

ВИЩИЙ НАВЧАЛЬНИЙ ЗАКЛАД УКООПСПЛКИ
«Полтавський університет економіки та торгівлі»
Кафедра товарознавства продовольчих товарів

Тексти лекцій
«Мікологія»
для студентів напряму підготовки 6.051401 «Біотехнологія»

ПОЛТАВА 2015

- Автор:** *С. О. Усенко*, к. б. н., доцент кафедри товарознавства продовольчих товарів ВНЗ Укоопспілки «Полтавський університет економіки і торгівлі».
- Рецензенти:** *Л. М. Гомля*, к. б. н., доцент, заступник декана природничого факультету Полтавського національного педагогічного університету імені В. Г. Короленка;
А. М. Шостя, к. б. н., старший науковий співробітник, завідувач відділу фізіології відтворення та годівлі Інституту свинарства і агропромислового виробництва НААН.

Тексти лекцій обговорені та схвалені на засіданні кафедри товарознавства продовольчих товарів.

Протокол № _____ від _____ 2015 року
Зав. кафедри товарознавства продовольчих товарів
Проф. Бірта Г.О. _____

УЗГОДЖЕНО

Начальник науково-методичного центру управління якістю діяльності

Доц. Огуй Н.І. _____

« _____ » _____ 2015 р.

УЗГОДЖЕНО

Директор науково-навчального центру

Доц. Герман Н.В. _____

« _____ » _____ 2015 р.

ЗМІСТ

Вступ.....	4
ЗМІСТОВИЙ МОДУЛЬ 1.	
Місце грибів у системі органічного світу. Організація тіла та життєвий цикл. Цитологія. Плектологія.	
Лекція №1. Місце грибів у системі органічного світу. Загальна характеристика Царства Гриби.....	6
Лекція № 2. Організація тіла та життєвий цикл.....	16
Лекція № 3. Цитологія.....	33
Лекція № 4. Плектологія.....	47
ЗМІСТОВИЙ МОДУЛЬ 2.	55
Розмноження та систематика грибів	
Лекція № 5. Нестатеве розмноження.....	
Лекція № 6. Статеве розмноження.....	63
Лекція № 7. Пострекомбінативна репродукція: аски, бази дії та плоді тіла.....	72
Лекція № 8. Нижчі гриби.....	88
Лекція № 9. Вищі гриби.....	93
Перелік використаних літературних джерел.....	106

ВСТУП

Програма курсу “Мікологія” призначена для підготовки фахівців з напрямку підготовки 6.051401 “Біотехнологія”.

В межах курсу «Мікологія» студенти отримують загальні відомості гриби як життєву форму та їх біологічні особливості. Розглядається розвиток уявлень про гриби та їх місце в системі органічного світу. Вивчається різноманіття типів талому та його видозміни (вегетативні та репродуктивні), цитологічні та фізіолого-біохімічні особливості різних груп грибів, а також різноманіття типів генетичної рекомбінації та життєвих циклів.

Вивчення дисципліни надасть фахівцям необхідні знання для збільшення кількості та підвищення якості біотехнологічної продукції та її екологічної безпеки, суттєво підвищить науковий рівень спеціалістів даного профілю, здатних кваліфіковано впроваджувати на практиці найновіші досягнення науки, швидше оволодівати новітніми досягненнями в області мікології.

Метою дисципліни «Мікологія» є ознайомлення студентів з даними щодо місця грибів у системі органічного світу, комплексами ознак відділів грибів на морфологічному, цитологічному та біохімічному рівнях, а також з основами біології, морфології й екології, типами розмноження та життєвими циклами окремих представників.

Основними завданнями дисципліни є:

- сформувати у студентів систему знань щодо принципів номенклатури ботанічних об’єктів, діагностичних ознак різних відділів і класів грибів, характерних представників і циклів їхнього розвитку;
- сформувати базові знання з морфології, цитології, плектології, біології, фізіології та генетики грибів;
- ознайомити із значенням грибів у природі й житті людини;
- освітити основні етапи розвитку мікологічної науки;
- сформувати практичні навички роботи з мікологічними об’єктами.

По закінченню курсу студенти будуть знати:

- місце грибів у системі органічного світу;
- організацію тіла та життєвий цикл грибів;
- особливості цитології грибів;

- особливості будови і функцій тканин грибів;
- особливості нестатевого і статевого розмноження грибів;
- діагностичні ознаки грибів з різних відділів і класів, морфологічні й екологічні особливості окремих систематичних груп;
- конкретних представників різних систематичних груп, їхні життєві цикли, екологічні особливості й значення у житті й природі.

ЗМІСТОВИЙ МОДУЛЬ 1.
МІСЦЕ ГРИБІВ У СИСТЕМІ ОРГАНІЧНОГО СВІТУ.
ОРГАНІЗАЦІЯ ТІЛА ТА ЖИТТЄВИЙ ЦИКЛ. ЦИТОЛОГІЯ.
ПЛЕКТОЛОГІЯ.

ЛЕКЦІЯ 1. МІСЦЕ ГРИБІВ У СИСТЕМІ ОРГАНІЧНОГО СВІТУ. ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ЦАРСТВА ГРИБИ

План

1. Місце грибів у системі органічного світу. Основні принципи мікологічної номенклатури.
2. Загальна характеристика царства Гриби.
3. Історія мікології.

Ключові слова: гриби, гетеротрофія, осмотрофія, міцелій, грибоподібні протисти, слизовики, мікологія, справжні гриби, вищі гриби, нижчі гриби, лишайники, ліхенологія.

1. МІСЦЕ ГРИБІВ У СИСТЕМІ ОРГАНІЧНОГО СВІТУ.
ОСНОВНІ ПРИНЦИПИ МІКОЛОГІЧНОЇ НОМЕНКЛАТУРИ.

Гриби — одна з найбільших та найрізноманітніших груп живих організмів, існуючих на Землі. Вони з'явилися понад мільярд років тому й поступово стали невід'ємною частиною всіх водних та наземних екосистем.

Згідно з сучасними прогнозами, на Землі існує понад 1 500 000 видів грибів, проте лише 5 % з них описані вченими.

Дослідження грибів є завданням окремої науки, що має назву мікологія.

Місце грибів у системі органічного світу впродовж століть залишалося предметом дискусій. Вчені різних епох відносили їх до рослин, тварин, мінералів, або навіть патологічних утворень. В середині ХХ століття утвердилось уявлення про гриби як про окреме царство живої природи. Нарешті, молекулярно-генетичні дослідження кінця ХХ — початку ХХІ століть переконливо показали, що гриби є збірною поліфілетичною групою.

По суті справи, поняття «гриби» (так само як і «рослини» чи «тварини») описує певний спосіб життя й обумовлені ним особливості зовнішньої та внутрішньої будови, росту, розвитку й розмноження. Гриби — це «професія», яку багаторазово й незалежно один від одного

обирали представники різних гілок генеалогічного древа життя. Усіх їх, незалежно від походження, об'єднує осмогетеротрофний спосіб живлення, тобто живлення готовими органічними речовинами (гетеротрофія), що поглинаються всією поверхнею тіла (осмотрофія).

Необхідність усмоктувати поживні речовини всією поверхнею зумовила найважливіші особливості будови грибів. При осмотрофному живленні приплив поживних речовин до клітини залежить від площі її поверхні. Тому в ході еволюції гриби прагнули її збільшити, не змінюючи при цьому об'єму свого тіла. Як наслідок, гриби освоїли необмежений ріст, а клітини в більшості з них набули вигляду гігантського розгалуженого утворення — міцелію. При такій будові, гриби, звісно ж, утратили рухливість і перейшли до розповсюдження в зачатковому стані за допомогою спеціалізованих клітин або їх груп, які називають спорами.

Живлячись усією своєю поверхнею, переважна більшість грибів розвивається всередині поживного субстрату — ґрунту, мертвої органіки або живого організму. За межі субстрату вони зазвичай виносять тільки репродуктивні структури, щоб забезпечити собі вільне розповсюдження. Саме тому люди знають гриби в першу чергу за їх органами розмноження — плодовими тілами. Тим часом справжнє тіло гриба майже завжди приховане від наших очей.

Ще однією особливістю грибів, безпосередньо не пов'язаною з їх способом життя, є приналежність до ядерних організмів — еукаріотів. Ця особливість ґрунтується скоріш на традиції, ніж на об'єктивних фактах, оскільки серед прокаріотів також є дуже близькі за способом життя форми — так звані актиноміцети.

На підставі всього сказаного, ми можемо дати грибам таке визначення:

Гриби — це осмогетеротрофні еукаріоти, що мають тенденцію до необмеженого росту та розповсюдження за допомогою спор.

Отже, гриби — це всі ті організми, яким притаманний «грибний» спосіб життя та які мають відповідну йому будову. Однак, як було зазначено вище, до складу «грибів» в цьому сенсі входять принаймні дві неспоріднені між собою групи організмів, що незалежно одна від одної набули таких рис: справжні гриби та несправжні гриби (мікоїди). Вивчаючи вегетативне тіло того чи іншого виду лише за непрямими ознаками можна визначити, до яких грибів він належить — до несправжніх чи до справжніх. Для їх розрізнення використовуються біохімічні та цитологічні критерії.

Традиційно до грибів також відносили слизовиків — плодоносні амебоїдні організми. Спороносні структури слизовиків дуже нагадують плодові тіла грибів, проте фаготрофний спосіб живлення та рухливість на вегетативній стадії розвитку принципово відрізняють їх від грибів, як справжніх, так і несправжніх. Сучасні фахівці вважають слизовиків самостійною формою життя.

Гриби відіграють у природі дуже важливу роль, обумовлену різноманітністю їх екологічних стратегій. Так, сапротрофні гриби є найважливішими деструкторами органічної речовини та ґрунтоутворювачами на планеті. Паразитичні гриби взаємодіють майже з усіма еукаріотами: зокрема, фітопатогенні гриби паразитують на рослинах, зоопатогенні — на тваринах, включно з людиною, а мікофільні — на інших видах грибів. Своєрідний високоспеціалізований паразитизм грибів на водоростях призвів до формування незвичної форми життя — лишайників. Деякі гриби утворюють мутуалістичні стосунки з іншими організмами: мікоризоутворювачі — з корінням судинних рослин, амброзієві гриби — з мурашками та термітами. Відомі також мутуалістичні відносини між грибами та різними групами бактерій. Фактично кожна екосистема планети в значній мірі залежить від діяльності грибів.

Роль грибів у житті людини також величезна. Вони є ключовою ланкою у виробництві хліба, сиру, пива, квасу та вина, широко використовують для отримання харчових добавок, а також безпосередньо вживаються в їжу. Фітопатогенні гриби щорічно знищують тисячі тонн урожаю, але без мікоризних грибів стало б неможливим лісове господарство. Гриби спричиняють отруєння й важковиліковні захворювання людини, але при цьому водночас є джерелом лікарських препаратів — антибіотиків, протипухлинних та психотропних засобів. Можна сміливо стверджувати, що знайомство людей із грибами тількино починається й обіцяє нам безліч дивовижних відкриттів уже найближчим часом.

2. ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ЦАРСТВА ГРИБИ

Гриби займають проміжне положення між тваринами і рослинами, бо **мають ознаки тварин** (в оболонці є хітин, запас поживних речовин у вигляді глікогену, в результаті обміну речовин утворюється сечовина), а також і **рослин** (необмежений ріст, адсорбтивний тип живлення, тобто всмоктування). Більшість **справжніх грибів** є багатоклітинними організмами, але зустрічаються і одноклітинні (дріжджі).

Вегетативне тіло гриба, або **міцелій** складається з ниткоподібних гіфів. Їх будова лежить в основі поділу справжніх грибів на нижчі і вищі гриби. *Гриби живляться усією поверхнею гіфів шляхом осмосу.*

Гриби за способом живлення поділяють на **паразити** (більшість *трутових грибів, фітофтора*) та **сапротрофи** (*мукор, пеніцил*). Гриби можуть вступати у взаємкорисні відносини (у **симбіоз**) з коренями вищих рослин, утворюючи **мікоризу**.

Розмножуються гриби *вегетативним, нестатевим, та статевим шляхами*. **Вегетативне** розмноження здійснюється за допомогою шматочків *міцелію*. **Нестатеве** та **статеве розмноження** здійснюється за допомогою *спор*. **Спора** – це одна клітина, що має одне або декілька ядер. За сприятливих умов проростає і дає початок гіфам, які утворюють вегетативне тіло нового гриба - міцелій. Спори у нижчих грибів утворюються в *середині* спеціальних органів – **спорангіях** (*мукор*), а у вищих грибів вони утворюються на *поверхні* **конідій** (*пеніцил, аспергіл*). У вищих грибів внаслідок статевого процесу утворюються **аскоспори** у спеціальних клітинах – **асках** (сумках) і базидіоспори на **базидіях**.

Розмноження грибів надзвичайно мінливе, може проходити декількома шляхами в залежності від умов, тому гриби надзвичайно добре пристосовані до різноманітних умов життя і відзначаються вражаючою життєздатністю видів. Особливо яскраво це проявляється у грибів-паразитів, які є збудниками хвороб рослин. Деякі види грибів можуть бути патогенними для тварин і людини. Гриби-сапротрофи є головними мінералізаторами органічних речовин мертвих організмів, головно рослин. Деякі види грибів людина використовує в їжу, для одержання ферментів, вітамінів, антибіотиків, для виготовлення хліба, вина тощо.

Специфічний відділ царства Гриби складають **лишайники**, що являють собою **симбіоз гриба, водорості та азотобактера**. Їх налічується біля **26 тис. видів**, що відрізняються за формою, розмірами та забарвленням та значенням.

3. ІСТОРІЯ МІКОЛОГІЇ

Гриби привертали увагу людини з найдавніших часів. Незвичайний зовнішній вигляд та дивні властивості грибів змушували людей шукати в них зв'язок з потойбічними силами. У фольклорі багатьох народів світу збереглися міфи й легенди, присвячені грибам. Їх пов'язували зі стихіями вогню й води, асоціювали з богами та нечистою силою, використовували в магічних ритуалах. Навряд чи знайдеться ще одна група живих істот, з якими пов'язано стільки повір'їв, прикмет та легенд.

Важко сказати, хто зробив перше наукове дослідження грибів. Учені вважають, що найбільш рання згадка про них у науковій літературі належить Арістотелю (384—322 рр. до н. е.). Учень Арістотеля — Теофраст (370—288 рр. до н. е.), ймовірно, був першим мислителем, котрий спробував систематизувати доступні йому відомості про гриби.

У II столітті до н. е. грецький лікар і поет Никандрос (біля 150 р. до н. е.) вперше обґрунтував поділ грибів на їстівні та отруйні, заклавши тим самим основи їх класифікації.

Більш ґрунтовну класифікацію грибів розробив давньоримський учений Пліній Старший (23—79 рр. н. е.) у своїй книзі «Природна історія» («*Historia Naturalis*»). Він розглядав гриби як відособлену групу *Fungi* й виокремлював в її складі низку «видів». Сучасник Плінія, грецький лікар Діоскорид (40—90 рр. н. е.) у своїй книзі «Про лікарські речовини...» («*Della materia medica...*») також приділив певну увагу грибам. Зокрема, він описав лікарські властивості та спосіб вживання модринового трутовика «*Agaricum*», який ріс у Сарматії (сучасна Україна). Діоскорид поділяв гриби на три групи, які б сьогодні ми назвали екологічними: наземні, підземні і ті, що розвиваються на деревині.

Епоха Середньовіччя не дала принципово нових ідей у галузі мікології. Багато античних досягнень були або загублені, або переосмислені в релігійному дусі, втративши первинний сенс. Ймовірно, єдиним винятком із цього правила стала діяльність німецької ігумені, лікарки, композиторки та поетеси Гільдегарди Бінгенської (1098—1179), серед численних філософських і містичних праць якої знайшлося місце й для рукопису «Книга про рослини», що містить унікальні за повнотою та кількістю описи грибів.

З настанням епохи Ренесансу інтелектуали Європи почали відроджувати дослідження різних груп живих організмів. Уже на початку XVI ст. були перевидані праці античних натуралістів Плінія та Діоскорида, а незабаром з'явилися й оригінальні дослідження.

Першим ученим цієї епохи, котрий опублікував результати власних спостережень над грибами, був фламандський ботанік Ремберт Доденс (1517—1585). У 1554 р. він видав травник «*Cruydeboeck-Voecck*» обсягом понад 1500 сторінок, який містив 715 ілюстрацій. У цій книзі, написаній фламандською мовою, Р. Доденс ви окремив шість груп рослин, однією з яких були гриби. Травник Р. Доденса набув світової слави. Його використовували як головний європейський ботанічний довідник упродовж двох сторіч.

Засновником справжнього наукового підходу до вивчення грибів став молодший сучасник Р. Доденса, італійський натураліст П'єр Андреа Чезальпіно (1524—1603), відомий також як Петро Цезальпін. У 1583 р. він видав книгу із назвою «Книга (знань) про рослини в XVI столітті» («De Plantis libri XVI»), в якій уперше вказав на своєрідність грибів та особливе місце, яке вони посідають у природі: «Fungorum natura inter plantas maxime peculiaris est» — «серед усіх рослин природа грибів є найбільш специфічною».

Серед учених XVI століття найбільший внесок у становлення мікології зробив французький ботанік Шарль де ля Клуз (1526—1609), більш відомий як Карл Клузіус. У 1601 р. він опублікував книгу «Історія рідкісних рослин...» («Rariorum plantarum historia...»), яка згодом отримала назву «Кодекс Клузіуса».

Італійський учений П'єтро Антоніо Мікелі (1679—1737), створив перші наукові описи мікроскопічних грибів і встановив роди *Aspergillus*, *Botrytis* і *Mucor*, які визнаються й досі. Крім того, П. А. Мікелі вперше описав механізм розповсюдження спор у гриба-гастероміцета *Sphaerobolus stellatus*. Відкинуту масу він іменував плодом, спори — насінням, а сам гриб назвав *Carpobolus* (лат. плодометальник).

Учень К. Ліннея, Ерік Ахаріус (1757—1819), розробив докладну багатоступінчасту класифікацію лишайників (грибів, які утворюють унікальний симбіоз із водоростями та ціанобактеріями). Із 1798 по 1814 рр. Е. Ахаріус видав книги: «Основи ліхенографії Швеції», «Методи впізнавання лишайників», «Універсальна ліхенографія» та «Звідна система лишайників», що заклали основу ліхенології — науки про лишайники.

XIX століття відзначилося як час великих відкриттів, що перевернули біологічну науку, час теорій і дискусій, енциклопедичних знань і сміливих наукових реформ. Першим мікологом-енциклопедистом XIX століття, власне кажучи, засновником систематики грибів став Християн Генріх Персон (1761—1836), французький учений голландського походження. Перу цього талановитого дослідника належить ціла серія фундаментальних праць: «Мікологічні спостереження» у 2-х томах, «Зображення та описи грибів...» у 4-х томах, «Зображення рідкісних грибів», «Трактат про їстівні гриби», «Європейська мікологія» в 3-х томах та інші. Але найбільшим внеском у розвиток мікології стала його двохтомна праця «Звідна система грибів» («Synopsis methodica fungorum»), що вийшла друком у 1801 р.

У роботах Х. Г. Персона гриби вперше постали обширною й відособленою групою організмів зі складною внутрішньою ієрархією,

підпорядкованою своєрідним закономірностям. Класифікацію Х. Г. Персона доповнив його сучасник, німецький міколог Генріх Фрідріх Лінк (1767—1851). У своїй дисертації «Вивчення природних порядків рослин» («*Observationes in ordines plantarum naturales*»), яку він захистив у 1809 р., учений виділив чотири класи грибів.

У період з 1821 по 1832 рр. у тритомовій монографії «*Systema Mycologicum*»,— книзі, якою й досі, час від часу, користується практично кожен міколог,— Е. М. Фріз опублікував свою першу систему грибів. Спираючись на роботи Г. Ф. Лінка, він розділив гриби на 4 класи, додавши їм, проте, уніфіковані найменування: *Hymenomycetes*, *Gasteromycetes*, *Huiphomycetes* і *Coniomycetes*.

Діяльність Х. Г. Персона та Е. М. Фріза сприяла популяризації мікології. Під їх впливом, а часто — й за безпосередньої допомоги цих учених у багатьох країнах Європи почали зароджуватися власні мікологічні школи. Ці події не оминули й Україну. Перші відомості про гриби, зібрані на її території, опублікував у 1830 р. литовський ботанік Йозеф Юндзілл. Незабаром з'явилися роботи й власне українських учених — Василя Матвійовича Черняєва (1793—1871) з Харківського університету та Іллі Григоровича Борщова (1833—1878), котрий 16 років працював у Київському університеті.

У 1834 р. видатний французький фізіолог, першовідкривач осмосу Анрі Дютроше (1776—1847) довів, що міцелієм є справжнє тіло гриба, а структури, що їх зазвичай називають «грибами»,— це лише плодові тіла, що утворюються міцелієм для розмноження. Майже одночасно з відкриттям міцелію був описаний ще один тип грибною слани — дріжджовий. Його, на прикладі пивних дріжджів, випадково відкрив у 1837 р. французький фізик Каньяр де ля Тур (1776—1859).

У 1820 р., сучасник Ж. А. Левельє, видатний протистолог Християн Готфрід Еренберг (1795—1877) уперше спостерігав статевий процес у колоніях гриба *Mucor*. Унаслідок цього в середині XIX століття були отримані відомості про всі основні етапи життєвого циклу грибів.

Друга половина XIX ст. стала переломним етапом у розвитку мікології. Завдяки дослідженням Й. Хедвіга, Ж. А. Левельє, братів Тюлянь та багатьох інших учених був накопичений величезний обсяг інформації про морфологію, біологію та різноманіття різних груп грибів. Грандіозний масив мікологічних даних потребував критичного переосмислення й упорядкування. Цю фундаментальну роботу виконав геніальний австрійський міколог французького походження, третій «батько мікології» Антуан де Барі (1831—1888). За результатами своїх досліджень А. де Барі опублікував книгу «Сажкові гриби» («*Die*

Brandpilze»), у якій навів переконливі докази того, що паразитичні гриби — це причина, а не наслідок хвороби. Як наслідок, А. де Барі заклав основу науки про хвороби рослин — фітопатології.

Німецький міколог Леопольд Фукель (1821—1876) стверджував, що конідіальні спораношення є недорозвиненою, примітивною формою вищих грибів. Згідно із цим, у 1869 р. він запропонував виділити їх у самостійну групу Незавершені гриби або *Fungi Imperfecti*.

Перевести дослідження життєвого циклу грибів на якісно новий рівень зміг учень А. де Барі, німецький міколог Оскар Брефельд (1839—1925). Він уперше застосував для грибів тверді поживні середовища, що їх перед тим винайшов видатний мікробіолог Роберт Кох (1843—1910). Запровадження цієї методики дозволило розробити метод чистих культур грибів, популяризація якого викликала сплеск лабораторних мікологічних досліджень і сформувала наукові основи експериментальної мікології.

Лабораторні дослідження грибів, ініційовані О. Брефельдом, привели до серії важливих відкриттів. У 1897 р. німецький хімік Едвард Бюхнер (1860—1917) опублікував роботу «Спиртове бродіння без дріжджових клітин». У ній він експериментально показав, що «дріжджовий сік» (екстракт дріжджів) здійснює спиртове бродіння так само, як і живі дріжджові клітини. Речовини, які містяться в дріжджовому сокові й відповідають за бродіння, отримали назву ензими. У 1907 р. за це дослідження Е. Бюхнер був удостоєний Нобелівської премії.

Фізіолого-біохімічні дослідження грибів дозволили зробити низку важливих відкриттів екологічного плану. У 1869 р. Сімон Швенденер (1829—1909) встановив, що лишайники є результатом співіснування деяких сумчастих грибів із клітинами водоростей. С. Швенденер справедливо вважав, що гриб у складі лишайника виступає як високоспеціалізований паразит.

У 1885 р. Альберт Бернард Франк (1839—1900) запровадив поняття симбіоз і вперше описав мікоризу — симбіоз між гіфами грибів та корінням вищих рослин. А. Б. Франк також уперше інтерпретував лишайники як взаємовигідне співіснування двох організмів. Згодом ця точка зору набула широкого розповсюдження.

До кінця XIX століття загальне захоплення онтогенезом, а потім біохімією грибів, відсунуло їх систематику на другий план. Описи сотень нових видів, що були відкриті десятками дослідників з різних країн, були розкидані по численних джерелах, виданих різними мовами й часто невеликим тиражем. У зв'язку із цим виникла потреба в черговій

масштабній систематизації наявних знань. Цим зайнявся італійський міколог П'єтро Андреа Саккардо (1845—1920). Для розподілу грибів на групи, П. А. Саккардо скористався системою О. Брефельда. Згідно з формою й забарвленням, а також кількістю й порядком розміщення перегородок (септ), П. А. Саккардо розробив зручну морфологічну класифікацію спор грибів, якою користуються й до сьогодні. Цю класифікацію П. А. Саккардо використовував при поділі дейтеромицетів на родини. У 1908 р. систему грибів П. А. Саккардо удосконалив його друг і колега, видатний український міколог, харків'янин Андрій Олександрович Потебня (1870—1919). У своїй книзі «До історії розвитку деяких аскомицетів» він розмістив органи нестатевого спороношення (конідіоми) в один морфологічний ряд. А. О. Потебня вважав, що послідовність ускладнення конідіом відображає хід еволюції дейтеромицетів.

А. О. Потебня зробив вагомий внесок у вивчення різноманіття грибів північного сходу України. У своїх роботах «*Fungi imperfecti* південної Росії» (1900 р.) та «Матеріали до мікологічної флори Курської й Харківської губернії» (1910 р.) він уперше відзначив на досліджених територіях кілька сотень видів грибів.

Кінець XIX — початок XX ст. стали періодом зародження цитології грибів. У ці роки у грибів були виявлені ядра й хромосоми, встановлена різноманітність типів джгутикових апаратів.

У 1891 р. російський учений Христофор Якович Гобі (1847—1919) розробив першу систему грибів, засновану на будові їх джгутикового апарату.

Перша половина XX ст. стала періодом зародження генетики грибів. Основоположником цієї науки вважають німецького міколога Карла Йоаннеса Кніппа (1881—1930). Його наукові роботи охоплюють широкий спектр питань: виникнення дикаріотичного міцелію у базидіомицетів, зміна ядерних фаз у життєвому циклі гіменомицетів, каріогамія у грибів, роль пряжок, ранні стадії розвитку базидій, гібридизація у іржастих грибів тощо. Сучасники К. Й. Кніппа, американські дослідники Дж. Дж. Крістенсен і Ф. Р. Девіс, стали засновниками вчення про мутаційну мінливість у грибів.

У 1928 р. англійський мікробіолог Олександр Флемінг (1881—1955) вперше встановив, що пліснявий гриб *Penicillium notatum* виділяє антибактеріальну речовину — пеніцилін. У подальші роки Говард Флорі (1898—1968) та Ернст Чейн (1906—1979) провели клінічні випробування пеніциліну й довели його високу ефективність при

лікуванні захворювань бактеріальної природи. За це відкриття в 1945 р. вони всі були удостоєні Нобелівської премії.

У середині ХХ сторіччя стався сплеск досліджень в галузі систематики грибів. Роботи К. Цейпа, Е. Латтрелла та Ф. Сперроу заклали основу нової, морфолого-цитологічної системи грибів, створеної в середині 1960-х рр.

У 1959 р. американський еколог Роберт Уайттейкер (1920—1980) опублікував п'ятицарствену систему органічного світу, в якій, разом з царствами *Monera* (прокаріоти), *Protista* (нижчі еукаріоти), *Plantae* (рослини) та *Animalia* (тварини), було виділено царство *Fungi* (гриби).

У 1970—80-і роки в систематиці грибів настав період стабільності. Система органічного світу Р. Уайттейкера та система грибів, заснована на роботах К. Цейпа, Е. Латтрелла й Ф. Сперроу, на кілька десятиліть стали майже аксіоматичними. Настав час учених-теоретиків, енциклопедистів, котрі намагалися осмислити різноманітність та еволюцію грибів на основі знань, накопичених до цього періоду. Найвидатнішим мікологом цього періоду по праву вважають Джеффри Кло Ейнсворта (1905—1998).

Дж. К. Ейнсворт зробив неоціненний внесок у розвиток мікологічної освіти. У 1943 р., спільно з американським мікологом Гаєм Річардом Бісбі (1889—1958), він опублікував перший у світі спеціалізований мікологічний довідник «Словник грибів» («*Dictionary of the fungi*»), який став справжньою «Біблією» мікологів усього світу. «Словник грибів» пережив 9 видань, зараз іде робота над 10-м (див. нижче).

У 1954 р. Дж. К. Ейнсворт заснував Міжнародне наукове товариство з медичної та ветеринарної мікології, яке стало могутнім стимулом для інтенсифікації досліджень у цій галузі знань.

У 1965 р. Дж. К. Ейнсворт ініціював видання багатотомної енциклопедії з мікології «Гриби: узагальнюючий трактат» («*The Fungi: an advanced treatise*»). До роботи над цією книгою були залучені 105 авторів з різних країн світу — провідні фахівців з тієї чи іншої галузі мікології. У 2001 р. була опублікована нова версія цієї фундаментальної праці — 7-томник «*The Mycota*».

Епоха стабільності систематики стала водночас періодом бурхливого розвитку цитології грибів. У 1960—1980-і рр., завдяки широкому впровадженню методу електронної мікроскопії, у клітинах грибів були відкриті унікальні органели, властиві лише цим організмам: полярні й апікальні тільця, парентосоми, румпосоми, колакосоми,

симплексосми тощо. Багато ультраструктурних особливостей виявилися зручними критеріями класифікації грибів на рівні класів та порядків.

У кінці 1990-х рр. почався новий період бурхливого розвитку мікології. Успіхи молекулярної біології дозволили глянути на звичні й сталі істини інакше. Завдяки розвитку методів аналізу ДНК, систематика грибів отримала нові критерії визначення ступеня спорідненості між організмами. З'явилася реальна можливість реконструювати послідовність основних етапів еволюції грибних організмів на підставі об'єктивних даних. Система грибів почала змінюватися на очах,— адже не тільки найбільші таксони, але й самі критерії їх опису стали зовсім іншими.

Питання для контролю знань

1. Охарактеризуйте Царство Гриби.
2. Який тип живлення характерний для грибів?
3. Яке значення грибів у природі та житті людини?
4. За якими ознаками гриби подібні до рослин?
5. За якими ознаками гриби подібні до тварин?
6. На які групи поділяються гриби за середовищем існування?
7. На які групи поділяються гриби за способом живлення?
8. Назвіть основні етапи розвитку мікології.

Перелік використаних літературних джерел: [1], [2], [3], [4], [6], [7], [9], [12], [13], [14], [17].

ЛЕКЦІЯ 2. ОРГАНІЗАЦІЯ ТІЛА ТА ЖИТТЄВИЙ ЦИКЛ

План

1. Вегетативне тіло грибів
2. Метаморфози вегетативного тіла
3. Тканини й органи грибів
4. Життєвий цикл грибів

Ключові слова: вегетативне тіло, моноцентричний талом, поліцентричний талом, біполярний талом, дріжджовий талом, міцелій, ризоїди, столони, міцелярні тяжі, апресорії, гаусторії, інфекційні гіфи, перфорувальні органи, клейкі гіфи, таксоцисти, ловильні кільця, ловильні петлі, гонглідії, арбускули, везикули, геми, хламідіоспори, цисти, анастомози, пряжки, гаметангії, мітоспори, мейоспори, спорангіоспори, конідії, ризо морфи, псевдоризи, ризини, гомфи, псевдогомфи,

філокладії, цефалодії, перфорації, склероції, псевдосклероції, бульбіли, гіфелії, соралі, ізидії, стильбоїди, конідіями, плодові тіла, анаморфна, телеоморфа.

1. ВЕГЕТАТИВНЕ ТІЛО ГРИБІВ

Вегетативне тіло — це сукупність структур організму, які забезпечують його життєдіяльність і безпосередньо не пов'язані з розмноженням.

Вегетативне тіло грибів традиційно називають таломом, проте це поняття умовним, оскільки вказує лише на відсутність справжніх, тобто таких, що формуються з ембріональних зачатків, органів і тканин. У зв'язку із цим «таломом» доводиться називати і одну вільноіснуючу дріжджову клітину, і тіло вищих грибів, яке утворює спеціалізовані аналоги тканин та складні органи розмноження.

Структура вегетативного тіла у різних груп грибів та грибоподібних організмів розвивалася згідно із загальними закономірностями, обумовленими характерною для грибів типологією живлення. Основним «трендом» еволюції було збільшення поверхні тіла, спрямоване на активізацію поглинання води та поживних речовин із зовнішнього середовища. Ця мета обумовила існування кількох фундаментальних тенденцій еволюції вегетативного тіла грибів. Найважливішими серед них є:

— значне збільшення розмірів клітини, що призводить до розвитку гігантських квазіодноклітинних структур;

— перехід від одноподібного талому до багатоядерного, що необхідно для функціонування гігантських клітин;

— перехід від «голого протопласта», захищеного лише глікопротеїдами цитоплазматичної мембрани, до талому фіксованої форми, захищеного міцною полісахаридною клітинною стінкою (інколи лусками);

— перехід від клітини зі згладженим контуром до талому розгалуженої форми;

— перехід від внутрішньоклітинного паразитизму до поверхневого, і від паразитизму в одній клітині господаря до розвитку в тканинах і органах організмів-господарів.

Отже, спосіб життя, і насамперед — особливості живлення, обумовили розвиток у грибів кількох варіантів вегетативного тіла. Зараз більшість авторів відзначають у грибів 5 основних типів талому: моноцентричний, поліцентричний, біполярний, міцеліальний та дріжджовий.

Моноцентричний талом. Первинним, найбільш примітивним способом організації вегетативного тіла грибів вважають моноцентричний талом, який бере свій початок у будові типових одноклітинних «протистів» — джгутиконосців та амеб, споріднених із предками справжніх і несправжніх грибів. Цей тип талому має більш-менш округлі контури. Основна маса протопласта, що містить одне або багато ядер, розташована в центральній частині вегетативного тіла (звідси сам термін «моноцентричний»), а периферію утворюють живильні відростки — псевдоподії, або стабільні вирости, покриті клітинною стінкою. Живильних відростків може не бути взагалі, або може бути багато; іноді вони розподілені рівномірно по поверхні клітини, а часом — зосереджені лише на ділянці, що контактує з живильним субстратом. Моноцентричний талом представлений кількома типами, які можуть бути розміщені в умовний ряд поступового ускладнення морфології. Однак слід враховувати те, що структура моноцентричного талому неодноразово виникала в ході конвергентної еволюції і до того ж часто є продуктом вторинного спрощення вегетативного тіла при переході до паразитичного способу життя. Основними типами моноцентричного талому є: амебоїд, плазмодій, клітини з ризоміцелієм та міцеліальними відростками й біполярний талом.

Поліцентричний талом. Цей специфічний тип вегетативного тіла утворений кількома збиральними клітинами, які пов'язані між собою тонкими міцеліальними відростками. Кожна з них може утворювати ризоїди, ризоміцелій або навіть міцеліальні відростки. Така структура вегетативного тіла є досить рідкісною, та характерна лише для деяких представників *Chytridiomycota* (*Cladochytrium*, *Nowakowskiella*, *Polychytrium*).

Своєрідним аналогом поліцентричного талому є мішкоподібний талом, що розвинувся в деяких ендопаразитичних грибів на базі плазмодія, вкритого клітинною стінкою, або шляхом спрощення більш прогресивних структур. Зростання такого талому відбувається нерівномірно, шляхом утворення на материнській мішкуватій клітині випинів, кожен з яких потім розвивається в окрему клітину. Такий тип талому властивий деяким представникам *Peronosporomycota* (*Lagenidium*, *Mycocytium*, *Sirolopidium*).

Біполярний (рипідіоїдний) талом. Цей рідкісний тип талому утворюється, якщо збиральна клітина, на додаток до міцеліальних відростків, утворює пучок репродуктивних відростків, що несуть структури розмноження. При цьому талом набуває два полюси: на

одному розташовані міцеліальні відростки, а на іншому — репродуктивні. Слід зазначити, що міцеліальні відростки занурені в живильний субстрат, а репродуктивні перебувають поза ним. Біполярний талом відомий у деяких представників відділу *Peronosporomycota* (*Rhipidium*).

Міцелій. Міцелій є найбільш поширеним та ефективним типом будови вегетативного тіла грибів і грибоподібних організмів. Найімовірніше, він розвинувся з талому з міцеліальними відростками шляхом редукції центральної збиральної клітини. При цьому міцеліальні відростки взяли на себе всі вітальні функції, включно із живленням, ростом та розмноженням. Як наслідок, талом набув вигляду системи розгалужених відростків, які називаються гіфами. Таким чином, міцелій є сукупністю гіф.

Ценоцитний (несептований, неклітинний) міцелій є первинним типом міцелію, широко розповсюджений серед справжніх і несправжніх грибів. Його гіфи є простими циліндричними утвореннями, не розділеними жодними перегородками. Деякі представники *Blastocladiomycota* (*Allomyces*) та *Chytridiomycota* (*Monoblepharid*), переважна більшість *Zygomycota* (*Mucor*, *Pilobolus*, *Thamnidium*, *Zoopagus*) і *Glomeromycota* (*Glomus*, *Gigaspora*), а також більшість представників *Peronosporomycota* (*Albugo*, *Saprolegnia*, *Peronospora*, *Pythium*) мають саме цей тип талому.

Бластичний міцелій зазвичай розглядають як різновид ценоцитного. Для нього характерна наявність перетяжок, що розділяють гіфи на циліндричні фрагменти, пов'язані між собою тонкими перемичками. Така будова талому притаманна лише деяким представникам *Peronosporomycota* (*Apodachlya*, *Leptomitus*).

Септований (клітинний) міцелій складається з «клітин», відокремлених одна від одної перегородками — септами. Останні виникають як інвагінації клітинної стінки. Як правило, септи є неповними, тобто мають один або кілька отворів (пор), що забезпечують рух цитоплазми та міграцію ядер. Септований міцелій найбільш широко розповсюджений у природі та є основним типом талому у справжніх грибів. Він притаманний деяким представникам *Zygomycota* (*Coenococcia*, *Dimargaris*, *Kickxella*, *Piptocephalis*), а також переважній більшості видів з відділів *Ascomycota* та *Basidiomycota*.

Дріжджовий талом. Цей своєрідний тип талому утворюється в результаті вторинного спрощення міцелію. При цьому дочірня клітина відбруньковується від материнської, відокремлюється септою й далі зазвичай функціонує, як самостійний одноклітинний організм. Подібне

«повернення до одноклітинності» характерне для багатьох представників *Ascomycota* (так зв. «сумчасті дріжджі» — *Saccharomyces*, *Schizosaccharomyces*) і *Basidiomycota* (так зв. «базидіальні дріжджі» — *Cryptococcus*, *Malassezia*). Близьким до дріжджового є також талом деяких *Zygomycota*, які паразитують на комах (наприклад, *Entomophthora*).

2. МЕТАМОРФОЗИ ВЕГЕТАТИВНОГО ТІЛА

Перехід грибів до необмеженого росту й розгалуження забезпечив можливість поділу талому на функціональні відділи з їх подальшою спеціалізацією. У ході еволюції ця тенденція виникла у грибів дуже рано (наприклад, поділ на ризоміцелій та збиральні клітини), але справжнього розквіту вона досягла лише у міцеліальних форм. Унаслідок тривалої еволюції функціональних відділів талому сформувався комплекс видозмін або метаморфозів міцелію,— спеціалізованих структур гіфального походження, які виконують різні функції. Видозміни — це гіфи, а також групи або фрагменти гіф, які мають специфічну форму, розміри чи напрямок росту й сприяють виконанню певної специфічної функції.

Деякі автори відносять до видозмін міцелію не тільки метаморфози окремих гіф, але й складні високодиференційовані гіфальні сплетіння. За аналогією до подібних структур у рослин і тварин останні називають органами. Не зважаючи на те, що і прості метаморфози, і складні органи часто виконують одні й ті самі життєві функції, ми розглянемо їх окремо, оскільки рівень організації цих структур є принципово різним.

Видозміни міцелію можуть бути поділені на дві групи — вегетативні й репродуктивні. До вегетативних видозмін належать пристосування до колонізації субстрату, паразитичного живлення, хижацтва та мутуалізму, а також структури, які забезпечують переживання несприятливих умов. До репродуктивних (генеративних) видозмін належать структури, що забезпечують обмін генетичною інформацією (рекомбінацію), а також розповсюдження потомства.

Пристосування до колонізації субстрату. До цього типу метаморфозів належать пристосування, які забезпечують ефективну колонізацію субстрату грибами з переважно сапротрофним способом живлення: ризоїди, столони та міцеліальні тяжі.

Ризоїди — структури, які забезпечують прикріплення талому до субстрату й поглинання з нього поживних речовин. Вони є численними коренеподібними виростами, що формуються групами на ділянках, де гіфа (або збиральна клітина) контактує із субстратом. Ризоїди часто

зустрічаються у представників *Chytridiomycota* (*Phlyctochytrium*) та, інколи, *Zygomycota Rhizopus*).

Столони — це довгі нерозгалужені гіфи, які забезпечують швидке розповсюдження міцелію по субстрату. Зростаючи столон піднімається над субстратом і, дугоподібно згинаючись, знову занурюється в нього на значній відстані від місця виникнення. Тим самим гриб немовби перекидає «міст» від однієї ділянки субстрату до іншої, замість того щоб пробиватися туди через товщу субстрату. Столони характерні для представників *Zygomycota Rhizopus*, *Saksnea* і, як правило, зустрічаються разом із ризоїдами.

Міцеліальні тяжі — це щільні пучки гіф, які ростуть паралельно в певному напрямку (як правило — уздовж градієнта концентрації поживних речовин). Сумісний ріст забезпечує гіфам міцність та взаємний механічний захист. Ці структури широко розповсюджені серед сапротрофних і напівпаразитичних представників *Ascomycota* (*Aspergillus*) та *Basidiomycota Athelia*, *Coprinus*, *Serpula*).

Пристосування до паразитизму. До цієї групи належать пристосування, які забезпечують живлення міцелію в тканинах організму господаря. Для грибів, що паразитують на рослинах, характерні апресорії, інфекційні гіфи та гаусторії, а для паразитів тварин — перфорувальні «органи».

Апресорії — це спеціалізовані структури, за допомогою яких міцелій прикріплюється до субстрату. Вони мають вигляд коротких присосків, що утворюються на бічних відростках головної гіфи, й використовуються для утримання міцелію на поверхні організму-господаря. Перший апресорій зазвичай формується вже на проростковій гіфі, яка утворюється при проростанні спори. Апресорії широко розповсюджені серед фітопатогенних представників *Peronosporomycota* (*Peronospora*), *Ascomycota* (*Erisyphe*, *Spherotheca*) та *Basidiomycota* (*Puccinia*, *Uromyces*).

У тому випадку, коли апресорії обмежуються функцією прикріплення, їх називають гіфоподіями (*Asteroa*, *Meliola*). Проте в більшості випадків нижня поверхня апресорію проліферує з утворенням інфекційних гіф, які проникають у тіло рослини-господаря.

Інфекційні гіфи — це дуже тонкі вирости нижньої поверхні апресорію, які слугують для того, щоб пронизувати захисні оболонки організму-господаря, насамперед — клітинні стінки. Широка основа апресорію при цьому слугує «точкою опори» для тонкої інфекційної гіфи, і дозволяє їй чинити на субстрат значний механічний тиск.

Гаусторії — є основними живильними структурами високоспеціалізованих фітопатогенних грибів. Вони виникають у результаті розростання апекса інфекційної гіфи, яка проникла крізь покриви організму-господаря. Як правило, гаусторія займає простір між клітинною стінкою та протопластом клітини-господаря. При цьому плазмалема останньої прогинається, але зберігає свою цілісність. У результаті цього виникає здатність тривалий час експлуатувати організм господаря, не вбиваючи його.

Перфорувальні «органи» є пристосуваннями для паразитизму міцеліальних грибів на багатоклітинних тваринах. Вони послідовно виконують функції прикріплення (як апресорії), проникнення (як інфекційні гіфи) та живлення (як гаусторії). Прикріплювальна частина перфорувального «органу» має вигляд напівсферичної маси переплетених гіф, інфікуюча частина є гіфою, що проростає вглиб субстрату, а живильна частина, на відміну від гаусторії, є септованою й розгалуженою, і розташовується в міжклітинниках.

Перфорувальні структури характерні для дерматофітів — грибів, які паразитують на покривах тіла багатоклітинних тварин. В основному це представники *Ascomycota* (*Microsporum*, *Trichophyton*).

Пристосування до хижацтва. Ці пристосування виникли у грибів, яким притаманний хижацький спосіб життя, та являють собою різноманітні ловильні апарати. За допомогою цих апаратів організми-жертви (переважно ґрунтові нематоди, коловертки та інфузорії) фіксуються й потім перетравлюються хижим грибом.

Клейкі гіфи є найпростішим пристосуванням до хижацтва. Вони є бічними відростками вегетативних гіф, на апексі яких виділяються крапельки клейкої речовини. Організм-жертва прилипає до клейкої гіфи, після чого міцелій може його з'їсти. Клейкі гіфи широко розповсюджені у грибів, що живляться водними безхребетними — *Zoopagus* (*Zygomycota*) тощо.

Токсоцисти — це спеціалізовані термінальні клітини, що секретують речовини, здатні паралізувати або вбити організм-жертву (насамперед — нематод). Вони виявлені у базидіальних грибів з великими плодовими тілами (зокрема, й у популярного їстівного гриба гливи або *Pleurotus*). Завдяки наявності токсостист, ці гриби по-перше борються зі шкідниками, а по-друге поповнюють запаси азоту. Власне токсостисти мають булавоподібну форму й оточені великою сферичною краплею токсичного секрету. Вони відзначені в *Pleurotus*, *Stigmatolemma*, *Conocybe* (*Basidiomycota*). У представників останнього роду вони, ймовірно, виконують виключно захисну функцію, оскільки

вбитих нематод міцелій *Conocybe* не поїдає. Своєрідним варіантом токсоцист є дигітоцисти, виявлені у *Resupinatus* (*Basidiomycota*). Їх поверхня покрита великими конічними виступами. Так звані spine bolls («шипуваті кульки»), що були виявлені у 2004 р. Хонг Луо зі співавт. у *Coprinus comatus*, також, ймовірно, є різновидом токсоцист.

Ловильні кільця утворюються в результаті формування анастомозів — бічних містків, що поєднують дві псевдоклітини однієї або двохсусідніх гіф. За допомогою анастомозів гіфи набувають можливості замикатися у кільця. Хижі гриби використовують кільця для полювання на нематод (круглих червів). Ці організми здатні рухатися тільки вперед, тому черв'як, який випадково потрапив у кільце, намагаючись звільнитися, усе глибше й глибше застряє в пастці. Ловильні кільця, так само як і клейкі гіфи, можуть виділяти клейку речовину (анаморфний рід *Monachrosporium*). У деяких випадках ловильні кільця можуть утворюватися у великій кількості й, зростаючись бічними стінками, формують об'ємні ловильні сіті (анаморфний рід *Arthrobotrys*).

Ловильні петлі — це структури, які здійснюють активне захоплення жертви. Вони складаються з 2—3 клітин, здатних дуже швидко змінювати свій діаметр шляхом нагнітання в протопласт додаткових об'ємів рідини. При потрапленні жертви в петлю, клітини розширюються, звужуючи просвіт петлі, унаслідок чого тіло жертви здавлюється й міцно фіксується. Такий досконалий спосіб хижацтва характерний лише для деяких представників *Ascomycota* (анаморфний рід *Arthrobotrys*).

Пристосування до мутуалістичного симбіозу. Близьке співіснування з представниками з далеких систематичних груп вимагає від грибів розвитку специфічних пристосувань. Так, для мутуалістичного співжиття з комахами гриби утворюють гонглідії, а при розвитку мікоризи (симбіоз із корінням вищих рослин) — арбускули й везикули.

Гонглідії є булавоподібними одноклітинними утвореннями на апексі гіф, що містять запас поживних речовин. Зазвичай вони зібрані у сферичні клубочки, які називають бромаціями. Вони утворюються так званими амброзієвими грибами — групою справжніх грибів, що пристосувалися до мутуалістичного симбіозу з комахами, найчастіше з мурашками. Суть цього симбіозу полягає в тому, що мурашки забезпечують грибам сприятливі мікрокліматичні умови й поживний субстрат, а гриби, у свою чергу, утворюють бромації, призначені спеціально для живлення мурашок (*Leucoagaricus gongylophorus*).

Арбускули — це деревоподібні звивисті розростання апекса гіфи, що занурені в рослинну тканину. Вони характерні для ендомікоризних грибів, що розвиваються в товщі коріння рослин симбіонтів (в основному орхідей). Функції арбускул, очевидно, полягають у забезпеченні обміну речовинами між цитоплазмою гриба та рослини. Арбускули відомі лише у представників *Glomeromycota* (*Acaulospora*, *Glomus*, *Gigaspora*).

Везикули — це пухиреподібні здуття міцелію, які характерні для ендомікоризних грибів, що формують мікоризу з трав'янистими рослинами. Ці структури термінально або інтеркалярно утворюються на міцелії і використовуються для запасання поживних речовин, а також накопичення деяких продуктів обміну. Коли трав'яниста рослина-господар відмирає, ендомікоризні гриби знаходяться у стадії спокою в стані везикул аж до появи поблизу нової рослини.

Пристосування до переживання несприятливих умов. Раптове настання несприятливих умов — вичерпання запасу їжі, зневоднення субстрату тощо — вимагає наявності специфічних «клітин переживання», подібних до цист бактерій та найпростіших. Проте у грибів такі структури не набули широкого розповсюдження, оскільки більшість із них зустрічає настання несприятливих умов на репродуктивній фазі й переживає несприятливі умови в стані спор (див. нижче). До небагатьох одноклітинних грибних структур, призначених суто для перенесення екстремальних умов, належать геми, хламідоспори та, можливо, цисти.

Геми — це великі тонкостінні клітини, що мають округлу, еліптичну або неправильну форму. Вони утворюються на гіфах термінально або інтеркалярно, поодинокі або ланцюжками. Геми слугують для запасання поживних речовин на період їх нестачі, проте через відсутність потовщеної оболонки не здатні переживати екстремальні фізико-хімічні умови. Геми широко розповсюджені у представників водних грибів з відділів *Peronosporomycota* (*Achlya*) та *Blastocladiomycota* (*Allomyces*), а також деяких представників *Zygomycota* (*Mucor*).

Хламідоспори — це великі товстостінні клітини або комплекси клітин, які широко розповсюджені у наземних грибів і слугують для перенесення несприятливих умов. В основному вони утворюються інтеркалярно або термінально на вегетативних гіфах, а у деяких видів — ще й на спорах. Маючи міцну, часто меланізовану (просякнуту меланіном) клітинну стінку, хламідоспори можуть переживати найекстремальніші умови й зберігати життєздатність упродовж багатьох

років. Хламідоспори відомі у багатьох представників відділів *Ascomycota* (анаморфний рід *Fusarium*) та *Basidiomycota* (*Asterophora*, *Laetiporus*, *Ptichogaster*).

Цисти — це спеціалізовані тонкостінні клітини, що розвиваються на вегетативних гіфах, рідше — у тканинах плодових тіл та інших органів. Їх функції в більшості випадків невідомі, але, ймовірно, пов'язані з переживанням несприятливих умов. Останнім часом також поширюється думка, що, принаймні, частина цист є пристосуванням до хижацтва. Інколи цисти мають своєрідні відростки, що можуть бути пристосуванням для їх розповсюдження, проте механізм цього процесу на сьогодні не зовсім зрозумілий (дані Х. Клеменсона, 2004 р.). Відомо щонайменше 6 типів цист.

Пристосування до рекомбінації. Генетична рекомбінація (обмін генетичним матеріалом) — це процес, що потребує спеціальних пристосувань. У грибів цій меті слугують універсальні структури, що притаманні більшості еукаріотів — гамети й гаметангії. Крім того, у деяких грибів є низка специфічних пристосувань, які пов'язані з міцеліальною організацією та гетерокаріотичністю їх талому — анастомози та пряжки.

Анастомози — це поперечні містки, які, як правило, поєднують між собою окремі клітини гіф різних міцеліїв. Вони утворюються шляхом проростання бічного відростка однієї гіфи крізь стінку іншої й подальшого злиття їх протопластів. Діаметр анастомозів звичайно значно менший, ніж вегетативних гіф, які він поєднує.

Пряжки є своєрідними «самоанастомозами». Це короткі відростки клітин септованого міцелію, які, дугоподібно згинаючись, вростають у попередню клітину тієї ж самої гіфи. Сенс утворення пряжок полягає в тому, щоб організувати перерозподіл ядер при поділі дикаріотичних клітин. Пряжка «перекидає» одне з двох ядер певного типу в базальну частину клітини, яка потім відділяється септою від апекса гіфи.

Гаметангії — це спеціалізовані вмістилища, в яких формуються статеві клітини — гамети, або, принаймні, гаплоїдні ядра, що далі приймають участь у рекомбінації. У грибів з моноцентричним таломом функцію гаметангію зазвичай виконує саме вегетативне тіло, протопласт якого цілком розпадається на гамети, тимчасом як у міцеліальних грибів гаметангії утворюються на верхівках або бічних відгалуженнях гіф після їх відокремлення за допомогою септи. Далі, у джгутикових форм (*Chytridiomycota*, *Blastocladiomycota*, *Peronosporomycota*), протопласт гаметангію, як правило, розпадається на окремі фрагменти, які дають початок гаметам. Тим часом у безджгутикових групах грибів

(*Zygomycota*, *Ascomycota*) гаметангії можуть здійснювати статевий процес, не розпадаючись на гамети. В останньому випадку відбувається безпосереднє попарне злиття протопластів, а потім і ядер гаметангіїв.

Пристаосування до розповсюдження. Багато живих істот на певній стадії розвитку виробляють пропагули (діаспори) — зачаткові стадії розвитку, спеціально пристосовані до розповсюдження. До таких пропегативних структур належить, наприклад, насіння рослин. У всіх без винятку грибів та грибоподібних протистів пропагули називають спорами. На відміну від насіння вищих рослин, у спор відсутня органо-тканинна диференціація. Важливо звернути увагу на те, що до категорії спор відносять структури, абсолютно різні за походженням, будовою та способами розселення.

Спори грибів можуть бути захищені багат шаровою захисною оболонкою або не мати навіть клітинної стінки, вони можуть бути одно- або багатоклітинними, розповсюджуватися за допомогою вітру, води, тварин або активно пересуватися, використовуючи джгутики. Єдине, що об'єднує все це різноманіття — головна функція: утворення нових особин даного виду та їх розселення в нові місця проживання.

Формування спор традиційно асоціюють із нестатевим розмноженням — процесом утворення нових організмів без генетичної рекомбінації.

Проте у більшості грибів є спори, які утворюються як прямий наслідок статевого розмноження й забезпечують розселення носіїв нових, рекомбінантних геномів. Такі спори традиційно називають спорами статевого розмноження, однак у цьому словосполученні закладена суперечність: адже статеве розмноження як таке (обмін генетичною інформацією та утворення нового генома) здійснюють аж ніяк не спори, а гамети або функціонально подібні до них структури. Тим часом спори забезпечують лише процес розселення продуктів рекомбінації, тобто пострекомбінативну репродукцію, яка аж ніяк не є «статевою». У зв'язку із цим останнім часом намітилася тенденція поділяти спори не на «статеві» й «нестатеві», а на мітотичні й мейотичні:

У класифікації мітоспор найбільше значення мають два критерії: спосіб утворення й рухливість. Згідно із першим критерієм, їх умовно поділяють на спорангіоспори та конідії, а згідно із другим — на *зооспори* (планоспори) та *апланоспори*. Оскільки серед конідій рухомі форми не зустрічаються, то другий критерій використовують виключно для класифікації спорангіоспор.

Спорангіоспори — це мітоспори, що утворюються ендогенно, тобто всередині спеціалізованих ділянок міцелію — спорангіїв. У

більшості міцеліальних грибів спорангії формуються зі здуття апекса гіфи після його відокремлення від материнської гіфи септою. У ході спороутворення протопласт спорангію багаторазово ділиться, розпадаючись на сотні й тисячі спор. Спори залишають спорангій через отвори в його оболонці (кришечки, тріщини, пори) або при руйнуванні останньої. У деяких грибів гіфи, що несуть спорангії, морфологічно відрізняються від вегетативних гіф. У цьому разі їх називають спорангієносцями.

Конідії є спорами нестатевого розмноження, які, на відміну від спорангіоспор, розвиваються екзогенно, тобто на поверхні гіф, поодинокі або невеликими групами. Як правило, конідії формуються на спеціалізованих гіфах, які називаються конідієносцями (конідіофорами).

У класифікації мейоспор також використовують два критерії: спосіб утворення та наявність стадії спокою. На підставі цих критеріїв виокремлюють три типи мейоспор — зигомейоспори, аскоспори та базидіоспори.

Зигомейоспори — це мейоспори, що утворюються всередині спеціальних спорангіїв — зигоспорангіїв. Останні, на зразок типових апланоспорангіїв, мають вигляд пухиреподібного здуття, розміщеного на кінці спорангієносця, й містять кількасот спор. Зигоспорангії утворюються із зиготичної нерухомої клітини — зигоспори, яка, у свою чергу, є результатом злиття двох гаметангіїв. Утворення зигомейоспор є діагностичною ознакою відділу *Zygomycota*.

Аскоспори — це мейоспори, які утворюються всередині спеціальних вмістилищ — асків або сумок. Останні є спеціалізованими, округлими або циліндричними апланоспорангіями, що містять, як правило, по 4—8 спор, розміщених рядами або тетрадами. Аски утворюються в результаті злиття двох гаметангіїв, оминувши стадію спочиваючої зиготи.

При утворенні асків зигота або відразу ділиться мейозом та перетворюється на аск, або дає начало диплоїдному талому, на якому потім сформуються аски. Утворення аскоспор є діагностичною ознакою відділу *Ascomycota*.

Базидіоспори — це мейоспори, які утворюються на поверхні специфічних репродуктивних структур — базидій. Останні є клітинами різної форми, що утворюють випини (стеригми), на кінцях яких і дозрівають базидіоспори. Базидії утворюються в результаті злиття двох різноякісних ядер, наявних у міцелії після здійснення ним першого етапу статевого процесу. Вони розвиваються безпосередньо після каріогамії або проходять стадію спочиваючої зиготи. Нерухома спочиваюча зигота

у таких грибів називають пробазидією, а у разі її здатності до розповсюдження — теліоспорою. Утворення базидіоспор є діагностичною ознакою відділу *Basidiomycota*.

3. ТКАНИНИ Й ОРГАНИ ГРИБІВ

Мицелій формально є однією-єдиною клітиною, а у разі септування — не більше ніж гомогенною послідовністю однорідних «клітин». У зв'язку із цим можна було б чекати, що гриби не здатні до утворення тканин та органів. Проте це не так. У ряді випадків мицеліальні гриби утворюють щільні сплетіння гіф, які зовні нагадують тканини рослин або тварин. Гіфи в межах цих сплетень набувають специфічної структури, яка відповідає виконуваний функції (захисній, транспортній, опорній, репродуктивній тощо), і тим самим наближаються за властивостями (але не за походженням!) до справжніх тканин. Ці «тканиноподібні» сплетіння називають несправжніми тканинами, або плектенхімами. На відміну від звичайних тканин, плектенхіми грибів складаються з несправжніх клітин або несептованих гіф. При утворенні плектенхіми несправжні клітини здатні наростати тільки у двох напрямках, тимчасом як при утворенні справжніх тканин зростання клітин відбувається в трьох напрямках. У більшості випадків плектенхіми утворюються не ізольовано, а в складі складних вегетативних або репродуктивних структур, що складаються з кількох спеціалізованих типів плектенхім. Такі структури цілком заслужено можна вважати органами грибів.

На відміну від судинних рослин та вищих тварин, тіло грибів далеко не завжди складається з органів. Більше того, навіть у разі наявності органів талом може складатися не тільки з них, оскільки окремі ділянки талому, як і раніше, залишаються простими гіфами.

Вегетативними органами традиційно вважають органи, що забезпечують процеси життєдіяльності. Незважаючи на те, що це поняття широко використовують у ботаніці та мікології, воно є досить умовним, оскільки гриби дуже рідко формують органи для забезпечення вітальних функцій.

Органи прикріплення і мінерального живлення розвиваються всередині субстрату й слугують для фіксації талому в ньому. Крім того, вони виконують функції поглинання й транспортування води та мінеральних речовин, а у паразитичних видів — і органічних сполук з тіла господаря. До них належать ризоморфи, ризини, гомфи, цілії, псевдогомфи та гаптери.

Органи фотосинтезу зустрічаються лише у тих грибів, які перебувають у тісному симбіозі з фотосинтезуючими організмами,—

тобто знову ж таки у ліхенізованих грибів. До цієї групи дещо умовно можна віднести філокладії лишайників.

Органи азотофіксації — це органи ліхенізованих представників *Ascomycota*, які забезпечують утилізацію атмосферного азоту. Процес азотофіксації здійснюється не самим ліхенізованим грибом, а організмами-симбіонтами (ціанобактеріями). Міцелій лише забезпечує умови для проходження цього процесу й використання його продуктів грибним організмом. Відомий єдиний тип органів азотофіксації — цефалодії.

Органи газообміну — це специфічні структури ліхенізованих грибів, що забезпечують газообмін (надходження CO_2 й виведення O_2), необхідний при фотосинтезі водоростей-симбіонтів.

Перфорації — це великі отвори в покривній плектенхімі. Під ними, у серцевинному шарі талому, маса гіф розпушується, що забезпечує вільну циркуляцію газів під час газообміну (*Hypogymnia*).

Макули (псевдоцифели) — це спеціалізовані перфорації, в яких гіфи серцевинної плектенхіми утворюють пучок, спрямований назовні через отвір у покривній тканині. Газообмін у макулах здійснюється через цей пучок (*Cetraria*).

Цифели — це чашоподібні заглиблення в поверхні надсубстратних органів лишайника, вистелені пухкою масою несправжніх клітин сферичної форми. Газообмін у цифелах здійснюється через цю пухку масу (*Sticta*).

Органи переживання несприятливих умов. Ці органи виконують у грибів функції, близькі до тих, що їх виконують бульби та цибулини квіткових рослин.

Склероції — це органи, які являють собою щільні бульбоподібні сплетіння гіф, різноманітні за формою та розміром. Склероції складаються з покривної та серцевинної плектенхім. Покриви склероцій часто сильно меланізовані. Переживши несприятливі умови, склероції можуть проростати вегетативним міцелієм або репродуктивними структурами. Останні завжди відсутні в склероції аж до його проростання. Склероції широко розповсюджені серед *Ascomycota* (*Sclerotinia*) та *Basidiomycota* (*Polyporus*, *Typhula*).

Псевдосклероції — це органи, що утворюються зі сплетіння гіф навколо великого фрагмента живильного субстрату (кореня дерева, цибулини, насіння, плоду). Це сплетіння відмежовує субстрат від заселення грибами-конкурентами й дозволяє міцелію тривалий час розвиватися в ньому, до тих пір, доки всі тканини рослини не

заміщаються гіфами. Псевдосклероції зустрічаються у багатьох представників *Ascomycota* (*Monilia*), рідше у *Basidiomycota* (*Coprinus*).

Бульбіли — це структури, близькі до склероціїв, але позбавлені спеціалізації плектенхім. Вони є сферичними, дископодібними або витягнутими тілами, що складаються з полігональних або округлих клітин (*Burgoa*), або сплетіння звичайних циліндричних гіф, поверхневі клітини яких мають сферичну форму (*Aegerita*). Іноді бульбіли здатні до проліферації й утворюють ланцюжки (*Neoarbuscula*).

Близькими до бульбіл за будовою є **термітосфери** — специфічні органи, утворювані грибами-симбіонтами термітів (шапінковий гриб *Termitomyces*) для живлення останніх. Термітосфери мають вигляд булавоподібних тіл з оформленою оболонкою, яка складається з конідій. Імовірно, вони є сильно редукованими плодовими тілами.

Гіфелії — це унікальні структури, які являють собою сферичні або дископодібні тіла, утворені однією інтенсивно розгалуженою гіфою. Зазвичай вони мають радіальну структуру, в якій чітко простежується напрямок росту гіфи та її розчленування на сегменти. Гіфелії можуть переноситися повітряними масами, виконуючи пропaгaтивну функцію. Вони характерні лише для кількох родів *Ascomycota* (*Cristulariella*) та *Basidiomycota* (*Laeticorticium*).

Репродуктивні органи — це органи, що забезпечують процеси розмноження. Більшість із них є спеціалізованими вмістилищами для спор. При цьому, якщо репродуктивний орган утворює мітоспори, то його називають органом нестатевого розмноження, а якщо мейоспори — органом статевого розмноження. Останнє найменування неоднозначне, оскільки мейоспори є не агентами, а продуктами статевого процесу.

Ще більш умовним є уявлення про органи вегетативного розмноження грибів — структури, які не утворюють спор та є фрагментами вегетативних органів. Наявність органів такого роду може бути визнана лише у ліхенізованих *Ascomycota* та окремих видів *Basidiomycota*, що формують стильбоїди.

Соралі — це органи вегетативного розмноження ліхенізованих *Ascomycota*. Вони є ділянками поверхні талому, в яких покривна плектехіма розривається, оголяючи серцевину. В ділянці соралі серцевинна плектенхіма розпадається на **соредії** — фрагменти, що містять кілька гіф та клітин водорості-симбіонту. Соредії вивільняються через розриви покривної плектенхіми, залишають материнський талом і, потрапивши в сприятливі умови, розростаються, даючи початок молодому талому лишайника (*Physcia*, *Parmelia*).

Ізидії — це органи вегетативного розмноження ліхенізованих *Ascomycota*, що є дрібними булавоподібними або лускоподібними випинами поверхні талому. Кожна ізидія містить корові та серцевинні гіфи, а також водорості-симбіонти. При механічній дії ізидії легко відділяються від материнського талому й дають початок молодому лишайнику (*Pseudoevernia*).

Стильбоїди — це своєрідні органи вегетативного розмноження, властиві лише деяким шапинковим грибам (*Mycena*). Вони являють собою зменшені та видозмінені плодові тіла (див. нижче), верхня частина (шапинка) яких здатна відділятися, переноситися на певну відстань та проростати вегетативним міцелієм. Стильбоїди є чи не єдиним прикладом справжнього вегетативного розмноження у неліхенізованих грибів.

Конідіоми — це органи нестатевого розмноження грибів, які утворюють конідії. Вони є об'єднаннями (агрегаціями) конідіеносців, часто мають спеціальні покриви. Ці органи широко розповсюджені серед представників *Ascomycota* та *Basidiomycota*.

Плодові тіла — це органи статевого розмноження грибів, які утворюють мейоспори. Окрім спороносних структур, плодові тіла завжди мають вегетативні тканини, що забезпечують живлення, захист і розповсюдження мейоспор, виділення продуктів метаболізму та інші функції. За типом утворюваних мейоспор плодові тіла поділяють на три групи: зигокарпи, аскокарпи та базидіокарпи.

Строми — це багатофункціональні органи, що об'єднують властивості склероціїв, конідіом та аскокарпів. Вони є складними міцеліальними сплетіннями, з диференційованими захисними покривами й серцевинною тканиною. На відміну від склероціїв, строми вже в ході формування утворюють репродуктивні структури — конідіоми та /або аскокарпи. Статеві й нестатеві спороношення утворюються на стромах по черзі або синхронно. Строми дуже різноманітні за формою та розмірами. Вони можуть функціонувати впродовж усього теплого сезону, а іноді й кілька років. Ці органи притаманні багатьом видам відділу *Ascomycota* (*Diatrype*, *Hypoxylon*, *Nectria*, *Xylaria*).

4. ЖИТТЄВИЙ ЦИКЛ ГРИБІВ

Переважає більшість грибів має складний життєвий цикл, що включає зміну стадій розвитку, які здійснюють нестатеве та статеве розмноження.

Нестатєва стадія, **анаморфа**, утворює структури нестатєвого розмноження (спорангіоспори, конідії), а статєва, **телеоморфа** —

структури статевого розмноження та пострекомбінативної репродукції (аски, базидії). На відміну від рослин, у яких нестатеве й статеве розмноження здійснюють різні особини (спорофіт і гаметофіт), анаморфи й телеоморфи грибів є етапами розвитку одного й того самого вегетативного тіла, які можуть відрізнятися або не відрізнятися один від одного за плоідністю. Явище чергування анаморфи й телеоморфи в життєвому циклі грибів отримало назву плеоморфізму, а гриби, для яких характерне таке чергування, називають плеоморфними. Такими є більшість представників *Ascomycota* й багато видів *Basidiomycota*.

Плеоморфний життєвий цикл може бути первинно відсутнім або сильно редукованим, аж до повної втрати однієї зі стадій. Гриби, що втратили стадію телеоморфи або принаймні спостережувані на стадії анаморфи, традиційно називали дейтеромицетами (лат. *Deuteromycetes*) або незавершеними грибами (лат. *Fungi Imperfecti*) й розглядали як самостійний клас.

На сьогодні гриби, представлені анаморфою, вважають за краще іменувати мітоспоровими (англ. *Mitosporic Fungi*) або просто анаморфними (англ. *Anamorphic Fungi*). До цієї групи належать численні види *Ascomycota* (анаморфні роди *Aspergillus*, *Fusarium*, *Verticillium*) та деякі *Basidiomycota* (*Malassezia*, *Oedosporium*, *Ozonium*).

У деяких грибів — навпаки, сильно редукована або зовсім утрачена стадія анаморфи (шапінкові гриби *Agaricus*, *Boletus*, *Russula*). Ці гриби, як правило, характеризуються високим рівнем розвитку мейотичних спороношень та утворюють складні плодові тіла.

У життєвому циклі грибів можуть чергуватися **три каріологічних стани**:

- **гаплоїдний** — ядра мають одинарний набір хромосом;
- **диплоїдний** — ядра мають подвійний набір хромосом;
- **дикаріотичний** — ядра мають одинарний набір хромосом, але в межах талому спостерігається два типи генетично-різномірних ядер. «Чоловіче» та «жіноче» ядра, які формують дикаріон, завжди розміщуються поруч, а їх поділ синхронізований. Дикаріотичний стан широко розповсюджений лише у грибів, а іншим групам живих організмів не притаманний.

Послідовність зміни каріологічних фаз специфічна в межах кожного великого таксона грибів. Згідно із цим, Дж. Репер відокремив 7 базисних типів життєвого циклу грибів: нестатевий, гаплоїдний, гаплоїдний з обмеженим дикаріоном, гапло-дикаріотичний, дикаріотичний, гапло-диплоїдний та диплоїдний.

Питання для контролю знань

1. Перерахуйте типи вегетативного тіла грибів.
2. Назвіть фундаментальні тенденції еволюції вегетативного тіла грибів.
3. Які метаморфози вегетативного тіла забезпечують пристосування грибів до колонізації субстрату?
4. Які видозміни вегетативного тіла забезпечують пристосування грибів до паразитизму?
5. Які видозміни вегетативного тіла забезпечують пристосування грибів до хижацтва?
6. Які видозміни вегетативного тіла забезпечують пристосування грибів до мутуалістичного симбіозу?
7. Які видозміни вегетативного тіла забезпечують пристосування грибів до переживання несприятливих умов?
8. Які видозміни вегетативного тіла забезпечують пристосування грибів до рекомбінації?
9. Які органи у грибів виконують роль прикріплення і мінерального живлення, газообміну, фотосинтезу та азотфіксації?
10. Які органи вегетативного і статевого розмноження характерні для грибів?
11. Скільки кардіологічних станів може чергуватися у життєвому циклі грибів?

Перелік використаних літературних джерел: [1], [2], [3], [4], [6], [7], [9], [12], [13], [14], [17].

ЛЕКЦІЯ 3. ЦИТОЛОГІЯ

План

1. Ядро.
2. Мембранні органели.
3. Немембранні органели.
4. Цитоскелет.
5. Джгутиковий апарат.
6. Клітинні покриви.
7. Ріст гіф.
8. Септи та поровий апарат.

Ключові слова: гаплоїдний талом, диплоїдний талом, дикаріотичний талом, ортомітоз, плевромітоз, центричний мітоз, ацентичний мітоз, ядро, центріолі, полярні тільця веретена, мітохондрії, мітосоми, гідрогеносоми, рудиментані пластиди, ендоплазматичний

ретикулум, ботросоми, парентосоми, румпосоми, симплексосоми, апарат Гольджі, секреторні пухирці, пероксисоми, вакуолі, тубулі, рибосоми, колакосоми, лома соми, поляропласт, цитоскелет, джгутики, клітинні покрити.

1. ЯДРО

Усі без винятку гриби є еукаріотами й мають добре оформлені ядра, покриті двомембранною ядерною оболонкою. Ядерний геном грибів має типову для еукаріотів хромосомну організацію (ДНК + білкі-гістони). Різноманітність типів ядерного апарату у грибів визначається, насамперед, кількістю та плоідністю ядер у тих чи інших структурах, кількістю й морфологією ядерця, а також особливостями проходження мітозу.

Як уже зазначалося раніше, талом грибів може бути одноядерним або багатоядерним. Одноядерний талом зустрічається переважно у архаїчних доміцеліальних групах грибів, а також у тих грибів, які повторно спростилися у зв'язку з паразитичним способом життя. Багатоядерний талом характерний для еволюційно продвинутих груп грибів, зокрема для всіх грибів, що мають міцелій. В останньому випадку ядра рівномірно розподіляються в межах міцелію й кожне з них відповідає за життєдіяльність «свої» ділянки клітини. Сферу впливу ядра в багатоядерному таломі називають енергідою.

За плоідністю **вегетативний талом** грибів може бути **гаплоїдним**, **диплоїдним** і **дикаріотичним**. Як вже відзначалося вище, дикаріотом називають асоціацію «чоловічого» й «жіночого» гаплоїдних ядер, які переміщуються й діляться синхронно, але при цьому не втрачають своєї індивідуальності.

Переважає більшість грибів має гаплоїдний талом. Диплоїдний талом характерний для несправжніх грибів з відділу *Peronosporomycota*, а також для диплоїдних дріжджів (*Saccharomycodes*). Дикаріотичний талом переважає в життєвому циклі *Basidiomycota* і, як виняток, у деяких представників *Ascomycota* (*Neolecta*, *Taphrina*).

Ядра різних груп грибів містять одне або кілька **ядерця**. У ряді випадків ядерце може мати дуже характерний зовнішній вигляд. Наприклад, у зооспорах представників відділу *Blastocladiomycota* ядерце локалізоване на периферії ядра й формує так звану «ядерну шапочку». Наявність цієї структури є однією з найважливіших діагностичних ознак відділу.

Під час мітозу грибне ядерце може поводитися по-різному. У першому випадку (*Labyrinthulomycota*, *Hu-phochytriomycota*) воно зникає з

початком мітозу й відновлюється після його завершення. У другому випадку ядерце не зникає й на певній стадії мітозу ділиться перешнуровуванням (*Peronosporomycota*, *Zygomycota*). У третьому випадку (*Chytridiomycota*, *Ascomycota*, *Basidiomycota*) на початку мітозу ядерце виштовхується з ядра в цитоплазму, де зберігається до завершення поділу ядра.

Типи мітозу. Мітоз у різних груп живих організмів проходить по-різному. За характером поведінки ядерної оболонки прийнято виділяти відкритий, напіввідкритий і закритий мітоз, а за поведінкою ахроматинового веретена (веретена поділу) — ортомітоз і плевромітоз.

При відкритому мітозі під час поділу ядерна мембрана повністю руйнується, а ядерця й хромосоми вільно лежать у цитоплазмі. При закритому мітозі ядерна мембрана зберігається під час його поділу. При напіввідкритому мітозі ядерна мембрана частково руйнується на «полюсах» ядра з утворенням двох полярних вікон, або перфорацій.

При ортомітозі метафазні хромосоми симетрично розташовуються по екватору веретена, утворюючи метафазну екваторіальну пластинку.

При плевромітозі екваторіальна пластинка зазвичай не утворюється й ахроматинове веретено представлене двома напівверетенами, одне з яких залягає всередині ядра, а інше — поза ним. Як наслідок, уся фігура подіду має асиметричний характер і нагадує букву V.

Органели, асоційовані з ядром. За організацію ниток веретена поділу та розходження хромосом у грибів відповідають асоційовані з ядром органели. Виокремлюють два типи асоційованих з ядром органел: широко розповсюджені у еукаріотів **центріолі** й досить рідкісні, але характерні для більшості грибів **полярні тільця веретена** — фібрилярні комплекси, прикріплені безпосередньо до ядерної мембрани. Якщо в поділі ядра беруть участь центріолі, відповідний **тип мітозу** називають **центричним**, а якщо полярні тільця веретена — **ацентричним**. Від типу мітозу в значній мірі залежить час проходження мітозу в грибів.

Центричний тип мітозу характерний для тих грибів, у життєвому циклі яких є джгутикові стадії (*Peronosporomycota*, *Chytridiomycota* тощо). Ацентричний мітоз притаманний наземним грибам, які втратили в життєвому циклі джгутиконосну стадію (*Zygomycota*, *Glomeromycota*, *Ascomycota*, *Basidiomycota*).

2. МЕМБРАННІ ОРГАНЕЛИ

Мітохондрії та їх похідні. *Мітохондрії* присутні в клітинах більшості видів грибів. Вони мають типовий для всіх еукаріотів план

будови. Матрикс мітохондрій містить мітохондріальну ДНК, прокаріотичні рибосоми з коефіцієнтом седиментації 70S, а також комплекс ферментів, що відповідають за клітинне дихання. Важливою діагностичною ознакою при розмежуванні великих таксонів грибів є форма мітохондріальних крист. У справжніх грибів кристи завжди пластинчасті, а в несправжніх — зазвичай трубочасті.

У деяких справжніх грибів, що мешкають в умовах постійного дефіциту кисню, мітохондрії сильно редуковані. Рудиментарні мітохондрії у грибів називають мітосомами та гідрогеносомами.

Мітосоми — це органели, що характерні для анаеробних або мікроаерофільних мікроорганізмів. Вони були вперше виявлені в 1999 р. у дизентерійної амеби (*Entamoeba histolytica*), яка паразитує в кишечнику людини. Подібно до мітохондрій мітосоми мають подвійну мембрану, а також містять цілу низку білків, які властиві мітохондріям інших груп еукаріотів. На відміну від мітохондрій, мітосоми позбавлені власного генома, і всі гени, що відповідають за їх функціонування, розташовані в ядрі клітини. Біохімічні процеси, які протікають у мітосомах, досі не вивчені.

Гідрогеносоми в 1973 р. вперше описали Д. Г. Ліндмарк та М. Мюллер у трихомонад (*Tritrichomonas foetus*). Серед грибів гідрогеносоми виявлені тільки у представників відділу *Neocallimastigomycota* — облигатних ендосимбіонтів рубця жуйних тварин. Ці органели відповідають за синтез молекул АТФ в анаеробних умовах.

Рудиментарні пластиди. Усі без винятку види грибів є гетеротрофами. Проте це не означає, що їх предки також були позбавлені здатності до фотосинтезу. На сьогодні встановлено, що деякі несправжні гриби є вторинно гетеротрофними організмами (*Hyphochytriomycota*, *Peronosporomycota*). Їх предки, близькі до різноджгутикових водоростей, у процесі еволюції втратили здатність до фотосинтезу. Одним із доказів цього є той факт, що в клітинах деяких пероноспоромікозових грибів (*Saprolegnia*) збереглися рудиментарні нефункціональні пластиди, які іноді умовно називають лейкопластами.

Ендоплазматичний ретикулум та його похідні. **Ендоплазматичний ретикулум** (ЕПР) у грибів добре розвинений і в цілому нагадує відповідну структуру тварин, являючи собою розгалужену систему одномембранних сплосчених порожнин, пухирців та каналців. На ЕПР припадає більше половини всіх мембран грибної клітини. Одна частина ЕПР густо покрита рибосомами й називається

шорсткою, друга — майже позбавлена їх і називається гладенькою. ЕПР бере активну участь у метаболізмі і в транспортуванні речовин.

Клітини деяких грибів здатні формувати різні видозміни ендоплазматичного ретикулюму: ботросоми, парентосоми, румпосоми та симплехосоми.

Апарат Гольджі являє собою мембранну органелу, функціями якої є сортування, пакування, маркування та секреція речовин. У різних груп грибів і на різних стадіях їх розвитку апарат Гольджі розвинений по-різному. Найбільш оформлена ця органела у несправжніх грибів (*Labyrinthulomycota*, *Hyphochytriomycota*, *Peronosporomycota*), у архаїчних груп справжніх грибів (*Chytridiomycota*, *Blastocladamycota*), а також у дріжджів. У представників цих груп апарат Гольджі нагадує такий у вищих рослин і тварин і називається централізованим. У міцеліальних справжніх грибів (*Zygomycota*, *Ascomycota*, *Basidiomycota*) апарат Гольджі децентралізований. При такій його організації невеликі скупчення диктіосом хаотично розкидані по всій довжині гіфи, і єдиного центру їх організації не спостерігається.

У міцеліальних грибів скупчення диктіосом найбільш виражені на верхівках гіф, що активно розвиваються, у молодих асках та базидіях, а також у спорах.

Секреторні пухирці (везикули) — це сукупність одномембранних органел, що є похідними апарату Гольджі й відповідають за транспортування та секрецію за межі цитоплазми різних сполук. Основними типами секреторних везикул у грибів є лізосоми, макровезикули та мікровезикули.

Лізосоми грибів, окрім класичних функцій, відповідальні за позаклітинне травлення. Лізосомальні ферменти, що секретуються гіфами, розщеплюють біополімери поживного субстрату на моно- або олігомерні фрагменти, які потім всмоктуються поверхнею клітини. Крім того, лізосоми відповідають за руйнування старих або зайвих органоїдів, а також за автоліз (самоперетравлювання) старих гіф. Через останню функцію їх також іноді іменують «суїцидальними мішечками».

Макровезикули — це пухирці, в яких накопичуються будівельні матеріали, необхідні для росту клітинної стінки грибів. Основними компонентами макровезикул у міцеліальних грибів є мономери та олігомери полісахаридів клітинної стінки, а також молекули білків.

Мікровезикули містять ферменти, необхідні для росту клітинної стінки грибів. До цієї групи належать хітосоми — секреторні пухирці, що містять фермент хітин-синтазу, необхідний для утворення фібрил хітину в клітинній стінці. Іншим прикладом мікровезикул є літичні

везикули, що містять фермент хітиназу, необхідний для руйнування фібрил хітину в місці формування бічного відгалуження гіфи.

Пероксисоми — це внутрішньоклітинні одномембранні органели, які необхідні для окислення жирних кислот, а також для руйнування небезпечних для клітини активних форм кисню. На відміну від лізосом, пероксисоми можуть збільшуватися в розмірах і ділитися з утворенням дочірніх структур.

Клітини багатьох грибів містять **вакуолі**, які є вмістилищем запасних поживних речовин та токсичних продуктів метаболізму. Вакуоля відмежується від цитоплазми вакуолярною мембраною — тонопластом. Ці органели здійснюють контроль рівня рН і осмотичного тиску в клітині, а також беруть участь у нагнітанні тиску при проникненні гіф паразитичних грибів у клітину господаря.

Вакуолі майже відсутні в молодих гіфах і, навпаки, добре розвинені в старих (особливо в запасуючих та молочних). Часто вони мають витягнуту трубчасту форму й проходять крізь септи, розташовуючись одночасно в кількох компартментах гіфи. Такі вакуолі отримали специфічну назву — *тубулі*.

3. НЕМЕМБРАННІ ОРГАНЕЛИ

Рибосоми у більшості грибів мають типову для еукаріотів будову та константу седиментації 80S. Вони складаються із 4 типів рРНК — 28S, 18S, 5S і 5,8S. Проте у представників відділу *Microsporidiomycota* рибосоми подібні до таких у прокаріотів: мають константу седиментації 70S і містять усього три рРНК — 23S, 16S і 5S. Враховуючи це, а також той факт, що у мікроспоридій відсутні мітохондрії, джгутики та центріолі, ці організми якийсь час відносили до найдавніших первинно безмітохондріальних еукаріотів.

Колакосоми, або лентиккулярні тільця,— це органели міжклітинного контакту, характерні виключно для представників порядку *Microbotryales (Basidiomycota)*. Вони мають вигляд електронно-щільних тілець із центром темного кольору та світлою периферією, які залягають між клітинною стінкою та цитоплазматичною мембраною, вигинаючи мембрану досередини. При тісному контакті гіфи з клітиною господаря колакосоми можуть формуватися і в останній. Вірогідно, колакосоми є скупченнями білкових молекул, що секретуються паразитичними грибами в організм господаря.

Ломасоми — це електронно-щільні сферичні структури, оточені мембраною й розташовані між плазмалеомою та клітинною стінкою в зоні активного росту останньої. Їх уперше описали Р. Т. Мур та Дж. Г. Мак-

Алер ще в 1961 р. Ломасоми відомі виключно у грибів, тому в 1970-і рр. їх вважали одним з найбільш специфічних компонентів грибною клітини. Сьогодні вчені висловлюють припущення, що ломасоми є артефактами, які утворюються в ході фіксації мікологічного матеріалу для електронно-мікроскопічного дослідження.

Полярна трубка та **полярoplast** являють собою специфічні органели, які зустрічаються виключно у спорах мікроспоридій (*Microsporidomycota*). Ці органели функціонують подібно до шприця, за допомогою якого амебоїдний зародок, що знаходиться всередині спор паразита, «вприскується» у клітини хазяїна. У стані спокою полярна трубка перебуває всередині спори спіралеподібно закрученою. За допомогою полярoplastа вона може «вистрілювати» назовні та закріплюватися, подібно до гарпуна, у тканинах хазяїна. Після цього через канал всередині полярної трубки амебоїдний зародок паразита залишає спору та інфікує одну з клітин хазяїна.

4. ЦИТОСКЕЛЕТ

Цитоскелетні структури грибів дуже різноманітні за будовою та функціями. Основним структурним елементом цитоскелета грибів є **мікротрубочки**. Вони складаються з глобул білків α - і β -тубуліну діаметром 24—26, іноді до 40 нм. Мікротрубочки утворюють опорний динамічний каркас усередині клітин. Завдяки ним у клітинах здійснюється спрямований рух органел та секреторних пухирців. Мікротрубочки формують веретено при поділі ядра, а також входять до складу джгутиків.

З мікротрубочками тісно асоційовані **проміжні філаменти**, що мають діаметр 8—12 нм. Одним з головних складників проміжних філаментів еукаріотичних клітин є білок віментин. Він бере участь у прикріпленні органел до мікротрубочок, а також, разом з мікротрубочками, організовує внутрішню тривимірну структуру опорного скелета клітини.

Важливим елементом цитоскелета грибів є асоційовані з мікротрубочками білки (microtubule-associated proteins або MAPs). Вони регулюють роботу структурних елементів цитоскелета: збирання й розбирання мікротрубочок, об'єднання мікротрубочок у комплекси, поєднання мікротрубочок із проміжними філаментами. Для приєднання MAP-білків до мікротрубочок необхідні фосфорилуючі ферменти MAP-кінази.

Третім елементом цитоскелета є **мікрофіламенти** — тонкі (до 7 нм у діаметрі) скоротні або нескоротні фібрилярні тяжі. До скоротних

мікрофіламентів грибів належить білок актин. Він відповідає за відкриття й закриття білкових каналів у плазмалемі, підтримку форми верхівок гіф та інші важливі функції. Регуляцію скорочень молекул актину, а також його поєднання з іншими елементами цитоскелета забезпечують актин-зв'язуючі білки. До нескоротних мікрофіламентів грибів належить білок спектрин. Молекули спектрину на внутрішній поверхні плазмалеми прикріплюються до трансмембранних білків (білки іонних каналів, інтегрин тощо). Унаслідок такого з'єднання плазмалема покривається опорною фібрилярною сіткою. У місці прикріплення до білків плазмалеми зазвичай містяться короткі фібрили актину. Як наслідок, з одного боку, сітка постійно перебуває в напруженому стані, а з іншого, може чутливо реагувати на всі зміни, що відбуваються в клітині.

Рух органел, секреторних пухирців та великих молекул усередині клітини здійснюється за допомогою моторних білків: кінезинів і динеїнів.

До елементів цитоскелета грибів часто відносять специфічні органели, що відповідають за ріст гіф, а також джгутиковий апарат та клітинні покриви. Проте, на нашу думку, всі ці структури цілком заслуговують окремого розгляду.

5. ДЖГУТИКОВИЙ АПАРАТ

Рух репродуктивних структур (гамет і зооспор) первинно-водних грибів здійснюється за допомогою джгутиків (кінетоцилій). Кількість, будова, а також способи розміщення джгутиків істотно відрізняються у різних груп грибів і грибоподібних протистів і є одним з найважливіших діагностичних ознак цих організмів.

Якщо джгутик розташований на передньому кінці клітини, то його називають апікальним, а саму клітину акроконтною; якщо джгутик бічний — його називають латеральним, а клітину плевроконтною; нарешті, якщо джгутик розташований у задній частині клітини, його називають базальним, а саму клітину — опістоконтною.

За морфологією джгутики грибів поділяють на гладенькі й перисті.

У складі джгутикового апарату розрізняють зовнішню частину джгутика — ундуліподію, а також внутрішню, представлену кінетосоною (базальним тілом) і корінцевою системою.

Основна функція джгутика — забезпечення руху клітини. Рушійною силою у роботі джгутика є периферичні мікротрубочки та їх динеїнові ручки, яким притаманна АТФ-азна активність. Завдяки їм

джгутик здатний здійснювати майже 40 обертів у секунду. Окрім руху, джгутик бере участь у прикріпленні зооспор до поверхні субстрату, а також очищає поверхню спори від сторонніх частинок, що налипають на неї.

6. КЛІТИННІ ПОКРИВИ

Клітини всіх справжніх і несправжніх грибів зовні покриті щільними покривами. У переважній більшості грибів плазмалема вкрита суцільною клітинною стінкою і лише в одній невеликій групі *Labyrinthulomycota* — лусочками. І клітинна стінка, і лусочки необхідні, насамперед, для захисту клітини від несприятливих зовнішніх впливів, а також для підтримки її форми.

Клітинна стінка грибів є комплексом з різних полісахаридів, білків, ліпідів, а також мінорних компонентів (пігментів, неорганічних солей тощо). Електронно-мікроскопічні дослідження показали, що вона зазвичай є двошаровою й складається з внутрішнього (опорного, скелетного) шару та зовнішнього (аморфного) шару. Внутрішній шар, у свою чергу, складається переважно зі щільно упакованих молекул полісахаридів і є досить міцним. Зовнішній шар відзначається пухким укладанням полісахаридів і високим вмістом глікопротеїнів. Межа між шарами клітинної стінки часто є нечіткою, і тоді стінка виглядає одношаровою. В інших випадках — навпаки, у межах зовнішнього, внутрішнього або обох шарів можна виокремити кілька підшарів, що відрізняються характером розміщення та щільністю упаковки молекул.

У ході утворення спор, септ і бічних відгалужень гіфи внутрішній і зовнішній шари клітинної стінки часто поводяться по-різному.

Полісахариди внутрішнього шару клітинної стінки. Клітинна стінка будь-якого організму має складну архітектуру, але, як правило, у ній вдається виділити головний фібрилярний компонент, що утворює її «каркас». Такий «каркас» у грибів завжди розташований у внутрішньому шарі клітинної стінки. Традиційно вважалося, що у справжніх грибів він складається з хітину, а у несправжніх — із целюлози. Проте останнім часом було з'ясовано, що це не зовсім так. По-перше, і хітин, і целюлоза є у грибів другорядними полісахаридами, що не утворюють довгих «каркасних» волокон. По-друге, деякі несправжні гриби містять хітин (*Hyphochytriomycota*, *Saproletniales*, *Leptomitales*), тимчасом як справжні гриби можуть містити целюлозу (*Monoblepharidales*).

Насправді ж, основним структурним компонентом внутрішнього шару клітинних стінок і справжніх, і несправжніх грибів є β -1,3-глюкан. Поперечні містки між його молекулами утворює **хітин** і / або **хітозан** (переважно у справжніх грибів), чи целюлоза (переважно у несправжніх

грибів). На додаток до цього у різних груп грибів присутня ціла низка мінорних полісахаридів.

Полісахариди зовнішнього шару клітинної стінки. Зовнішній шар клітинної стінки, як зазначалося вище, має аморфну структуру. До його складу входять не тільки полісахариди, але й значна кількість білків, які разом з вуглеводними фрагментами утворюють *глікопротеїди*. Каркас зовнішнього шару клітинної стінки у більшості грибів утворюють молекули β -1,6-глюкану, а найпоширенішим компонентом глікопротеїнів є манани. β -1,6-глюкан (1,6-полімер β -глюкози) відрізняється від β -1,3-глюкану тільки способом полімеризації. Короткі молекули цієї речовини розташовані на межі між зовнішнім та внутрішнім шаром клітинної стінки грибів слугують для з'єднання β -1,3-глюканового скелета з глікопротеїнами зовнішнього шару.

Манани (полімери α -манози) характеризуються великою різноманітністю структур, фізико-хімічних властивостей та біологічних функцій. У клітинних стінках дріжджів *Saccharomyces cerevisiae* молекули мананів складаються з центрального ланцюга α -1,6-зв'язаних залишків манози й численних відгалужень з α -1,2-, рідше α -1,3-зв'язками. Деякі олігосахариди в складі бічних відгалужень молекул мананів приєднані за допомогою фосфодієфірних зв'язків.

Міnorні полісахариди клітинної стінки. β -1,3 [β -1,6]-глюкан (β -1,6-розгалужений β -1,3-глюкан) являє собою β -1,3-глюкан, «обважнений» бічними ланцюжками, пов'язаними з осьюовою частиною молекули β -1,6-зв'язками.

Функції α -1,3-глюкану досить різноманітні. Він бере участь у формуванні внутрішнього шару клітинної стінки, утворює желеподібний чохол навколо гіф при формуванні біоплівки, закорює молекули меланіну й спорополеніну в клітинних стінках.

α -1,3 [1,4]-глюкан, або нігеран, є аналогом α -1,3-глюкану, з численними бічними ланцюжками, приєднаними за допомогою α -1,4-зв'язків. Ця речовина у відносно невеликих кількостях зустрічається в клітинній стінці *Aspergillus niger* та деяких видів *Penicillium*.

Білки клітинної стінки. Білки клітинної стінки грибів прийнято поділяти на дві групи: ковалентно-зв'язані та нековалентно-зв'язані з полісахаридами клітинної стінки.

Вторинні компоненти клітинної стінки. **Меланіни** — це група темнозбарвлених пігментів, які входять до складу клітинних стінок багатьох грибів. Меланіни захищають клітинні стінки від ферментативного лізису, ультрафіолетового випромінювання та

висихання. Вони суттєво підвищують механічну міцність покривів, що особливо важливо для спор, конідієносців, апресоріїв тощо.

Спорополенін — це ароматичний полімер, що входить до складу клітинних стінок спор. Він захищає спори від ферментативного лізису та висихання, а також робить оболонку спор міцнішою й надає їй гідрофобності.

Гідрофобіни — це клас невеликих за розміром (близько 100 амінокислотних залишків), багатих на цистеїн білків. Гідрофобіни зволожують оболонку спор, запобігаючи їх злипанню та полегшуючи розповсюдження. Крім того, ці білки містяться в паростковій трубці фітопатогенних грибів і слугують для прикріплення до гідрофобної кутикули клітин рослини-хазяїна.

Лектини — це видоспецифічні глікопротеїни різних груп організмів. За своєю активністю лектини не є ані ферментами, ані рецепторами. У рослин і тварин вони беруть участь, насамперед, у міжклітинній кооперації, а у фітопатогенних грибів — у розпізнаванні підходящого виду рослини-хазяїна та закріпленні на його поверхні.

7. РІСТ ГІФ

Найбільш складно організованою та фізіологічно активною ділянкою клітин міцеліальних грибів є верхівки гіф. Саме у верхівках гіф спостерігається найбільша щільність розташування клітинних органел та секреторних пухирців. Такий непропорційний розподіл активності в міцелії має раціональне пояснення: гіфи грибів ростуть виключно верхівками.

Кінцеві ділянки гіф прийнято поділяти на дві ділянки — апікальну й субапікальну, які відрізняються як за будовою, так і за участю в рості гіфи.

Апікальна ділянка гіфи — це її найбільш молода зона, що має куполоподібну форму. Вона містить безліч секреторних пухирців, які об'єднуються в специфічні органели, відповідальні за ріст гіф — апікальні тільця або полярисоми.

Субапікальна ділянка гіфи — це ділянка високої біосинтетичної активності, що розташована трохи нижче апекса. Тут відбувається утворення секреторних пухирців, необхідних для росту клітинної стінки, тому на субапікальній ділянці добре розвинена ендоплазматична сітка й система мікротрубочок, присутній апарат Гольджі. Ця ділянка також багата на мітохондріями. Найближчі до апекса ядра розташовані трохи нижче від субапікальної зони.

Найважливішою структурою апікальної ділянки гіфи є *апикальне тільце*, або «шпітценкьорпер» — органела, характерна для міцеліальних представників *Ascomycota* та *Basidiomycota*. Вона являє собою сферичне скупчення білкових молекул, що займає верхівкову частину гіфи.

У складі апікального тільця умовно виокремлюють центральне ядро, яке відповідає за організацію елементів цитоскелета, та периферичну частину, що впорядковує й утримує секреторні пухирці. В центральному ядрі сходяться вільні закінчення мікротрубочок, які виходять із субапикальної ділянки гіфи. Вони здійснюють спрямоване транспортування секреторних везикул із субапикальної ділянки в апекс гіфи. В обидва боки від центрального ядра відходять численні нитки білка актину. Вони своєю основою зв'язані з інтегринами — трансмембранними білками, що одним своїм кінцем закорені в мембрану, а іншим зв'язані з клітинною стінкою. Інтегрини, у свою чергу, є центрами організації фібрил білка спектрину, що утворює еластичну сітку на внутрішній поверхні плазмалеми. Завдяки зв'язку з актином, інтегринами та спектринами центральне ядро апікального тільця стабілізує апекс гіфи й може синхронізувати ріст клітинної стінки та ріст плазмалеми.

Периферична частина апікального тільця концентрує на своїй поверхні макро- й мікровезикули, утворювані в нижчих ділянках гіфи.

Макровезикули, що містять мономери та олігомери гліканів клітинної стінки, розташовані в зовнішніх шарах апікального тільця, а мікровезикули, насамперед *хитосоми*, — ближче до центру. Макро- та мікровезикули транспортуються із субапикальної ділянки гіфи в апікальну за допомогою моторних білків кінезинів, що переміщують їх уздовж мікротрубочок.

Коли накопичується достатня кількість везикул, вони одночасно переміщуються до плазмалеми апекса гіфи й шляхом екзоцитозу переливають свій вміст у позаклітинний простір. При цьому клітинна стінка розтягується за рахунок надходження нового будівельного матеріалу, а плазмалема — за рахунок мембран секреторних пухирців, що злилися з нею. Апікальне тільце, звільнившись від попередньої групи секреторних пухирців, одразу починає накопичувати нові. Завдяки такій ритмічності вивільнення везикул у високоорганізованих міцеліальних грибів виникає характерний поштовхоподібний ріст гіф. Швидкість росту гіф може сягати 40 μm за хвилину.

8. СЕПТИ ТА ПОРОВИЙ АПАРАТ

Септи — це перегородки, що розділяють вегетативне тіло та репродуктивні структури гриба на окремі компартменти. У нижчих грибів та грибоподібних протистів септи формуються переважно для відділення спорангіїв або гаметангіїв від вегетативної частини міцелію. У вищих грибів (*Ascomycota*, *Basidiomycota*, багатьох *Zygomycota*) септи регулярно утворюються на вегетативних гіфах, поділяючи їх на «клітини» та формуючи «клітинний» тип міцелію. Окрім того, септи часто утворюються на конідіях, аскоспорах і (зрідка) на базидіоспорах (*Muribasidiospora*).

Формування септи пов'язане з інвагінацією внутрішнього шару клітинної стінки. Зовнішній шар при цьому залишається незмінним доти, доки септована структура зберігає свою механічну цілісність. Однак потім зростаюча стінка септи може самостійно сформувати власний «зовнішній» шар.

За наявністю в септі «зовнішнього» шару септи поділяють на два основні типи:

— **дистосепти** — септи, які формуються виключно внутрішнім шаром клітинної стінки й не утворюють вторинного «зовнішнього» шару; зустрічаються в спорах деяких *Ascomycota* (наприклад, аноморфний рід *Bipolaris*);

— **еусепти** — септи, які утворюють у ході розвитку вторинний «зовнішній» шар; зустрічаються в септованому міцелії та спорах більшості грибів.

Септи забезпечують компартменталізацію гігантського міцеліального талому, але водночас й обмежують транспортування речовин та переміщення органел у ньому, тобто ускладнюють інтеграцію міцеліального організму.

Аби мінімізувати цей ефект, септи більшості грибів забезпечені наскрізними отворами — **порами**. Виняток становлять тільки вторинно спрощені таломі деяких паразитичних грибів, септи яких позбавлені пор (*Ustilago*).

Кількість пор в одній септі — важлива діагностична ознака, що характеризує великі групи грибів. З цього погляду можна виокремити **три типи пор**:

— **центральні** — великі пори, що утворюються по одній на септу, в її центральній частині (*Zygomycota*: *Kickxellomycetes*; більшість *Ascomycota* та *Basidiomycota*);

— **численні** (мікропори або мультипори) — дрібні пори, яких утворюється до кількох десятків на одну септу і рівномірно розподілені

по її поверхні (*Chytridiomycota*; *Glomeromycota*; *Zygomycota*; *Mucoromycetes*; *Ascomycota*: *Sacharomycetes*, *Taphrinomycetes*; *Basidiomycota*: *Kreigeria*);

— **пори бластокладієвого типу** — комбінація перших двох типів: у центрі септи розташовується одна вузька пора, а на периферії, кільцем, — декілька широких (*Blastocladiomycota*).

Оскільки пори є сполучною ланкою між компартментами грибного талому, вони мають досить складну будову й забезпечені допоміжними структурами, разом з якими утворюють поровий апарат септи (англ. septal pore apparatus, SPA). Окрім власне пори, до складу порового апарату можуть входити потовщення клітинної стінки, пробки, мембранні ковпачки, порові пухирці та парентосоми.

Пробки — це аморфні тіла, які складаються з електронно-щільного матеріалу й тимчасово або необоротно закупорюють пору. Вони стабільно спостерігаються у порівняно небагатьох грибів і можуть мати різну форму. Лінзоподібні пробки характерні для *Zygomycota* з порядків *Asellariales*, *Harpellales* і *Kickxellales*, дзигоподібні — для *Zygomycota* з порядку *Dimargaritales*, шківподібні — для *Basidiomycota* з порядків *Uredinales*, *Platigloeales*, *Septobasidiales*, гантелеподібні — для *Basidiomycota* з підвідділу *Agaricomycotina*.

Положення цитоплазматичної мембрани в ділянці пори також є важливою ознакою. У більшості грибів мембрани сусідніх клітин зливаються через пору, унаслідок чого канал септи стає вистеленим мембраною. Лише у деяких *Basidiomycota* мембрани сусідніх клітин не контактують через пору й розташовуються з обох її боків окремими шарами. При цьому мембрана над порою може куполоподібно підніматися, утворюючи мембранний ковпачок (*Exobasidium*).

Порові пухирці — це мембранні везикули різного походження, розташовані з обох боків пори. Вони зустрічаються у деяких *Zygomycota* та найдавніших *Basidiomycota* (*Agaricostilbales*, *Atractiellales*, *Pucciniales*), але найбільш поширені у *Ascomycota*. В останніх секреторні пухирці, розташовані поодиноці з кожного боку пори, називають тільцями Вороніна.

Парентосоми — це похідні ЕПР, які оточують пору. Вони спостерігаються виключно в *Basidiomycota*, у переважної більшості представників *Agaricomycotina* та деяких *Ustilagomycotina* (*Enthorhiza*).

У решти грибів центральні пори не мають парентосом і називаються простими.

Будова парентосом є важливою діагностичною ознакою на рівні класів та порядків. Виокремлюють **чотири основні їх типи**:

— **трубчасті** — складаються з тонких трубочок, що утворюють сплетіння навколо доліпори; на зрізах мають вигляд скупчень маленьких пухирців (*Tremellomyces: Christiansenia, Filobasidiella*);

— **везикулярні** — складаються з великих подовжених везикул, розташованих радіально навколо доліпори; на зрізах мають вигляд «променів», що розходяться від доліпори у всі боки (*Tremellomyces: Tremellales*);

— **ковпачкові неперфоровані** — являють собою єдину цистерну, що покриває отвір доліпори на зразок купола; на зрізах мають вигляд «дужок», які оточують доліпору (*Dacryomycetomycetes*);

— **ковпачкові перфоровані** — являють собою єдину куполоподібну цистерну з численними округлими перфораціями; на зрізах мають вигляд смугастих дугоподібних тяжів, які оточують доліпору (*Agaricomycetes*).

Питання для контролю знань

1. Якою кількістю ядер та плоідністю характеризуються гриби?
2. Які Ви знаєте органели, асоційовані з ядром.
3. Охарактеризуйте типи мітозу у грибів.
4. Охарактеризуйте мембранні органели грибної клітини.
5. Які немембранні органели притаманні клітинам грибів Ви знаєте?
6. Назвіть основні функції джутиків?
7. Які полісахариди утворюють зовнішній і внутрішній шари клітини грибів?
8. Як відбувається ріст гіф?
9. Охарактеризуйте поровий апарат грибної клітини.

Перелік використаних літературних джерел: [1], [8], [10], [12], [13], [15], [16], [17].

ЛЕКЦІЯ 4. ПЛЕКТОЛОГІЯ

План

1. Типи плектенхім.
2. Спеціалізація гіф та гіфальні системи.

Ключові слова: плектологія, плектенхіми, внутрішні плектенхіми, покривні плектенхіми, параплектенхіми, прозоплектенхіми, тигмоплектенхіма, колоплектенхіма, аероплектенхіма, іксоплектенхіма, крустоплектенхіма, неспеціалізований пеліс, повстяний пеліс, периклінальний пеліс, антиклінальний пеліс, клітинний пеліс,

склерогіфи, запасальні гіфи, фізалогіфи, слизотвірні гіфи, секреторні гіфи, мономітична гіфальна система, димітична гіфальна система, тримітична гіфальна система.

1. ТИПИ ПЛЕКТЕНХІМ

Плектологія — наука про тканини грибів, мікологічний аналог гістології. Необхідність специфічної назви для цієї науки обумовлена тим, що гриби утворюють несправжні тканини, а лише їхні подоби, формовані сплетінням гіф. Для найменування цих тканиноподібних структур Г. Ліндау в 1899 р. запровадив поняття **плектенхіма**.

Спеціалізовані плектенхіми поширені у вищих представників двох найбільших та найрізноманітніших відділів грибів — *Ascomycota* й *Basidiomycota*. Плектенхіми утворюються в них у складі цілого ряду вегетативних і репродуктивних органів (склероціїв, ризоморф, стром, конідію), але найбільшого розвитку досягають у складі плодових тіл — аскокарпів та базидіокарпів.

Сьогодні існує цілий ряд класифікацій плектенхім, заснованих на різних критеріях. Ситуація ускладнюється тим, що для різних груп грибів прийняті різні класифікації, які часто пропонують різні терміни для однакових структур. У цілому можна виокремити два підходи до класифікації плектенхім — топографічний (за локалізацією в межах органа) та морфологічний (за будовою елементів, які входять до них).

Топографія плектенхім. З погляду топографічного критерію, плектенхіми діляться на дві великі групи: внутрішні й покривні.

Внутрішні плектенхіми складають товщу («м'якоть») грибних органів. У тому разі, коли внутрішня плектенхіма виконує вегетативні функції (живильну, запасну, транспортну, опорну), її називають м'якушом або контекстом (стосовно базидіокарпів) або гіпотетієм (для аскокарпів).

Покривні плектенхіми утворюють поверхню плодового тіла й вистилають його внутрішні порожнини. Вони також можуть виконувати як вегетативні, так і репродуктивні функції: у першому випадку вони захищають поверхню органа від зовнішніх пошкоджень, а в другому — утворюють спори. Захисний покрив грибів, близький за функціями до покривної тканини рослин і тварин, заведено називати пелісом (для базидіокарпів) або ексципулом (для аскокарпів). Спороносні ж поверхні грибів утворюють тканину, яку універсально називають гіменієм.

На другому рівні топологічної класифікації виокремлюють типи кожної тканини, розташовані в різних ділянках певного органа. Так, у шапінкових грибів покривна плектенхіма шапінки називається

пилеїпеліс, покрив ніжки — стипіпеліс, а покрив основи плодового тіла — бульбопеліс.

Морфологія плектенхім. З погляду морфологічного критерію, плектенхіми поділяються на цілий ряд типів, що характеризуються певними контурами та взаємним розташуванням елементів.

Параплектенхіми — це тканини, клітини яких мають більш-менш ізодіаметричну (округлу, полігональну, прямокутну) форму. Окремі гіфи в межах цих тканин непомітні унаслідок їх щільного розташування й переплетення:

— *textura prismatica* (лат. призматична) — клітини мають прямокутну форму;

— *textura angularis* — клітини мають полігональну (багатокутну) форму;

— *textura globosa* — клітини мають сферичну (округлу) форму.

Прозоплектенхіми — це тканини, клітини яких мають витягнуту, видовжено-циліндричну форму. Окремі гіфи в межах цих тканин добре помітні:

— *textura intricata* — гіфи вільні, спрямовані в різні боки й утворюють хаотичне сплетіння;

— *textura porrecta* — гіфи вільні, розташовані паралельними рядами;

— *textura inflata* — гіфи вільні, утворюють сферичне здуття, але в цілому зберігають циліндричну форму;

— *textura epidermoidea* — гіфи, стінки яких зрослися, спрямовані в різні боки й утворюють хаотичне сплетіння;

— *textura oblita* — гіфи, стінки яких зрослися, розташовані паралельними рядами.

Альтернативну класифікацію плектенхім, засновану на способі з'єднання гіф, запропонував Х. Клеменсон (1997). Згідно із цим автором, існують такі типи грибних тканин:

— *тигмоплектенхіма* — гіфи щільно притиснуті одна до одної, проте не зростаються між собою. Зустрічається в зачатках плодових тіл та склероціїв.

— *колоплектенхіма* — гіфи щільно притиснуті одна до одної, їхні оболонки склеюються між собою за допомогою гідрофобних з'єднань, що входять до складу клітинної стінки. Зустрічається в покривах ризоморфів, склероціїв, плодових тіл трутовиків.

— *аероплектенхіма* — гіфи залягають вільно, між ними є вільний простір, заповнений повітрям. При перезволоженні аероплектенхіма може вбирати воду й при цьому змінювати колір; цю

властивість називають гідрофанністю. Аероплектенхіма зустрічається в зрілих плодових тілах багатьох базидіальних грибів.

— **іксоплектенхіма** — гіфи залягають вільно, між ними є простір, заповнений слизом. Характерні для слизистих покривів плодових тіл у деяких *Basidiomycota* (*Entoloma. Suillus*).

— **крустоплектенхіма** — подібна до іксоплектенхіми; слизиста маса ущільнена й має «гумову» консистенцію. Характерна для плодових тіл ряду трутовиків (*Ganoderma*).

Окрім «текстурної» класифікації, яка розглядає морфологію рівномірної тканинної маси, існує окрема класифікація покривних плектенхім (пелісів), що описує їх структуру на поперечному зрізі. Цю класифікацію вперше запропонував В. Файод у 1948 р., а одну з найбільш повних сучасних версій розробив Е. Веллінга в 1998 р. Останній автор виокремлює 15 типів пелісів, об'єднаних у п'ять груп:

Неспеціалізований пеліс спостерігається в тому разі, коли поверхня плодового тіла утворена гіфами трами, яка не змінює своєї морфології:

— **кортекс** — пухкий або відносно щільний шар траматичної тканини, що виступає назовні, зазвичай паралельний до поверхні органа (*Laccaria*, тут і далі названий рід, у представників якого цей тип плектенхіми спостерігається в пілеїпелісі).

Повстятий пеліс утворений гіфами, хаотично переплетеними у всіх напрямках:

— **томентум** — маса переплетених гіф, розташованих хаотично, незалежно від їхнього положення щодо поверхні (*Pseudoboletus*);

— **плагіотриходерма** — маса переплетених гіф, у поверхневій частині спрямованих майже перпендикулярно до поверхні, а у внутрішній частині — паралельно до неї (*Stereum*).

Периклиналильний пеліс (кутис) утворений гіфами, розташованими паралельно до поверхні органа:

— **ректокутис** — гіфи циліндричні, щільно прилягають один до одного (*Rhodocollybia*);

— **томентокутис** — гіфи циліндричні, розташовані розсіпчасто (*Clitocybe*);

— **клавікутис** — гіфи з булавоподібними розширеннями на кінцях, розташовані розсіпчасто (*Gymnopilus*);

— **епідерміс** (епідермоїдний кутис) — гіфи складаються із широких, округлих, розгалужених клітин (*Lyophyllum*);

Антиклиналильний пеліс утворений гіфами, розташованими перпендикулярно до поверхні органа:

- **триходерма** — гіфи тонкі, переплетені, спрямовані перпендикулярно до поверхні органа по всій довжині (*Cantharellus*);
 - **трихокутис** — гіфи тонкі, переплетені, у своїй нижній частині спрямовані перпендикулярно до поверхні органа, а у верхній частині полягають (*Trametes*);
 - **палісадодерма** — гіфи міцні, циліндричні, спрямовані строго перпендикулярно до поверхні органа (*Xerocomus*);
 - **фізалодерма** (фізалоїдна палісадодерма) — гіфи міцні, булавоподібні, з розширеними термінальними клітинами, спрямовані строго перпендикулярно до поверхні органа (*Boletus*).
- Клітинний пеліс** утворений спеціалізованими термінальними клітинами гіф, що виступають на поверхню органа:
- **парадерма** — клітини полігональні, розташовані кількома шарами (*Panaeolus*);
 - **коніодерма** — клітини сферичні, розташовані кількома шарами (*Cystolepiota*);
 - **сфероцистодерма** — клітини сферичні, розташовані одним шаром (*Amparoia*);
 - **гіменодерма** — клітини булавоподібні, нагадують базидії (*Entoloma*).

На додаток до цієї класифікації, окремі типи пелісів можуть бути розділені на підтипи згідно із характером з'єднання гіф, наприклад: **крустотоментум** (*Muscena*), **крустогіменодерма** (*Ganoderma*), **іксогіменодерма** (*Agrocybe*), **іксотриходерма** (*Hygrophorus*). Окрім того, у деяких грибів (*Lactarius*) відзначені багаточарові пеліси, що є різними комбінаціями перерахованих вище.

2. СПЕЦІАЛІЗАЦІЯ ГІФ ТА ГІФАЛЬНІ СИСТЕМИ

Вище ми описали плектенхіму як гомогенну масу однотипних гіф, що мають певну морфологію. Проте у багатьох грибів, насамперед — у *Basidiomycota* з розвиненими плодовими тілами, у складі плектенхім присутні одночасно кілька типів гіф, які виконують різні функції.

Майже у всіх вищих грибів гіфи можна розділити на вегетативні та генеративні: перші забезпечують різноманітні процеси життєдіяльності, другі утворюють репродуктивні структури — аски та базидії. Слід звернути увагу на те, що генеративні гіфи у *Ascomycota* та у *Basidiomycota* є дикаріотичними, тимчасом як вегетативні — гаплоїдними у *Ascomycota* та дикаріотичними у *Basidiomycota*.

Значне структурне різноманіття, обумовлене різноманіттям функцій, притаманне насамперед вегетативним гіфам. У результаті

досліджень Е. Дж. Корнера (1953), Е. Пармасто (1970) та Х. Клеменсона (1997) було виявлено близько десяти морфотипів вегетативних гіф, які об'єднуються в п'ять основних груп.

Склерогіфи — це гіфи із сильно потовщеними оболонками й різко звуженим просвітом. Вони утворюють внутрішній скелет, «арматуру» грибних органів, надають їм механічної міцності та еластичності. Найбільш поширені склерогіфи в трутовиків — морфоекологічної групи у складі *Basidiomycota*. Учені виокремлюють **три типи склерогіф**:

— **скелетні** гіфи або гіфи-волокна — довгі, більш-менш прямі, майже не розгалужені й несептовані склерогіфи. Вони утворюють осьові тяжі, паралельні до напрямку зростання органів;

— **зв'язувальні** гіфи — короткі, звивисті, інтенсивно розгалужені несептовані склерогіфи. Вони утворюють переплетення, що сполучають між собою ряди паралельних скелетних гіф, і тим самим захищають плодове тіло від розшарування;

— **підтримувальні** або скелетоїдні гіфи — короткі, звивисті, розгалужені гіфи, що слугують основою для репродуктивних гіф гіменію. На відміну від зв'язувальних гіф, вони мають септи. Підтримувальні гіфи забезпечують механічну міцність гіменію, проте зрідка зустрічаються за межами репродуктивної тканини; у цьому разі їх функція неясна.

Запасальні гіфи — це гіфи, які містять запас поживних речовин, переважно глікогену, рідше ліпідів і білків. Глікоген та інші полісахариди відкладаються в пристінній ділянці, звужуючи просвіт гіфи, ліпіди накопичуються у вигляді ліпосом, а білки, як правило, — у вигляді великих кристалів.

Запасальні гіфи мають булавоподібну, чіткоподібну, лопатеву або неправильно-викривлену форму. Іноді поживні речовини відкладаються в них не по всій довжині, а лише в апікальній клітині, яку в цьому разі називають запасальною клітиною. Запасальні гіфи є в склероціях *Ascomycota* та *Basidiomycota*, спостерігаються в плодових тілах і навіть у вегетативному міцелії.

Фізалогіфи — це гіфи, клітини яких у центральній частині роздуваються, набуваючи сферичної, краплеподібної або веретеноподібної форми. Здуття клітин фізалогіф забезпечується постійним тургорним тиском вакуолей, в які з живильного міцелію інтенсивно надходить вода.

Фізалогіфи складають основну масу м'ясистих плодових тіл шапинкових грибів і виконують у них ту саму функцію, що скелетні гіфи у трутовиків, тобто забезпечують плодовому тілу механічну міцність та

постійну форму. Відмінність полягає лише в тому, що механічні властивості фізалогіф обумовлені тургорним тиском в їх клітинах.

Не менш важливою функцією цих гіф є їх участь у стрімкому рості плодових тіл, характерному для більшості шапинкових грибів в умовах епізодичного зволоження («ростуть як гриби після дощу»).

Морфологія фізалогіф досить різноманітна. До найбільш специфічних варіантів належать фізалогіфи, що розпадаються на окремі сферичні клітини — сфероцисти (*Russula*) та одиночні роздуті термінальні клітини — акрофізаліди (*Amanita*).

Слизотвірні гіфи — гіфи, які утворюють навколо себе відкладення слизу — низькомолекулярних гігроскопічних полісахаридів та глікопротеїнів. Слиз утворюється в ході ослизнення — процесу деструкції клітинної стінки гіфи спеціальними ферментами, що призводить до його переходу в гелеподібний стан.

Функції слизотвірних гіф різні. Гелеподібна маса слизу депонує воду й перешкоджає її випаровуванню, що вкрай важливо для склероціїв та плодових тіл, які функціонують тривалий час (наприклад, у базидіального гриба *Schizophyllum*). Окрім того, слиз захищає органи грибів від поїдання дрібними консументами, такими як кліщі, ногохвісточки, двокрилі.

Секреторні гіфи — це гіфи, які накопичують специфічні вторинні метаболіти. Властивості й консистенція цих метаболітів різні, так само як і їх функції. На сьогоднішній день не зовсім зрозуміло, як ці метаболіти компартменталізовані в клітині (вакуолі, ліпосоми, цитоплазматичні депо?), тому для їх опису в складі клітини використовують нейтральний термін дейтероплазма.

Структура секреторних гіф більш-менш однотипна: це довгі, широкі, слабкорозгалужені гіфи з поодинокими септами, розташовані паралельно до основної маси структурних гіф органа (склерогіф або фізалогіф). Класифікація секреторних гіф залишається предметом дискусій. Х. Клеменсон (1997) виокремлює **чотири основні типи**:

— **гідроплероїдні** гіфи — живі гіфи, які містять водянистий секрет з розчиненими в ньому низькомолекулярними метаболітами. Дейтероплазма прозора, іноді має жовтуватий відтінок. Вона перебуває під високим тургорним тиском і при пошкодженні плодового тіла виступає на його поверхні у вигляді великих прозорих крапель (*Lactocollybia*). Функція гідроплероїдних гіф не цілком зрозуміла; можливо, вони захищають плодове тіла від пошкодження дрібними консументами.

— **лактифероїдні** гіфи або молочники — живі гіфи, які містять рідку емульсію білково-ліпідного складу. Дейтероплазма непрозора, має біле, рідше жовте, помаранчове або криваво-червоне забарвлення.

Як і у випадку гідроплероїдних гіф, дейтероплазма перебуває під високим тиском і при пошкодженні плодового тіла виступає на його поверхні у вигляді великих крапель, що нагадують, залежно від кольору, крапельки молока або крові (*Fistulina, Lactarius, Mycena*).

Головна функція молочників — захист плодових тіл від поїдання. Їх дейтероплазма містить гіркоти, що відлякують навіть великих ссавців.

Інша функція цих гіф — закупорювання пошкоджених ділянок своєрідними «тромбами». При потрапляння на повітря дейтероплазма молочників швидко коагулює й утворює навколо пошкодженої ділянки захисну плівку.

— **глеоплероїдні** гіфи — це живі гіфи, які містять в'язку дрібнозернисту емульсію білково-ліпідного складу. Забарвлення емульсії, як правило, жовтувате. За своєю будовою ці гіфи близькі до молочників і об'єднуються з ними в групу гетероплероїдних гіф. При пошкодженні дейтероплазма залишає гіфу, але не утворює великих крапель.

Функція глеоплероїдних гіф не зовсім зрозуміла; можливо, вони містять запас поживних речовин або кінцеві продукти метаболізму (*Heterobasidion, Lentinus, Russula*).

— **тромбоплероїдні** гіфи — це відмерлі гіфи, які містять в'язку гелеподібну дейтероплазму, що не залишає гіфу в разі пошкодження. Забарвлення дейтероплазми різноманітне — жовте, зеленувате, темно-буре. Висока рефрактерність і жовтувате забарвлення дозволили інтерпретувати тромбоплероїдні гіфи як депо масел (звідси їх застаріла назва — масляні гіфи), проте згодом з'ясувалося, що їх дейтероплазма не містить ліпідів. Пігменти тромбоплероїдних гіф часто обумовлюють забарвлення плодових тіл шапинкових грибів, наприклад зеленувато-жовте в *Tricholoma sulphureum* та коричневе в *Cortinarius hemitrichus*.

Згадані типи гіф (скелетні, зв'язувальні, секреторні тощо) можуть разом утворювати складні плектенхіми. Спосіб об'єднання різнотипних гіф у єдину тканину називають гіфальною системою. Автор цього терміну Е. Дж. Корнер у 1953 р. виокремив **три типи гіфальних систем**:

— **мономітична** — складається тільки з неспеціалізованих тонкостінних вегетативних гіф;

— **димітична** — складається з двох типів гіф, наприклад тонкостінних і скелетних;

— **тримітична** — складається з трьох типів гіф, наприклад тонкостінних, скелетних та зв'язувальних.

Згодом були виявлені інші типи ди- і тримітичних систем, в яких замість скелетних і зв'язувальних гіф присутні підтримувальні фізалогіфи або секреторні гіфи. На сьогодні виокремлюють 10 типів гіфальних систем.

Питання для контролю знань

1. Дайте визначення поняттю «плектенхіма».
2. Що таке плектологія?
3. Охарактеризуйте внутрішні і покривні плектенхіми.
4. Які морфологічні типи плектенхім Ви знаєте?
5. Наведіть класифікацію плектенхім за Х. Клеменсоном.
6. Які спеціалізовані типи вегетативних гіф Ви знаєте?
7. Перерахуйте типи гіфальних систем.

Перелік використаних літературних джерел: [8], [10], [11], [12], [13], [15], [16], [17].

ЗМІСТОВИЙ МОДУЛЬ 2.

РОЗМНОЖЕННЯ ТА СИСТЕМАТИКА ГРИБІВ.

ЛЕКЦІЯ 5. НЕСТАТЕВЕ РОЗМНОЖЕННЯ

1. Розмноження за допомогою зооспор
2. Розмноження за допомогою апланоспор
3. Розмноження за допомогою конідій
4. Органи нестатевого розмноження

Ключові слова: спорангієносці, стилоспорангії, апланоспорангії, холоспорангії, мероспорангії, конідії, конідієносці, фіаліди, анелофори, третичні клітини, сим подули, ампули, конідіями, рецептакули, концептакули, пікніки, псевдопікніди.

1. РОЗМНОЖЕННЯ ЗА ДОПОМОГОЮ ЗООСПОР

Нестатеве розмноження за допомогою зооспор характерне для примітивних представників справжніх та несправжніх грибів, які від початку ведуть водний спосіб життя — *Neocallimastigomycota*, *Chytridiomycota*, *Blastocladiomycota*, *Peronosporomycota*, *Hyphochytriumycota* та *Labyrinthulomycota*. Незалежно від походження, розмноження зооспорами у всіх цих групах має загальні структурні закономірності й схожі шляхи еволюційного розвитку.

Умовно виокремлюють два шляхи формування зооспор:

— **холокарпічний** — зооспори утворюються шляхом розпаду протоплас та всього талому, отже після спороутворення талом припиняє своє існування; спостерігається у всіх відділах водних грибів: *Chytridiomycota* (*Chytri dium*), *Blastocladiomycota* (*Catenaria*), *Peronosporomycota* (*Eurychasma*), *Hyphochytriomycota* (*Anisolpidium*) та *Labyrinthulomycota* (*Traustochytrium*);

— **еукарпічний** — зооспори утворюються шляхом розпаду частини протопласта, отже після спороутворення талом продовжує існування; спостерігається у деяких *Chytridiomycota* (*Monoblepharis*), *Blastocladiomycota* (*Allomyces*), *Peronosporomycota* (*Saprolegnia*), *Hyphochytriomycota* (*Hyphochytrium*).

Морфологія зооспорангіїв не відзначається різноманітністю. Як правило, зооспорангії утворюються прямо на вегетативних гіфках, без спеціалізованих спорангієносців. Проте для деяких сухопутних фітопатогенних форм характерний розвиток зооспорангієносців, розгалужених моноподіально,— наприклад у *Plasmopara* (*Peronosporomycota*), або дихотомічно — *Bremia* (*Peronosporomycota*).

Розкриття спорангіїв у більшості випадків відбувається через апікальну пору — ділянку стінки спорангію, на якому клітинна оболонка ослизняється. Вихід зооспор відбувається одночасно й активно: вони впливають зі спорангію за допомогою джгутиків. У водних грибів спорангії розкриваються прямо на гіфі, тимчасом як у вже згадуваних сухопутних фітопатогенних форм зрілі зооспорангії відділяються від гіфи й поширюються повітряними масами. І тільки потрапивши на підходящий субстрат, такі «пропагативні» зооспорангії розкриваються, вивільняючи зооспори.

Будучи найбільш давнім для грибів способом нестатевого розмноження, розповсюдження за допомогою зооспор часто підлягало різним модифікаціям, спрямованих насамкінець на редукцію фази рухливості зооспор.

Особливо часто це відбувалося у зв'язку з переходом до наземного способу життя, при якому розмноження зооспорами ускладнене. Цей процес добре простежується у несправжніх грибів з відділів *Peronosporomycota* та *Hyphochytriomycota*.

Отже, у ході еволюції грибів та грибоподібних протистів розмноження за допомогою зооспор поступово змінювалося на розмноження апланоспорами та конідіями — структурами, більш підходящими для сухопутних умов.

2. РОЗМНОЖЕННЯ ЗА ДОПОМОГОЮ АПЛАНОСПОР

Нестатеве розмноження за допомогою апланоспор є найбільш ранньою формою пристосування грибів до розповсюдження в сухоповітряному середовищі. Його можна вважати відносно рідкісним: воно спостерігається лише у справжніх грибів з відділу *Zygomycota*, та й то не у всіх. Із трьох основних пропагул нестатевого розмноження (зооспори, апланоспори, конідії) лише апланоспори можна вважати умовно «монофілетичними», тобто такими, що виникли в ході еволюції лише один раз. Проте, не зважаючи на вузькі систематичні межі, цей спосіб розмноження сприяв еволюційному успіху своїх господарів, пройшов тривалу еволюцію й досяг значної ефективності.

Усі гриби, що розмножуються апланоспорами, є еукарпіками й утворюють спори в спеціальних вмістилищах — апланоспорангіях (їх часто називають просто спорангіями), розташованих на спеціалізованих гіфках — спорангієносцях.

Спорангієносці можуть бути одиночними (*Mucor*) або зібраними в пучки (*Rhizopus*), простими або розгалуженими: дихотомічно (*Syzygites*), моноподіально (*Thamnidium*), симподіально (*Circinella*) або мутовчато (*Actinomucor*). Як правило, спорангієносці відрізняються від вегетативних гіф більшим діаметром та більшою швидкістю росту.

Вершина спорангієносця, що контактує зі спорангієм, може бути перетворена в спеціальну структуру — **апофізу**, яка має вигляд здуття різної форми. Спорангії, що мають апофізу, іноді називають **стилоспорангіями**.

За розташуванням щодо спорангію апофізи поділяють на занурені (*Mucor*), напівзанурені (*Absidia*) та вільні (*Pilobolus*).

Основна функція апофізи — збільшення площі контакту дозріваючих спор із міцелієм, що їх живить. Проте у грибів роду *Pilobolus* апофіза виконує іншу функцію, виступаючи в ролі світлозаломлювальної структури.

Промені світла, концентруючись в апофізі, розігрівають її цитоплазму, внаслідок чого спорангій «відстрілюється» й відлітає на відстань близько 2 м. Таким чином, у *Pilobolus* апланоспорангій функціонує як єдина пропагула, що загалом зустрічається досить рідко.

Апланоспорангії також дуже різноманітні за структурою. Насамперед їх можна розділити на дві великі групи: **холоспорангії** та **мероспорангії**.

Холоспорангії — це первинний і найбільш поширений тип апланоспорангіїв. Їх, у свою чергу, поділяють на умовні групи за числом спор: **еуспорангії** та **спорангіолі**.

Розвиток холоспорангію відбувається таким чином. Спершу носійна гіфа утворює спорангіальне здуття — термінальне розширення, заповнене цитоплазмою. Потім у цитоплазмі накопичуються розділювальні пухирці — продукти апарату Гольджі. Далі пухирці починають зливатися, утворюючи сітчасту систему каналів, які розділяють протопласт спорангіального здуття на окремі клітини — майбутні спори. І нарешті, спори, що відокремилися, формують власні оболонки.

Мероспорангії — це своєрідний тип спороношень, характерний лише для кількох невеликих груп у складі *Zygomycota* (порядок *Dimargaritales*, родини *Cunninghamellaceae* та *Syncephalastraceae* з порядку *Mucorales*). Очевидно, вони сформувалися шляхом проліферації протопласта холоспорангію через численні отвори в його оболонці. При цьому сферичний холоспорангій перетворився в носійну клітину — ампулу, а вирости, що утворилися на її поверхні, взяли на себе функцію нових спорангіїв.

Утворення спор у мероспорангіях відбувається так само, як і в холоспорангіях: шляхом злиття розділювальних пухирців. Різниця полягає лише в тому, що споровмістища мероспорангіїв мають, як правило, циліндричну форму, і в результаті розділення в їх порожнині утворюються однорядні ланцюжки спор. Винятком є *Syncephalastrum racemosum*, в якого в порожнині мероспорангіїв утворюються дворядні групи спор.

За числом спор мероспорангії поділяють на два основні типи: **багатоспорові** та **односпорові**.

3. РОЗМНОЖЕННЯ ЗА ДОПОМОГОЮ КОНІДІЙ

Нестатеве розмноження за допомогою конідій багато разів незалежно виникало в різних групах грибів та грибоподібних протистів. Результатом цього стало надзвичайне різноманіття способів утворення конідій, їх форм і типів, об'єднань та способів розміщення. Сучасна класифікація конідій та конідіогенних структур, можливо, є одним з найскладніших і термінологічно насичених питань загальної мікології.

Морфологічну класифікацію конідій запропонував італійський міколог П. А. Саккардо ще в 1886 р. Вона була заснована на трьох елементарних критеріях: на формі конідії, на кількості клітин у ній (наявність або відсутність септ) та на забарвленні (меланізації покривів).

З погляду форми конідії поділяють на такі групи: **сфероспори**, **сколекоспори**, **гелікоспори**, **стауроспори**.

З погляду септованості (і, відповідно, кількості клітин у спорі) конідії поділяють на такі групи: *амероспори*, *дідімоспори*, *фрагмоспори*, *диктіоспори*.

З погляду меланізації (наявність у клітинній стінці меланінових пігментів) конідії поділяють на такі групи: *зіалоспори*, *феоспори*.

Шляхом об'єднання трьох основних критеріїв можна дати повний морфологічний опис конідії, елементи якого, як правило, подають у порядку меланізація-форма-септованість, причому вказівка на еліптичну форму, як найпоширенішу, часто опускається.

Аналогічні принципи можуть бути запропоновані й для класифікації конідієносців. За наявністю спеціалізованих ознак, що відрізняють конідієносці від вегетативних гіф, їх поділяють на дві групи: *мікронематні*, *макронематні*.

За характером розгалуження конідієносці (аналогічні до спорангієносців, див. вище) поділяють на: *прості*, *дихотомічні*, *моноподіальні*, *симподіальні*.

Морфологічна класифікація конідій та конідієносців зручна тим, що дозволяє визначити приналежність структури до того або іншого типу навіть після побіжного погляду на неї. Водночас не викликає сумніву те, що такі параметри, як форма й забарвлення клітини, мають ідіоадаптивний характер і багато разів незалежно виникали в різних групах грибів. Ці параметри настільки варіабельні, що можуть бути відмінними навіть у різних ізолятах одного виду. Саме тому сьогодні морфологічну класифікацію розглядають як дуже умовну й використовують швидше за традицією.

4. ОРГАНИ НЕСТАТЕВОГО РОЗМНОЖЕННЯ

Гриби, які не мають міцелію, утворюють прості й зазвичай одиночні структури нестатевого розмноження. Проте з появою міцеліальної структури вони отримали можливість формувати спеціальні органи, в яких окремі спорангії й конідії захищені покривами, організовані в механічно міцні, стабільні й довгоіснуючі структури.

Процес утворення органів нестатевого розмноження відбувався одночасно з розвитком плодових тіл — органів розповсюдження продуктів генетичної рекомбінації. Очевидно, еволюційно найдавнішим зразком таких органів є зигокарпи, характерні для представників порядку *Endogonales* (відділ *Zygomycota*). Цими «органами» є аморфні сплетіння гіф, які формуються на лісовій підстилці. Вони містять масу спорангіїв, що утворюються як у результаті статевого процесу, так і без рекомбінації, тобто нестатево.

Наступним кроком в еволюції структур нестатевого розмноження стало виникнення конідіом — органів нестатевого розмноження, що утворюють конідії, й характерні для справжніх грибів з відділів *Ascomycota* та *Basidiomycota*. Конідіоми є об'єднаннями (агрегаціями) конідієносців та допоміжних вегетативних структур. Їх класифікацію вперше запропонував П. А. Саккардо (1880, 1884), а сучасна система термінів заснована на роботах М. В. Елліса (1971), В. Б. Кендріка (1979) та К. А. Сейферта (1985).

Виокремлюють два основні типи конідіом, які відрізняються за будовою — рецептакули й концептакули. Межі між цими типами дещо розмиті.

Рецептакули. Синнеми (коремії) — це стовпчасті конідіоми, що являють собою пучки конідієносців, зрощених бічними стінками. Такі пучки мають більшу механічну міцність, ніж окремі конідієносці, у зв'язку із чим вони можуть підняти конідії високо над субстратом і тим самим забезпечити їх розповсюдження.

У складі синнеми виокремлюють дві частини: стерильну ніжку, яка утворює вісь конідіоми, та конідіогенну зону (капітулум) — ділянку, на якій зосереджені конідіогенні клітини з конідіями. Прості синнеми мають одну нерозгалужену ніжку й одну конідіогенну зону, а складні — розгалужену ніжку й кілька конідіогенних зон на її відгалуженнях. За характером росту синнеми поділяють на дві групи: **детерміновані та індетерміновані**.

За характером внутрішньої структури, яка визначається напрямком росту гіф стеблинки, синнеми поділяють на: **паралельні, купулятні, базистроматичні, амфістроматичні, інтрикатні**.

Різні класифікації синнем вільно комбінуються, утворюючи майже весь спектр можливих поєднань.

Синнеми поширені в різних групах справжніх грибів (порядки *Clavicipitales*, *Dothideales*, *Hypocreales*, *Ophiostomatales* з відділу *Ascomycota*, а також в окремих представників *Agaricales* і *Tulasnellales* з відділу *Basidiomycota*). Слід зазначити, що на нестатевій стадії синнеми утворюють навіть шапинкові гриби: *Collybia* (грошик), *Pleurotus* (глива) тощо.

Спородохії — опуклі подушкоподібні конідіоми, які є скупченням конідієносців, що ростуть паралельно й не зростаються бічними стінками.

Як правило, вони розвиваються в живих або відмерлих рослинних тканинах і в процесі дозрівання розривають їх покриви, виступаючи над поверхнею субстрату у вигляді подушкоподібної маси.

Спородохії зустрічаються у порівняно невеликої групи родів (переважно з порядку *Hypocreales* відділу *Ascomycota*) і не відзначаються різноманітністю структури. Умовно виділяють такі їх варіанти: **типові**, **редуковані** та **пучкові**.

Ацервули (спороложа) — сплюснені або трохи ввігнуті конідіоми, що являють собою скупчення конідієносців, які ростуть паралельно й не зростаються бічними стінками. Подібно до спородохій ацервули розвиваються в рослинних тканинах, проте не виступають над поверхнею субстрату і аж до дозрівання розвиваються під покривом поверхневих тканин рослини. Коли ж спори дозрівають, розрощені гіфи ацервула розривають покриви рослини й вивільняють спори. При цьому на ураженій поверхні утворюються неглибокі ямки, вистелені конідієносцями.

Структура ацервул залежить від того, в якому шарі поверхні рослини вони розвиваються. Згідно із цією ознакою, виокремлюють чотири основні типи цих спороношень: **субкутикулярні**, **інтраепідермальні**, **субепідермальні**, **субперидермальні**.

Ацервули спостерігаються в найрізноманітніших групах грибів та грибоподібних протистів, яких об'єднує паразитизм на судинних рослинах і розвиток під поверхнею однорічних органів останніх. Найбільш поширене ацервулярне спороношення серед представників порядків *Capnodiales*, *Diaporthales*, *Helotiales* і *Pleosporales* з відділу *Ascomycota*. Спороношення, близькі за структурою до ацервул, утворюють також несправжні гриби з роду *Albugo* (*Peronosporomycota*).

Своєрідні спороношення, які називають **урединіями**, утворюють представники іржастих грибів (порядок *Uredinales* відділу *Basidiomycota*). У цілому ряду представників цієї групи урединії за своєю структурою є типовими ацервулами (*Phragmidium*, *Uromyces*), тимчасом як інші відзначаються наявністю спеціалізованих покривів — у вигляді шарів стерильних клітин, розташованих по контуру спороношення (*Puccinia*, *Tranzschelia*) або навіть замкнутої захисної оболонки (*Coleosporium*), що наближає їх до купул та пікнід.

Концептакули. Купули — це дископодібні або блюдцеподібні конідіоми, що мають плоский або слабковігнутий конідіальний шар. Захисний покрив купули, яка складається зі стерильних гіф, розташований в основі й по контуру купули. За своєю формою купули нагадують апотеції, що може розглядатися як приклад конвергенції.

За своєю структурою купули можуть бути поділені на два типи: **сидячі** і **стебельчасті**.

Специфічні спороношення, які називають еціями, утворюють представники іржастих грибів (порядок *Uredinales* відділу *Basidiomycota*). Формально вони можуть бути наближені до купул, але зазвичай розглядаються як окремі, своєрідні спороношення. Еції завжди розвиваються на нижній поверхні листя рослини-хазяїна, та містять ланцюжки базипетальних, зазвичай дікаріотичних бластоспор. **Виділяють чотири морфотипи ецій: цеома, ецидій, рестелій і перидермій.**

Пікніди — це замкнуті сферичні конідіоми, що мають сильно увігнутий конідіальний шар, який вистилає їх із середини. Захисний покрив зі стерильних гіф, часто високоспеціалізованих, покриває пікніду з усіх боків. За своєю формою пікніди інколи нагадують перитеції, що, як і у випадку купул, може розглядатися як приклад конвергенції конідіом та плодових тіл *Ascomycota*.

За своїм положенням на субстраті **пікніди поділяють на три групи: поверхневі, напівзанурені, занурені.**

Вивільнення конідій у більшості пікнід здійснюється через вивідний отвір, який називають порою або **остіоллю**. Проте зрідка зустрічаються й повністю замкнуті пікніди, що вивільняють спори тільки після руйнування покривів. **Виокремлюють дві основні форми остіолей: напільатні та ростратні**

Пікніди широко розповсюджені серед представників порядків *Capnodiales*, *Dothideales* та *Pleosporales* відділу *Ascomycota*. Вони є високоспеціалізованими й ефективними спороношеннями, які активно використовуються фітопатогенними грибами.

Пікнотирії (тиреопікніди) — це щиткоподібні конідіоми, які мають форму парасольки, прикріпленої до субстрату основою «ніжки» й краями «куполу». У деяких випадках ніжка може бути відсутньою або, навпаки, їх утворюється кілька. Конідіальний шар розташовується в основному на нижній поверхні захисного куполу, іноді переходить на ніжку й субстрат, що її оточує. Гіфи на куполі пікнотирію розташовуються радіально, що вважають важливою прикметною ознакою цієї конідіоми. Можливо, їх будова є захистом від надмірного зволоження конідіального шару.

Пікнотирії зустрічаються рідко, лише в кількох анаморфних родів, що мешкають переважно в тропічній зоні та в Новому Світі: *Actinothyrium*, *Rhizothyrium*, *Tracylla*, *Tubakia* (це представники *Ascomycota* з порядків *Helotiales* і *Diaporthales*). Значна морфологічна різноманітність серед цих конідіом не відзначена.

Псевдопикніди (строматичні пікніди, пікностроми) — це гетерогенна група конідіом, що розвиваються всередині або на поверхні обширної строматичної маси. Конідіальний шар псевдопикнід має увігнуту форму й вистилає численні порожнини або ямки строми, тому ці спороношення зазвичай нагадують групи пікнід або купул. Лише наявність стерильної строматичної тканини, яка їх оточує й не є покривом конідіоми, робить псевдопикніди несхожими на інші конідіоми. Багато псевдопикнід розвиваються в тих самих стромах, на яких, чергуючись із ними, формується сумчасте спороношення. Крім того, у низки фітопатогенних форм псевдопикніди розвиваються не в стромах, а в псевдостромах — масах ураженої тканини рослини-господаря. Такі псевдостроматичні конідіоми іноді розглядають як самостійний тип конідіальних спороношень (*Polystigma*).

Псевдопикніди спостерігаються у багатьох представників порядку *Diaporthales*, *Helotiales*, *Pleosporales*, *Rhizomatales*, *Xylariales* відділу *Ascomycota*.

Питання для контролю знань

1. Які шляхи формування зооспор Ви знаєте?
2. Де утворюються зооспорангії?
3. Як відбувається розкриття спорангіїв?
4. Яка функція апофізи?
5. Назвіть основні типи апланоспорангіїв.
6. Який вчений запропонував морфологічну класифікацію конідій? На яких критеріях вона заснована?
7. Назвіть альтернативний критерій онтогенетичної класифікації конідій.
8. Назвіть органи нестатевого розмноження.

Перелік використаних літературних джерел: [8], [10], [11], [12], [13], [15], [16], [17].

ЛЕКЦІЯ 6. СТАТЄВЕ РОЗМНОЖЕННЯ

План

1. Типи генетичної рекомбінації
2. Морфологія статевого процесу
3. Явища статевої диференціації
4. Гетероталізм і гомоталізм

Ключові слова: алогамія, автогамія, пресекуальний процес, парасексуальний процес, статевий процес, хологамія, соматогамія,

гаметангіогамія, гаметогамія, ізогамія, анізогамія, планогамія, апланогамія, гетерогамія, гамето-гаметангіогамія, сомато-гаметангіогамія, ендоавтогамія, ізоавтогамія, анізоавтогамія, мономіксис, диміксис, діафороміксис, гетероталізм, гомоталізм, псевдогомоталізм.

1. ТИПИ ГЕНЕТИЧНОЇ РЕКОМБІНАЦІЇ

Живі організми змушені постійно «підлаштовуватися» до змін навколишнього середовища. У той же час, при нестатевому розмноженні відтворюються лише генетично-ідентичні особини, тому для забезпечення мінливості живі організми здійснюють генетичну рекомбінацію, тобто обмін ділянками генома.

Виокремлюють **три основні типи генетичної рекомбінації**: пресекуальний, парасексуальний та статевий процеси. Усі вони притаманні грибам.

— **Пресекуальний процес** — це обмін позакромосомними факторами спадковості — плазмідами, мобільними генетичними елементами, регуляторними білками, РНК, мітохондріями та хлоропластами. У результаті цього процесу дочірній організм не утворюється, але відбувається генетична модифікація взаємодіючих особин. Узагальнювальний термін для всіх цих явищ запропонували Л. М. Серавін та А. В. Гудков у 1984 р.

— **Парасексуальний процес** — це обмін цілими геномами (ядрами), які зберігають свою цілісність або зливаються, проте ніколи не формують стійкого диплоїдного стану й не діляться шляхом мейозу. Дочірній організм у результаті парасексуального процесу безпосередньо також не утворюється, але якщо він утворюється згодом, то може мати як батьківські, так і рекомбінантні ядра, у будь-яких поєднаннях. Цей процес відкрив Г. Понтекорво в 1953 р.

— **Статевий процес** — це обмін цілими геномами (ядрами), які потім зливаються з утворенням стійкого диплоїдного ядра, після чого, рано чи пізно, діляться шляхом мейозу. У результаті статевого процесу завжди утворюються дочірні особини, усі ядра яких мають рекомбінантний геном.

2. МОРФОЛОГІЯ СТАТЕВОГО ПРОЦЕСУ

Статевий процес характеризується величезною різноманітністю типології та морфології взаємодіючих структур. Для опису морфологічної різноманітності цих явищ використовують цілу низку класифікацій.

Найважливішим критерієм класифікації статевих процесів є походження ядер, які беруть участь у каріогамії. Якщо ці ядра походять із двох відособлених організмів, чії клітини зазнають плазмогамії, то має місце **алогамний процес** (алогамія). Якщо ж обидва ядра походять з одного організму, причому іноді навіть з однієї або сусідніх клітин,— спостерігається **автогамний процес** (автогамія).

Алогамія. Класики досліджень статевого процесу в нижчих еукаріотів запропонували три основні критерії класифікації морфологічних типів статевого процесу, які успішно використовуються ще й дотепер:

Критерій 1. **Тип взаємодіючих структур:**

- **хологамія** — злиття цілих таломів;
- **соматогамія** — злиття соматичних клітин, зокрема й спор;
- **гаметангіогамія** — злиття спеціалізованих багатоядерних ділянок талому — гаметангіїв;
- **гаметогамія** — злиття спеціалізованих статевих клітин — гамет.

Критерій 2. **Схожість взаємодіючих структур:**

- **ізогамія** — структури, що зливаються, однакові за формою та розміром;
- **анізогамія** — структури, які зливаються, різні за формою та розміром.

Критерій 3. **Рухливість взаємодіючих структур:**

- **планогамія** — обидві взаємодіючі структури рухомі;
- **апланогамія** — обидві взаємодіючі структури нерухомі;
- **гетерогамія** — одна зі взаємодіючих структур рухома, а інша — ні.

Перший критерій, що відображає сутність взаємодіючих структур, є найбільш істотним з погляду походження тих чи інших форм статевого процесу. Зазвичай його беруть за основу при побудові узагальнювальних класифікацій. Решта критеріїв не є універсальними. Їх використовують лише в окремих випадках (наприклад, гаметангії не можуть бути рухомими). З іншого боку, окрім основних морфологічних типів алогамії, існує ряд проміжних, які включають взаємодію різноякісних структур.

Основні типи алогамії.

Хологамія — це злиття в ході статевого процесу цілих таломів. Залежно від морфології взаємодіючих таломів, хологамний процес поділяють на два підтипи — ізохологамний та анізохологамний.

— **Ізохологамія** — це злиття двох морфологічно подібних таломів. Цей процес характерний для нижчих представників

Peronosporomycota (Lagena) і *Chytridiomycota (Olpidium)*. Дріжджові таломи *Ascomycota* також часто здійснюють ізохологамію (*Saccharomyces, Nadsonia*).

— **Анізохологамія** — це злиття двох морфологічно різних таломів, менший з яких умовно вважають чоловічим, а більший — жіночим. Спостерігається у *Chytridiomycota (Polyphagus, Rhizophyidium)*.

Соматогамія — це злиття в ході статевого процесу соматичних (неспеціалізованих) клітин, ділянок гіфи, спор. Соматогамний процес також поділяють на два підтипи — ізосоматогамний та анізосоматогамний.

— **Ізосоматогамія** — це злиття двох морфологічно подібних соматичних клітин. Злиття клітин двох вегетативних гіф є основним типом статевого процесу у *Basidiomycota (Agaricomycotina)* та деяких *Ascomycota (Sclerotinia)*. У анаморфних грибів саме у формі соматогамії реалізується парасексуальний процес. Окрім злиття соматичних клітин міцелію, ізосоматогамія може здійснюватися у формі злиття двох клітин базидії (*Tilletia*), двох базидіоспор (*Ustilago*) або аскоспор (*Protomyces*).

— **Анізосоматогамія** — це злиття двох морфологічно різних соматичних клітин. Це явище відоме лише у грибів, зокрема у *Basidiomycota (Puccinia)*, і являє собою злиття вегетативної гіфи (пікнідіальної парафізи) з конідією, що також утворюється в пікніді.

Гаметангіогамія — це злиття в ході статевого процесу гаметангіїв, не диференційованих на гамети. За аналогією до попередніх процесів, гаметангіогамію поділяють на два підтипи — ізогаметангіогамний та анізогаметангіогамний.

— **Ізогаметангіогамія** — це злиття двох морфологічно подібних гаметангіїв. Цей статевий процес є основним у *Zygomycota (Mucor, Rhizopus)* й значно рідше зустрічається у *Ascomycota (Dipodascus)*.

— **Анізогаметангіогамія** — це злиття двох морфологічно різних гаметангіїв, менший з яких вважають чоловічим, а більший — жіночим. Цей статевий процес є основним у *Ascomycota (Pyronema)*, рідше спостерігається у *Zygomycota (Endogone)* та *Peronosporomycota (Albugo)*.

Гаметогамія — це злиття в ході статевого процесу спеціалізованих статевих клітин, гамет. Гаметогамію також поділяють на два варіанти — ізогаметогамний та анізогаметогамний, але останній, у свою чергу, поділяється на три підтипи.

— **Ізогаметогамія** — це злиття двох морфологічно подібних гамет. Цей статевий процес часто скорочено називають ізогамією. Серед грибів він притаманний багатьом *Chytridiomycota (Synchytrium)* та ряду *Hyphochytrium (Reesia)*.

— **Анізогаметогамія** — це злиття двох морфологічно різних гамет, меншу з яких вважають чоловічою, а більшу — жіночою. Залежно від рухливості гамет, анізогаметогамію можна поділити на три форми — гетерогамію, оогамію та сперматогамію.

— **Гетерогамія** — це злиття двох рухомих (джгутиконосних), неоднакових за розміром гамет. Серед грибів зустрічається лише у *Blastocladiomycota* (*Allomyces*).

— **Оогамія** — це злиття рухомої чоловічої гаметиди з нерухомою жіночою. Цей тип статевого процесу дуже широко розповсюджений у природі й властивий усім вищим рослинам і тваринам, але у грибів зустрічається рідко, лише у *Chytridiomycota* (*Monoblepharis*).

— **Сперматогамія** (сперматизація) — це злиття двох нерухомих, морфологічно різних гамет. Менша з них, чоловіча, яку зазвичай іменують спермацієм, переноситься до жіночої рухомою повітряною масою або потоком води. Відома у деяких *Ascomycota* (*Stigmatomyces*, *Polyandromyces*).

Проміжні типи алогамії.

Окрім основних типів статевого процесу, у грибів описано ряд проміжних варіантів, при яких взаємодія здійснюють різноякісні структури. Серед цих явищ найбільш поширеними є два: гаметоаметангіогамія та сомато-гаметангіогамія.

— **Гамето-гаметангіогамія** — це злиття в ході статевого процесу гаметангію з гаметою. При цьому чоловіча структура є гаметангієм, а жіноча — гаметою (оосферою). Цей варіант статевого процесу є основним для міцеліальних *Peronosporomycota* (*Saprolegnia*). Слід зазначити, що традиційно цей процес називають оогамією, що, втім, видається неточним, оскільки класична оогамія передбачає злиття двох оформлених гамет.

— **Сомато-гаметангіогамія** — це злиття соматичної клітини з гаметангієм. Відома у деяких *Ascomycota* (*Ascobolus*, *Neurospora*) й представлена в них заплідненням жіночого гаметангію конідією або вегетативною гіфою.

Автогамія. Автогамія, як правило, є нерегулярним процесом, що відбувається вимушено, у тому разі, якщо алогамія з якоїсь причини не може здійснитись. Морфологічно вона може не відрізнятися від алогамії, з тією лише різницею, що взаємодія відбувається в межах одного талому. Проте існує кілька специфічних морфологічних типів автогамії, які характерні лише для цього процесу:

— **Ендоавтогамія** — це злиття ядер однієї клітини дріжджового талому, ядер ценоцитного міцелію або ядер однієї несправжньої клітини

септованого міцелію. Іноді два ядра, що зливаються, утворюються в результаті попереднього ділення одного материнського ядра. Цей процес відзначений у *Peronosporomycota* та *Ascomycota*.

— **Ізоавтогамія** — це злиття ядер двох функціонально- й морфологічно подібних несправжніх клітин. Відзначена у *Ascomycota*.

— **Анізоавтогамія** — це злиття ядер двох функціонально- й морфологічно різних несправжніх клітин. Як правило, одне ядро походить із вегетативної клітини, а інше — з репродуктивної структури (наприклад, архікарпа). Відзначена у *Ascomycota*.

У деяких дріжджоподобних представників *Ascomycota* (*Debaryomyces*) відомий процес, проміжний між ало- та автогамією, — педогамія. У ході цього процесу дріжджова клітина мітотично ділиться на дві дочірні клітини (або відбруньковує дочірню клітину). Майже відразу дві дочірні клітини (або, відповідно, дочірня й материнська клітина) зливаються й здійснюють каріогамію. Перший випадок, тобто копуляцію дочірніх клітин, іноді називають адельфогамією, на протигагу копуляції дочірньої клітини з материнською — типовою педогамією. Злиття клітин зближує педогамію з алогамією, але, подібно до автогамії, ядра, що зливаються, тут походять фактично від однієї клітини.

Апоміксис. У деяких *Ascomycota* спостерігається розвиток талому з незаплідненої гамети або гаметангію. При цьому організм не здійснює генетичної рекомбінації, але розвиток і функціонування репродуктивних структур морфологічно не відрізняється від типового статевого процесу. Це явище отримало назву апоміксису. При апоміксисі статеве розмноження, фактично, замінюється на нестатеве.

3. ЯВИЩА СТАТЕВОЇ ДИФЕРЕНЦІАЦІЇ

Типи статі. Організмам, які здатні до генетичної рекомбінації, часто притаманне явище статі. Поняття статі може трактуватися з двох позицій: морфологічної та фізіологічної.

Морфологічна стать передбачає наявність в організмі ознак зовнішньої та внутрішньої будови, які забезпечують статеву спеціалізацію. Формування морфологічної статі пов'язане з перевагами, які надає в ході еволюції диференціація статевих структур на мобільні запліднювальні (чоловічі) та стаціонарні живильні (жіночі). В умовах морфологічного розділення статей кожна конкретна особина може утворити статеві структури тільки одного типу (чоловічі або жіночі) або хоча б потенційно здатна формувати обидва типи статевих структур. У першому випадку говорять про роздільностатевість, у другому випадку — про двостатевість або гермафродитизм.

Фізіологічна стаття включає комплекс фізіолого-біохімічних ознак, що дозволяють різним статевим формам розпізнавати одна одну на рівні мембранних рецепторів. Фізіологічна стаття виникла в ході еволюції для запобігання інбридингу — схрещування генетично близьких особин. Власне фізіологічна стаття не може бути ані чоловічою, ані жіночою. Чисто фізіологічний (без морфологічного) гермафродитизм також неможливий.

Морфологічна й фізіологічна статі можуть по-різному поєднуватися в одному організмі. Особини різних статей здатні відрізнятися одина від одної тільки морфологічними, тільки фізіологічними або й тими, й іншими ознаками одночасно. Нарешті, організмові може бути взагалі не властива статева диференціація. У грибів можливі всі ці варіанти.

Типи статевої диференціації. Статева диференціація виду, тобто його розділення на статеві групи (як морфологічні, так і фізіологічні), у межах виду може бути різною й представлена у вигляді трьох основних явищ — мономіксису, диміксису та діафороміксису.

Мономіксис спостерігається в тому разі, коли організмові не властива статева диференціація й коли всі особини виду є потенційними статевими партнерами. Як правило, мономіксис є фізіологічним і морфологічним одночасно (у ендопаразитичних *Chytridiomycota*). Але зрідка, наприклад у деяких *Peronosporomycota* (*Pythium*) та *Ascomycota* (*Byssosclamyces*), спостерігається фізіологічний мономіксис, однак при цьому статеві структури диференційовані на чоловічі й жіночі.

Диміксис спостерігається в разі розділення виду на дві статеві форми. У вищих еукаріотів (багато рослин, вищі тварини) диміксис представлений у вигляді роздільностатевості (двodomності), при якій вид чітко розділяється на дві фізіолого-морфологічні статі — чоловічу й жіночу. Проте серед грибів двodomність майже не поширена й спостерігається лише у окремих *Blastocladiomycota* (*Blastocladiella*) та *Ascomycota* (*Ascosphaera*). Тим часом у більшості «двостатевих» грибів особини неможливо розділити на чоловічі й жіночі. Навіть якщо гамети та гаметангії диференційовані таким чином, кожна особина, як правило, здатна утворювати і чоловічі, і жіночі структури. При цьому вид може бути фізіологічно одностатевим (як уже згаданий *Pythium*) або двостатевим, і тоді обидві фізіологічні статі утворюють і чоловічі, і жіночі репродуктивні структури, як наприклад, у деяких *Basidiomycota* (*Puccinia*). Таке явище зазвичай називають гермафродитизмом, але в мікології цей термін не використовується.

Діафороміксис або багатостатевість — це унікальне явище, при якому вид поділений на багато статевих форм (від чотирьох до кількох тисяч). Багатостатевість може бути тільки фізіологічною, оскільки кожна статева взаємодія є парною й може забезпечуватися лише двома морфологічними статями (або взагалі без статевої диференціації). Саме тому цей тип диференціації й називають не «поліміксисом», а «діафороміксисом», тобто «двобічним схрещуванням».

Морфологічно двостатевий діафороміксис характерний для деяких *Peronosporomycota* (*Saprolegnia*) та багатьох *Ascomycota* (наприклад *Nectria*), а морфологічно одностатевий — для більшості *Basidiomycota* (*Agaricomycotina*, *Ustilagomycotina*).

При морфологічно-двостатевому діафороміксисі (який називають також гінандроміксисом) статеві взаємодії підлягають таким закономірностям. Усі статеві форми виду поділяються на «переважно чоловічі» й «переважно жіночі». За цією ознакою вони можуть бути вишикувні по порядку, утворюючи шкалу відносної сексуальності. На полюсах цієї шкали знаходяться «абсолютні чоловічі» й «абсолютні жіночі» особини, а між ними — весь спектр перехідних форм. У разі чотиристатевості, наприклад, окрім двох «абсолютних» форм, існують також дві «відносні» — переважно чоловіча й переважно жіноча. Кожна особина здатна вступити в статеву взаємодію з представниками всіх статевих форм, окрім своєї власної.

При цьому, взаємодіючи з більш «чоловічими» формами, ця особина проявить себе як жіноча, а взаємодіючи з більш «жіночими» — як чоловіча.

Тільки «абсолютні» статеві форми, будучи «найбільш» чоловічими або жіночими, завжди проявляють себе однотипно. Таким чином, «абсолютні» форми є строго роздільностатевими, тимчасом як «відносні» — потенційними гермафродитними.

4. ГЕТЕРОТАЛІЗМ І ГОМОТАЛІЗМ

Фізіологічно дво- та багатостатеві організми часто називають гетероталічними, а явище фізіологічної дво- та багатостатевості — гетероталізмом. Як уже було зазначено вище, гетероталізм забезпечує рекомбінацію різноякісного генетичного матеріалу й збільшує гетерогенність популяції, що ефективно за умов рушійного добору.

Здатність до гетероталізму успадковується різним чином. **Біполярний гетероталізм** відзначають у тому разі, якщо визначення статі здійснюється за станом одного гена, а **тетраполярний** — у тому разі, якщо визначення статі здійснюється за станом двох генів, причому

один з них (А) відповідає за проходження каріогамії, а інший (В) — плазмогамії. Префікси «бі» і «тетра» в цьому випадку означають те, що зигота, якою завершується статевий процес, міститиме, відповідно, два або чотири аелля, які визначають стать, а в ході мейозу цієї зиготи утворюється два або чотири типи гамет.

Гриби, яким властива фізіологічна одностатевість, називають гомоталічними, а явище фізіологічної одностатевості — **гомоталізмом**. Гомоталізм є специфічною й маловживаною еволюційною стратегією, адже статевий процес ефективний лише в разі злиття різноякісних ядер, а гомоталізм не може цього забезпечити. Одностатевий організм нездатний розпізнавати генетичну різноякісність статевого партнера, тому в статевий процес можуть вступити гамети одного талому або взагалі ядра сусідніх клітин чи однієї клітини (автогамія). Таким чином, гомоталізм забезпечує переважання процесів інбридингу над процесами рекомбінації різноякісних геномів. Зниження ролі рекомбінації, у свою чергу, призводить до падіння рівня генетичної різноманітності популяції. Це може бути адаптивним лише в умовах стабілізувального добору, наприклад в умовах культури. Отже, гомоталізм часто демонструють культурні штами грибів, наприклад промислово культивовані шапинкові гриби. Утім, можливі й винятки. Так, автогамія не перешкоджає процесам рекомбінації, якщо в одному таломі присутні генетично різноякісні ядра. Наявність різноякісних ядер — **гетерокаріотичність** — може бути результатом соматичних мутацій, парасексуального процесу і, нарешті, незавершеного статевого процесу.

Стабілізувальний добір призвів до формування ще одного своєрідного явища — **псевдогомоталізму**. Псевдогомоталічні види проявляють у культурі гомоталічні властивості — їхні моноспорові ізоляти утворюють статеві спороношення.

Питання для контролю знань

1. Які типи генетичної рекомбінації Ви знаєте?
2. Дайте визначення алогамії.
3. Дайте визначення автогамії.
4. Перерахуйте основні критерії класифікації морфологічних типів статевого процесу.
5. Назвіть основні типи алогамії.
6. Охарактеризуйте типи статевої диференціації.
7. В чому полягає значення гетероталізму?
8. В чому полягає явище гомоталізму?

Перелік використаних літературних джерел: [1], [2], [8], [10], [11], [12], [13], [15], [16], [17].

ЛЕКЦІЯ 7. ПОСТРЕКОМБІНАТИВНА РЕПРОДУКЦІЯ: АСКИ, БАЗИДІЇ ТА ПЛОДОВІ ТІЛА

План

1. Аски.
2. Аскоми.
3. Базидії.
4. Базидіоми.

Ключові слова: аски, аскогенез, аскоспорогенез, аксоплазма, спороплазма, епіплазма, аскоспора, еуспорій, мікоспорій, периспорій, ектоспорій, епіспорій, прототунікатні аски, еутунікатні аски, унітунікатні аски, аскоми, тецій, епітецій, гіпотецій, ексципул, примордій, перидій, хаметецій, гімнотецій, клейстотецій, хазмотецій, пульверотецій, перитецій, апотецій, екзотецій, птихотецій, стереотецій, базидії, базидіоспори, субгіменій, трама, гіменоподій, цистити, гіфіди, гіменофор, глеба.

1. АСКИ

Аски, або сумки,— це репродуктивні структури, що утворюють мейоспори (аскоспори) ендогенно, усередині зиготи, після мейотичного поділу її ядра. При цьому клітинна стінка зиготи стає клітинною стінкою аска.

Гаплоїдні мейоспори, які містяться всередині асків, називають аскоспорами, або сумкоспорами. Присутність асків, в їх різних варіантах, є діагностичною ознакою відділу *Ascomycota*.

Зазвичай аски утворюються з диплоїдних клітин, що є результатом статевого процесу; такі клітини називають преасками. Безпосередньо після утворення або, зазнавши періоду спокою, ядро преаска мейотично ділиться з утворенням чотирьох гаплоїдних ядер. Услід за мейотичним поділом ядра можуть відбуватися один або кілька мітотичних, унаслідок чого кількість гаплоїдних ядер і, відповідно, аскоспор в аску зростає: якщо за мейозом іде один мітоз, то ядер буде вісім, якщо два мітози — шістнадцять і так далі.

Кількість спор в аску зазвичай фіксована й кратна чотирьом, причому у переважної більшості видів сумчастих грибів утворюються

восьмиспорові аски. Однак у деяких видів *Ascomycota* кількість аскоспор може досягати 256—512 (*Nitschkia*). В окремих випадках аски можуть містити менше чотирьох аскоспор (*Erysiphe*, *Tuber*). Мала або не кратна чотирьом кількість аскоспор в аску утворюється в тому разі, коли частина гаплоїдних ядер дегенерує, або тоді, коли не всі гаплоїдні ядра відокремлюються мембранами.

Утворення асків, або **аскогенез**, — це складний і різноманітний процес. Його класична схема, яка зазвичай описується в навчальній літературі, характерна лише для деяких *Ascomycota*. Загалом же, шляхи аскогенезу дуже різноманітні й залежать від цілої низки чинників, зокрема від того, яку будову має гриб — міцеліальну чи дріжджову, а також від того, чи є він плідосумчастим (таким, що утворює плодові тіла), чи голосумчастим (таким, що формує аски без плодових тіл).

Аскогенез у голосумчастих грибів. У голосумчастих грибів можна виокремити щонайменше 7 типів аскогенезу: *Saccharomyces-mun*, *Pneumocystis-mun*, *Taphrina-mun*, *Protomyces-mun*, *Ascospaera-mun*, *Dipodascus-mun* та *Eremothecium-mun*.

Аскогенез у плідосумчастих грибів. У плідосумчастих грибів — вищих *Ascomycota*, що утворюють плодові тіла, аскогенез не такий різноманітний, як у голосумчастих. Вегетативний міцелій цих грибів майже завжди є гаплоїдним (виняток — *Neolectomyces*, що мають дикаріотичний вегетативний міцелій). Злиття двох ізо- або гетерогаметангіїв призводить до формування зиготи, яка без періоду спокою проростає так званими аскогенними гіфами — дикаріотичними гіфами, що утворюють на своїх кінцях численні аски. Існує 4 основних способи утворення асків на аскогенних гіфах плідосумчастих грибів: брунькуванням, ланцюжком, пряжкою, «гачком» та симподіально.

Аскоспорогенез. Незалежно від типу аскогенезу, спори утворюються всередині асків за допомогою складного процесу, який називають **аскоспорогенезом**. У ньому бере участь унікальна мембранна структура — покривна мембранна система. Вона утворюється одночасно з мейотичним діленням зиготи і є додатковою подвійною мембраною, що закладається в цитоплазмі по периметру клітини і поділяє цитоплазму аска — **аскоплазму** — на дві частини: спороплазму та епіплазму. **Спороплазма** міститься всередині мембранного мішка і в подальшому стає цитоплазмою спор. **Епіплазма** заповнює простір між плазмалеомою та мембранним мішком і в подальшому стає рідким середовищем, в яке занурені аскоспори. Далі мембрана утворює направлені до центру вирости, що розділяють спороплазму на аскальні пухирці — позбавлені клітинної стінки зачатки аскоспор, які мають по одному ядру. Між

шарами мембрани аскальних пухирців починається формування клітинних стінок аскоспор. Як тільки аскальний пухирець покривається власною клітинною стінкою, його називають **аскоспорою**.

Клітинна стінка аскоспор формується в кілька етапів. Спочатку в просторі між мембранами аскального пухирця закладається тонка й еластична первинна клітинна стінка, а потім на її внутрішній поверхні — вторинна. Як наслідок, первинна клітинна стінка формує зовнішній шар покриву сумки — **міксоспорій**, або туніку, а вторинна внутрішній шар — **еуспорій**, або епикоріум. У свою чергу, міксоспорій та еуспорій можуть формувати кілька підшарів.

Класифікація асків. Морфологія асків дуже різноманітна, у зв'язку із чим їх будова є одним з найважливіших критеріїв систематики *Ascomycota*. Згідно із традиційною класифікацією, аски поділяють на кілька основних типів: **прототунікатні**, **еутунікатні**, **унітунікатні**.

Унітунікатні аски традиційно поділяють на дві групи: ті, що розкриваються кришечкою, і ті, що не розкриваються кришечкою.

Аски, що розкриваються кришечкою, як впливає з їх назви, вивільняють спори шляхом відділення кришечки — спеціалізованого фрагмента оболонки аска, що утворюється в результаті її циклулярного розриву. Цей тип асків поділяють на три групи: оперкулятні, субоперкулятні та псевдооперкулятні.

Аски, що не розкриваються кришечкою, називають **іноперкулятними**. Це дуже гетерогенна група, яка об'єднує сумки з абсолютно різними способами розкриття. Можна виокремити два основні типи розкриття іноперкулятних асків: **за допомогою тріщини**, **за допомогою апікального апарату**.

Структурною основою апікального апарату є потовщена частина оболонки на вершині аска — **купол аска**. У деяких сумчастих грибів він являє собою суцільну, морфологічно однорідну структуру і в перерізі має вигляд широкої дуги (*Verrucaria*). Проте у переважній кількості випадків у центральній частині купола формується пальцеподібне заглиблення — окулярна камера. Окулярна камера не забарвлюється під дією йоду, і для її виявлення використовують розчин бавовняного синього в лактофенолі. За наявності в апексі аска окулярної камери купол аска прийнято поділяти на апікальну пробочку та валик.

Апікальна (аксіальна) пробочка — це верхня частина купола аска, що розташована над окулярною камерою. У складі апікальної пробочки, у свою чергу, виокремлюють два структурні компоненти: аксіальну масу та апікальну подушку.

Валик — це нижня кільцеподібна частина купола аска, розташована по обидва боки окулярної камери. У деяких видів сумчастих грибів (*Xylaria*) валик формує підвіски аска — пальцеподібні виступи, спрямовані в аскоплазму. Їх сукупність, якщо поглянути згори, має зірчасту форму. Як правило, окулярна камера формує вирости, що забезпечують розкриття аска — апікальну борозну або аксіальний канал.

Аски, що мають аксіальний канал, у свою чергу поділяють на три типи: остропоїдні, гіподермоїдні, аксіальний канал.

Апікальні кільця, характерні для анулятних асків, є спеціалізованою внутрішньою частиною аксіального каналу. Завдяки високій оптичній щільності та характерним макрохімічним реакціям їх можна виявити за допомогою світлового мікроскопа. Традиційно апікальні кільця асків поділяють на дві групи: амілоїдні та хітиноїдні.

Вивільнення аскоспор з іноперкулятних сумок здійснюється через вузький отвір — *аскальну пору*. Вона формується на апексі аска в результаті відкидання апікальної подушечки (апарати з простим куполом та апікальною борозною) або шляхом ферментативного подовження аксіального каналу. В обох випадках спори вивільняються по одній, причому завдяки функціонуванню апікального апарату швидкість вивільнення з кожною наступною спорою майже не змінюється.

Фіситунікатні аски мають морфологічно й функціонально багат шарові оболонки. У тому разі, коли оболонка сумки складається з двох не зв'язаних один з одним шарів, її називають **бітунікатною**, а коли з трьох — **тритунікатною**. Фіситунікатні аски характерні тільки для представників класу *Dothideomycetes*.

Псевдопрототунікатні, або верукаріоїдні, аски посідають проміжне місце між прото- та унітунікатними. Їх стінки по всій своїй довжині мають майже однакову товщину, тобто купол аска нерозвинений (як у прототунікатних), але розкриття здійснюється шляхом руйнування апекса (як в унітунікатних). Цей тип сумки характерний для *Verrucariales* (*Verrucaria*).

Псевдобітунікатні, або еризифоїдні, аски посідають проміжне становище між уні- та бітунікатними. Вони мають два чітко ідентифіковані шари клітинної стінки (як бітунікатні), але розкриваються через апікальну щілину (як унітунікатні). Псевдобітунікатні аски завжди мають округлу форму й містять невелику кількість спор. Псевдобітунікатні сумки характерні для борошністоросяних грибів — *Erysiphales* (*Erisyphe*, *Podosphaera*, *Sphaerotheca*).

Семифіситунікатні, або леканоройдні, аски характеризуються частковим розділенням оболонки на два функціональних шари лише в

апикальній частині. При розкритті такого аска екзоаск розривається на апексі сумки, після чого ендоск зі спорами випинається назовні. Цей тип асків характерний для деяких представників порядку *Lecanorales* (*Lecanora*).

Екстендитунікатні аски мають виразно двошарову оболонку, проте шари щільно зростаються й не можуть ковзати один відносно одного. Перед вивільненням спор верхівка аска значно подовжується, а потім розтріскується подовжніми щілинами, що охоплюють обидва шари клітинної стінки. У тому разі, коли щілина одна, відбувається двостулкове розтріскування, якщо їх більше ніж одна — променеподібне. Цей тип асків характерний для деяких представників *Lecanorales* (*Dactylospora*, *Teloschistes*).

2. АСКОМИ

Плодові тіла сумчастих грибів називають аскокарпами або аскомами. Ці структури завжди складаються з кількох типів тканин і, відповідно, є репродуктивними органами.

Основні структурні елементи аскоми. Зазвичай у складі аскоми можна виокремити чотири основні структурні елементи: тецій, епітецій, гіпотецій та ексципул.

Тецій, або центр, є основною частиною аскоми. У його складі виокремлюють два шари: гіменій та субгіменій.

Гіменій сумчастих грибів — це верхній, репродуктивний шар тецію. Він складається з фертильних структур — асків та сукупності стерильних елементів — хаметецію.

Субгіменій сумчастих грибів — це тканина, яка складається з дикаріотичних аскогенних гіф і розташована безпосередньо під гіменієм. Її основна функція — формування гіменіальних структур.

Епітецій — це тканина, яка утворюється над гіменіальним шаром унаслідок зрощення кінців парафіз, — стерильних гіф, розташованих між асками. Епітецій захищає гіменій від механічних пошкоджень і зустрічається виключно у грибів, плодові тіла яких широко відкриті. У багатьох видів сумчастих грибів парафізи присутні, але не зростаються й не формують тканину. У цьому разі їх сукупність, розташована над гіменієм, називається епігіменій. У деяких порожностосумчастих грибів над гіменієм зберігається шар стерильних гіф парафізоїдів. Епітецій, сформований парафізоїдами, називають псевдоепітецієм.

Гіпотецій — це сукупність стерильних тканин аскокарпа, розташованих нижче тецію. Гіпотецій утворюється гаплоїдними соматичними гіфами. У багатьох сумчастих грибів він формує ніжку плодового тіла.

Екципул — це стерильна тканина, яка оточує тецій та гіпотецій в аскокарпі. Подібно до гіпотецію, екципул утворюється гаплоїдними соматичними гіфами. На цій підставі деякі автори схильні відносити гіпотецій до екципулярних тканин і називають його медулярним, або внутрішнім, екципулом.

Онтогенез аском. В онтогенезі плодових тіл сумчастих грибів прийнято виокремлювати дві структури: примордій і перидій. **Примордієм** називають зачаток репродуктивного шару аскоми — гіменію та субгіменію. Він формується з дикаріотичних аскогенних гіф. **Перидій** — це зачаток гіпотецію та екципула плодового тіла. Він формується з гаплоїдних вегетативних гіф, розміщених в основі аскогона. Таким чином, плодові тіла сумчастих грибів зазвичай утворюються за допомогою гіф різної плідності.

На підставі особливостей онтогенезу виокремлюють два типи формування плодових тіл у сумчастих грибів: аскогіменіальний та асколокулярний.

Аскогіменіальне формування аскокарпів починається із запліднення аскогона. Із заплідненого аскогона проліферують дикаріотичні аскогенні гіфи, які формують примордій. Після завершення формування примордію гаплоїдні соматичні гіфи, розташовані в основі аскогона, приступають до утворення перидію. Далі перидій диференціюється на бічні стінки плодового тіла, а примордій — на гіменій та субгіменій. Плодові тіла, які утворюються за аскогіменіальним типом, часто називають справжніми плодовими тілами.

Асколокулярне формування аскокарпів починається з того, що гаплоїдні соматичні гіфи формують стерильну строму — аскострому. Потім усередині аскостроми формуються одна або кілька порожнин — локул. Після запліднення аскогона дикаріотичні аскогенні гіфи вростають у локули й формують примордій, який далі розростається й дає початок сумкам. Таким чином, при асколокулярному розвитку аски розміщуються не в гіменії, а в задалегідь сформованих порожнинах аскостроми. Плодові тіла, які закладаються за асколокулярним типом, називають несправжніми плодовими тілами, або псевдотеціями.

У деяких ліхенізованих грибів (*Arthonia*) в одному й тому самому плодовому тілі утворюється кілька генерацій сумок. При цьому перше покоління сумок формується за аскогіменіальним типом, а формування всіх подальших сумок зовні нагадує асколокулярний тип розвитку.

Типи хаметецію. **Хаметецій** є сукупністю всіх стерильних елементів центру (тецію) плодового тіла сумчастих грибів. Це поняття охоплює всі типи гіф та плектенхім, які формуються між асками в гіменії,

а також над гіменієм. Структури, які формують хаметецій, досить різноманітні і є однією з найважливіших діагностичних ознак при розмежуванні груп сумчастих грибів. Лише у небагатьох видів хаметецій повністю відсутній (*Dothidea*).

Компоненти хаметецію, що являють собою вільні гіфи, називають гіфальними елементами хаметецію. Ті з них, які ростуть між сумками в гіменії (як при асколокулярному, так і при аскогіменіальному типі розвитку аскокарпа), називають інтераскальними гіфами, а ті, що розвиваються всередині локул асколокулярних грибів, до того, як ті будуть заселені аскогенними гіфами — преаскальними гіфами.

За положенням у плодовому тілі та напрямком росту гіфальні елементи хаметецію поділяють на парафізи, псевдопарафізи, перифізи та перифізоїди.

Тканинні, або плектенхімні, елементи хаметецію — це сукупність стерильних елементів тецію, які утворюють більш-менш щільне тканиноподібне сплетіння. До таких структур належать інтераскальна псевдопаренхіма та парафізоїди.

Різнманіття аскогіменіальних плодових тіл. Сучасні автори виділяють біля десяти типів аскогіменіальних плодових тіл, що відрізняються одне від одного наявністю або відсутністю отвору (отворів), типом покрыву та асків, а також характером розповсюдження спор.

Відповідно до першого критерію, аскогіменіальні аскоми умовно поділяють на закриті (мають внутрішню порожнину у якій розвиваються спори, але не мають отворів для їх вивільнення), напіввідкриті (мають внутрішню порожнину, у якій розвиваються спори, та формують один або кілька невеликих отворів для їх вивільнення) та відкриті (не мають внутрішньої порожнини та формують спори на відкритій спороносній поверхні).

Слід зауважити, що певна структура може бути набутою плодовим тілом вторинно. Відповідно до цього розрізняють первинно-та вторинно-закриті й напіввідкриті аскоми. До первинно-закритих плодових тіл відносяться гімнотецій, клейстотецій, хазмотецій та пульверотецій, до вторинно-закритих — стереотецій, до первинно-напіввідкритих — перитецій, до вторинно-напіввідкритих — птихотецій, і нарешті до відкритих — апотецій та екзотецій.

Гімнотецій — це найбільш примітивний тип плодових тіл сумчастих грибів. У ньому відсутній плівчастий перидій, а сумки зусібіч оточені пухким сплетінням стерильних гіф — гімнотеціальними

придатками. Ці плодови тіла зазвичай розповсюджують спори за принципом «перекотиполе».

Клейстотецій — це закрите плодове тіло, вкрите зовні добре розвиненим, нерідко потовщеним перидієм. Аски в клейстотеціях кулясті, прототунікатні. Спори розповсюджуються пасивно, після руйнування оболонок плодових тіл та ослизнення стінок сумок. Усередині клейстотеціїв часто формується капіліцій,— сукупність звивистих гіф, що беруть участь у розпушуванні спорової маси. Клейстотеції характерні для переважної більшості представників класу *Eurotiomycetes*.

Хазмотецій — це сферичне закрите плодове тіло з товстою, зазвичай багатшаровою оболонкою. Аски в хазмотеціях псевдобітунікатні, розповсюджують спори активно, шляхом відстрілу. Спори вивільняються після того, як у стінці плодового тіла утворюється тріщина. Цей тип плодоносіння зустрічається виключно у борошністоросяних грибів (*Erysiphales*). Термін «хазмотецій» був запропонований відносно недавно, тому в більшості джерел плодови тіла борошністоросяних грибів називають клейстотеціями.

Пульверотецій — це первинно-закрите підземне плодове тіло, що має розвинену внутрішню порожнину, вислану аскогенними гіфами. Гіменіальний шар не оформлений, аски по мірі дозрівання заповнюють порожнину плодового тіла. Покрив пульверотеція представлений багатшаровою плектенхімою. Розповсюдження спор відбувається після того як дрібні ссавці викопують плодове тіло та поїдають його м'ясисті покрови. При цьому аскоспори вивільняються й поширюються потоками повітря. Типовий пульверотецій характерний для «оленячих трюфелів» *Elaphomyces (Eurotiales)*.

Перитецій — це напіввідкрите плодове тіло, що зазвичай нагадує горщик з вузьким апікальним вивідним отвором — остіоллю. Іноді верхівка перитеціїв витягнута в довгий хоботок (*Ceratocystis, Melanospora*). У переважній більшості випадків перитеції містять циліндричні або булавоподібні унітунікатні іноперкулятні аски, які активно розповсюджують спори. У представників порядку *Microascales* перитеції утримують вторинно прототунікатні аски, спори з яких виходять пасивно у вигляді слизьких крапельок. Аски у перитеції зазвичай розвиваються пучком, рідше розміщені хаотично. Морфологічно перитеції дуже різноманітні.

Аномецій — це широко відкрите плодове тіло, сумки в якому розміщені широким палісадним шаром. Сумки в них унітунікатні, зазвичай циліндричні, оперкулятні або іноперкулятні. Хаметецій, як

правило, представлений парафізами, які можуть мати вільні закінчення або ж формують епітецій. Розповсюдження спор з апотеціїв активне.

Екзотецій — це відкрите плодове тіло сферичної форми, вся поверхня якого покрита гіменіальним шаром. Гіменій складається з асків та великих перифіз, що формують слизистий епітецій. Екзотеції формуються під землею й поширюють спори пасивно, по мірі руйнування.

Птихотецій — це похідне від апотецію вторинно-напіввідкрите підземне плодове тіло, що має одну або кілька внутрішніх порожнин, висланих розвиненим гіменіальним шаром, в якому спори залишаються аж до дозрівання. У найпростішому випадку (*Geopora*) внутрішня порожнина має округлі обриси, у більш складних плодових тілах порожнини утворюють складки (*Pachyphloeus*), переплетення (*Hydnotrya*), концентричні шари (*Choiromyces*). Птихотецій має розвинену м'ясисту стерильну тканину. Вивільнення спор відбувається через один або кілька вивідних отворів. Птихотеції характерні для багатьох *Peziziales*.

Стереотецій — це похідне від апотецію вторинно-закрите підземне плодове тіло, цілком заповнене сплетенням гіф, серед яких поодинокі або групами (пучками) формуються аски. У молодому стані може мати інтенсивно переплетені гіменіальні шари, які по мірі дозрівання втрачають цілісність. Вивільнення спор, як правило, відбувається після проходження через шлунково-кишковий тракт ссавців, які поїдають стереотеції цілком. Цей тип плодових тіл характерний для справжніх трюфелів — *Tuber*, *Fischerula* (*Peziziales*).

Neolecta-mun плодового тіла. Плодові тіла *Neolectomyces* (під *Neolecta*) не можна віднести до жодного з типів аскогіменіальних плодових тіл. Структура гіменію та розвиток асками у видів цього роду є унікальними серед сумчастих грибів. Плодове тіло формується пучком багаторазово розгалужених, зрощених бічними стінками гіф. Воно являє собою суцільний або дольчастий стовбчик м'яистої консистенції, що сягає 7 см заввишки. На верхівках аскогенних гіф і, відповідно, на зовнішній поверхні плодового тіла формуються аски з аскоспорами. Раніше такі плодові тіла помилково вважали апотеціями *Geoglossum*-типу.

Проте на відміну від справжніх апотеціїв, плодові тіла *Neolecta* складаються з дікаріотичних гіф. На верхівках аскогенних гіф не формуються гачки. Нарешті, гіменій неоектокових грибів позбавлений стерильних елементів.

Різноманітність асколокулярних плодових тіл. *Несправжні плодові тіла*, або *псевдотеції*, такі ж різноманітні, як і справжні, хоча й зустрічаються в межах відносно невеликої таксономічної групи. Основними типами псевдотецій тіл є псевдоклейстотецій (клейстотеціоїд), псевдоперитецій (перитеціоїд) та псевдоапотецій (апотеціоїд). Вони є асколокулярними «імітаціями» справжніх клейстотецій, перитецій та апотецій і відрізняються ступенем розкриття зрілого плодового тіла, а також характером розміщення сумок.

3. БАЗИДІЇ

Базидії — це репродуктивні структури, які утворюють мейоспори (базидіоспори) на своїй поверхні — екзогенно. Будова базидій дуже різноманітна й тривалий час використовувалася як найважливіший критерій класифікації *Basidiomycota*. Основними компонентами базидії є:

— **тіло базидії** — мішкоподібна або циліндрична структура, одноклітинна або розділена на клітини — гаплоцити;

— **стеригми** — конусоподібні вирости, що утворюються на верхній

або бічній поверхні тіла базидії;

— **базидіоспори** — мейоспори, що утворюються на кінцях стеригм та відділяються від них (іноді — разом із ними) після дозрівання.

Базидіоспори являють собою одноклітинні або (іноді) багатоклітинні пропагули, які утворюються шляхом випинання внутрішнього шару клітинної стінки базидії через отвір на кінці стеригми. Як правило, базидіоспорам притаманна білатеральна симетрія з дорзивентральною асиметрією, причому їхня дорзальна поверхня опукла, а вентральна — сплющена. Зазвичай базидіоспори розташовані на базидії так, що їхня дорзальна поверхня спрямована назовні (адаксіальна орієнтація), і лише в деяких видів усередину (абаксіальна орієнтація).

Як правило, базидіоспори відділяються від базидії активно, за допомогою спеціального механізму. У ході дозрівання спори в її основі формується глікопротеїнова пробка, відмежована з обох боків кришечкою та шапочкою — лінзоподібними перегородками, утвореними внутрішнім шаром клітинної стінки. Волога, що міститься в повітрі, спричинює набухання вмісту пробки, унаслідок чого частина цього матеріалу виступає за межі спори через спеціальний отвір — *punctum lacrimans*. Як наслідок, на поверхні базидії утворюється апікулярна крапля — округла крапля в'язкого глікопротеїнового матеріалу, яка від початку покрита поверхневим підшаром зовнішнього

шару клітинної стінки, а потім оголюється. Тим часом частина вологи конденсується на поверхні спори, утворюючи на ній суцільну водну плівку або невеликі плоскі краплі. Поступове збільшення апікулярної краплі призводить до того, що в певний момент вона вступає в контакт і зливається з водною плівкою. При цьому відбувається різкий зсув центру мас, що призводить до відділення базидіоспори від стеригми. Спора відстрілюється з початковою швидкістю 30—60 см / сек. й здатна за 2—3 мілісекунди пролетіти горизонтально 100—300 μm (приблизно третина мінімальної відстані між пластинками в шапинкових грибів). Далі, після кількох секунд падіння, її підхоплюють потоки повітря.

Не зважаючи на високу ефективність описаного механізму, у грибів із замкнутими плодовими тілами він виявляється марним і підлягає редукції. При цьому спори відділяються пасивно, після руйнування плодового тіла. Разом зі спорою часто відривається стеригма, яка далі слугує свого роду «парашутом», підсилюючи летючість спори. Спори, які відділяються в такий спосіб, називають **статисмоспорами**, а ті, що відстрілюються активно,— **балістоспорами**.

«**Архіминові**» базидії утворюють 4 базидіоспори; це число визначається кількістю ядер, що утворюються в результаті мейозу диплоїдного ядра базидіоли. Проте в ході еволюції базидіальних грибів намітилися дві тенденції до зміни цього числа — збільшення й зменшення, що призводять до розвитку мультиспорових та біспорівих базидій.

Окрім мультиспорових та біспорівих базидій, у цілої низки грибів відзначено утворення **аберантних базидій** з непарною кількістю спор: трьома (*Boletus edulis*), п'ятьма (*Coprinus niveus*) або сімома (*Cantarellus cibarius*), проте ці варіанти ніколи не є переважними для певного організму й спричинюються, ймовірно, дегенерацією окремих ядер у разі прояву в них у гаплоїдному стані летальних алелей.

Кількість базидіоспор може бути збільшена не тільки в ході розвитку базидії, але й після їх дозрівання. У багатьох *Basidiomycota* спори здатні до брунькування подібно до типових дріжджів, причому часто це відбувається ще до відділення від базидії. Іноді базидіоспори, що брунькуються, здатні до живлення й утворюють фактично самостійні організми з дріжджовим таломом (*Dacryomyces*, *Microbotryum*, *Ustilago*). У деяких грибів стадія базидіоспор, що брунькуються, стає переважною і в ролі «анаморфи» навіть отримує власну назву — *Cryptococcus* (*Filobasidiales*), *Malassezia* (*Microstromatales*), *Trichosporon* (*Tremellales*) тощо. Слід зазначити, що більшість із таких «базидіальних дріжджів» патогенні для тварин та людини.

Класифікація базидій. Тіло базидії — це складна структура зі своєрідним онтогенезом. У більшості грибів воно утворюється з термінальної клітини генеративної гіфи й лише зрідка — з її бічного відростка. Згідно з розташуванням на генеративній гіфі, базидії поділяють на три типи: *апикальні базидії*, *плевробазидії*, *подобазидії*.

Онтогенетичною попередницею базидії є *базидіоль* — клітина дикаріотичного міцелію, в якій відбувається каріогамія й утворюється диплоїдне ядро. Невдовзі після утворення диплоїдне ядро підлягає мейозу, який може відбуватися як у самій базидіолі, так і в новій структурі, що проліферує із неї. Залежно від цього виокремлюють **два типи базидій: гомобазидії та гетеробазидії**.

Як уже було сказано, тіло базидії (незалежно від того, чи йде мова про гомобазидію, чи про мета-частину гетеробазидії) може складатися з однієї клітини або бути розділеним на кілька (зазвичай чотири) окремі клітини. Із цього погляду **виокремлюють: голобазидії та фрагмобазидії**.

Розташування септ у тілі базидії залежить від того, в якій площині відбувається мейоз (точніше — друге ділення мейозу) диплоїдного ядра базидіолі. Якщо площина ділення паралельна до поздовжньої осі базидіолі, то утворювані ядра також розміщуватимуться паралельно до неї, а септи, що їх розділяють,— навпаки, перпендикулярно. Можливий і протилежний випадок. Виходячи із цього, виокремлюють два типи базидій: *хіастобазидії* (хіастичні базидії) і *стихобазидії* (стихичні базидії).

Розглянуті підходи до класифікації базидій можуть бути об'єднані в одну систему, згідно із якою існує **сім основних типів базидій**:

- *Agaricus-mun* — хіастичні гомо-голобазидії;
- *Tulasnella-mun* — хіастичні гетеро-голобазидії;
- *Tilletia-mun* — хіастичні гетеро-голобазидії з теліоспорами;
- *Tremella-mun* — хіастичні гетеро-фрагмобазидії;
- *Auricularia-mun* — стихичні гомо-фрагмобазидії;
- *Septobasidium-mun* — стихичні гетеро-фрагмобазидії;
- *Ustilago-mun* — стихичні гетеро-фрагмобазидії з теліоспорами.

Кожен з перерахованих типів базидій має безліч варіантів, що відрізняються низкою додаткових ознак: кількістю базидіоспор, способом їхнього відділення від базидії, положенням базидії на генеративній гіфі, формою стеригм і тіла базидій, розташуванням септ на базидіях, базидіоспорах і теліоспорах тощо.

Нетипові базидії. У деяких примітивних Basidiomycota спостерігаються базидії своєрідної будови, котрі не зовсім відповідні самому визначенню базидії, зважаючи на що їх іноді називають

мейоспорангіями. Ці архаїчні спороношення дещо схожі на аски, а іноді просто не мають аналогів. До найбільш цікавих із них належать спороношення *Acervulopsora* (*Pucciniomycetes*), *Sporidiobolus* (*Pucciniomycetes*), *Graphiola* (*Exobasidiomycetes*) та *Mixia* (*Mixiomycetes*).

Мейоспорангії *Acervulopsora* починають розвиток як базидії Auriculariатипу: пробазидія набуває веретенподібної форми й ділиться поперечними септами на чотири гаплоцити. Проте на цьому розвиток припиняється. Гаплоцити не утворюють базидіоспор, а просто відділяються поодиночки від гіфи, розповсюджуються й проростають міцелієм. Окрім *Acervulopsora*, такий тип спороношення притаманний *Tetragoniomyces* (*Tremellomycetes*), але тут гаплоцити формуються не рядами, а в тетрадрах.

Мейоспорангії *Sporidiobolus* дуже нагадують базидії *Ustilago*-типу, проте спори в них можуть формуватися не тільки екзогенно, але й ендогенно, подібно до аскоспор. Часто спостерігаються базидії змішаної будови, одні гаплоцити яких формують типові базидіоспори, а інші — ендогенні мейосопори.

Мейоспорангії *Graphiola* близькі до базидій *Auricularia*-типу, проте принципово відрізняються від них здатністю до необмеженого росту та нефіксованістю кількості базидіоспор. При їхньому формуванні всі клітини генеративної гіфи ретрогресивно перетворюються в пробазидії, які утворюють на своїй бічній поверхні численні статисмоспори. Загалом, така базидія нагадує базоауксичні конідієносці анаморфних грибів.

Мейоспорангії *Mixia* є великими конусоподібними клітинами, вся поверхня яких слугує для формування численних дрібних базидіоспор. Така структура нагадує швидше ампулу конідіального спороношення, аніж базидію, і, ймовірно, являє собою альтернативний шлях еволюції базидій, який так і не отримав розвитку.

4. БАЗИДІОМИ

Анатомія базидіом. Невід'ємним компонентом будь-якої базидіоми, незалежно від її будови, є гіменій — **репродуктивна плектенхіма**, утворена в *Basidiomycota* базидіями, а також структурами, що несуть і супроводжують їх. Примітивні плодові тіла утворюють **гіменій** на поверхні недиференційованого міцеліального сплетіння. Але, як правило, під гіменієм формуються один або кілька шарів спеціалізованих гіф, які виконують підтримувальну, живильну та інші функції.

Можна виокремити до трьох таких шарів:

— **субгіменій** — шар, який об'єднує термінальні ділянки генеративних гіф, що несуть базидії;

— **трама** — маса вегетативних гіф, спеціалізованих на живленні й підтримці гіменію;

— **гіменоподій** — тонкий шар стерильних гіф між субгіменієм і трамою, утворений з периферичних, неспеціалізованих гіф трами.

Сукупність гіменію та вегетативних шарів, які лежать під ним, утворює спороносну частину базидіоми — гіменофор. У закритих плодових тілах спороносну внутрішню частину називають глебою. Розгляньмо різноманітність цих структур.

Гіменій. Базидії, з яких складається гіменій, майже завжди утворюють палісадний шар, тобто спрямовані до поверхні гіменофора своєю спороносною частиною. У той же час генеративні гіфи, які їх несуть, можуть бути розташовані в будь-який спосіб. Виходячи із цього, виокремлюють три основні типи гіменіїв

Стелогіменій — складається з нерозгалужених генеративних гіф, які несуть на своїх кінцях базидії; пробазидії формуються на поверхні гіменію (*Intextomyces*).

Катагіменій — складається з нерозгалужених генеративних гіф, занурених у масу стерильних елементів; пробазидії формуються в товщі гіменію й лише при дозріванні виходять на поверхню (*Aleurodiscus*, *Coniophora*, *Vuilleminia*). Нарешті, **еугіменій** — складається з розгалужених генеративних гіф, які утворюють дихотомічні гілочки — «канделябри». У свою чергу, еугіменій поділяють на три підтипи: **тилайогіменій, лептогіменій, ауксогіменій.**

Субгіменій та гіменоподій. Як уже було зазначено раніше, гіфи субгіменію, що несуть базидії, можуть мати різну конфігурацію, розгалужуватися, утворювати «канделябри» тощо. Не менш різноманітна й плектологія субгіменію, тобто його приналежність до різних морфологічних типів тканин. Із цього погляду виокремлюють такі **варіанти субгіменію:** *subhymenium ramosum*, *subhymenium permixtum*, *subhymenium viscosum*, *subhymenium cellulosum*.

Гіменоподій, на відміну від субгіменію, не є обов'язковою частиною плодового тіла. Як уже зазначалося, він є похідним трами й відособлюється від неї в тому разі, якщо її розвиток супроводжується утворенням фізалогіф, сфероцист тощо. У цьому випадку периферичний шар трами, що не зазнає спеціалізації, утворює гіменоподій, який слугує щільною основою для субгіменію.

Трама — стерильна основа спороносної частини плодового тіла — виконує опорну, живильну й ростову функції. Структура трами набуває найбільшого розвитку в плодових тілах шапінкових грибів. Вона залежить як від напрямку росту гіф, так і від характеру їхньої спеціалізації. Сьогодні виокремлюють **12 морфологічних типів трами: неправильна, здуто-неправильна, двонаправлена** або бідірекціональна, **правильна** або регулярна, **пахіподіальна, дивергентна, білатеральна, акрофізалиди, трабекулярна, змішана, субцелюлярна, інверсна.**

Гіменофор. Спороносна поверхня плодового тіла — *гіменофор* — у переважній більшості базидіальних грибів має складну топографію. Це пов'язано з тим, що численні виступи, ямки, складки тощо збільшують спороносну поверхню гіменофора (гіменій), не змінюючи площі його основи. Будова гіменофора — важлива діагностична ознака, яку використовували для ідентифікації грибів ще П. А. Микелі та С. Вайян. Вона не втратила актуальності й досі: так, усі грибники знають, що «трубчасті» гриби менш небезпечні, ніж «пластинчасті». Водночас сьогодні доведено, що багато типів гіменофора (зокрема, трубчастий і пластинчастий) виникали в ході еволюції неодноразово, і факт їхньої схожості не може розглядатися як доказ спорідненості між видами.

Існує кілька класифікацій гіменофора, які відрізняються рівнем складності. Ми розглянемо **типи гіменофора за Х. Клеменсоном (2004): гладенький, горбкуватий**, або гранулоїдний, **гребінчастий**, або ірпикоїдний, **звивистий, зубчастий, голчастий**, або гідноїдний, **лабіринтоподібний**, або дедалеоїдний, **трубчастий, складчастий**, або кантарелоїдний, **пластинчастий.**

Найбільш високоорганізованими й поширеними у вищих гіменомицетів є **два типи гіменофора — трубчастий та пластинчастий.** Кожен із них має цілу низку варіантів.

Глеба — спороносна частина закритих плодових тіл, що утворюється в закритих порожнинах і вивільняє спори лише при розкритті плодового тіла. Часто вона являє собою типовий гіменій, який вистилає внутрішні порожнини плодового тіла. Проте в деяких випадках гіменіальний шар у складі глеби відсутній, і тоді базидії закладаються серед стерильних гіф, одиночно або групами. Таким чином, поняття «глеба» й «гіменофор» не є логічною парою й описують дещо різнопланові явища.

Структура глеби в зрілому плодовому тілі порушується, тому її вивчають у молодих базидіомах. Традиційно, починаючи з робіт Р. Ловага (1926), виокремлювали **чотири типи глеб;** А. Пілат (1953) і Р.

Крейзель (1969) додали ще два типи: *гомогенна, лакунарна, аулеатна, коралюїдна, одношарпінкова, багатшарпінкова.*

Різноманіття базидіом. *Базидіоми* (базидіокарпи, карпофори) — це плодові тіла, що утворюють базидіоспори. Вони, більше за усі інші структури грибного походження знайомі кожній людині й водночас є найскладнішими та найбільш різноманітними органами грибів.

Базидіоми — одні з небагатьох грибних структур, які в різних представників мають принципово різну організацію та зовнішній вигляд. Гриби, які утворюють базидіоми певного типу, мають тривіальні назви (трутовики, дощовики тощо), і їх часто розглядають як представників певної життєвої форми. Проте у зв'язку з тим, що певна морфологія характерна не для всього вегетативного тіла, а тільки для окремого органу, у цьому випадку правильніше говорити про планіморфи — однобічні конвергентні утворення, що розвиваються в організмів з різним планом будови на основі спільних просторових закономірностей морфогенезу (це поняття розробив І. В. Змітровіч).

Згідно з традицією, закладеною ще батьками мікології (Х. Г. Персон, Е. М. Фріз), базидіоми заведено поділяти на **два типи: гіменіюїдні та гастерюїдні.**

Проте ця дихотомія має швидше дидактичний, аніж науковий, характер, оскільки обидві групи занадто гетерогенні, а їхні назви не сповна відображають їхню суть (наприклад, у багатьох гастерюїдних базидіомах розвивається справжній гіменій). Утім, використання цих термінів допомагає впорядкуванню існуючого різноманіття плодових тіл.

Гіменіюїдні базидіоми поділяють щонайменше на 9 типів: клаваріюїдний, рамаріюїдний, кантарелюїдний, агарікоїдний, димідіатний, тремелюїдний, кортиціюїдний, мукронелюїдний, цифелюїдний.

Не меншою є й різноманітність **гастерюїдних базидіом.** Їх поділяють на **7 основних типів: сферичний епігейний, сферичний гіпогейний, стебельчастий, або головчастий, зірчастий, нідуляріюїдний, секотиюїдний, фалюїдний, клатроїдний.**

Розглянуті вище гіменіюїдні та гастерюїдні базидіоми характерні для представників підвідділу *Agaricomycotina*. У решти базидіальних грибів, *Pucciniomycotina* та *Ustilagomycotina*, плодові тіла часто відсутні й базидії розвиваються безпосередньо на міцелії (*Uredinales, Exobasidiales, Tilletiales*). Втім, і в цих групах є представники, що утворюють базидіоми.

Серед них є як типово гіменіюїдні — кортиціюїдні (*Septobasidium*), клаваріюїдні (*Eocronartium*), тремелюїдні (*Gymnosporangium*), так і

своєрідні плодоношення, які важко віднести до гіменіюїдного та гастероїдного типу. При цьому, незалежно від морфології, базидіоми *Pucciniomycotina* та *Ustilagomycotina* можуть мати у своєму складі теліоспори, які часто становлять основну масу плодового тіла.

До специфічних типів базидіом *Pucciniomycotina* та *Ustilagomycotina* можна віднести: стильбоїдні базидіоми, кунулоїдні базидіоми, гломерулоїдні базидіоми, або гломерули.

Питання для контролю знань

1. Охарактеризуйте аскогенез у голосумчастих грибів.
2. Охарактеризуйте аскогенез у плодосумчастих грибів.
3. Назвіть компоненти базидії.
4. Назвіть основні структурні елементи аскоми.
5. Які типи хаметецію Ви знаєте?
6. Які типи трами Ви знаєте?
7. Що таке гіменофор? Наведіть його класифікацію.
8. Назвіть основні структурні елементи аскоми.
9. Як називають плодове тіла сумчастих грибів?
10. За якими критеріями визначають типи аскогіменіальних плодкових тіл?
11. Охарактеризуйте основні типи гіменііів.
12. Назвіть типи базидіом.

Перелік використаних літературних джерел: [2], [8], [10], [12], [13], [15], [16], [17].

ЛЕКЦІЯ 8. НИЖЧІ ГРИБИ

План

1. Клас *Oomycetes*
2. Клас *Chytridiomycetes*
3. Клас *Zygomycetes*

Ключові слова: хітрідіоміцети, зигоміцети, ооміцети, гологамія, ізогамія, гетерогамія, ольпідій капустяний, синхітрії ендобіотичний, мукор.

1. КЛАС *CHYTRIDIOMYCETES*

Представники цього класу пов'язані з водним середовищем. Ці гриби паразитують на водоростях, інших водяних грибах, водяних вищих

рослинах і на безхребетних тваринах. У вологому ґрунті деякі з них паразитують на вищих наземних рослинах. Менша частина веде сапрофітний спосіб життя, оселяючись на гілках, листках, плодах. Вегетативне тіло представників цього класу у вигляді голої маси. Воно всією поверхнею вбирає поживні речовини з клітини організму хазяїна. У більш високоорганізованих форм міцелій у вигляді уже тонких ниток, що відходять від основної округлої клітини талому. З його допомогою рослини прикріплюються до субстрату і поглинають поживні речовини. Безстатеве розмноження відбувається зооспорами різної будови з одним гладеньким джгутиком. Способи статевого відтворення різноманітні (гологамія, ізогамія, гетерогамія).

Зигота перетворюється на клітину, одягнену товстою оболонкою — цисту. Після періоду спокою за сприятливих умов вміст цисти ділиться редукційно (мейоз) і утворює зооспори. Таким чином, гриби у вегетативному стані гаплоїдні, диплоїдна лише зигота.

Представники: *ольпідій капустяний*. Це гриб-паразит, збудник хвороби розсади капусти (чорна ніжка капусти). Голий протопласт клітини гриба паразитує в клітинах кори кореня, уражуючи кореневу шийку розсади в парниках, спричиняючи її почорніння і відмирання. У тканинах кори кореня утворюється багатоядерний плазмодій, який перетворюється на зооспорангій з трубчастим виростом, який пробиває стінки клітини рослини. Одножгутикові зооспори, що формуються в зооспорангії, крізь трубочку виходять назовні в ґрунтову воду. Рухаючись до молодих коренів розсади капусти, вони знову джгутиком пробивають оболонки клітин молодих покривних тканин (епіблему) і випускають голий протопласт у клітину. Статеве розмноження ольпідію ізогамне. Гамети з джгутиками зливаються попарно, але ядра при цьому не зливаються. Утворюється зигота з двома джгутиками і дикаріоном (два ядра). Проникнувши в клітини кореня рослини, зигота втягує джгутики, вкривається товстою оболонкою і зимує. В наступному році ядра дикаріону зливаються, зигота редукційно ділиться, а потім гаплоїдні ядра діляться багаторазово (мітоз). Утворюються зооспорангії з багатьма гаплоїдними зооспорами. І знов відбувається безстатеве розмноження.

Синхітрій ендобіотичний (рак картоплі). Навесні в ґрунті, коли є вода, в якій зооспори можуть рухатися, гриб уражує бульби картоплі.

Проникаючи в середину бульби крізь вічка, одно джгутикові зооспори залишають джгутики назовні. Клітина паразиту розростається, скидає шари зимової оболонки і перетворюється на літню спору. Отруєні речовини, які виділяє паразит, змушують сусідні незаражені клітини ненормально ділитися, утворюючи ракову пухлину, а потім відмирають. Клітина паразита вкривається двошаровою оболонкою, протопласт стає багатоядерним. Всередині клітина поділяється на 49 сегментів, кожний сегмент формується в окремій зооспорангій або в гаметангій, залежно від стану вологи і температури ґрунту. Якщо води багато, то утворюються зооспори, а якщо мало, то безджгутикові гамети. Зооспори проростають, не зливаючись одна з одною, а гамети зливаються. Утворена зигота зимує, перетворюючись на так звану цисту. Циста одягнена в товсту оболонку. Навесні за сприятливих умов в зимовій цисті розвивається маса одноджгутикових зооспор, які виходять з неї в ґрунтові води, через вічка потрапляють всередину бульби, розростаються там і зумовлюють хворобливе розростання тканин, утворює нарости. Зимові цисти, зооспори легко поширюються, прилипаючи до здорових бульб, часточок ґрунту, взуття, а після гниття зараженої бульби зимові цисти потрапляють у ґрунт і зберігаються там до двадцяти років. Зооспори ж, якщо вони не зустрічають у ґрунті бульби картоплі, швидко гинуть.

2. КЛАС *ZYGOMYCETES*

Зигоміцети характеризуються добре розвиненим міцелієм неклітинної будови з великою кількістю ядер. Поперечні перегородки виникають лише при утворенні органів спороношення. Життєвий цикл зигоміцети проводять в галоїдному стані, диплоїдна лише зигота. Зигоміцети — сапрофіти, ведуть наземне життя на субстратах, багатих вуглеводами (хліб, овочі, гній, ґрунт і т.д.). Міцелій зовнішній має вигляд білого або сірого пухкого нальоту. Невелика частина представників — паразити.

Розмножуються безстатево — спорангієспорами (нерухомі спори). Статевий процес — зигогамія з утворенням спорангієспор, при якому зливається вміст двох клітин гетероталічних міцелій. Ці клітини відділяються перегородками від основного міцелію, гамет не утворюється. На місці злиття клітин, які функціонують як багатоядерні

гаметангії, розвивається спочиваюча зигоспора. Представником зигоміцетів є мукор, або головчаста цвіль.

Мукор — гриб сапрофіт неклітинної будови. Міцелій зовнішній у вигляді білого пухкого нальоту на субстратах, багатих вуглеводами: хліб, овочі, гній. Зовні міцелій покритий оболонкою, під якою цитоплазма і багато ядер, так як вся рослина — велика розгалужена гігантська клітина.

Розмноження безстатеве і статеве. При безстатевому розмноженні на міцелії виростають спорангієносці, на верхівці яких утворюються кулясті спорангії. Молоді спорангії жовтого, а старі — чорного кольору завдяки спорам, що покриті товстою оболонкою. Статевий процес зигогамний і здійснюється дуже рідко. Життєвий цикл мукор проводить в гаплоїдному стані, тому особини гетероталічні. Під час статевого розмноження міцелії ростуть назустрічодин одному. Гіфи, що доростають одна до одної, відчленовують гаметангії, які, зливаючись, утворюють зиготу. Зигота покривається щільною оболонкою і перетворюється в зигоспору. Після періоду спокою зигоспора проростає в спорангієносець зі спорангієм, в якому дозрівають гаплоїдні гетероталічні спори статевого розмноження.

Серед мукорових багато і паразитів, наприклад, збудник бронхомікозів у людини, інколи гриб уражує нервову систему; деякі спричиняють легеневі мікози у людей, інколи оселяється у зовнішньому слуховому отворі. Мукорові часто зумовлюють масову загибель у природі багатьох видів комах (тлі, комарів, саранчі та ін.). При цьому виявляється досить вузька спеціалізація до видів тварин-хазяїв.

Деякі з них є облігатними хижаками на амебах, нематодах, личинках комах, грибах.

3. КЛАС *OOMYCETES*

Клас включає велику групу водяних грибів, що оселяються на рослинних рештках, трупах тварин і паразитів водоростей, амфібій, риб. Деякі живуть у ґрунті. Найбільш високорозвинені облігатні паразити вищих наземних рослин. Вегетативне тіло варіює від одноклітинного до добре розвиненого неклітинного міцелію. Безстатеве розмноження — зооспорами, лише у деяких конідіями. Статевий процес оогамний, зооспори мають два джгутики: один — перистий, другий — гладенький. Представники: фітофтора. Найбільше значення має паразит —

картопляний гриб. Він уражує бульби, стебла листя картоплі, плоди помідорів та інших представників пасльонових. Міцелій повністю заглиблений у тканини органів рослини (внутрішній). Гіфи пронизують міжклітинники, проникають у самі клітини і призводять до їх загибелі. На уражених рослинах з'являються бурі плями. У вологу погоду на уражених частинах листя утворюється білуватий наліт — це гіфи гриба, що формують поверхневий міцелій. Гіфи виступають на зовні крізь породи, утворюючи зооспорангієносці з зооспорангіями. Відриваючись, зооспорангії переносяться на інші рослини, другі листки, при наявності вологи лопаються. З них виходять дводжгутикові зооспори. Потрапляючи на орган, вони проростають в нову гіфу і проникають у тканини органа. Якщо вологи недостатньо, то зооспори в спорангії не утворюються, а сам зооспорангій повністю проростає в міцелій. На місці відокремленого зооспорангію за сприятливих умов відразу ж формуються нові зооспорангії. Статевих органів на зелених рослинах не утворює, але може розвиватися сапрофітно на підгнилому листі. В цих умовах може формувати оогоній і антеридій. Статевий процес відбувається поза рослиною в ґрунті. В оогонії міститься яйцеклітина. Антеридій розвивається на гіфі, що росте в бік оогонія, вростає всередину оогонія, досягає яйцеклітини, зливаючись з нею. Запліднена яйцеклітина вкривається оболонкою і перетворюється на ооспору. Після статевого процесу зигота (ооспора) зимує. А навесні проростає в новий гаплоїдний міцелій. Джерелом зараження можуть бути також заражені бульби, які зимує у ґрунті. Цей гриб був завезений в Європу із Південної Америки в 30 роках XVIII ст., він швидко поширився по всій земній кулі. На картоплі також паразитує фітофтора, яка викликає почервоніння бульб.

Наступний представник — збудник однієї з найнебезпечніших хвороб винограду — несправжньої борошнистої роси, або мілдью, уражує листки, пагони, вусики, ягоди. З нижнього боку листка розвиваються численні конідієносці з конідіями. У кінці вегетації з'являються ооспори, які зимує у відмерлій корі. Гриб в 1876 р. потрапив в південно-західну частину Франції, а потім швидко поширився в Європі. На соняшнику дуже шкідливий другий вид, завезений в Європу з північної Америки в XX ст. Зараження відбувається крізь кореневі

волоски. Цей гриб паразитує на тютюні, цибулі, буряках, маку та ін. Серед цих грибів є паразити безхребетних тварин. Деякі з них добре розвиваються на твердих, рідких поживних субстратах. Тому їх часто використовують у наукових дослідженнях.

Питання для контролю знань

1. Які класи грибів відносяться до нижчих?
2. Охарактеризуйте відділ Зигоміцети та вкажіть його представників.
3. Охарактеризуйте відділ Хітрідіміцети та вкажіть його представників.
4. Охарактеризуйте відділ Ооміцети та вкажіть його представників.
5. Охарактеризуйте цикл розвитку фітофтори та її окремих стадій.
6. Охарактеризуйте життєвий цикл Ольпідія капустиного.
7. На яких видах рослин паразитує збудник борошнистої роси?
8. Які способи розмноження можна розрізнити у мукора?
9. Які два види спор формуються у мукора?
10. Які екологічні фактори сприяють поширенню захворювань, викликаних ооміцетами?

Перелік використаних літературних джерел: [2], [3], [4], [5], [6], [7], [9], [12], [13], [16], [17].

ЛЕКЦІЯ 9. ВИЩІ ГРИБИ

План

1. Клас *Ascomycetes*
2. Клас *Basidiomycetes*
3. Клас *Deuteromycota*, або незавершені гриби
4. Значення грибів у природі та житті людини

Ключові слова: аскоміцети, базидіоміцети, дейтероміцети, сапрофіти, кератинофільні гриби, голо сумчасті гриби, плодосумчасті гриби, клістотецій, перитецій, апотецій, конідіеспори, холобазидіоміцети, фрагмобазидіоміцети, борошниста роса, парша, пивні дріжджі, сиза цвіль, ріжки, рітисма кленова, тафрина, трюфель, строчок, зморшок, збудник антракнозу малини, збудник мікосферели суниці, вентурія нерівна, білий гриб, тверда і порошиста сажка пшениці, порошиста сажка вівса та пухирчаста сажка кукурудзи, іржасті гриби.

1. КЛАС ASCOMYCETES

Аскоміцети — вищі гриби, що при статевому способі розмноження утворюють аски або сумки — закритих одноклітинних структур, які містять певну кількість аскоспор, звичайно вісім. Міцелій добре розвинений, членистий, клітини багатоядерні, так як ядра мають можливість мігрувати за рахунок того, що перегородки між клітинами неповні. За способом живлення вони бувають сапрофіти і паразити.

Аскоміцети дуже поширені по всій земній кулі. Вони живуть (сапрофіти) в ґрунті, в лісовій підстилці, на різних рослинних субстратах. Деякі розвиваються на субстратах тваринного походження, що містять кератин (кератинофільні гриби). Інші групи живуть у морях, прісноводних водоймах. Ряд сапрофітів зумовлює псування харчових продуктів. Численні аскоміцети паразитують на вищих рослинах, грибах, водоростях, лишайниках, тваринах і людині. Вони спричинюють серйозні захворювання рослин (борошниста роса, парша та ін.). Одночасно багато представників цього класу мають позитивне значення як продуценти біологічно активних речовин — антибіотиків, вітамінів, ферментів і алкалоїдів, кормового білка, а також як збудники спиртового бродіння. Багато аскоміцетів використовують як об'єкти біохімічних і генетичних досліджень. Клас аскоміцети ділиться на два підкласи: голосумчасті і плодосумчасті. Голосумчасті — це ті, що при статевому розмноженні не утворюють плодівих тіл. Аски формуються безпосередньо на міцелії (дріжджі). Плодосумчасті — це ті, що при статевому розмноженні утворюють плодіві тіла (пініціліум, аспіргіліус, ріжки, які паразитують на злаках, осокових; сферотека агрусу; борошниста роса дуба та ін.) і аски формуються в гоменіальному шарі плодівого тіла. Плодіві тіла у аскоміцетів:

— клістотецій — округле, повністю замкнуте плодове тіло, що містить лише сумки. Сумки в клістотеціях розташовані або безладно, або утворюють правильний пучок чи шар. Аскоспори звільняються активно і пасивно);

— перитецій — напівзамкнуте плодове тіло, здебільшого округлої форми з вузьким отвором на верхівці. З дна перитеція пучком підіймаються циліндричні сумки. Аскоспори з перитеція викидаються активно;

— апотецій — широко відкрите під час дозрівання плодове тіло, звичайне блюдце чашоподібної форми. На його верхньому боці розташовані шар сумок і парафіз, який називається гіменіальним шаром. Аскоспори з аптецію викидаються активно і здебільшого одночасно, у вигляді «вибуху», викидаючи аскоспори на значну відстань (60 см.). Апотецій — найбільш досконалий тип плодового тіла аскоміцетів.

Розмноження вегетативне, статеве і безстатеве. Вегетативне розмноження здійснюється частинами міцелію. При безстатевому — утворюються екзогенні спори — конідіоспори (конідії). Статевий спосіб розмноження оогамний, але дещо редукований. На міцелії утворюються органи статевого розмноження: чоловічий — антеридій і жіночий — архікарп. Архікарп складається з двох частин, нижньої розширеної — аскогона — і верхньої трубчастой — трихогіни. Трихогіна росте в антеридій і вміст антеридія переливається в аскогон. Відбувається лише плазмогамія, а ядра паруються, утворюючи дикаріони. На аскогоні утворюються сліпі вирости — аскогенні гіфи, куди переходять дикаріони. Відбувається багаторазовий поділ ядер дикаріона для збільшення їх кількості. Верхівкові клітини аскогенних гіф спочатку витягуються, а потім загинаються у вигляді гачка. Обидва ядра синхронно діляться, утворюючи два дикаріона. Один з них залишається на місці перегину, а у другого дикаріону одне ядро відходить на кінчик гачка, а друге залишається біля основи. Після цього виникає перегородка, що відділяє середню дикаріонну клітину. Ядра, що залишаються, з часом дегенерують. Клітина з дикаріоном є материнською клітиною аски. В них відбувається каріогамія, тобто ядра дикаріона зливаються, утворюючи зиготу. Зигота ділиться редукційно і мітозом, із неї формується аска, в якій вісім аскоспор. Аскоспори в асці гаплоїдні і гетероталічні. За зовнішнім виглядом аски округлі або видовжені.

Представником голосумчастих аскоміцетів є *пивні дріжджі*, а плодосумчастих — *сиза цвіль* (пеніцил), *ріжки*, *рїтисма кленова* (що спричиняє чорну плямистість листків різних видів клена), *тафрина*, *трюфель*, *строчок*, *зморшок*, *збудник антракнозу малини* (утворюють на листках і пагонах сірі плями з пурпуровою облямівкою), *збудник мікосферели суниці* (біла плямистість листків суниці), *вентурія нерівна*

(парша яблуні, груші. На уражених органах утворюються плями оливокового забарвлення).

Пивні дріжджі — міцелій одноклітинний. Клітини овальні або округлі, одноядерні. Сапрофіт, що розвивається на поживній суміші, багатій вуглеводами, і викликає спиртове бродіння: перетворення цукру на етиловий спирт і вуглекислий газ, тому широко застосовується у різних галузях виробництва. Розмноження вегетативне і статеве. Вегетативне розмноження здійснюється брунькуванням. Статевий процес відбувається досить рідко. При цьому вміст двох клітин зливається з утворенням зиготи, з якої формується аска з вісьма аскоспорами. Часто аски формуються без статевого процесу (партенокарпічно). Ядро клітини ділиться двічі мітозом і формується аска, в якій чотири аскоспори. Дріжджі дуже поширені на різноманітних субстратах, багатих на цукри: на поверхні плодів, в нектарі квіток та ін. Деякі представники живуть у ґрунті. Розвиваються у середовищах, що містять цукор.

Сиза цвіль — гриб сапрофіт з добре розвиненим членистим міцелієм. Міцелій зовнішній, щільно притиснутий до субстрату, білого кольору, розвивається на субстратах, багатих вуглеводами (плоди, овочі, харчові продукти, гній). Сиза цвіль виділяє антибіотик пеніцилін і тому використовується у фармацевтичній промисловості. Розмножується гриб вегетативно, безстатеве і статеве. Вегетативне розмноження здійснюється частинами міцелію. При безстатевому розмноженні на міцелії гриба виникають багатоклітинні конідіеносці, що на верхівці розчленовуються, утворюючи стеригми. Стеригми відчленовують клітини, з яких формуються конідії. Конідії мають зеленувато-сизе забарвлення, звідси і назва сиза цвіль. Статеве спороношення здійснюється досить рідко. При цьому утворюються клейстотеції, які мають кульчасту форму і дуже міцну оболонку. В гіменіальному шарі клейстотецію формуються аски, які розміщені між парафізами. Аски звільняються в результаті розриву плодового тіла. Статевий процес у пеніцила має такі особливості: органи статевого розмноження утворюються, але запліднення в більшості випадків не відбувається. У аскогона апогамно утворюються аскогенні гіфи з дикаріонами, з яких в кінцевому результаті формуються аски з аскоспорами. Таким чином,

аскомицети проводять життєвий цикл в гаплоїдному стані, під час статевого процесу формуються дикаріони, а диплоїдна лише зигота.

Борошниста роса агрусу — гриб паразит, з добре розвиненим, членистим зовнішнім міцелієм. Пошкоджує листки, пагони, плоди. Має вигляд білого борошнистого нальоту. В тканини рослини проникають лише гаусторії, що забезпечують надходження поживних речовин. Плоди агрусу, вкриті темним нальотом міцелію гриба, не визрівають, втрачають товарну цінність.

Розмноження вегетативне, безстатеве і статеве. Вегетативне розмноження здійснюється частинами грибниці. Безстатеве (найбільш інтенсивне) — здійснюється напротязі вегетації і викликає масове пошкодження рослин. При цьому на міцелії утворюються одноклітинні конідієносці з конідіями, які переносяться вітром. Наприкінці вегетації здійснюється статеве розмноження. На міцелії гриба формуються закриті плодови тіла — клейстотеції. В гіменіальному шарі клейстотецію утворюються антеридії та архікарпи. Вміст антеридію переливається в аскогон через отвір, який утворюється в стінці, так як трихогінї немає. Відбувається плазмогамія, але ядра не зливаються, а паруються, утворюючи дикаріони. Аскогон розростається, розділяється на ряд клітин, одна з яких перетворюється на зиготу, в результаті злиття ядер дикаріону, а потім в аску з 8 аскоспорами. Клейстотецій зимує. Весною набухає і розривається. Аска звільнюється, аскоспори попадають на агрус і розвиваються в новий міцелій.

Ріжки. Більшість їх розвивається на злаках, деякі паразитують на осокових. Особливо часто зустрічаються на житі, тимофіївці, пирії, пшениці, уражують ячмінь, райграс та інші трави. На уражених ріжками суцвіттях помітні склероції, що мають вигляд ріжків чорнофіолетового забарвлення. Вони являють собою зимуючу стадію гриба. Склероції — це затверділе тіло, утворене з щільно переплетених гіфів гриба. Навесні склероції проростають, утворюючи аскоспори. Аскоспори заражають рослини в період цвітіння. Аскоспори потрапляють у приймочку маточки або в нектар, проростають і їх росткові трубки досягають зав'язі. У зав'язі утворюється багато дрібних конідій

(спор), занурених у краплини «медвяної» роси. Вона має неприємний запах і містить значну кількість цукру. Конідії поширюють

комахи, дощ, вітер. Склероції розвиваються повільно. Спочатку вони жовтуваті, потім фіолетові і, врешті-решт, чорно-фіолетові. Повне визрівання їх відбувається під час зрілості зерна. В уражених квітках тканини зав'язі повністю руйнуються і замінюються міцелієм гриба. В склероціях містяться токсичні алкалоїди, які широко застосовують у сучасній медицині для лікування серцево-судинних і нервових хвороб, а також у гінекології. Заражене зерно може спричинити токсикоз у людини — скорочення м'язів і судин, негативно діє на нервову систему.

Трюфель — підземний їстівний гриб. Плодові тіла у вигляді бульб, розміри яких коливаються від 1 до 10 сантиметрів. У зрілому віці замкнуті, вивільнення аскоспор завжди пасивне — після руйнування плодового тіла. Трифілієві — обов'язкові мікоризоутворювачі: чорний французький трюфель формує мікоризу з дубом, буком і грабом.

Тафрина паразитує на рослинах різних родин: розоцвітих, березових, букових. Паразити уражують лише певні органи рослин, вони спричиняють кучерявість листків, «дуті плоди», «відьмині мітли», гали. Виникнення цих деформацій пов'язане із здатністю тафринових синтезувати фітогормони, що стимулюють ріст (речовини типу цитокінінів), а також стимулювати синтез цих речовин самою рослиною.

2. КЛАС *BASIDIOMYCETES*

Базидіоміцети — вищі гриби, у яких при статевому способі розмноження утворюються базидії з базидіоспорами. Міцелій добре розвинений, багатоклітинний, розгалужений. Клітини гіф гриба дикаріонні. В циклі розвитку дикаріонна стадія переважає, гаплоїдні базидіоспори, що розвиваються в первинні гаплоїдні і гетероталічні міцелії, диплоїдна зигота. Цикл розвитку базидіоміцетів пов'язаний із статевим способом розмноження, який дуже розтягнутий і відбувається без утворення статевих органів. Базидіоспори гаплоїдні і гетероталічні. Вони можуть проростати лише в первинні міцелії, що складаються з невеликої кількості клітин. Первинні міцелії копулюють з утворенням дикаріонів (плазмогамія відбувається, каріогамія — ні). Із дикаріонної клітини утворюється вторинний, добре розвинений дикаріонний міцелій

— основна життєва форма гриба. Статевий процес завершується злиттям ядер дикаріонної клітини та утворенням зиготи. Зиготи утворюють клітини на кінцях гіф і відбувається це у більшості базидіоміцетів в гіменіальному шарі плодового тіла. Плодові тіла різні за формою і консистенцією. Вони бувають нещільними, щільнотовстистими, шкірястими, копитоподібними або складатися зі шляпки з ніжкою. Спороносний шар плодового тіла називають гіменієм, або гіменіальним шаром (Гіменей — бог шлюбу), який складається з базидій з базидіоспорами, базидіол (молодих базидій) і стерильних клітин — парафіз, що відокремлює бази дії одну від одної і застерігає базидіоспори від злипання. Базидія формується із зиготи і несе чотири екзогенні базидіоспори, розміщені на стеригмах. Базидії бувають двох типів: холобазидії та фрагмобазидії. Холобазидії — це одноклітинні базидії, так як при редуційному поділі зиготи відбувається лише каріогамія, а плазмогамія не відбувається. Фрагмобазидія — чотириклітинна базидія, так як редуційний поділ зиготи йде до кінця, тому клас базидіоміцетів ділиться на два підкласи: *холобазидіоміцети*, *фрагмобазидіоміцети*.

Холобазидіальні гриби — підклас базидіальних грибів, у яких при статевому розмноженні утворюються холобазидії (одноклітинні), що несуть чотири стеригми з базидіоспорами. Базидії формуються або просто на міцелії, або в гіменіальному шарі плодового тіла. Плодове тіло має вигляд шапки і ніжки, утворених несправжньою тканиною — плектенхімою. Нижня частина шапки називається гіменофор. Гіменофори бувають трубчасті, пластинчасті, складчасті, гладенькі, шипуваті та ін. Гіменофор несе гіменіальний шар, що складається з базидій, псевдопарафіз і цистид. Холобазидіоміцети поділяються на порядки: гастероміцети і гіменомицети.

До холобазидіоміцетів належать гриби, які уражують рослини, спричиняючи різноманітні пухлини, гіпертрофію тканин, уражують бруслину, буяхи, а також гриби, плодові тіла яких мають вигляд шапинки з ніжкою, копитоподібні: лисичка їстівна, шампінйон, білий гриб, справжній домашній гриб (що руйнує деревину в будівлях); трутовик облямований (що має копитоподібне плодове тіло, майже чорне з яскравою оранжево-червоною облямівкою по краях, паразитує на

ослаблених живих деревах); трутовик несправжній (оселяється на живих і мертвих стовбурах багатьох листяних порід. Якщо він росте в тріщинах кори берези, його називають «чага» і застосовують у медицині); плеврот черепитчастий (розвивається на деревині).

Білий гриб — цінний їстівний гриб, представник родини болетових з добре розвиненим багатоклітинним міцелієм і масивним плодовим тілом. Гриб утворює мікоризу з різними деревними породами. Росте протягом кількох діб. Шапка плодового тіла має різне забарвлення (жовте, буре, білувате, майже чорне), ніжка бульбовидно потовщена. З нижньої сторони шапки — трубчастий гіменофор. Гіменіальний шар вистилає трубочки, там і дозрівають базидії з базидіоспорами. Крім цього гриб розмножується вегетативно — частинами грибниці.

Шампіньйон звичайний — представник родини агарикові з багатоклітинним, добре розвиненим міцелієм і досить великим плодовим тілом. Шапка плодового тіла товста, масивна, білого кольору, з пластинчастим гіменофором з нижньої сторони. Пластинки гіменофора вистелені гіменіальним шаром, в якому дозрівають базидіоспори. В молодому віці гіменофор прикритий покривальцем білого кольору, яке після дозрівання базидіоспор розкривається і залишки його можна побачити у вигляді білого кільця на ніжці. Шампіньйон — звичайний нуцелуса, ближче до пилковходу, легко розмножується а теплицях.

Обидва представники належать до грибів з їстівним плодовим тілом.

До підкласу **фрагмобазидіальних грибів** належать: тверда і порошиста сажка пшениці, порошиста сажка вівса та пухирчаста сажка кукурудзи, іржасті.

Тверда (смердюча) сажка пшениці. Захворювання проявляється в період дозрівання зернівок. Гриб пошкоджує лише насінину, оплодень зберігається, тому колоски виглядають зовні як здорові, але вони легкі і тому в посіві стоять прямо, а здорові від маси зернівок нагинаються. В цей час гриб розмножується вегетативно. Грибниця розпадається на окремі клітини, що покриваються міцною оболонкою. Називаються вони хламідоспорами (теліоспорами). Хламідоспори кульчасті, покриті світло-коричневою сітчастою оболонкою. Під час обмолоту пошкоджені зернівки легко руйнуються і хламідоспори прилипають до поверхні

здорових зернівок, де й зберігаються до висіву. Під час посіву хламідоспори попадають в ґрунт і проростають разом з зернівками. В цей час гриб розмножується статевим способом. Хламідоспора проростає в базидію, що має вигляд трубочки, на якій розвивається 4–12 базидіоспор. Базидіоспори гаплоїдні і гетероталічні. Вони тут же попарно копулюють, утворюючи дикаріонний міцелій; який і вростає в проросток пшениці. Росте гриб по міжклітинних просторах і тому видимих ознак захворювання не має.

В період дозрівання зерна міцелій гриба, що знаходиться в насініні, розпадається на хламідоспори. Цикл розвитку гриба здійснюється за одну вегетацію рослини господаря.

Порошиста сажка пшениці. Захворювання проявляється в період формування колоса. Гриб руйнує всі частини колоска, залишаючи лише центральний стержень складного колоса. В цей час міцелій гриба розпадається на хламідоспори (вегетативне розмноження), і тому колос має вигляд обгорілої голівешки. Переносяться хламідоспори вітром і попадають на приймочки маточок квіток здорових колосків, які знаходяться у фазі цвітіння. Хламідоспори кульчасті, темно-коричневі, на оболонці з маленькими шипами. Хламідоспора на приймочці маточки проростає. Відбувається статеве розмноження. Утворюється фрагмобазидія з базидіоспорами. Базидіоспори брунькуються, утворюючи споридії, які копулюють з утворенням дикаріону. Формується дикаріонний міцелій, який проростає до насінного зачатка. З насінного зачатка розвивається зовні нормаль на насінина, всередині якої зберігається міцелій гриба. Так гриб зберігається до наступного вегетаційного періоду. Проростає гриб разом із зернівкою і росте по міжклітинних просторах до фази колосіння, а потім розпадається на хламідоспори.

Порошиста сажка вівса. Захворювання проявляється в період викидання мітелки. Пошкоджує гриб всі частини квітки. Грибниця розпадається на хламідоспори. Хламідоспори кульчасті або коротко-еліптичні, покриті світло-коричневою, дрібнощетиною оболонкою. Переносяться хламідоспори вітром, попадаючи на приймочки маточок квіток, де проростають, утворюючи фрагмобазидію. Кожна клітина базидії утворює стеригму, яка несе базидіоспору. Базидіоспори

брунькуються, утворюючи значну кількість споридіїв. Споридії або базидіоспори копулюють, утворюючи дикаріонний міцелій, який проростає під плівку або в оплодень. Тут гіфи міцелію гриба розпадаються на геми (клітини невизначеної форми). В такому стані гриб зимує. Після висіву геми проростають разом із зернівкою, утворюючи міцелій, який вростає в проросток вівса і росте до утворення мітелки. В період викидання мітелки гриб розпадається на хламідоспори.

Пухирчаста сажка кукурудзи. Гриб пошкоджує всі органи рослини, за винятком кореневої системи. На качанах, мітелках, стеблах, листках і опорних коренях утворюються пухлини різної величини.

Пухлина заповнена спочатку білою м'якоттю, потім сріблясто-білою, а потім чорною, коли грибниця гриба розпадається на хламідоспори. Кожна пухлина утворюється тільки в місці зараження і не має здатності розповсюджуватися по рослині. Гриб ушкоджує лише вегетативні клітини. Після розпаданя грибниці на хламідоспори оболонка пухлини лопається і хламідоспори висипаються. Вони переносяться вітром і повторно ушкоджують молоді органи рослин.

Хламідоспори кульчасті, жовто-коричневі, з сітчастим узором і великими щітинками на оболонці. Проростають хламідоспори при наявності води протягом кількох годин, утворюючи фрагмобазидію з базидіоспорами. Базидіоспори брунькуються, утворюючи багато споридіїв. Споридії або базидіоспори проростають в первинні міцелії.

Первинні гетероталічні міцелії зливаються, утворюючи вторинний дикаріонний міцелій. Дикаріонний міцелій за добу розвиває пухлину, яка розпадається на хламідоспори. За вегетацію гриб може утворити 3–5 поколінь, тому і відбувається інтенсивне пошкодження рослини. Зимують хламідоспори на пожнивних залишках, а весною під час обробітку ґрунту розносяться вітром і пошкоджують сходи кукурудзи.

Боротьба з сажковими грибами — протруєння, термічна обробка, дотримання агротехнічних заходів, виведення стійких сортів.

Іржасті гриби належать до підкласу фрагмобазидіальних. Представники цього порядку паразитують і особливо сильно пошкоджують злакові рослини. Вони мають складний цикл розвитку і розвиваються на двох господарях — основному і проміжному. Міцелій багатоклітинний, добре розвинений, росте по міжклітинниках, а в

клітини проникають лише гаусторії. За вегетацію утворює велику кількість різноманітних спор різних відтінків оранжевого або червоно-бурого кольорів, тому і назва — іржасті гриби.

Лінійна (стеблова) іржа пшениці, гриб паразит, повний цикл розвитку якого здійснюється на двох рослинах-господарях — барбарисі і пшениці. Розвиток гриба розпочинається навесні, коли проростають телейтоспори, що зимують на пожнивних залишках.

Телейтоспори в циклі розвитку зиготи. Телейтоспора проростає у фрагмобазидію з чотирма базидіоспорами гаплоїдними і гетероталічними. За допомогою вітру базидіоспори попадають на листки барбарису і проростають, утворюючи з верхньої сторони оранжеві плями гіпертрофованої тканини. Базидіоспори утворюють первинний гаплоїдний міцелій. На гаплоїдному міцелії утворюються пікніки (спермогонії), що мають вигляд глечиків, на дні яких утворюються спороносці, що відчленовують пікноспори (спермації). В цей час пікніди виділяють «медвяну росу», яка приваблює комах, і вони переносять пікноспори від однієї пікніди до другої. Пікноспори копулюють, утворюючи дикаріонний міцелій, який розростається в мезофілі листка і з нижньої сторони формує ецидії чашовидної форми, занурені в губчасту паренхіму листка. На дні ецидії формуються базальні клітини, які відчленовують ецидіоспори. Крайові базальні клітини відчленовують клітини, які розростаються, утворюючи одношаровий покрив — перидій. Ецидіоспори переносяться на злакові рослини і, проростаючи, формують дикаріонний міцелій, що росте по міжклітинних просторах хлоренхіми листка або стебла. На міцелії 5–6 разів за вегетацію формуються літні спори або уредоспори. Уредоспори розміщені купками і паралельно жилкам, звідси і назва лінійна іржа. Уредоспори переносяться вітром або комахами і є спорами безстатевого розмноження. Уредіальне спороношення викликає масове ураження посівів пшениці. В кінці вегетації на тому ж міцелії утворюються зимуючі спори — телейтоспори, розміщені купками. При утворенні телейтоспор відбувається каріогамія і дикаріонна клітина перетворюється на зиготу. Телейтоспори складаються, як правило, з двох клітин, що мають товсту оболонку темно-бурого кольору і зимують на пожнивних рештках.

Базидіоміцети від аскоміцетів відрізняються за такими ознаками.

1. В аскоміцетів процес статевого спороношення відбувається ендогенно (аскоспори формуються в сумці); у базидіоміцетів статеве спороношення екзогенне (базидіоспори утворюються на базидії).

2. В аскоміцетів є статеві органи, у базидіоміцетів статевих органів немає, статевий процес дуже спрощений (соматогамія — злиття двох вегетативних клітин міцелію).

3. В аскоміцетів у циклі розвитку переважає гаплоїдна стадія. У базидіальних грибів більшу частину циклу розвитку займає дикаріотична стадія. Гаплоїдні тільки базидіоспори і міцелій, що виріс із них.

4. Плодові тіла в аскоміцетів складаються з галоїдного міцелію, а в базидіоміцетів сформовані з дикаріотичних гіфів.

3. КЛАС *DEUTEROMYCOTA*, АБО НЕЗАВЕРШЕНІ ГРИБИ

Це паразити і сапрофіти, які дуже поширені в природі, нерідко спричиняють захворювання і загибель сільськогосподарських рослин. Вегетативне тіло цих грибів — добре розвинений галузистий гаплоїдний міцелій з багатоядерними клітинами. Часто міцелій гетероталічний, тобто містить генетично різні ядра. Гетероталізм у цих грибів є основним механізмом мінливості. Незавершені гриби розмножуються лише безстатевим способом (конідіями), чим вони відрізняються від решти вищих грибів. У деяких випадках у них спостерігається так званий парасексуальний процес: у гаплоїдному міцелії ядра зливаються, стають диплоїдними, а потім втрачають набір хромосом (без мейозу). Живуть у ґрунті, на рослинних організмах, як паразити рослин, спричиняючи у них плямистість, некрози, фузаріози та гнилі різних органів.

Представники: ***пеніцили*** — дуже поширені у ґрунтах у вигляді цвілі на різних субстратах переважно рослинного походження. Серед них є паразити рослин, уражують плоди цитрусових (зеленувато-оливковий або синьо-зелений наліт) Вони синтезують антибіотики: ***аспергилли*** — розповсюджені в ґрунті і продуктах рослинного походження (зерні, земляних горіхах та ін.); ***ботридіс*** — викликає сіру гниль багатьох рослин, кореневі гнилі злаків; ***фузарій*** — уражує провідну систему, що призводить до в'янення рослин, вони жовтіють, а потім повністю

засихають. Деякі з них викликають нікрози тканин, що проявляються у вигляді п'ятнистості різних органів (церкоспороз цукрового буряка).

Представники порядку *меланконієві* спричиняють у рослин плямистість, яка супроводжується роз'їданням тканин, так званий антракноз (винограду, смородини, цитрусових, квасолі).

Серед незавершених грибів є хижі гриби, які мають різні пристосування для вловлювання нематод.

Інші є збудниками хвороби комах (мускардини) або уражують їх личинки (ентомофільні). Вони відіграють важливу роль у поширенні та обмеженні кількості комах. Це є основою використання ентомопатогенних грибів для розробки методів біологічної боротьби зі шкідниками.

4. ЗНАЧЕННЯ ГРИБІВ У ПРИРОДІ ТА ЖИТТІ ЛЮДИНИ

Гриби беруть участь у кругообігу речовин, разом з бактеріями руйнуючи органічні речовини, перетворюючи їх на мінеральні, тому вони сприяють родючості ґрунту. Гриби руйнують такі хімічно-стійкі речовини, як лігнін та целюлозу. З вищими рослинами утворюють мікоризу, яка поліпшує умови кореневого живлення рослин (симбіоз).

Шапінкові гриби мають харчове значення, використовуються в медицині (антибіотики). Харчові, пивні, кормові дріжджі використовують у хлібопекарстві, пивоварінні, тваринництві. Разом з тим негативне значення грибів у господарській діяльності людини. Серед них є отруйні. Багато грибів-сапрофітів псує продукти харчування, руйнує деревину, будови. Гриби-паразити спричиняють хвороби сільськогосподарських рослин, з якими важко боротися. Є гриби, що зумовлюють інфекційні захворювання тварин та людей: парша, стригучий лишай та ін.

Питання для контролю знань

1. Які класи грибів відносяться до вищих?
2. Які типи плодових тіл зустрічаються у Аскоміцетів?
3. Які типи розмноження характерні для Аскоміцетів?
4. Охарактеризуйте представників класу Аскоміцети.
5. Дайте характеристику класу Базидіоміцети.
6. Охарактеризуйте клас Дейтеромицетів.
7. Яке значення грибів у природі і для людини?

Перелік використаних літературних джерел: [2], [3], [4], [5], [6], [12], [13], [16], [17].

ПЕРЕЛІК ВИКОРИСТАНИХ ЛІТЕРАТУРНИХ ДЖЕРЕЛ

Основні

1. Костіков І.Ю. Ботаніка. Водорості та гриби: Навчальний посібник, 2-е видання, переробл / І.Ю. Костіков, В.В. Джаган, Е.М. Демченко, О.А. Бойко, П.О. Романенко. – К.: Арістей, 2006. – 476 с.
2. Леонтьєв Д. В. Загальна мікологія: Підручник для вищих навчальних закладів / Д. В. Леонтьєв, О. Ю. Акулов. — Х.: Вид. група «Основа», 2007. — 228 с.

Додаткові

3. Билай В.И. Основы общей микологии / В.И. Билай. – К.: Наук. думка, 1980. – 392 с.
4. Біологія. Термінологічний словник: Пер. з рос. / Р.Г. Заяц, В. Е. Бутвіловський, В.В. Давидов, Л.А. Мелентович, Т.Г. Романова, Є.Ф. Якімова. – Тернопіль : Навчальна книга – Богдан, 2010. – 200 с.
5. Гарибова Л.В. Обзор и анализ современных систем грибов. – Петрозаводск: Из-во Карельського НУ, 1999. – 134 с.
6. Гарибова Л.В. Основы микологии: Морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов. Учебное пособие / Л.В. Гарибова, С.Н. Лекомцева. – М.: Тов. науч. изд. КМК, 2005.– 220 с.
7. Гелюта В.П. Флора грибов Украины. Мучнисто-росяные грибы / В.П. Гелюта. – К.: Наук, думка, 1989. – 284 с.
8. Глущенко В.И. Основы общей систематики / В.И. Глущенко, А.Ю.Акулов, Д.В.Леонтьев, С.Ю.Утевский. – Харьков: ХНУ. – 2004. – 111 с.
9. Глущенко В.И. Слизевики: Учеб. пособ. / В.И. Глущенко, Д.В. Леонтьев, А.Ю. Акулов. – Харьков: ХНУ, 2002. – 135 с.
10. Горленко М.В. Все о грибах / М.В. Горленко, Л.В. Гарибова, И.И. Сидорова. – М.: Лесная промышленность, 1986. – 280 с.
11. Дудка И.А. Флора грибов Украины. Фитофторовые и альбуговые грибы / И.А. Дудка, Л.И. Бурдюкова. – К.: Наук. думка, 1996. – 214 с.
12. Жизнь растений / [Под ред. М.В. Горленко]. – Т.2. Грибы. – М.: Просвещение, 1976. – 479 с.

- 13.Калинець-Мамчур З.І. Словник-довідник з альгології та мікології / З.І. Калинець-Мамчур. – Львів: ЛНУ ім. І. Франка, 2011. – 400 с.
- 14.Маргеліс Л.. Роль симбіоза в еволюції клітки / Л. Маргеліс. – М.: Мир, 1983. – 352 с.
- 15.Мухин В.А. Биологическое разнообразие : водоросли и грибы / В.А. Мухин, А.С. Третьякова. – Ростов н/Д : Феникс, 2013. – 269 с.
- 16.Мюллер Э. Микология / Э. Мюллер, В. Леффлер. – М.: Мир, 1995. – 343 с.
- 17.Оляницька Л.Г. Курс лекцій з систематики нижчих рослин / Л.Г. Оляницька.– К.: Фітосоціоцентр, 1999. – 72 с.