

лоїдному міцелії розвиваються пікноспори і ецидіоспори, а на дикаріонтичному — уредоспори і телейтоспори. Телейтоспори при проростанні дають фрагмобазидії і базидіоспори.

Види, які мають усі п'ять типів спороношення, називають *повноцикловими*, а відповідний цикл розвитку — *макроциклом*. У інших видів можуть випадати уредоспори чи телейтоспори з базидіоспорами або інший тип спороношення. Такі види називаються *неповноцикловими*, а цикл розвитку — *мікроциклом*. Мікроциклічні види історично виникли від макроциклічних. Одні види іржастих грибів весь цикл розвитку проводять на одній рослині-хазяїні. Це *одноживильні* гриби. У *двоживильних* видів, крім основного хазяїна, є ще проміжний. На проміжному хазяїні розвиваються ецидіоспори, пікноспори, а на основному — уредо- і телейтоспори. Достигаючи, спороношення розривають покривні тканини рослини і лише зрідка залишаються прикритими епідермісом чи кутикулою. На вегетативних органах уражених рослин утворюються «іржасті» плями, часто уражені частини гіпертрофуються і деформуються.

Повний цикл розвитку (макроцикл) добре вивчений у двоживильного гриба *пукцинії злакової* (*Puccinia graminis*, рис. 67) — збудника хвороби хлібної лінійної іржі. Навесні в листках барбарису чи магонії розвивається гаплоїдний міцелій цього гриба з одноядерних клітин. На верхньому боці листків утворюється особливий вид спороношення глечикоподібної форми — *пикніди*, або *спермогонії*, в порожнині яких з конідієносців відчленовуються дрібні одноядерні гаплоїдні конідії, які називаються *пикноспорами* або *спермаціями*. Вони виходять з пикніди разом з слизистою пахучою речовиною, яка приваблює комах, що переносять спори. Пікноспори самостійно не здатні викликати інфекцію. З нижнього боку листків у вигляді клубочків гаплоїдних гіф закладаються *ецидії*. В базальній частині ецидія, очевидно, внаслідок соматичної копуляції гаплоїдних гіф відбувається дикаріонізація гіф, які відчленовують материнські клітини двоядерних спор — *ецидіоспор*. Маса ецидіоспор зовні оточена особливою оболонкою з одного шару клітин з дуже потовщеними стінками — *перидієм*. Зрілі ецидії мають форму вазочок, з них випадають ецидіоспори і розносяться течією повітря. Відкриті ецидії найчастіше розміщені яскраво іржастими групами. Звичайно, ецидіоспори розвиваються в другій половині весни і здатні заражати півхи і стебла злаків. Із ецидіоспор на злакові розвивається дикаріонтичний міцелій, на якому протягом літа кілька разів (5—6) утворюються під епідермісом купки літні спори — *уредоспори* — одноклітинні, двоядерні, на ніжках клітини. Під тиском уредоспор епідерміс

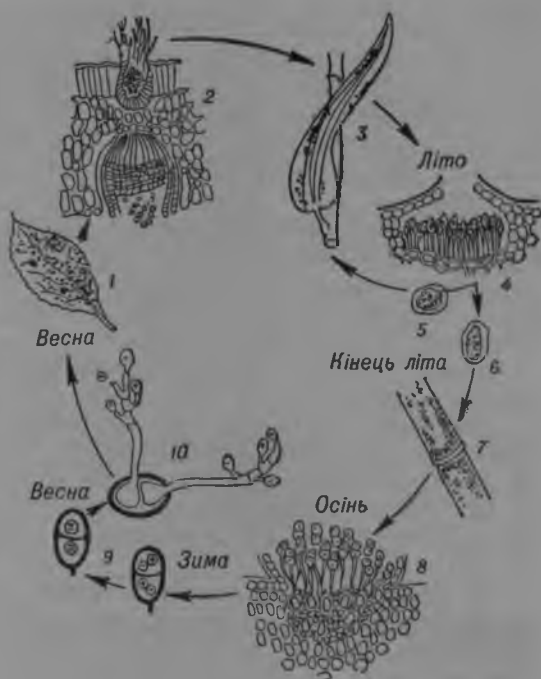


Рис. 67. Пукцинія злакова. Цикл розвитку: 1 — листок барбарису; 2 — розріз через листок барбарису з пикнідами; 3 — фаза червоної іржі (листок пшениці); 4 — зріз листка пшениці; 5 — уредоспора; 6 — телейтоспора; 7 — фаза бурої іржі (стебло пшениці); 8 — зріз стебла пшениці; 9 — телейтоспора; 10 — базидій і базидіоспори.

розривається, і вони розносяться течіями повітря, заражаючи все нові рослини. Наприкінці літа на цьому ж дикаріонтичному міцелії розвивається нове спороношення — зимові спори, або *телейтоспори*. Кожна телейтоспора складається з двох двоядерних клітин, вкритих темно-бурою оболонкою, має ніжку. Телейтоспори мають значення спочиваючих спор, перезимовують у ґрунті і проростають навесні. Перед проростанням відбувається каріогамія, а потім редукційний поділ диплоїдних ядер і розвивається чотириклітинна фрагмобазидія і гаплоїдні базидіоспори. Базидіоспори розносяться вітром і заражають листки барбарису чи магонії.

Є відомості, що на півдні цикл розвитку пукцинії злакової проходить без проміжного хазяїна. У цьому випадку уредоспори перезимовують і навесні можуть заражати злакові рослини.

Іржасті гриби гетероталічні. Дикаріонізація міцелія, утворення ецидіоспор можливі тільки тоді, коли листок уражають кілька базидіоспор і розвиваються гаплоїдні гіфи протилежних знаків. Пікноспори, хоч і не здатні до самостійної інфекції, проте, як з'ясувалось, мають певне значення в дикаріонізації міцелія. Перш за все вони потенціально гетероталічні. При переносі комахами пікноспор одного знака в пікніді міцелія протилежного знака створюються передумови для розвитку клітин з дикаріонами і ецидіоспор.

В циклі розвитку іржастих грибів, подібно до сажкових, відбувається чергування ядерних фаз. Гаплоїдна фаза представлена базидіоспорами гаплоїдним міцелієм, пікнідами і зачатками ецидій; дикаріонтична фаза — ецидіоспорами, дикаріонтичним міцелієм, уредоспорами і телейтоспорами; диплоїдна — телейтоспорами після каріогамії до мейозу.

Цикл розвитку в інших видів може значно відрізнятись від щойно описаного внаслідок відсутності тих чи інших типів спороношень. Різноманітність циклів розвитку іржастих грибів показує таблиця.

Типи циклів розвитку іржастих грибів

Тип циклу	Стадії спороношення					Види
	базидіоспори	пікноспори	ецидіоспори	уредоспори	телейтоспори	
Повний (макроцикл)	+	+	+	+	+	<i>Puccinia graminis</i> , <i>P. triticea</i>
Неповний (мікроцикл)	+	+	—	+	+	<i>Triphragmidium ulmariae</i>
—»—	+	—	—	—	+	<i>Puccinia malvacearum</i>
—»—	+	+	+	—	+	<i>Uromyces</i> , <i>Gymnosporangium</i>
—»—	+	+	+	—	—	<i>Endophyllum sempervivi</i>

Порядок ділять на дві родини: пукцинієві і мелампсорові.

Грибам родини пукцинієвих (*Pucciniaceae*) властиві такі ознаки, як типова будова ецидія з перидієм, розвиток телейтоспор переважно на самостійних ніжках, рідше в ланцюжках чи головках.

Найбільш поширені роди: пукцинія, уроміцес, фрагмідій, гімносрангій.

Пукцинія (*Puccinia*) об'єднує близько 1800 видів одно- і двоядерних паразитів вищих рослин. Телейтоспори двоклітинні. Пукцинія злакова (*P. graminis*) паразитує на 50 видах злаків, є збірним видом, представлений численними спеціальними формами (*forma speciales*, скорочено *sp.*) і расами (близько 300 рас). Спеціальні форми здатні паразитувати т

ки на певних видах злаків. Можна для прикладу вказати на *f. sp. tritici* (на пшениці), *f. sp. secalis* (на житі), *f. sp. avenae* (на вівсі), *f. sp. poae* (на тонконозі) та ін.

Біологічні раси, або біотиби, пристосовані до паразитизму на певних сортах чи групах сортів, тобто є вузько фізіологічно спеціалізованими. З інших видів пукцинії можна назвати такі: *пукцинія колоскова* (*P. glumarum*) — збудник жовтої іржі на пшениці. Має ряд спеціалізованих рас, проміжний хазяїн не виявлений. *Пукцинія пшениці* (*P. triticea*) — збудник бурої іржі на пшениці. Відомо 100 рас цього гриба. Ецидіальна стадія пов'язана з видами рутвиці. Пошкоджує також дикорослі злаки (стоколос покрівельний, егілопс циліндричний та ін.), які є небезпечними резервуарами інфекції. *П. розсіяна* (*P. dispersa*) паразитує на житі. Ецидіальна стадія пов'язана з видами воловика і кривоцвіту. *Пукцинія незвичайна* (*P. anomala*) — збудник карликової іржі ячменю. Ецидіальна стадія пов'язана з видами рясткі. *П. корононосна* (*P. coronifera*) — збудник корончатої іржі вівса. Ецидіальну стадію має на жостері. *П. соняшникова* (*P. helianthi*) — одноживильний гриб, паразитує на соняшнику. Біологію та цикл розвитку цього паразита дослідив відомий вітчизняний міколог М. С. Воронін. На кукурудзі і кислиці зустрічається *п. кукурудзяна* (*P. majalis*), на смородині — *п. смородинна* (*P. ribis*). Для *п. аристової* (*P. aristidae*) наводять близько 100 видів проміжних хазяїнів ецидіальної стадії. Іржу на мальвових викликає *P. malvacearum* — неповноцикловий гриб, у якого немає ецидіоспор і уредоспор.

Види роду *Уроміцес* (*Uromyces*, близько 550) характеризуються одноклітинними телейтоспорами. Одноживильні (*у. буряковий* — *U. betae*) і двоживильні види (*у. гороховий* — *U. pisi*).

Види роду *Фрагмідій* (*Phragmidium*) паразитують на розоцвітих, одноживильні; мають кількаклітинні телейтоспори. На малині зустрічається *фрагмідій малиновий* (*Ph. rubi-idaei*), на трояндах — *ф. горбкуватий* (*Ph. tuberculatum*).

Види роду *Гімноспораангій* (*Gymnosporangium*) є двоживильними неповноцикловими (відсутнє уредоспороношення) паразитами вищих рослин. Ецидіальна стадія розвивається на груші, глоді, горобині. Телейтоспори на ялівцях. Міцелій зимує в гілках. В УРСР трапляється *гімноспораангій козацький* (*L. sabinae*) на груші і ялівці козацькому.

Родина *мелампсорових* (*Melampsoraceae*) об'єднує гриби, що мають телейтоспори без ніжок, які у більшості розвиваються в міжклітинниках субепідермально чи субкутикулярно і з'єднані у кірочки або ланцюжки. Переважно різноживильні види. Зустрічаються на хвойних (ецидіальне спороношення), на різних квіткових рослинах. Представниками можуть бути мелампсора, кронарцій.

Види роду *мелампсора* (*Melampsora*) характеризуються зануреними під епідермісом чи кутикулою одноклітинними телейтоспорами, щільно зрощеними між собою бічними стінками. На території УРСР часто трапляється одноживильний паразит на льоні — *M. lini*, двоживильний на цибулі і тополі — *M. allii-populina*, на цибулі і вербі — *M. allii-salicis albae*.

Види роду *кронарцій* (*Cronartium*) мають одноклітинні телейтоспори, з'єднані між собою в циліндричні чи волосковидні колонки. На сосні кедровій і веймутовій, смородині паразитує *кронарцій смородини* (*C. ribicola*), на сосні і дубі — *к. дубовий* (*C. quercuum*).

Іржасті гриби завдають великої шкоди сільському господарству. Втрати зерна в світовому масштабі від них становлять кілька мільярдів карбованців на рік. У боротьбі з цими грибами велике значення мають високий рівень агротехніки, посів стійких проти іржі селекційних сортів, знищення проміжних хазяїнів (барбарису, жостеру, крушини та ін.). Проти бурої

стебловій іржі (*Puccinia triticina*) та інших видів застосовують обпилювання посівів сірчаними препаратами.

Фрагмобазидіоміцетні гриби філогенетично пов'язані з найпростішими голобазидіоміцетами, від яких вони відокремились дуже давно. Найпростішими серед них є гриби з плодовими тілами. Сажкові та іржасті гриби, очевидно, виникли від аурикуляріальних. У зв'язку з пристосуванням до паразитичного життя вони втратили плодові тіла і виробили спеціалізовані форми спороношення. Еволюція сажкових та іржастих грибів відбувалася в напрямі пристосування до рослин-хазяїнів, виникнення численних фізіологічних спеціальних форм і рас. В наш час у цих грибів спостерігаються інтенсивні процеси видоутворення — формування нових, часом дуже агресивних форм і рас.

ГРИВИ НЕЗАВЕРШЕНІ (*Fungi imperfecti*)

Штучна група грибів, об'єднує понад 25 000 видів. Мають багатоклітинний міцелій, тому їх зараховують до вищих грибів, проте у них немає ні органів статевого розмноження, ні асків, ні базидій. Розмножуються конідіями, які бувають дуже різноманітної будови. Звичайно до незавершених грибів зараховують конідійні стадії багатьох грибів, переважно сумчастих, а також гриби, що втратили статеве спороношення або ж останні для них ще не виявлені чи є дуже нерегулярними. У міру вивчення окремих видів і відкриття відповідних статевих спороношень їх вміщують у класи сумчастих чи базидіальних грибів. Наприклад, відомий представник клавіціпітальних грибів *Claviceps purpurea*, у якого спершу була відкрита тільки конідійна стадія, називався *Sphacelia segetum* і був віднесений до незавершених грибів. Пізніше відкрили аскову стадію цього гриба, і було встановлено його місце в системі. Частина незавершених грибів представлена як стерильний міцелій (група *Micelia sterilis*) або клітини, що брунькуються.

Крім конідій, чимало видів утворюють пікніди, в яких розвиваються слизисті спори — пікноспори, що переносяться комахами.

Класифікують незавершені гриби на підставі розміщення і будови конідієносіців, споровмістищ, кольору спор і міцелія, будови конідій та ін. Сучасні системи цих грибів ґрунтуються переважно на працях італійського міколога П. А. Саккардо (1899) і вітчизняного міколога А. А. Потебні (1908). Останній встановив генетичні зв'язки між незавершеними грибами і аскоміцетами.

Незавершені гриби поділяють на 3—5 порядків. Ми розглянемо (за системою Саккардо) порядки гіфоміцетальні, меланконіальні і сферопсидальні.

Порядок гіфоміцетальні, або моніляльні (*Hyphomycetales, Monillales*)

Об'єднує велику кількість сапрофітних і паразитичних видів. Конідієносії прості або розгалужені, поодинокі або з'єднані в пучки, так звані коремії, або рихлі лежа. До порядку належать такі роди, як фузарій, вертицил, монілія, кладоспорій та ін.

Фузарій (*Fusarium*) — великий і поліморфний рід з дуже мінливими конідієносіцями і конідіями. Конідієносії нитчасті, прості або розгалужені. Конідії кількох типів: *макроконідії* і *мікроконідії*. Макроконідії — довгасті і серповидні, з перегородками. Мікроконідії звичайно без перегородок. Спори переносяться комахами. Види фузарія поширені на рослинах, рослинних рештках, в ґрунті і воді. Багато з них викликають хво-

роби рослин — фузаріоз, які проявляються як в'янення, коренева гниль, закупорка судин, плямистість та ін. Часто спричинюють значні втрати врожаю бавовнику, картоплі, тютюну, загибель сіянців деревних порід та ін.

Фузарій сніжний (*F. nivale*) — збудник плісені снігової на озимих, *ф. рожевий* (*F. roseum*) спричинює явище «п'яного хліба», *ф. злаковий* (*F. graminearum*) викликає гниль коренів і стебла, червону плісень початків кукурудзи. Окремі види фузарія токсичні і патогенні для тварин. Грунтові види цього гриба часто уражають кореневу шийку багатьох рослин.

Вертицил (*Verticillium*) характерний кільчасто розгалуженими конідіеносцями. Розвиваючись у судинах картоплі, бавовнику та інших, спричинює хворобу вилт — в'янення рослин.

Види роду монілія (*Monilia*) — конідійні стадії склеротинії. Збудники плодової гнилі яблук та груш — монілія плодова (*M. fructigena*), сірої гнилі кісточкових — *м. сіра* (*M. cinerea*). *Monilia sitophila*, завдяки активності пектолітичних ферментів, може перетворювати рисову солому в матеріал, придатний для виготовлення паперу.

Види класу спорія (*Cladosporium*) ведуть сапрофітний і паразитичний спосіб життя. Чорно-оливкову плісень на злаках часто утворює *C. herbarum*; на огірках трапляється *C. cucumerinum*.

Порядок меланконіальні (*Melanconiales*)

У представників цього порядку конідіеносці розташовані щільним шаром на більш або менш розвинутій стромі. Представником порядку може бути глеоспорій (*Gloeosporium*), види якого спричинюють хворобу рослин — антракноз (на квасолі, кавунах, винограді). На заражених органах, особливо на плодах, виникають округлі вдавнені виразки, тканина навколо яких загниває і стає гіркою. Гірку гниль плодів яблунь і груш викликає *G. fructigenum*, на льоні зустрічається *G. lini*.

Порядок сферопсидальні (*Sphaeropsidales*)

Об'єднує гриби, що мають темного чи світлого забарвлення пікніди, в яких містяться конідіеносці. Сюди належать численні сапрофіти і паразити. Серед останніх багато збудників плямистостей із родів септорія, філостикта, фома та ін. Більшість сферопсидальних є конідійними стадіями піреноміцетів.

Види септорії (*Septoria*, понад 1000 видів) паразитують на листі вищих рослин. *Септорія груші* (*S. piricola*) зустрічається на листках груш, *с. каштана* (*S. aesculi*) — кінського каштана, *с. пшениці* (*S. tritici*) — пшениці.

Численні види родів *Phoma*, *Ascochyta*, *Phyllosticta* паразитують на різних трав'янистих і деревних рослинах.

Незавершені гриби, які не мають жодних типів спор, об'єднують в окрему групу *Mycelia sterilis*. Представником цієї групи є рід ризоктонія (*Rhizoctonia*), види якого розвивають стерильний паразитуючий міцелій на картоплі, капусті, тютюні та інших рослинах і є збудниками хвороби ризоктоніоз.

Незавершені гриби мають поліфілетичне походження. Вони виникли із різних груп вищих грибів, переважно аскоміцетів, у яких, в зв'язку з регресом і втратою статевого процесу, конідійні форми набули фізіологічної і морфологічної самостійності.

Незавершені гриби дуже поширені в природі і зустрічаються в ґрунті, у прісній і морській воді як сапрофіти і численні паразити рослин, тварин

і навіть людини. Останні завдають великої шкоди сільському і лісовому господарству. Найбільше значення в боротьбі з паразитичними видами в господарстві мають запобіжні заходи — високий рівень агротехніки, добір незараженого посівного і садивного матеріалів, сівозміни, санітарні заходи в лісівництві тощо. Для знищення паразитичних незавершених грибів застосовують різні фунгіциди.

ПОХОДЖЕННЯ ТА ОСНОВНІ НАПРЯМКИ ЕВОЛЮЦІЇ ГРИБНИХ ОРГАНІЗМІВ

Гриби — давні рослини. Викопні рештки фікоміцетів знайдено у відкладах силурійського періоду, аскоміцетів — у відкладах карбону, базидіоміцетів — у трохи молодших відкладах.

Про походження й еволюцію грибів учені висловлюють різноманітні, часто цілком суперечливі думки. Одні вважають, що гриби розвинулися з водоростей внаслідок втрати ними хлорофілу, інші доводять, що вони відокремилися на ранній стадії від нижчих безхлорофільних організмів і розвинулися як самостійний безхлорофільний стовбур органічного світу. Одні вчені дотримуються думки про монофілетичне походження грибів від водоростей чи давніх безбарвних організмів, інші визнають їх поліфілетичне походження, вважаючи, що різні групи грибів походять від різних предкових форм. Існують великі розбіжності відносно передбачуваних предків грибів. Дехто вважає предками грибів зелені, різноджгутикові, червоні водорості або давні безхлорофільні амебоїдні чи джгутикові організми.

Спроби виводити гриби з зелених водоростей ґрунтуються на зовнішній подібності вегетативних і репродуктивних органів деяких фікоміцетів і нитчастих водоростей. Цю гіпотезу не можна вважати обґрунтованою, бо гриби і зелені водорості помітно відрізняються будовою і положенням джгутиків, характером обміну речовин (у грибів відсутній крохмаль).

Найближче до предкових форм — давніх безбарвних організмів стоять архіміцети, які первинно зберегли просту організацію (безміцелярність, зачатковий міцелій).

Від архіміцетів могли різними шляхами розвинутихся фікоміцети. Одні вчені припускають можливе походження дводжгутикових фікоміцетів від нижчих одноклітинних різноджгутикових водоростей, у яких схожі джгутиковий апарат, склад оболонки, а також відсутній крохмаль, другі виводять порядки сапролегніальні — пероноспоральні від давніх безбарвних джгутикових. Щодо походження великої групи нижчих грибів — зигоміцетів — висловлюють різні погляди. Їх виводять або з кон'югат (стара гіпотеза), або з ооміцетів чи архіміцетів (хітридіальних). Більш обґрунтованою є гіпотеза про філогенетичні зв'язки зигоміцетів з тими архіміцетами, у яких відомий гологамний статевий процес.

За наявності джгутикового апарату або за його відсутністю серед нижчих грибів можна виділити кілька основних груп, які тлумачать як незалежні стовбури еволюції грибів (Д. К. Зеров, М. Я. Зерова). Це хітридієві, дводжгутикові фікоміцети та зигоміцети.

Найпростіші нижчі гриби пов'язані з водним середовищем, де вони виникли і розвинулись. Водний період розвитку грибів був дуже тривалим. Найвищого розвитку досягли серед нижчих грибів зигоміцети, які виробили певні риси будови і розмноження відповідно до наземно-повітряних умов (зигогамія, спорангієспори, конідії та ін.). Перехід від водного середовища до наземного життя був переламним періодом в еволюції грибів. Цей процес став причиною пристосування до зовсім нових умов, появи нових ознак будови і способів розмноження. Від зигоміцетів виникли найпростіші аскові гриби — протаскальні, а далі — сумчасті з плодовими тілами — плек-

таскальні. Від примітивних форм типу сучасних протаскальних і плектаскальних розвинулися більш високоорганізовані порядки аскоміцетів.

Базидіоміцети виявляють тісні філогенетичні зв'язки з аскоміцетами. Ці два класи філогенетично поєднують гомологічні стадії розвитку статевого спорошення (аски, базидії), а також спільні риси будови міцелію. У базидіальних грибів зовсім немає статевих органів, а статевий процес має форму злиття двох вегетативних клітин. Одні вчені вважають, що це є наслідком редукції статевих органів, яка частково є і в багатьох аскоміцетів, інші доводять первинність примітивного статевого процесу у базидіоміцетів. Прихильники першого погляду виводять базидіальні гриби від аскоміцетів типу пециціальних, а прихильники другого вважають, що дві групи вищих грибів — аскові і базидіальні — відокремилися на ранніх стадіях внаслідок диференціації зародкового спорангія або примітивного аска. В основі філогенетичного дерева базидіоміцетів слід поставити порядки тремелальних і нижчих афілофоральних, які характеризуються багатьма примітивними ознаками. Від примітивних форм базидіоміцетів виникли групи із складними плодовими тілами. Від форм, близьких до тремелальних, у яких базидії поділені косими і поперечними перегородками, могли розвинути аурикуляріальні гриби, а від форм, близьких до аурикуляріальних, — сажкові й іржасті гриби як дві самостійні гілки еволюції.

Еволюція аскоміцетів і базидіоміцетів відбувалася багатьма рядами, в кожному з яких виявились тенденції прогресивного чи регресивного розвитку відповідно до сапрофітного чи паразитичного життя. Важливим і переломним періодом в еволюції грибів в наземно-повітряних умовах був період, пов'язаний з бурхливим розвитком покритонасінних рослин, які дуже збагатили ґрунтове середовище органічними речовинами і самі стали місцем оселення багатьох грибів. Нові умови безперечно стимулювали еволюційний розвиток грибів, викликали появу та розвиток нових видів, спеціалізованих форм і рас паразитичних грибів. Саме в той період формувалися такі спеціалізовані паразити, як борошнесторосяні, іржасті, сажкові гриби та ін. Спеціалізовані паразити добре пристосовані до покритонасінних і в своєму розвитку ідуть слідом за ними (збіг циклів розвитку, диференціація на фізіологічні раси). Ферментний апарат грибів набув у процесі еволюції великої різноманітності і пластичності. Тривалий період історичного розвитку грибів, їх пластичність, залежність від едафічних і кліматичних факторів, а також здатність до паразитичного життя були тими факторами, які вплинули на виникнення різних, чітко відособлених напрямів еволюційного розвитку грибів, з тенденціями прогресивними чи регресивними. Цим треба, мабуть, пояснити існування на землі форм грибів первинно

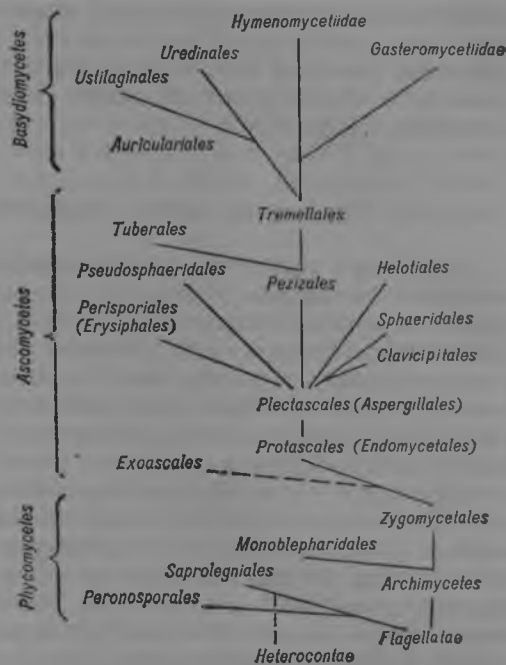


Рис. 68. Схема філогенії грибів (спрощена).

архаїчних, високоорганізованих і вторинно спрощених. Подібно до покритонасінних, гриби перебувають на стадії посиленого видоутворення. Еволюційний розвиток грибів тісно пов'язаний з еволюційним розвитком покритонасінних і залежить від нього. Наводимо схему (дещо спрощену) філогенії грибів (рис. 68).

ЕКОЛОГІЯ І ПОШИРЕННЯ ГРИБІВ

Розвиток і поширення грибів у природі обумовлюються багатьма екологічними факторами. Найважливіше значення мають хімічний склад субстрату, волога, температура, кислотність середовища, ступінь аерації. На вологих лісових ґрунтах, в яких звичайно багато органічних речовин у вигляді опаду деревних рослин, розвивається дуже рясна мікофлора. Розвиток грибів у лісах пояснюється ще й їх симбіотичними зв'язками з коренями деревних рослин (мікориза). Гриби-сапрофіти ростуть переважно на різних органічних субстратах і не дуже вибагливі до їх хімічного складу. Однак серед сапрофітів є більш-менш спеціалізовані групи. *Капрофільні* гриби селяться на гною і екскрементах тварин (деякі мукоральні, незавершені гриби, аскоміцети і базидіоміцети), *лігнофільні* — на пнях, сухих гілках дерев, обробленій деревині (афілофоральні, деякі пластинчасті гриби), *кератинофільні* — на копитах, волоссі, пір'ї, рогах тварин. Серед численних паразитичних грибів є форми мало- і вузькоспеціалізовані. Дуже багато вузькоспеціалізованих форм і рас утворили облігатні паразити (іржасті, сажкові гриби). Поширення грибів-паразитів тісно пов'язане з поширенням рослин-хазяїнів.

Проростання спор, ріст міцелія, утворення плодових тіл грибів проходить за певних температурних умов. Для більшості грибів температурний оптимум дорівнює 20—30° С, максимум 35—40° С, мінімум — вище 0°. Багато грибів переносять значні коливання температури. Особливо цим характеризуються спори і плодові тіла. Наприклад, спори порошистої сажки ще зберігають життєздатність при 104—128° С, а висушені спори мукорових грибів, аскоміцетів — при 190—253° протягом трьох тижнів. Плодові тіла трутових грибів добре переносять вплив зимових температур — 25—40° С. Грибниця дереворуйнівних грибів здатна переносити суху температуру 100° С.

За відношенням до температури можна виділити групи *холодостійких* і *термофільних* грибів. Холодостійкі гриби ростуть і розвиваються при відносно низьких температурах. До них належать деякі плісєневі гриби із роду *Penicillium*, які витримують —1, —4° С і розвиваються в камерах холодильників, у зерносховищах взимку. Холодостійкими є також так звані зимові гриби, що утворюють пізно восени, а іноді і взимку плодові тіла (*Collybia velutines*, *Pleurotus ostreatus* і ін.). В Антарктиді на землі серед мохів знайдено кілька видів базидіоміцетів (*Omphalina*, *Galerina*). На Шпіцбергені знайдено близько 100 видів грибів. В холодній воді добре ростуть види сапролегнії, ахлії.

Термофільні гриби розвиваються при 40—50° С і більше (*Aspergillus fumigatus*, *Mucor michei*, *Thermoascus aurantiacus* та ін.).

За відношенням до вологи переважну більшість наземних грибів слід віднести до *мезофітів*. Відомо, що плодові тіла шапкових грибів масово з'являються в теплу дощову погоду. Розвиток і поширення нижчих плісєневих грибів пов'язані з водою або з надмірною її кількістю у субстраті і повітрі. Поширення багатьох грибних інфекцій найчастіше буває в роки з великою кількістю літніх опадів або в вологі періоди року. Надмірна волога часто затримує розвиток гриба, бо в субстраті в цей час не вистачає

кисню. З цієї причини під час сплаву деревини дереворуйнівні гриби швидко гинуть.

Екологічна група *ксерофітних* грибів має здатність рости на відносно сухих субстратах. Порівняно стійкими проти висушування є аспергіли. Менш вимогливі до вологості ґрунту види мухоморів і лактарію, які розвивають плодові тіла при 11—12% вмісту води у ґрунті. В пустинях і сухих степах поширені види гастероміцетів, наприклад *батарея Стевенова* (*Battarea stevenii*). На деревині з 17—20% води від свіжої ваги розвиваються види схізофіла, ксиларії.

Реакція середовища впливає на розвиток спороношення грибів, надходження поживних речовин, активність ферментів, утворення пігментів тощо. Оптимальний розвиток міцелію і проростання спор відбувається при слабкокислій реакції середовища (рН 5,0—6,0). На торфових субстратах, де кислотність середовища досить висока, поширюються мікроскопічні ацидофільні гриби (*Torula convolvulata*, *Trichoderma lignorum*, *Penicillium thamii* і ін.). В лужних ґрунтах розвиваються види фузарію, пилі, тифулі і ін.

Світло по-різному впливає на розвиток грибів. Більшість грибів краще розвивається при розсіяному світлі і навіть в темряві (домовий гриб, шампінйон). Деякі трутові гриби в темряві не утворюють плодових тіл або вони виростають деформованими. Найбільш активно діють на ріст грибів ультрафіолетові промені. При тривалій дії (понад 25 хв) вони пригнічують розвиток грибици дереворуйнівних грибів. Ультрафіолетові промені помітно впливають на появу спороношень, зокрема статевих у аскоміцетів і незавершених грибів. З їх допомогою вдалося одержати статеві стадії і визначити систематичне положення ряду незавершених грибів (праці Стевенса). Світло впливає на темпи звільнення спор із плодових тіл аскоміцетів. Деякі види звільняють спори в денні часи, а інші — в нічні. Виявлено вплив світла на утворення конідій у пероноспори: на безперервному світлі конідій утворюється дуже мало.

Гриби дуже стійкі проти впливу радіоактивних променів. Наприклад, критична доза радіації для дріжджових грибів дорівнює 30 000 рентген. Гриби здатні акумулювати радіоактивні речовини (стронцій, цезій, уран і ін.).

До несприятливих умов гриби пристосовуються утворенням дуже стійких спочиваючих стадій — склероціїв, хламідоспор, сажкових спор, телеїтоспор.

У природі гриби поширюються за допомогою спор і грибици. Грибам властива висока енергія спороутворення.

Шампінйон за дві доби утворює до 2 млрд. спор, а плодове тіло трутовика лускатого — до 10 млрд. спор щорічно. Спори відокремлюються від органів, які їх утворили, пасивно або активно. Залежно від способу розповсюдження спор гриби поділяють на гідрохорні, анемохорні, зоохорні. У гідрохорних грибів, які живуть переважно у воді, наприклад, сапролегніальні, спори пристосовані до пересування у воді (зооспори). Тимчасові потоки води часто разносять спори різних грибів, в тому числі паразитичних, дощовиків тощо. У анемохорних грибів спори розповсюджуються повітряними течіями на значні віддалі. Спори різних грибів уловлювали на висоті 1,6 км і більше й на віддалі понад 600 км від місць зростання грибів. Спори цих грибів мають різні пристосування, які полегшують поширення їх вітром (сухі спори, війки на поверхні, відкладання олії в спорах тощо). Не виключена можливість міжконтинентального розповсюдження спор повітряними течіями через моря і океани.

Спори зоохорних грибів розповсюджуються за допомогою комах чи інших тварин, які переносять їх на поверхні свого тіла або в шлунках.

Спори деяких грибів, що пройшли через шлунок тварин, проростають краще. Ці гриби мають різні пристосування, які приваблюють комах або інших тварин (м'ясисті плодові тіла, запах, солодкі виділення, слизисті спори та ін.). Комахи розносять спори веселки, конідії клавіцепса, пікноспори пукцинії. Тварини розносять спори гнійовиків, тубера та ін.

Осмотичні механізми активного викидання спор — а в т о х о р і я спостерігаються у багатьох аскоміцетів, базидіальних і інших грибів. Аскоспори і базидіоспори завдяки цьому механізмові відлітають на кількаміліметрову віддаля від місця утворення. Гриб *Sphaerobolus java* свої спори викидає вгору до 4 м, а муковий гриб пілоболус — 1—2 м.

Поширюються гриби на значні віддалі внаслідок перевезення насіння, саджанців, різних матеріалів. Саме таким способом в Європу з Америки проникли небезпечні паразити *Phytophthora infestans*, *Plasmopara viticola*, *Ph. holstedtii*, *Sphaerotheca mors uvea*, *Ustilago zaeae*, *Synchytrium endobioticum* та ін., а з Європи в Америку — різні раси *Puccinia graminis*, *Uromyces trifoli*, *U. betae*, *Cronartium rubicola*.

Велике значення в запобіганні проникненню грибних інфекцій в нові райони має карантинна служба.

За пристосуванням до комплексу умов життя гриби поділяють на дві великі екологічні групи — водяні і ґрунтові.

Водяні гриби пристосовані до життя в умовах водного середовища. Для них властиві проста будова тіла, розмноження зооспорами. Сюди належать простіші форми з архіміцетів і фікоміцетів, для яких вода є первинним середовищем. Вторинно до життя у воді пристосувалося небагато аскоміцетів (*Pleospora*, *Hypoderma* та ін.) і незавершених грибів. Водяні гриби зустрічаються у прісній і морській воді. Серед них багато паразитів на водоростях, вищих рослинах, тваринах. Гриби цієї групи беруть участь в біологічних процесах самоочищення забрудненої води, зокрема стічних вод.

Ґрунтові гриби пристосувалися до життя в товщі ґрунту. Ця екологічна група об'єднує види мукоральних (мукор, ризопус), плектаскальних (пеніцил, аспергіл), первинносумчастих (сахароміцес), пецицальних, туберальних, гіменоміцетних, гастероміцетних та численні незавершені гриби. Серед ґрунтових грибів розрізняють три основні фізіологічні групи: сапрофіти, фітопатогенні (паразити рослин) гриби, гриби-симбіонти. Ґрунтові гриби зустрічаються в товщі ґрунту до 90 см, найбільше їх в поверхневому шарі до 10—15 см. В 1 г ґрунту іноді налічується до 100 000 і більше мікроскопічних грибів. Для поширення і розвитку ґрунтових грибів велике значення має тип ґрунту і характер рослинного покриття. Найбільше грибів у лісових ґрунтах. В ґрунті хвойних лісів розвиваються види хрящів-молочників, маразма, гіднума та ін. В листяних лісах поширені види трихоломи, колібії, тубера і ін. Болотні й засолені ґрунти дуже бідні на ґрунтову мікофлору. Різним типам рослинних угруповань відповідає певна мікофлора ґрунту. Як зазначалось, це пояснюється тісними зв'язками між грибами і вищими рослинами (мікоризні зв'язки, вплив продуктів виділення коренів тощо).

РОЛЬ ГРИБІВ У ПРИРОДІ І В ГОСПОДАРСТВІ

Важлива роль грибів у природі визначається їх масовим поширенням і фізіологічними особливостями як гетеротрофних безхлорофільних організмів. Гриби розкладають органічні речовини, мінералізують їх. Особливо активно гриби виконують цю функцію в лісах, де вони розкладають листя і деревину, які містять такі стійкі речовини, як целюлоза, лігнін, ду-

більші речовини та ін. Мінеральні речовини, які виникають в процесі розкладу залишків рослин і тварин, знову засвоюються зеленими рослинами. Гриби (разом з бактеріями) виконують у природі важливу санітарну роботу, без якої життя на Землі було б неможливим. Продуктами розкладу вони збагачують ґрунт, підвищують його родючість, створюють відповідну реакцію ґрунту, впливають на його структуру. Роль грибів у природних процесах кругообігу речовин обумовлена також впливом на середовище продуктів їх прижиттєвого виділення. Серед цих продуктів виявлені органічні кислоти, спирти, ферменти, отруйні речовини, ростові речовини, антибіотики і ін. Окремі представники сапрофітної мікофлори ґрунту, виділяючи в середовище антибіотики або токсичні речовини, можуть пригнічувати розвиток шкідливих організмів, тобто дещо оздоровляти ґрунт. Важлива роль грибів у природі відзначається ще й властивістю багатьох з них вступати у симбіотичні зв'язки з організмами інших систематичних груп. Компонентами грибів у симбіозі можуть бути квіткові рослини, водорості, мохи, папороті і навіть тварини. Симбіотичний зв'язок гриба з його компонентом переважно облігатний. Класичним прикладом такого симбіозу є мікориза і лишайники. Мікоризою називають співжиття грибів з коренями вищих рослин. Це явище дуже поширене в природі. Фізіологічні взаємовідношення компонентів мікоризи вивчені недостатньо. Припускають, що завдяки грибам вищі рослини засвоюють важкодоступні речовини гумусу, що гриби посилюють надходження у корінь елементів мінерального живлення, зокрема азоту й фосфору, своїми ферментами позитивно впливають на вуглеводний обмін, активізують діяльність ферментів вищих рослин. Від вищих рослин гриб, очевидно, дістає речовини для живлення, зокрема безазотні сполуки, речовини кореневого виділення, кисень в анаеробних умовах тощо. Можливий взаємний обмін між компонентами мікоризи вітамінами і ростовими речовинами. Живлення рослин за участю гриба називають мікотрофним, або мікосимбіотрофним. Облігатними мікоризоутворювачами є білий гриб, маслюк, мухомор, рижик, трюфель та ін. Деякі групи рослин, наприклад орхідеї і вересові, взагалі не можуть існувати без свого мікоризного гриба. Багато рослин з мікоризним грибом ростуть краще. Розрізняють різні морфологічні типи мікоризи: ендотрофну, ектотрофну, ектоендотрофну, перитрофну.

При *ендотрофній* мікоризі гіфи гриба проникають всередину клітин кореня і там утворюють клубочки. Цей тип мікоризи зустрічається у багатьох трав'янистих і деревних рослин (конюшина, люцерна, цибуля, волоський горіх, клен, шовковиця, виноград та ін.).

При *ектотрофній* мікоризі гіфи гриба обплітають корінь рослини зовні, утворюючи навколо кореня чохол грибної тканини з численними вільними кінцями, які відходять у ґрунт. Корінь при цьому кореневих волосків не розвиває.

При *ендо-ектотрофній* мікоризі частина гіф проникає в міжклітинники первинної кори кореня. Це спостерігається у багатьох хвойних і листяних деревних рослин.

При *перитрофній* мікоризі між коренями і гіфами гриба немає анатомічних контактів, а в зоні поширення кореня (ризосфері) розвивається специфічна грибна флора. Цей тип мікоризи базується на хімічній (алелопатичній) взаємодії між міцелієм гриба і коренями рослин через продукти прижиттєвого виділення. Відомі види мікоризних грибів, які симбіотують лише з одним видом деревної рослини, а є й такі, у яких мікоризний зв'язок є з кількома, а іноді з багатьма видами деревних порід. Співжиття грибів і тварин зустрічається рідше; воно виявлене у кількох комах, наприклад мурашок, термітів.