работах было показано, что взаимодействие антибиотиков с почвой и длительность их сохранения зависит как от свойств антибиотика, так и от свойств почвы.

В работе Ю. А. Худяковой (1963) было показано, что токсин, образуемый *Penicillium cyclopium*, плохо адсорбируется почвой, слабо инактивируется и может находиться в почвах в активном состоянии. Однако длительность сохранения его в почвах невелика, так как он легко вымывается, будучи непрочно связанным с почвой. Токсин *P. purpurogenum* — рубротоксин, по данным, полученным нами совместно с Ф. Г. Бондаревской (1968), при внесении в почву легко вымывается водой и в большой концентрации содержится в промывных водах. Максимальная длительность сохранения токсина в почве без промывания — 8 суток, сильное ингибирующее действие токсина проявляется до 5 суток; на 10-е сутки токсин полностью исчезает.

Токсин *P. citrinum* — цитринин, по данным, полученным совместно с Р. А. Скоробогатовой (1972), также недолго сохраняется в почве. Уже на 6-е сутки его действие сильно ослабляется, а на 12-е сутки он исчезает вовсе.

Имеются некоторые сведения об образовании в почве фитотоксинов фитопатогенными грибами. Калианазундарам (*Kalianasundaram*, 1955) приводит данные по образованию в почве фузариевой кислоты при заражении ее культурой *Fusarium oxysporum*. Определение фузариевой кислоты проводилось по биотесту *Lactobacillus casei*. Автор считает, что, несмотря на то что фузариевая кислота образуется в почве в очень небольших количествах, она может оказывать существенное влияние на растения и окружающую микрофлору почв.

В связи с образованием токсинов в почве важное значение приобретает распространение грибов-токсинообразователей в почвах. При исследовании нами различных типов почв Советского Союза и зарубежных стран выяснилось, что наибольшее количество токсичных видов содержат подзолистые, дерново-подзолистые, серо-бурые лесные и бурые таежные почвы (табл. 23).

В подзолистых и дерново-подзолистых почвах среди токсинообразователей наиболее часто встречаются виды *Penicillium janthinellum*, обладающие, однако, невысокой фитотоксичностью, несколько меньше встречаемость *P. nigricans* и *P. martensii* — более токсичных видов. Наиболее токсичные, но менее распространенные виды — *P. purpurogenum* и *P. cyclopium*. Некоторой токсичностью обладают также *Alternaria tenuis* и виды *Fusarium*. В серо-бурых лесных почвах — *P. granulorum*, *P. nigricans*, *P. martensii*. В бурых таежных почвах Алтая значительную токсичность обнаруживают некоторые представители рода *Penicillium* (*P. purpurogenum*, *P. brevi-compactum*, *P. martensii*, *P. viridicatum*, *P. frequentans*) и отчасти виды *Trichoderma*.

Антимикробный спектр ацетоновых экстрактов из почв

Микроорганизмы-тесты	Почвы			
	подзол ельник	подзол сосняк	дерново- подзоли- стая, берез- няк	серо- бурая, липняк
<i>Zotobacter chroococcum</i>	0,5	0,5	1,5	0,7
<i>S. aureus</i>	1,5	1,0	2,0	0,5
<i>Bact. coli</i>	0,5	1,0	1,0	1,0
<i>Serratia marcescens</i>	0,5	1,0	0,5	0,5
<i>Bac. subtilis</i>	1,0	1,0	1,0	1,0
<i>Bac. mesentericus</i>	0,5	1,0	1,0	1,0
<i>Bac. mycoides</i>	1,0	1,0	2,0	0,5
<i>Cyrobacterium violaceus</i>	0,5	0,5	1,0	1,0
<i>Debaryomyces globosus</i>	0	0	1,5	0
<i>Corulopsis pulcherima</i>	0	1	0,7	0
<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	0	0	0,5	0
<i>Schizosaccharomyces octosporus</i>	0	0	1,5	0
<i>Fusarium oxysporum</i>	0	0	0	0
<i>Botrytis alli</i>	0	0	0	0
<i>Helminthosporium sativum</i>	0	0	0	0
<i>Alternaria brassicae</i>	0	0	0	0
<i>Trichothecium roseum</i>	0	0	0	0
<i>Trichoderma lignorum</i>	0	0	0	0
<i>Act. griseus</i>	0,5	0,5	9,0	0,5
<i>Act. globisporus</i>	0	0,5	9,0	0
<i>Act. violaceus</i>	1,5	0	9,0	1,5
<i>Act. coelicolor</i>	0,5	1,0	6,0	1,0

Распределение токсичных форм среди основных групп грибов можно представить следующим образом (табл. 24) (Мирчинк, 1963).

Таблица 24

Распределение токсичных штаммов среди почвенных грибов

Группа грибов	Число выделен- ных штаммов	Из них токсичных	Кольче- ство токсичных, %
<i>Penicillium</i>	674	198	30
<i>Aspergillus</i>	246	54	22
Другие <i>Fungi imperfecti</i>	206	24	12
Всего	1126	276	24

Наибольшее число токсичных штаммов, обитающих в почвах, приходится на род *Penicillium* (30%). Несколько меньше их в груп-

Содержание токсичных форм грибов в различных типах почв

Типы почв	Количество выделенных штаммов	Из них токсичных	Процент токсичных	Основные виды токсичных грибов
Дерново-подзолистая слабо-окультуренная (Московская обл.)	227	97	31	<i>Penicillium cyclopium</i> <i>P. martensii</i> <i>P. purpurogenum</i> <i>P. nigricans</i> <i>P. janthinellum</i> <i>Fusarium</i> sp.
Дерново-подзолистая хорошо окультуренная (Московская обл.)	153	10	6	<i>Alternaria tenuis</i> <i>P. cyclopium</i> <i>P. martensii</i> <i>P. claviforme</i> <i>P. paxilli</i> <i>Fusarium</i> sp.
Дерново-подзолистая, целинная, под смешанным лесом (Московская обл.)	543	71	13	<i>P. nigricans</i> <i>P. paxilli</i> <i>P. martensii</i> <i>P. cyclopium</i>
Подзолистая, под сосновым и еловым лесом (Московская обл.)	138	38	27	<i>P. paxilli</i> <i>P. nigricans</i> <i>P. martensii</i> <i>P. cyclopium</i>
Серо-бурая лесная, под дубово-липовыми насаждениями (Воронежская обл.)	302	65	21	<i>P. nigricans</i> <i>P. granulosum</i> <i>P. martensii</i>
Бурая таежная (Алтайский край)	130	17	13	<i>P. purpurogenum</i> <i>P. brevi-compactum</i>

пе *Aspergillus* (22%) и содержание токсичных штаммов среди других форм несовершенных грибов составляет 12%.

Род *Penicillium* в целом и его токсические формы наиболее широко представлены в подзолистых и дерново-подзолистых почвах, которые характеризуются одновременно и наибольшей токсичностью. Представителям этого рода принадлежит, по-видимому, основная роль в образовании токсических веществ в почве (Мирчинк, 1957; Мирчинк, Асеева, 1959).

Образуясь в почве, токсины поступают в растение, вызывая серьезные изменения в процессах обмена веществ в нем, и влияют на урожай.

Токсины могут вызвать изменения в структуре протопласта, проницаемости клетки, а также изменения интенсивности дыхания, синтетических процессов и т. д. Например, под действием токсина фитопатогенного гриба *Botrytis cinerea* изменяется структура протопласта, снижается его структурная вязкость. Фузариевая кислота и ликомаразин изменяют проницаемость протоплазмы клеток,

пияют на водообмен в растениях. Сначала эти токсины уменьшают поглощение и испарение воды, а затем происходит патологическое увеличение отдачи воды тканью, в результате чего создается водный дефицит. Фузариевая кислота вызывает разобщение дыхания и фосфорилирования, ингибирует сукцинооксидазную и итохромоксидазную активность. Специфический фитотоксин — фторин повышает проницаемость отдельных элементов клетки, а также проницаемость ее оболочек. Токсин стимулирует интенсивность дыхания растений овса через активацию аскорбиноксидазы, что вызывает активное окисление аскорбиновой кислоты. Фитотоксин влияет на азотный обмен в растении, вызывая усиленный распад одних белков и синтез других. Предполагается, что эти соединения проникают в ядра, оказывают репрессирующее действие на синтез одних белков и активирующее на другие, в результате происходит новообразование ряда ферментов, функционально связанных с энергетическим обменом клетки, например пероксидазы и олифенолоксидазы (Рубин, Арциховская, 1968). Н. А. Красильниковым (1958) была показана возможность поступления антибиотиков в растение из растворов и почвы и распределение их в отдельных частях растений. Р. А. Скоробогатовой (1972) был применен флюоресцентный метод для определения поступления в растение флюоресцирующего токсина — цитринина.

По нашим данным, влияние токсинов пеницилловой кислоты рубротоксина проявляется в сильном изменении содержания азота в надземных частях растений гороха и вики, причем снижается содержание как белкового, так и небелкового азота. Также заметно снижается количество свободных аминокислот в этих растениях, однако изменений в качественном составе их не происходит. Содержание азота в корнях остается почти без изменений (Мирчинк др., 1962).

Влияние цитринина, внесенного в почву, проявляется в изменении содержания азота в надземных частях растений гороха и вики. Причем, в отличие от действия вышеназванных токсинов, изменения в содержании азота под действием цитринина в основном происходит за счет белкового азота. Содержание небелкового азота остается неизменным.

В растениях гороха при концентрации цитринина 100 и 200 мг/кг почвы происходит заметное снижение содержания белкового азота, а в растениях вики при концентрации цитринина 100 мг/кг, наоборот, обнаруживается заметное его увеличение (табл. 26).

Как было показано в работе Ф. Г. Бондаревской (1968), при поступлении из почвы токсина *P. purpurogenum* — рубротоксина в растения гороха и пшеницы сильно увеличивается интенсивность дыхания этих растений и соответственно происходит активация дыхательных ферментов, пероксидазы и полифенолоксидазы. В отдельные сроки активность этих ферментов достигает 27% по отношению к контролю (рис. 48).

**Влияние токсинов грибов на содержание азота в растениях
(надземные органы)**

Расст- пия	Форма азота	Содержание азота, % от сухого веса					
		контроль	цитринин, 100 мкг/г	контроль	пеницил- ловая кислота, 100 мкг/г	контроль	руброток- син В, 250 мкг/г
Горох	общий	2,69	2,32	3,96	2,58	4,61	3,11
	небелковый	0,39	0,35	0,65	0,23	0,82	0,41
	белковый	2,30	1,97	2,31	2,35	3,79	2,72
Вика	общий	3,50	4,09	4,70	4,70	4,70	3,83
	небелковый	0,52	0,53	1,17	1,06	0,77	0,39
	белковый	2,98	3,56	3,53	3,64	3,55	3,44
Пше- ница	общий	—	—	4,98	4,77	4,98	4,06
	небелковый	—	—	0,86	0,80	0,86	0,32
	белковый	—	—	4,12	3,97	4,12	3,74

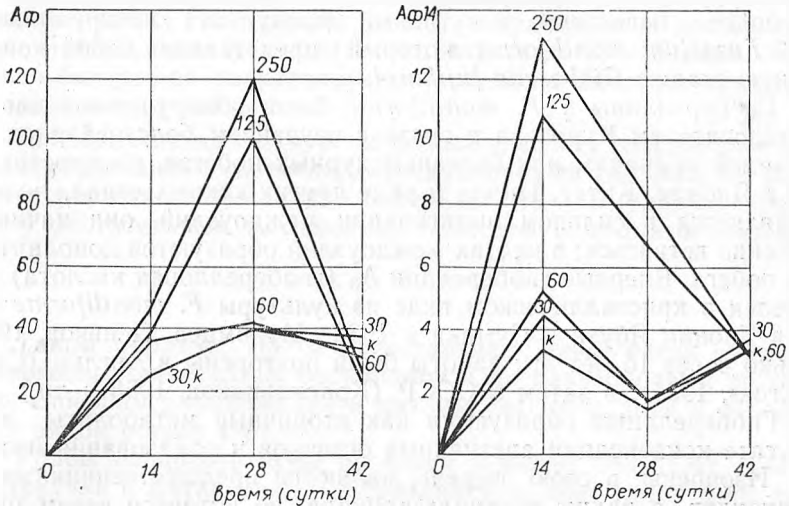


Рис. 48. Действие токсина на пероксидазу и полифенолоксидазу в растениях пшеницы (слева — изменение пероксидазы, справа — полифенолоксидазы)

Таким образом, образование токсинов в почве служит доказательством их экологической роли, так как, образуясь в почве, они могут влиять на ее свойства и формирование микробных ценозов. Кроме того, токсины, образующиеся в почве, могут поступать из нее в растение и оказывать существенное влияние на физиологические процессы и химический состав растений, что может в конечном итоге привести к значительным изменениям качества урожая.

СТИМУЛЯТОРЫ РОСТА РАСТЕНИЙ, ОБРАЗУЕМЫЕ ГРИБАМИ

Стимуляторы роста растений — физиологически активные вещества, которые действуют на растение в очень малых концентрациях. Эти вещества гормонального типа, являющиеся регуляторами ростовых процессов и процессов дифференциации, которые осуществляют на основе взаимодействия стимуляторов и ингибиторов роста. В первую очередь они вызывают активное деление клеток или растяжение меристематической ткани. В настоящее время к фитогормонам принято относить ауксины, гиббереллины, цитокинины; близко к ним примыкают природные ингибиторы — этилен и абсцизовая кислота (Кулаева, 1973).

Некоторые из этих веществ образуются в мицелии грибов, но биологическая роль их там не совсем ясна.

Наиболее изученные из этих веществ — гиббереллины. В настоящее время известно 30 гиббереллинов, образующихся в растениях, которые принято обозначать буквой А с разными индексами. Грибы образуют 5 гиббереллинов А₁, А₃, А₄, А₇, А₉ (Burnett, 1970). Наиболее известный и активный продуцент гиббереллинов — гриб *Fusarium moniliforme*, который представляет собой конидиальную стадию *Gibberella fujikuroi*.

Гиббереллины у *F. moniliforme* были обнаружены японским исследователем Куросава в связи с изучением болезней риса, называемой «баканэ», или болезнью дурных побегов, распространенной в Японии, Китае, Индии и ряде других южных стран. Болезнь проявляется в сильном вытягивании междоузлий, они начинают усиленно ветвиться; в местах междоузлий образуются дополнительные побеги. Впервые гиббереллин А₃ (гибберелловая кислота) был выделен в кристаллическом виде из культуры *F. moniliforme* также в Японии Ябута и Сумики в 1938 (Муромцев, Пеньков, 1962). Только через 16 лет эти работы были повторены в Англии (Curtis a. Cross, 1954), а затем в СССР (Красильников, 1958 и др.)

Гиббереллины образуются как вторичные метаболиты в результате конденсации ацетильных остатков и образования изопренов. Изопрены, в свою очередь, являются предшественниками каротиноидов, а также геранилгераниола, из которого затем путем циклизации возникает гибберелловая кислота.

Гиббереллины сильно стимулируют рост побегов, листьев, плодов и в меньшей степени корней растений. Они влияют не только на рост побегов, но и на их образование. Под влиянием гибберелловой кислоты трогаются в рост и интенсивно растут боковые побеги, ускоряется цветение и плодоношение. Сеянцы двулетних культур (морковь, свекла и другие) цветут и плодоносят на первом году жизни.

Другие стимуляторы роста растений, играющие роль регуляторов роста, ауксины, которые также образуются некоторыми грибами, в частности грибы-микоризообразователи синтезируют гетеро-

ауксин, представляющий собой β -индолил-уксусную кислоту. Гетероауксин вызывает усиленное ветвление корневых окончаний у растений. Его образование точно установлено у грибов *Alternaria dauci*, *Fusarium solani* (f. *faseoli*) и *Sclerotium rolfsii*. Первые образуют ИУК в питательной среде с добавлением триптофана, последний — как в присутствии триптофана, так и без него (Gogala, 1972).

В последнее время у некоторых микоризообразующих грибов открыты кинины — физиологически активные вещества, также регулирующие ростовые процессы и процессы дифференциации, в частности деление растительных клеток.

Некоторые из стимулирующих рост веществ образуются грибами в почве (Худякова, 1963).

При внесении в нестерильную дерново-подзолистую почву культуры продуцента гиббереллина *Fusarium moniliforme*, предварительно размноженной на увлажненном сене, в почве образуется гиббереллин, который может быть обнаружен как по биотесту (специфическое вытягивание междоузлий гороха), так и методом хроматографии. Гиббереллин может сохраняться в нестерильной почве и оставаться физиологически активным 40—45 дней. Значительно быстрее он инактивируется в почвах с высоким содержанием органического вещества.

Гиббереллин адсорбируется почвой и может сохраняться в ней в адсорбированном состоянии. Продуцируемый грибами, он всасывается растением, что можно определить по стимулирующему эффекту растительных вытяжек на биотесты и хроматографически.

* * *

Таким образом, грибы представляют собой очень обширную и многообразную группу организмов. Они разнообразны по строению, способам размножения и циклам развития, хотя и объединяются рядом общих черт.

Грибы распространены по всему земному шару от экватора до Арктики и Антарктики и встречаются во всех типах почв. Некоторые виды могут служить индикаторами на определенный тип почвообразовательного процесса. В определенных экологических условиях они образуют характерные сообщества, являющиеся неотъемлемой частью биоценоза в целом, и вступают в различные взаимоотношения с другими организмами.

Роль грибов в почвенных процессах очень разносторонняя. Обладая большим набором ферментов, они являются активными агентами в разложении растительного опада и минерализации органического вещества, тем самым принимая активное участие в круговороте углерода в природе. В этом процессе наибольшее значение их проявляется в разложении клетчатки, лигнина, пектиновых веществ. Образующиеся в результате утилизации органических ве-

ществ разнообразные кислоты оказывают существенное влияние на почвообразовательные процессы.

Грибы наряду с бактериями принимают активное участие в аммонификации белковых веществ. В последнее время установлена нитрифицирующая роль почвенных грибов.

Грибам свойственно образование разнообразных пигментов. Основные из них — каротиноиды, хиноны, меланины. Пигменты хиноны и особенно меланины играют значительную роль в гумусообразовании, так как, представляя собой высокополимерные соединения, сходные по строению с гуминовыми кислотами, могут являться основой образования гуминовых веществ. Некоторые грибы могут разлагать гумус, тем самым способствуя освобождению закрепленного азота, потребляемого растением.

Благодаря мицелиальному строению и образованию слизистых веществ, в первую очередь полисахаридов, грибы принимают участие в структурообразовании.

Очень значительна и разнообразна роль грибов в образовании антибиотиков и токсинов. Являясь активными продуцентами этих веществ, грибы оказывают существенное влияние на свойства почвы, ее плодородие.

ЛИТЕРАТУРА

- Аристовская Т. В. Микробиология подзолистых почв. М.—Л., «Наука», 1965.
- Аристовская Т. В. Итоги применения метода капиллярной микроскопии в микробиологии. «Успехи микробиол.», М., «Наука», 1967, № 4.
- Беккер З. Э. Физиология грибов и их практическое использование. Изд-во МГУ, 1963.
- Берестецкий О. А. О токсических веществах, образующихся при почвоутомлении у яблонь. В кн.: «Биохимия и плодородие почв». Тез. 1-й межвузовской конф. МГУ. М., 1967.
- Билай В. И. Биологически активные вещества микроскопических грибов. Киев, 1965.
- Билай В. И., Пидопличко Н. М. Токсинообразующие микроскопические грибы. Киев, «Наукова думка». 1970.
- Бирюзова В. И. Мембранные структуры микроорганизмов. М., «Наука», 1973.
- Бондаревская Ф. Г., Мирчинк Т. Г. Действие токсина *Penicillium purpurogenum* Stoll на активность дыхательных ферментов у гороха и пшеницы. «Вестн. Моск. ун-та», биол., почвовед., 1968, № 7.
- Бондаревская Ф. Г., Мирчинк Т. Г. Фитотоксические и инсектицидные свойства почвенных грибов. «Вестн. Моск. ун-та», биол., почвовед., 1968, № 5.
- Вертинский К. И. Стахиботриотоксикоз лошадей. «Советская ветеринария», 1940, № 5.
- Виноградский С. Н. Микробиология почвы. Изд-во АН СССР, 1952.
- Вольнова А. И., Мирчинк Т. Г. Образование почвенными грибами пигмента, сходного с фракцией гуминовой кислоты Р-типа. «Вестн. Моск. ун-та», биол., почвовед., 1972а, № 2.
- Вольнова А. И., Мирчинк Т. Г. Образование темноцветными грибами зеленого пигмента, сходного с фракцией Рg гуминовых кислот Р-типа. «Почвоведение», 1972б, № 11.
- Воронин М. С. Микологические исследования 1869 (Цитировано по Мехтиевой Н. А. «О систематике некоторых нематофаговых грибов»). «Микология и фитопатология», 1967, т. 1, № 4.

- Горбунова Н. П. О взаимоотношении гриба и высшего растения в эндотрофных микоризах везикулярного типа. «Бюлл. Главного ботсада АН СССР», 1957.
- Горбунова Н. П. Эндотрофная микориза некоторых видов клена. «Бюлл. МОИП», отд. биол., 1951, т. 56, № 6.
- Горленко М. В. Миграция фитопатогенных организмов. «Вестн. Моск. ун-та», биол., почвовед., 1971, № 6.
- Даддингтон К. Л. Хищные грибы — друзья человека. М., ИЛ, 1959.
- Дроботько В. Г. Этиология стахиботриотоксикоза. В кн.: «Новое заболевание лошадей и людей». Киев, 1949.
- Жукова Р. А. Роль биологического фактора в токсичности почв Кольского п-ова для аэробных целлюлозных бактерий. «Микробиология», 1960, т. 29, № 2.
- Запрометова К. М., Мирчинк Т. Г., Орлов Д. С., Юхнин А. А. Характеристика черных пигментов темноокрашенных грибов. «Почвоведение», 1971а, № 7.
- Запрометова К. М., Мирчинк Т. Г. Пигменты хиноидной природы микроскопических темноокрашенных грибов. «Микология и фитопатология», 1971б, т. 5, № 6.
- Звягинцев Д. Г. Взаимодействие микроорганизмов с твердыми поверхностями. Изд-во МГУ, 1973.
- Звягинцев Д. Г., Питрюк А. П., Судницын И. И. Влияние активности воды на развитие микроорганизмов в мелкопористых системах. «Микробиология», 1973, т. 42, № 2.
- Каменский Ф. М. Вегетативные органы у *Monotropa hypopitys*. L. Bot. Ztg. 1881, т. 29.
- Каньвед И. И. Роль гриба *Trichoderma lignorum* и корневой системы сахарной свеклы в создании почвы с прочной структурой. «Сб. работ ВНИИА». Киев, 1939.
- Келли А. Микотрофия у растений. М., ИЛ, 1952.
- Кононенко Е. В. Роль дрожжей из рода *Lipomyces* в почвенных процессах. «Почвоведение», 1959, № 6.
- Кононова М. М. Органическое вещество почвы. Изд-во АН СССР, 1963.
- Костычев П. А. Почвоведение. М.—Л., Сельхозгиз, 1940.
- Красильников Н. А. Микроорганизмы почвы и высшие растения. Изд-во АН СССР, 1958.
- Красильников Н. А. Методы изучения почвенных микроорганизмов и их метаболитов. Изд-во МГУ, 1966.
- Кулаева О. Н. Цитокинины, их структура и функция. М., «Наука», 1972.
- Курсанов Л. И., Шкляр Т. Н. Сравнительное изучение микрофлоры московских и батумских почв. «Бюлл. МОИП», отд. биол., 1938, т. 10, № 7.
- Леви А., Сикевич Ф. Структура и функции клетки. М., «Мир», 1971.
- Лисина-Кулик Е. С. О микрофлоре некоторых почв Пермской области. «Вестн. Моск. ун-та», сер. биол., почвовед., 1967, № 3.
- Лисина-Кулик Е. С. Микрофлора солончаков и солонцов светло-каштановой зоны СССР. «Вестн. Моск. ун-та», сер. биол., почвовед., 1969, № 3.
- Лисина-Кулик Е. С. Изучение почвенной микрофлоры методом последовательного смыва спор с частиц почвы. «Вестн. Моск. ун-та», сер. биол., почвовед., 1970, № 3.
- Литвинов М. А. Определитель микроскопических почвенных грибов. М.—Л., «Наука», 1967.
- Литвинов М. А. Методы изучения почвенных микроскопических грибов. Л., «Наука», 1969.
- Лях С. П., Рубан Е. А. Микробные меланины. М., «Наука», 1972.
- Мехтиева Н. А. Нематофаговые хищные грибы. Автореф. докт. дисс. Баку, 1969.
- Мехтиева Н. А. О систематике некоторых нематофаговых грибов. «Микология и фитопатология», 1967, т. 1, № 4.

- Ирчиник Т. Г. О грибах, обуславливающих токсичность дерново-подзолистых почв различной степени окультуренности. «Микробиология», 1957, т. 26, № 1.
- Ирчиник Т. Г., Асеева И. В. Грибы как фактор токсичности дерново-подзолистой почвы различной степени окультуренности. «Научн. докл. высш. школы», 1959, № 2.
- Ирчиник Т. Г., Грешных К. П. Образование токсинов в почве некоторыми видами рода *Penicillium*. «Микробиология», 1961, т. 30, № 6.
- Ирчиник Т. Г., Грешных К. П., Копысская Ф. Г. Влияние токсинов почвенных грибов на содержание азота и аминокислот в растениях. «Микробиология», 1962, т. 32, № 4.
- Ирчиник Т. Г., Ван Го-сюнь. Токсические свойства почвенных грибов и их влияние на растения. «Тез. докл. на 2-м съезде почвоведов». Харьков, 1962.
- Ирчиник Т. Г. Распространение грибов в почвах Памира. «Научн. докл. высш. школы», 1963, № 1.
- Ирчиник Т. Г. Распространение грибов-токсинообразователей в разных типах почв и образовании токсинов в естественных условиях. Сб. «Микроорг. в сельск. хоз-ве». Изд-во МГУ, 1963.
- Ирчиник Т. Г., Благовещенский В. С., Федоров В. А. Получение и характеристика свойств токсона *Penicillium* sp. № 19. «Микробиология», 1966, т. 35, № 2.
- Ирчиник Т. Г., Благовещенский В. С., Федоров В. А. Идентификация токсона, образуемого *Penicillium citrinum* № 19 и изучение его гербицидных свойств. «Микробиология», 1967, т. 36, № 6.
- Ирчиник Т. Г. Образование патулина группой грибов *Penicillium lapidosum* Rap. a. Fen. «Антибиотики», 1967, № 9.
- Ирчиник Т. Г., Кашкина Г. Б., Абатуров Ю. Д. Устойчивость темноокрашенных грибов к γ -излучению. «Микробиология», 1968, т. 37, № 5.
- Ирчиник Т. Г., Меркулов Ю. М. Образование желто-оранжевых пигментов некоторыми видами *Dematiaceae*. «Микология и фитопатология», 1969, т. 3, № 2.
- Ирчиник Т. Г. Использование некоторых сред для выделения почвенных грибов. «Биол. науки», 1970, № 1.
- Ирчиник Т. Г., Оби С. Красные и оранжевые пигменты некоторых почвенных грибов семейства *Dematiaceae*. «Микология и фитопатология», 1970, т. 4, № 5.
- Ирчиник Т. Г. Токсины почвенных и фитопатогенных грибов «Сельхозбиология», 1970, № 5.
- Ирчиник Т. Г., Запреметова К. М. Некоторые закономерности распространения темноокрашенных грибов в почвах. «Вестн. Моск. ун-та», биол., 1970, № 1.
- Ирчиник Т. Г. Экология темноокрашенных грибов. «Тез. IV съезда микробиологов». Минск, 1971.
- Ирчиник Т. Г. Грибная флора почв Памира. «Вестн. Моск. ун-та», биол., почвовед., 1971, № 2.
- Ирчиник Т. Г. О методах учета количества и биомассы грибов в почвах. Сб. «Вопр. численности и биомассы почвенных микроорганизмов». Л., «Наука», 1972.
- Ирчиник Т. Г., Кашкина Г. Б., Абатуров Ю. Д. Устойчивость грибов с разными пигментами к γ -излучению. «Микробиология», 1972, т. 61, № 1.
- Мишке И. В. К вопросу о распространении способности биосинтеза цитокнинов среди микроорганизмов. «Изв. АН СССР», сер. биол., 1974, № 2.
- Мишустин Е. Н., Пушкинская О. И. Роль микробиологического фактора в образовании почвенной структуры. «Микробиология», 1942, т. 11, № 3.
- Мишустин Е. Н., Емцев В. Т. Микробиология. М., «Колос», 1970.
- Муромцев Г. С., Пеньков Л. А. Гиббереллины. М., Сельхозиздат, 1962.
- Наумов Н. А. Методы микологических и фитопатологических исследований. М.—Л., 1937.
- Новогрудский Д. М. Почвенная микробиология. Алма-Ата, 1956.
- Одум. Экология. М., ИЛ, 1968.

- Орлов Д. С. Об идентификации гумусовых кислот. «Вестн. Моск. ун-та», биол., почвовед., 1969, № 5.
- Перфильев Б. В., Габе Д. Р. Капиллярные методы изучения микроорганизмов. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1961.
- Пидопличко Н. М., Билай В. И. Токсические грибы, развивающиеся на продовольственных продуктах и кормах. В кн.: «Микотоксикозы человека и с.-х. животных». Киев, 1960.
- Пидопличко Н. М. и Гребенюк Н. В. Распространение видов рода *Penicillium* в почвах центрального Полесья Украины. «Микробиология», 1969, т. 31, № 6.
- Райлло А. И. Материалы по изучению почвенных грибов. «Бюлл. отд. землед. Гос. ин-та опытной агрономии», 1928, № 6.
- Рассел Э. Почвенные условия и рост растений. М., ИЛ, 1955.
- Рейнер М., Нельсон-Джонс В. Роль микориз в питании деревьев. М., ИЛ, 1949.
- Рихтер А., Вернер А. Опыт изучения флоры грибов в почвах Нижне-Волжского края. «Журн. опытной агрономии юго-вост. России», 1931, № 9.
- Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. М.—Л., «Наука», 1965.
- Романкова А. Г. О микрофлоре подзолистых почв различных географических районов СССР. «Вестн. Ленингр. ун-та», 1954, № 1.
- Рубин Б. А., Арциховская Е. В. Биохимия и физиология иммунитета растений. М., «Наука», 1968.
- Рунов Е. В., Соколов Д. Ф. Влияние опада листовых пород на биохимические и микробиологические процессы в черноземах. «Тр. Ин-та леса АН СССР», т. 37, № 2.
- Саликов М. И. К экологии гриба стахиботрикс альтернанс — виновника «стахиботриптоксикоза» лошадей. «Советская ветеринария», 1940, № 6.
- Самуцевич М. М. К вопросу о почвенной грибной флоре. «Мат-лы по микол. и фитопат.», № 1. М., 1927.
- Сидорова И. И. Обзор современных взглядов на систематику гифомицетов. «Микология и фитопатология», 1967, т. 1, № 6.
- Сизова Т. П. Эволюция пенициллов и их географическая зональность. «Бюлл. МОИП», 1953, т. 58, № 1.
- Сизова Т. П., Супрун Т. П. Обзор основных методов изучения почвенной микрофлоры. «Научн. докл. высш. школы», сер. биол. науки, 1958, № 1.
- Сизова Т. П. и Супрун Т. П. Некоторые данные по микрофлоре почв Звенигородской биостанции МГУ. «Бюлл. МОИП», отд. биол., 1962, т. 67, № 5.
- Скоробогатова Р. А., Мирчинк Т. Г. Образование и длительность сохранения в почве токсина, продуцируемого *Penicillium citrinum*. «Биол. науки», 1972, № 3.
- Сопрунов Ф. Ф. Хищные — гифомицеты и их применение в борьбе с патогенными нематодами. Ашхабад, 1958.
- Степанова Л. Н., Фиш Э. М. О токсичных бактериях в дерново-подзолистых почвах. «Изв. АН СССР», сер. биол., 1958, № 3.
- Супрун Т. П. Сезонные изменения в микрофлоре лесных почв Подмосковья. «Научн. докл. высш. школы», 1963, № 3.
- Фениксова Р. В. Гидролитические ферменты микроорганизмов и их применение в народном хозяйстве. М., «Наука», 1972.
- Фостер Д. Химическая деятельность грибов. М., ИЛ, 1950.
- Холодный Н. Г. Почвенная камера как метод исследования почвенной микрофлоры. «Микробиология», 1933, т. 2, № 1.
- Худяков Я. П. Литическое действие почвенных бактерий на патогенные грибы. «Микробиология», 1935, т. 4, № 2.
- Худякова Ю. А. Взаимодействие некоторых микробных метаболитов с почвами. Сб. «Микроорганизмы в сельском хозяйстве». Изд-во МГУ, 1963.
- Частухин В. Я. Исследования по физиологии грибов. «Мат-лы по микологии и фитопатологии», 1929, № 2.

- Частухин В. Я., Николаевская М. А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л., «Наука», 1969.
- Шемаханова Н. М. Микотрофия древесных пород. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Шиврина А. Н. и др. Биосинтетическая деятельность высших грибов. Л., «Наука», 1969.
- Южина З. И. Выживаемость азотобактера в окультуренных и целинных почвах Кольского п-ова. «Микробиология», 1958, т. 27, № 2.
- Ячевский А. А. Основы микологии. М.—Л., 1933.
- Adametz I. Untersuchungen über die niederen Pilze der Ackerkrume. Inang Diss. Leipzig 1886. (цит. по Waksman, 1916).
- Ainsworth G. C. and Bisby G. R. Dictionary of Fungi. «Sixth Editon Kew», Surrey, 1971.
- Ainsworth G. C. and Sussman. Fungi in Advanced treatise, t. I, 1965, t. II, 1966, t. III, 1968. Acad. Press. New York — London.
- Alexopoulos C. J. Introductory Mycology. N. Y. 1964.
- Arx J. A. von. Pilzkunde. Ein kurzer Abriss der Mykologie unter besonderer Berücksichtigung der Pilze in Reinkultur. J. Cramer, Lehre, 1967.
- Arx J. A. von. The Genera of fungi sporulating in pure culture. Verlag von J. Cramer, 1970.
- Aspiras R. B., Allen O. N., Harris R. F. a. Chesters G. The role of microorganisms in the stabilization aggregates. «Soil Biol. a Biochem.», 1971, vol. 3, No. 1.
- Atkinson R. J. a. Robinson J. B. The application of a nutritional grouping method to soil fungi. «Can. J. Bot.», 1955, vol. 33, No. 3.
- Banno I. Studies on the sexuality of Rhodotorula. «J. Gen. Appl. Microbiol.», 1967, vol. 13, No. 2.
- Bartnicki-Garcia. Cell wall chemistry morphogenesis and taxonomy of fungi. «Ann. Rev. of Microbiol.», 1968, vol. 22.
- Benjamin R. K. The merosporangiferous Mucorales. Aliso, 1959, vol. 4, No. 4.
- Bernard N. Nouvelles espèces d'endophyte d'Orchidées. «Comp. rend. Acad. Sci.» Paris, 1905, vol. 140, No. 12.
- Bjorkman E. Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte. «Sym. bot. Uppsal», 1942, No. 6.
- Blakeslee A. Sexual Reproduction in the Mucorineae. «Ann. mycolog.», 1904, No. 4.
- Boidin J. Sur l'existence de races intersteriles chez Gloecystidium tenue. Etude morphologique et comportement nucleaire de leurs cultures. «Bull. soc. mycol. France», 1950, t. 66, n° 4.
- Bond R. D. The influence of the microflora on the physical properties of soils. «Austr. J. Soil Res.», 1964, vol. 2, No. 1.
- Brian P. W., Curtis, Jeferys E. G. Antibiotic production by fungi isolated from acid heath soils. «Proceed. of seventh Intern. Bot. Cong.». Stockholm, 1950.
- Bull A. T. Chemicl composition of widge type and mutant Aspergillus nidulan cell walls. «J. Gen. Microbiol.», 1970, vol. 63, No. 1.
- Burgeff H. Die Wurzelpilze der Orchideen, ihre Kultur und ihr Leben in der Pflanze. «G. Fischer», Jena, 1909 (цит. по Келли).
- Burgeff H. Untersuchungen über Sexualität und Parasitismus bei Mucorincen. «Botan. Abhandl.», 1924, Bd. 4, Nr. 1.
- Burges A. The downward movement of fungal spores in sandy soil. «Trans. Brit. Mycol. Soc.», 1950, vol. 33, No. 2.
- Burges A. a. Nicholas D. T. Use of soil sections in studying amount of fungal hyphae in soil. «Soil Sci.», 1961, vol. 92, No. 1.
- Burges A. a. Raw F. Soil biology. «Acad. press», London — N. Y., 1967.
- Burnett I. Fundamentals of mycology. Edward Arnold London, 1970.
- Buxton E. W. Root exudates from banana and their relationship to strains of the Fusarium causing Panama wilt. «Ann. appl. Biol.», 1962, vol. 50, No. 3.
- Cantino E. C. Physiology a. phylogeny in the water molds — a reevaluation. Quart Rev. Biol., 1955, vol. 30, No. 1.

- Cantino E. C. a. Turian G. F. Physiology a. development of lower fungi. *Ann. Rev. Microbiol.*, 1959, vol. 13, No. 1.
- Coon H. J. A microscopic method for demonstrating fungi and actinomycetes. «*Soil Sci.*», 1922, vol. 14, No. 2.
- Conrad A. C. J. *Icones fungorum*. Bd. I—VI. Leipzig und Dresden 1837—1859. (пер. по Ainsworth a. Bisby 1971).
- Curtis P. J. a. Cross B. E. Gibberellic acid. A New metabolite from the culture filtrates of *Gibberella fujikuroi*. «*Chemistry a. Industry*», 1954, No. 35.
- De Bary A. Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. «*Hofmeister's Handbuch d. physiol. Bot.*», Bd. 2, 1 Abt. Leipzig, 1866.
- Dobbs C. G. a. Hinson W. H. A widespread fungistasis in soils. «*Nature*», 1953, vol. 172, No. 2.
- Dodge B. O. Production of fertile hybrids in the ascomycete *Neurospora*. «*J. Agr. Res.*», 1928, vol. 36, No. 1.
- Drechler C. Predacious fungi. «*Biol. Rev.*», 1941, t. 16, n° 3.
- Dubosque O., Leger L. a. Tuzet O. Contribution à la connaissance des *Eccrinids*. «*Les Trichomycetes. Arch. Zool. Exp. Gen.*», 1948, t. 86, n° 1.
- Eckert J. W. a. Tsao P. H. A selective antibiotic medium for isolation of *Phytophthora* a *Pythium* from plant roots. «*Phytopath.*», 1962, vol. 52, N° 8.
- Emerson R. a. Fox D. L. γ -carotene in the sexual phase of the aquatic fungus *Allomyces*. «*Proc. Roy. Soc.*», 1940, vol. B128, No. 8.
- Falk R. Über korrosive und destruktive Holzzersetzung und ihre biologische Bedeutung. Ber. «*Deutsch.—bot. Ges.*», 1926, Bd. 44, Nr. 1.
- Farrow W. H. Tropical soil fungi. «*Mycologia*», 1954, vol. 46, No 5.
- Frank B. Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Ber. «*Deutsch. Bot. Ges.*», 1885, Nr. 3.
- Fries E. M. *Systema mycologicum*. Upsalla 1821—1832. (пер. по Ainsworth a. Bisby, 1971).
- Garper R. Die Entwicklung der *Peritheciiums* in *Sphaerotheca castagne*. Ber. «*Deutsch. Bot. Ges.*», 1895.
- Garret S. D. Ecological groups of soil fungi: «*New phytol.*», 1951, vol. 50, No. 2.
- Garret S. D. Root pathogenic fungi. Cambridge, 1970.
- Gäumann E. Die Pilze. Basel und Stuttgart, 1964.
- Gäumann E. A. a. Dodge C. W. Comparative morphology of fungi. «*McGraw-Hill Book Co.*», N. Y. 1928.
- Gäumann E. A. The fungi Hafner Publishing Co. N. Y. 1952.
- Gogala N. Rastne substance pri nekaterih mikoriznich, parazitskih in saprofit-skih glivah. «*Biol. vestn.*», 1972, vol. 20, No. 1.
- Goodwin T. W. (ed.) Chemistry and biochemistry of plant pigments. «*Acad. Press*», 1965.
- Goos R. D. Soil fungi from Costa Rica and Panama «*Mycologia*», 1960, vol. 52, No. 6.
- Goos R. D. Further observations of soil fungi in Honduras. «*Mycologia*», 1963, vol. 55, No. 2.
- Gottlieb D. a. Siminoff P. The production and role antibiotics in the soil. *Phytopath.*, 1952, vol. 42, No. 2.
- Griffin D. M. Ecology of soil fungi. London, Chapman a. Hall, 1972.
- Grossbard E. Antibiotic production by fungi on organic manures and in soil. «*J. Gen. Microbiol.*», 1952, vol. 6, No. 4.
- Hagem O. Untersuchungen über Norwegische *Mucorineen*. *Vidensk. Selck. I.* «*J. Math. Naturw. Klasse*», 1907, Nr. 7.
- Haider K. a. Martin I. P. Humic acid type phenolic polymers from *Aspergillus sydowii* culture medium. «*Soil biol. a. Biochem.*», 1970, vol. 2, No. 3.
- Hesselmann H. Studien über die Humusdecke des Nadelwaldes ihre Eigenschaften und deren Abhängigkeit vom Waldbau. *Meddel. Stat. Skogsförs.*, 1926, Bd. 22.
- Hijner J. A. a. Arditti J. Orchid mycorrhiza: vitamin production and requirements by symbionts. «*Amer. J. Bot.*», 1973, vol. 60, No. 8.

- Logg B. a. Hudson H. J. Micro-fungi on leaves of *Fagus silvatica*. «Trans. Brit. Mycol. Soc.», 1966, vol. 49, No. 2.
- Hudson H. J. The ecology of fungi on plant remains above the soil. «New Phytologist», 1968, vol. 67, No. 4.
- Lughes S. J. Conidiophores, conidia and classification. «Can. J. Bot.», 1953, vol. 31, No. 5.
- wanoff N. N. Über die Umwandlung des Harnstoffs beim Reifen der Fruchtkörper von *Licoperdon*. «Biochem. Z.», 1923, Bd. 135, Nr. 1.
- anke A. u. Holzer H. Über die Schimmelpilze des Erdbodens. «Zbl. f. Bakt.», 1929, Bd. 79.
- ensen H. L. The fungus flora of the soil. «Soil Sci.», 1931, vol. 31, No. 2.
- alianasundaram A. Antibiotic production by *F. vasinfectum* in soil. «Current Sci.», 1955, vol. 24, No. 9.
- endrik W. B. Micro-fungi in pine litter. «Nature», 1958, vol. 181, No. 432.
- irk T. K. Effects of microorganisms on lignin. «Ann. Rev. Phytopath.» 1971, vol. 9.
- reisel H. Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze. Jena, G. Fisher, 1969.
- reisel H. Pilze aus Pilzarten von *Atta insularis* in Kuba. «J. All. Microb.», 1972, vol. 12, No. 8.
- umada K. Study of the colour humic acids. «Soil Sci. a. Plant Nutrition», 1965, vol. 11, No. 4.
- üster E. Umwandlung von Microorganismen — Farbstoffen in Humusstoffe. «Ztschr. f. Pflanz. Düng. u. Bodenkunde», 1952, Bd. 57, Nr. 1.
- aaatsch W., Hoops L., Bieneck O. Über Humsäuren des Pilzes *Spicaria elegans*. «Ztschr. f. Pflanz. Düng. u. Bodenkunde», 1952, Bd. 58, Nr. 3.
- indeberg G. Ligninabbau und Phenoloxydasebildung der Bodenhymenomyceten. «Ztschr. Pflanzenernähr. Düng., Bodenkunde 1955, 69, N 1.
- ucas E. H. Tumor inhibitors in *Boletus edulis* and other *Holobasidiomycetes*. «Antib. a. Chemother.», 1957, vol. 7, No. 1.
- utrell E. S. Taxonomy of the pyrenomycetes. «Univ. Mo. Stud.», 1951, vol. 24, No. 3.
- lamoru S., Kakoto E. a. Takashi T. Microbial Toxins, «Fungal Toxins», 1971, vol. 6.
- artin J. P. a. Haider K. Microbial activity in relation to soil humus formation. «Soil Sci.», 1971, vol. 111, No. 1.
- artin G. W. Key to the families of fungi 1961 (цит. по Ainsworth a. Bisby, 1971).
- Aathur S. P. a. Paul E. A. A microbial utilization of soil humic acids. «Can. J. Microbiol.», 1967, vol. 3, No. 5.
- McCalla T. M. Microorganisms and soil structure. «Trans. Kansas Acad. Sci.», 1950, vol. 53, No. 1.
- McClintok B. Neurospora. Preliminary observations of the chromosomes of *Neurospora crassa*. «Amer. J. Bot.», 1945, vol. 32, No. 2.
- McLaren A. D. and Peterson G. H. Biochemistry of soil. N.Y., 1967.
- Micheli P. Nova plantarum genera Firenze 1729 (цит. по Ainsworth a. Bisbi).
- Miller W. N. a. Casida L. E. Evidence for muramic acid in Soil. «Can. J. Microbiol.», 1970, vol. 16, No. 3 (цит. по Rosswall, 1972).
- Möller A. Die «Pilzgarten» einiger Südamerican Ameisen. Jena, 1893.
- Mycorrhiza. Proc. of 1st North. «Amer. conf. on mycorrhiza» 1971.
- Lawaschin S. Beobachtungen über *Plasmodiophora brassicae*, «Flora», 1899, vol. 86.
- Nicolas D. P., Parkinson D., Burges N. A. Studies of fungi in a podzol. «J. Soil Sci.», 1965, vol. 16, No. 2.
- Nicholas D. P. a. Parkinson D. A. A comparasion of methods for assessing the amount of fungal mycelium in soil samples. «Pedobiologia», 1967, vol. 7, No. 1.
- Nicolls V. O. Fungi of chalk soils. «Trans. Brit. Mycol. Soc.», 1956, vol. 39, No. 1.

- Nicot J. Some characteristics of the microflora in desert sands. «The Ecology of soil fungi». Intern. Symp. Liverpool, 1960.
- Nicolaus R. A. Melanins. Paris, Hermann БЭ-2, 1968.
- Norkrans B. Cellulose and Cellulolysis. «Adv. in Appl. Microbiol.» 1967, vol. 9.
- Norstadt F. A. a. McCalla T. M. Microbially induced phytotoxicity in stubble-mulched soil. «Proc. Soil Sci. Amer.», 1968, vol. 32, No. 2.
- Nour M. A. A preliminary survey of fungi in some Sudan Soils. «Trans. Brit. Mycol. Soc.», 1956, vol. 39, No. 3.
- Odemans A. C. a. Koning C. J. Prodrome d'une flore mycologique, obtenue par la culture sur gelatin preparee de la pres de Russum, Arch. Néerland Sci., «Exact et Nat.», 1902, t. 7, n° 92.
- Okafor N. Ecology of microorganisms on chitin buried in soil. «J. Gen. Microbiol.», 1966, vol. 44, No. 3.
- Olive L. S. An unusual new heterobasidiomycete with Tilletia-like basidia. «J. Elisha Mitchell Sci. Soc.», 1968, vol. 84, No. 3.
- Orpurt P. A. a. Curtis J. T. Soil microfungi in relation to the prairie continuum in Wisconsin. «Ecology», 1957, vol. 38, No. 4.
- Parkinson D., Gray T. R., Williams S. T. Methods for studying the ecology of soil microorganisms. Oxford, Blackwell, 1971.
- Parkinson D. a. Waid J. S. «The ecology of soil fungi». Intern. Symp. Liverpool Univ. Press, 1960.
- «Persoon Ch. H. Synopsis methodica Fungorum. Paris, 1801 (цит. по Ainsworth and Bisby, 1971).
- Pistor R. Beiträge zur Kenntnis der biologischen Tätigkeit von Pilzen in Wäldbaumen. «Zbl. für Bakteriol., Parasitenkunde u. Infektionskrankh.», 1930, Bd. 80.
- Plempel M. Die Darstellung eines Kristallinen Benzoesäure—Esters der Sexualstoffe von Mucor mucedo. «Naturwiss.», 1960, Bd. 47, n° 4.
- Plotho O. V. Die Humusbildung der Microorganismen. «Ztschr., Pflanz., Düng., Bodenkunde», 1950, Bd. 51, Nr. 3.
- Pontecorvo G. a. Raper J. A. Genetic analysis without sexual reproduction by means of polyploidy in *Aspergillus nidulans*. «J. Gen. Microbiol.», 1952, No. 6.
- Pontecorvo G. Trends in genetic analysis. «Columbia Univ. Press», 1958.
- Raistrick H. The chemistry of fungi. A region of biosynthesis. «Suomen Kemistilenti», 1950, vol. 23, No. 3.
- Raper J. R. Sexual hormones in Achlya. «Bot. Gaz.», 1950, vol. 112, No. 1.
- Raper J. R. Life cycles, sexuality a. sexual mechanisms in the Fungi. «Am. Assoc. Advance Sci.». Washington D. C., 1954, No. 1.
- Reese E., Siu G. a. Levinson H. The biological degradation of soluble cellulose derivatives and its relationship to the mechanism of cellulose hydrolysis. «J. Bact.», 1950, vol. 59, No. 4.
- Robinow C. F. Observation on cell growth, mitosis and division in the fungus *Basidiobolus ranarum*. «J. Cell. Biol.», 1963, vol. 17, No. 2.
- Rosswall T. Modern methods in the study of microbiol ecology. «Bull. from Ecol. Reserch Committee NFR», 1972, vol. 17.
- Rovira A. D. Ecology of soil — borne plant pathogens. Murray, London, 1965.
- Saccardo P. A. Sylloge Fungorum omnium hucusque cognitorum. Padua, 1882—1925.
- Saksena S. B. Ecological factors governing the distribution of soil microfungi in some forest soils of Sagar. «J. Indian Bot. Soc.», 1955, vol. 34, No. 3.
- Saksena R. K. a. Sarbhoy A. K. Ecology of the soil fungi of Uttar Pradesh. «Proc. Nat. Inst. Sci.», India, 1963, vol. 29, No. 2.
- Saksena R. K., Sarbhoy A. K. Nand Krishna «Ecology of the soil fungi of Uttar Pradesh. «Proc. Nat. Inst. Sci.», India, 1967.
- Selby K. a. Meitland C. C. The cellulase of *Trichoderma viride*. Separation of component involved in the solubilisation of cotton. «Biochem. J.», 1967, vol. 104, No. 8.

- nger R. The «Agaricales» (mushrooms) in modern taxonomy, 1949, vol. 22 No. 1.
- hields L., Durell L. W. a. Sparrow A. H. Preliminary observations on radiosensitivity of algae and fungi from soils of the Nevada test situ. «Ecology», 1961, vol. 42, No. 5.
- ngleton I. R. Chromosome morphology and the chromosome cycle in the ascus of *Neurospora crassa*. «Am. J. Bot.», 1953, vol. 40, No. 3.
- arrow F. K. J. Aquatic Phycomycetes Univ. of Michigan Press, 1960.
- nidt E. L. Detection of *Aspergillus flavus* in soil by immunofluorescent staining. «Science», 1962, vol. 136, (3518), No. 7.
- arkey R. Some influences of the developments of higher plant upon the microorganisms in the soil. «Soil Sci.», 1929, vol. 27, No. 2.
- enbing L. Soil flora. Studies of the number and activity of microorganisms in woodland soils. Analys of temperate forest ecosystems. «Springer Verlag», 1970.
- ork R. a. Alexopoulos C. J. Deoxyribonucleic acid of fungi. «Bacteriol. Rev.», 1970, vol. 34, No. 2.
- abramanian C. V. Spore tips in the classification of the Hyphomycetes. «Mycopat. et mycol. appl.», 1965, vol. 26, No. 4.
- albot P. H. B. Principles of Fungal Taxonomy. Macmillan Press. Glasgow, 1971.
- hornton R. H. Fungi occurring in mixed oakwood and heath soil profiles. «Brit. Mycol. Soc.», 1956, vol. 39, No. 4.
- monin M. Interaction of higher plants and soil microorganisms. «Soil Sci.», 1941, vol. 52, No. 4.
- resner H. D., Backus M. P. a. Curtis I. T. Soil microfungi in relation to the hardwood forest continuum in southern Wisconsin. «Mycologia», 1954, vol. 46, No. 3.
- sa o P. H. Selective media for isolation of pathogenic fungi. «Ann. Rev. Phytopath.» 1970, vol. 8.
- ubaki K. Studies on the Japanese hyphomycetes. «J. Hattori Bot. Lab.», 1958, vol. 20, No. 2.
- ulasne L. R. Fungi hypogali. Paris, 1851 (цит. по Курсанову, 1940).
- urel F. L. M. Saprophytic development of the flax rust *Melampsora lini*, race No. 3. «Can. J. Bot.», 1969, vol. 47, No. 4.
- aksman S. A. Soil fungi and their activities. «Soil Sci.», 1916, vol. 2, No. 2.
- aksman S. A. Is there any fungus flora of the soil? «Soil Sci.», 1917, vol. 3, No. 6.
- aksman S. A. Soil microbiology. N. Y. Wiley, London Chapman Hall, 1952.
- aksman S. a. Iyer K. Contribution to our knowledge of the chemical nature and origin of humus. «Soil Sci.», 1932, vol. 34, No. 1.
- arcup J. H. The ecology of soil fungi. «Trans. Brit. mycol. Soc.», 1951, vol. 34, No. 3.
- arcup J. H. Isolation of fungi from hyphae present in soil. «Nature», 1955, vol. 175, No. 4465.
- eber N. A. Gardening Ants, The Attines. Memoirs N 92. «American Philosophical Soc.». Philadelphia, 1972.
- ehler H. E. Microbial toxins in plant disease. «Ann. Rev. Microbiol.», 1963, vol. 17.
- hittaker R. H. New concepts of kingdoms of organisms. «Science», vol. 163, 1969.
- Williams P. G., Scott K. J. a. Kuhl J. L. Vegetative growth of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in vitro. «Phytopath.», 1966, vol. 56, No. 10.
- inogradski S. Etudes sur la microbiologie du sol. Sur la méthode. «Ann. Inst. Pasteur.», 1925, vol. 39, No. 3.
- oronin M. S. Über Sclerotinia Krankheit der Vaccinienbeeren. «Mem. Acad. St. Petersburg», 1886, Bd. 36.
- right J. M. The production of antibiotics in soil. «Ann. Appl. Biol.», 1955, vol. 43, No. 2.
- oof W. Zur Kenntnis der Infektionskrankheiten niederen. Tiere und Pflanzen 1888.

Оглавление

Введение	3
Исторический очерк	5

Часть I. ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О ГРИБАХ

<i>Глава 1. Основные черты строения грибов</i>	12
Основные структуры грибной клетки	13
Деление ядра	19
Гетерокариозис у грибов	23
Строение грибного мицелия	24
<i>Глава 2. Способы размножения грибов</i>	29
Вегетативное размножение	29
Бесполое размножение	29
Половое размножение	36
Парасексуальный цикл	41
Понятие о циклах развития и смене ядерных фаз	42
Прорастание спор грибов	43
<i>Глава 3. Основные систематические группы грибов</i>	45
Класс Chytridiomycetes	50
Класс Oomycetes	52
Класс Zygomycetes	56
Класс Ascomycetes	59
Класс Basidiomycetes	73
Класс Deuteromycetes (Fungi imperfecti)	88

Часть II. ЭКОЛОГИЯ ПОЧВЕННЫХ ГРИБОВ

<i>Глава 4. Общие сведения по экологии грибов</i>	94
Положение грибов в экосистеме и экологические группы грибов	94
Зависимость почвенных грибов от различных факторов внешней среды	102
<i>Глава 5. Взаимоотношение почвенных грибов с другими организмами</i>	118
Грибы прикорневой зоны растений	119
Грибы-микоризообразователи	122
Грибы-хищники	129
Взаимоотношения почвенных грибов с насекомыми	132
Взаимоотношение грибов с другими микроорганизмами	134
<i>Глава 6. Методы изучения почвенных грибов</i>	136
Выделение грибов из почвы с учетом экологических групп	136
Определение количества и биомассы грибов в почве	140