

ББК 28  
УДК 581.527:582.28  
Л47

*Затверджено Міністерством освіти і науки України,  
як підручник для студентів вищих навчальних закладів  
(Лист №1.4/18-Г-1473.1 від 06.09.07)*

**Р е ц е н з е н т и:**

*Дудка Ірина Олександрівна*, доктор біол. наук, професор, лауреат Державних премій в галузі науки і техніки, заслужений діяч науки і техніки України, завідувач відділом мікології Інституту ботаніки ім. М.Г.Холодного НАН України;

*Костіков Ігор Юрійович*, доктор біол. наук, професор, завідувач кафедрою ботаніки Київського національного університету ім. Т.Г.Шевченка;

*Сухомлин Марина Миколаївна*, доктор біол. наук, професор кафедри ботаніки Київського національного університету ім. Т.Г.Шевченка

(Видано за рахунок державних коштів. Продаж заборонено)

**Л47 Леонт'єв Д. В., Акулов О. Ю.**

Загальна мікологія: Підручник для вищих навчальних закладів. — Х.: Вид. група «Основа», 2007. — 228 с.: 375 іл.  
ISBN 978-966-495-040-1

У підручнику розглядаються сучасні основи загальної мікології – узагальнюючого вчення про гриби як життєву форму. Відомості про різноманіття будови, функцій та життєвих стратегій грибних організмів наведені з урахуванням найновітніших наукових даних, що досі не були відображені у вітчизняній навчальній літературі. Найбільшу увагу у підручнику приділено морфолого-біологічним аспектам загальної мікології: різноманіттю таломів та їх видозмін, специфічним рисам будови клітин, організації тканин-плектенхім й специфічних органів грибів (плодових тіл, конідіом, тощо), різноманіттю способів репродукції та генетичної рекомбінації грибів.

Для студентів вищих навчальних закладів, що спеціалізуються в галузі мікології та ботаніки.

**ББК 28  
УДК 581.527:582.28**

ISBN 978-966-495-040-1

© Леонт'єв Д. В., Акулов О. Ю., текст, 2007  
© Леонт'єв Д. В., ілюстрації, фото обкладинки, 2007  
© ТОВ «Видавнична група “Основа”», 2007

## ВСТУП

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. За підрахунками Д. Л. Хоксворта (2001), щороку вчені описують біля 1700 нових для науки видів грибів! 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, втратили 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 (Табл. А).

**Табл. А.** Порівняння справжніх і несправжніх грибів

Ознака	Справжні гриби	Несправжні гриби
Джгутиковий апарат (див. табл. 3.2.)	опістоконтний або відсутній	акро- або плевроконтний
Полісахариди клітинної стінки (див. табл. 3.3.)	$\beta$ -1,3-глюкан + хітин	$\beta$ -1,3-глюкан + целюлоза
Запасні полісахариди	Глікоген	Міколамінарин
Шлях біосинтезу лізину	$\alpha$ -аміноадипіновий (ААА)	діамінопімеліновий (ДАП)

Традиційно до грибів також відносили *слизівиків* — плононосні амебоїдні організми. Спорозні структури слизівиків 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 слизівиків самостійною формою життя.

Таким чином, зараз можна виділити три розуміння терміну «гриби». Перше, *філогенетичне* або *вузьке* (*Fungi sensu strictu*) — відповідає лише справжнім грибам. Друге, *екоморфологічне*, поєднує організми що ведуть грибний спосіб життя: справжні гриби та несправжні гриби. І, нарешті, *традиційне*, або *широке* розуміння (*Fungi sensu lato*) — поєднує справжні й несправжні гриби, а також слизівики. Сукупність несправжніх грибів та слизівиків разом називають *грибоподібними протистами*.

Істоти, що належать до грибів у широкому розумінні виявлені у декількох філогенетичних лініях. Одна з новітніх систем органічного світу, розроблена за участю 28 провідних фахівців та прийнята на Міжнародному протистологічному конгресі у 2005 р. (Adl et al., 2005), поділяє світ еукаріотів на шість надцарств: Amoebozoa, Archaeplastida, Chromalveolata, Excavata, Opisthokonta та Rhizaria. Fungi sensu strictu відзначені в п'яти (!) з них. Справжні гриби належать до надцарства Opisthokonta, утворюючи в ньому окреме царство Fungi. Несправжні гриби утворюють кілька груп у складі надцарства Chromalveolata. Нарешті, різні групи слизівиків належать до надцарств Amoebozoa, Rhizaria та Excavata (табл. Б).

**Табл. Б.** Місце грибів та грибоподібних протистів у системі органічного світу

Надцарство	Основні царства (* — таксони з грибоподібними представниками)	«Грибні» таксони в складі царств	
Opistoconta	Choanomonada, Fungi*, Mesomycetozoa, Metazoa (вищі тварини)	Справжні гриби: Chytridiomycota, Blastocladiomycota, Neocallimastigomycota, Microsporidiomycota, Zygomycota, Glomeromycota, Ascomycota, Basidiomycota	Філогенетичне розуміння Екоморфологічне розуміння Історичне розуміння
Chromalveolata	Cryptophyta, Haptophyta, Stramenopiles* (хромофітові водорості та несправжні гриби)	Несправжні гриби: Labyrinthulomycota, Peronosporomycota, Hyphochytriumycota	
Amoebozoa	Eumycetozoa*, Entamoebida, Mastigamoebida, Pelomyxida	Справжні слизовики: Mucoromycota	
Excavata	Euglenozoa, Parabasalia, Jakobida, Heterolobosea*	Несправжні слизовики: Acrasida	
Rhizaria	Cercozoa*, Foraminifera, Haplosporidia, Radiolaria s.s.	Паразитичні слизовики: Plasmodiophoromycota	
Archaeplastida	Chlorophyta s. l. (зелені водорості та судинні рослини), Rhodophyta, Glaucophyta	—	

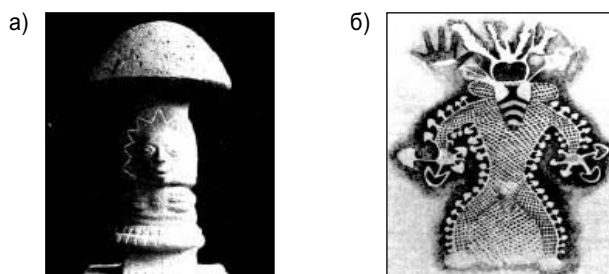
Гриби відіграють у природі дуже важливу роль, обумовлену різноманітністю їх екологічних стратегій. Так, *сапротрофні гриби* є найважливішими деструкторами органічної речовини та ґрунтоутворювачами на планеті. *Паразитичні гриби* взаємодіють майже з усіма еукаріотами: зокрема, *фітопатогенні* гриби паразитують 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 використовуються 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 спричинюють 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 тільки-но починається й обіцяє нам безліч дивовижних відкриттів уже найближчим часом.

## РОЗДІЛ 1

### 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 (рис. 1.1)...



**Рис. 1.1.** а) Статуетка із зображенням священного гриба. Гватемала, VIII ст. н. е.  
б) Наскельний малюнок шамана, вкритого священними грибами. Австралія, I тис. н. е.

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.) (рис. 1.2.а), ймовірно, був першим мислителем, котрий спробував систематизувати доступні йому відомості про гриби. У його працях згадуються *печериця*, *зморшок*, *трюфель* та деякі інші гриби, а також захворювання рослин, які викликаються грибами — «борошниста роса» (грец. *ερυσίθη*, *erysiphe*). Утім, Теофраст, звісно ж, не пов'язував цю хворобу з грибами й розглядав її як видозміну частин рослини під впливом надмірної вологості.

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.) (рис. 1.2.б) у своїй книзі «Природна історія» («*Historia Naturalis*»). Він розглядав гриби як відособлену групу *Fungi* й виокремлював в її складі низку «видів»: *Fungus laricis* або *Agaricum* (модриновий трутовик *Laricifomes officinalis*, не плутати із сучасним *Agaricus*, печериця), *Fungus porosus* (боровики, моховики тощо), *Fungus*

*ramosus* (рогатикові гриби), *Fungus sambuci* (дрижалка Іудине вухо), *Fungus ophioglossoides* (гриб-дискосміцет *Geoglossum*), *Fungus pulverulentus* (гриби-дощовики, або порхавки), *Tubera terrae* (трюфелі), *Pezizae Plinii* (глива) тощо. Так само як і Никандрос, Пліній поділяв гриби на дві групи: неїстівні й отруйні (*Fungi noxici et perniciosi*) та їстівні (*Fungi esculenti*).



**Рис. 1.2.** а) Теофраст (370—288 рр. до н. е.); б) Пліній Старший (23—79 рр. н. е.). Середньовічна гравюра; в) Діоскорид (40—90 рр. н. е.). Гравюра епохи Відродження

Сучасник Плінія, грецький лікар **Діоскорид** (40—90 рр. н. е.) (рис. 1.2.в) 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*.



**Рис. 1.3.** а) Гільдегарда Бінгенська (1098—1179); б) Сучасне видання рукопису Гільдегарди Бінгенської «Книга про рослини»

На жаль, згадані античні вчені не проводили власне наукових досліджень грибів, а обмежувались лише короткими згадками про ці організми, здебільшого як про продукти харчування.

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

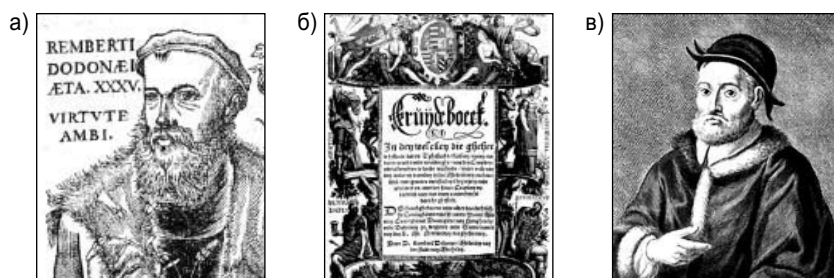
із цього правила стала діяльність німецької ігумені (рис. 1.3.a), лікарки, композиторки та поетеси **Гільдегарди Бінгенської** (1098—1179), серед численних філософських і містичних праць якої знайшлося місце й для рукопису «Книга про рослини», що містить унікальні за повнотою та кількістю описи грибів.

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) (рис. 1.4.a). У 1554 р. він видав травник «Cruydeboeck-Boeck» обсягом понад 1500 сторінок, який містив 715 ілюстрацій (рис. 1.4.б). У цій книзі, написаній фламандською мовою, Р. Доденс виокремив шість груп рослин, однією з яких були гриби, класифіковані наступним чином:

- Fungi autumnales* (гриби осінні) — *Clitocybe spp.*, *Lactarius spp.*
- Fungi praecoces* (гриби яйцеподібні) — *Morchella esculenta*.
- Fungi velenosi* (гриби отруйні) — *Marasmius spp.*, *Collybia spp.*
- Fungi velenosi similes* (гриби, схожі на отруйні) — *Coprinus micaeus*.
- Fungus marinus* (гриб морський) — *Phallus hadriani*.
- Fungus orbicularis* (гриб округлий) — *Bovista spp.*
- Fungus coralloides cancellatus* (гриб коралоподібний-решітчастий) — *Clathrus ruber*.
- Fungus semiorbicularis* (гриб напівкруглий) — *Calvatia excipuliformis*.
- Tubera* («бульби») — *Tuber aestivum*.
- Agaricus* (трутовик) — *Laricifomes officinalis*.

Травник Р. Доденса набув світової слави. Його використовували як головний європейський ботанічний довідник упродовж двох сторіч. Ще за життя автора його праця була перекладена французькою та латинською мовами, надрукована типографським методом і за тиражем стала другою книгою після Біблії!



**Рис. 1.4.** а) Ремберт Доденс (1517—1585); б) Титульний аркуш «Травника» Р. Доденса; в) П'єр Андреа Чезальпіно (1524—1603)



Засновником справжнього наукового підходу до вивчення грибів став молодший сучасник Р. Доденса, італійський натураліст **П'єр Андреа Чезальпіно** (1524—1603) (рис. 1.4.в), відомий також як Петро Чезальпін. 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».

П. А. Чезальпіно поділив гриби на три класи: *Tuber* або *Tartufi* (підземні гриби), *Pezicae* (наземні гриби без ніжки) і *Fungi* (шапінкові гриби, трутовики тощо). У складі останнього класу він виокремив 16 груп:

*Boleti* (хороші гриби) — мухомор *Amanita caesarea*.

*Suilli* (свинячі гриби) або *Porcini* (пористі гриби) — боровики, моховики, масляки.

*Prunuli* (ті, що ростуть під сливою) — *Calocybe gambosa*.

*Lapis lycuricus* (золотистий камінь, циркон) — *Polyporus tuberaster*.

*Prateoli* (ті, що ховаються в траві) — *Agaricus spp.*

*Similes, juxta stercora* (схожі на попередні й такі, що люблять гниття) — *Coprinus spp.*

*Turini* (які виростають великими) — *Agaricus macrocarpus*.

*Famigliole* (сімейні) — *Armillaria mellea*.

*Scarogie o Cannelle* (лускаті) — *Macrolepiota procera* s. l.

*Fungus marinus minimus* (маленький морський гриб) — *Acetabularia acetabulum*

*Gallinacei* (сухарі) — *Cantharellus spp.*

*Fuoco silvestre* (лісовий вогонь) — *Clathrus cancellatus*.

*Linguae* (язики) — *Fistulina hepatica*.

*Digitelli o Manine* (пальці руки) — рогатикові гриби, *Xylaria* тощо.

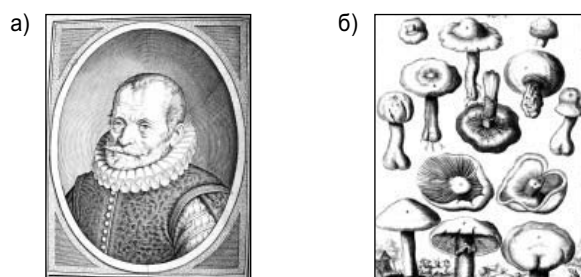
*Ignarii* (вогняні) — трутовики (*Phellinus igniarius* тощо).

*Agaricum* — трутовик *Laricifomes officinalis*.

Найменування «таксонів» у класифікації П. А. Чезальпіно були засновані на італійських народних назвах. Навіть ті з них, які ще й досі використовують у мікології, в ті часи часто мали зовсім інше значення. Наприклад, боровики (сучасна назва *Boletus*) П. А. Чезальпіно відніс до групи «*Suilli*» (у сучасній номенклатурі *Suillus* — це масляк). Мухомор *Amanita caesarea* — навпаки, був віднесений до групи «*Boleti*». Дотримуючись термінології Плінія та Діоскорида, П. А. Чезальпіно застосовував назву *Agaricum* до модринового трутовика, тимчасом як зараз схоже найменування *Agaricus* використовують для найменування шампіньйонів.

Серед учених XVI століття найбільший внесок у становлення мікології зробив французький ботанік **Шарль де ля Клюз** (1526—1609) (рис. 1.5.а), більш відомий як **Карл Клузіус**. У 1601 р. він опублікував книгу «Історія рідкісних рослин...» («*Rarorium plantarum historia...*»), яка згодом отримала назву «Кодекс Клузіуса». Це була перша наукова праця, цілком присвячена

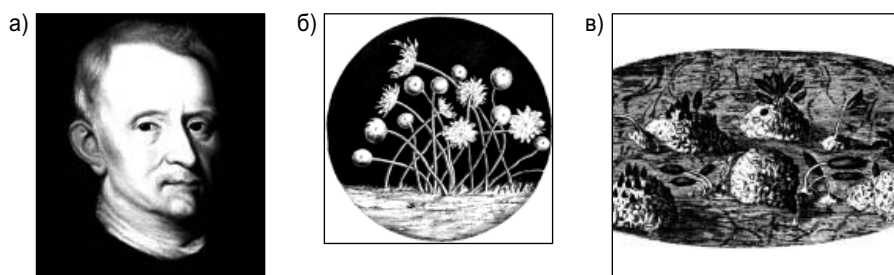
грибам! У книзі було описано 47 «родів» та 105 «видів» грибів, наведені описи й досить точні ілюстрації, зокрема кольорові.



**Рис. 1.5.** а) Карл Клузіус (1526—1609); б) Гравюра з книги Ф. Стербека («Theatrum fungorum») (1675 р.)

У науковій літературі того часу не було аналогів «Кодексу Клузіуса». Невдовзі після виходу в світ, єдиний екземпляр цієї великої праці був викрадений з бібліотеки... Її розшукували впродовж сорока років. У 1675 р. голландський священик і міколог **Франциск Стербек** (1630—1693) придбав «Кодекс Клузіуса» на одному з аукціонів та перевидав деякі її фрагменти у своїй роботі «Грибний театр» («Theatrum fungorum») (рис. 1.5.б). Кількома роками пізніше «Кодекс...», що зберігся лише дивом, був перевиданий повністю.

Через шість десятиліть після першої публікації «Кодексу Клузіуса» в історії мікології сталася ще одна знаменна подія. Відомий винахідник мікроскопа, англійський природознавець **Роберт Гук** (1635—1703) (рис. 1.6.а) уперше описав *мікроскопічні гриби*. У своїй книзі «Micrographia», що побачила світ у 1664 р., він помістив малюнок «блакитної плісняви» (можливо, *Aspergillus*) (рис. 1.6.б), а також «іржу троянди» (іржастого гриба *Phragmidium*) (рис. 1.6.в). Проте Р. Гук обмежився лише поверховим описом виявлених ним структур і не дав їм ніякого наукового трактування.



**Рис. 1.6.** а) Роберт Гук (1635—1703); б) Малюнок «блакитної плісняви» та в) «іржі рози» з книги Р. Гука «Micrographia» (1664 р.). Цікаво, що структури, зображені на рис б), більш схожі на спорангії міксоміцетів, аніж на конідіальні спорангії *Aspergillus*.

XVIII століття відзначилося як епоха систематизації знань, перших експериментів та спроб наукового аналізу. Для мікології цей період почався з діяльності французького ботаніка **Себастьяна Вайяна** (1669—1722) (рис. 1.7.а). У 1727 р. (вже після смерті автора) було видано його книгу «Des Plantes», де С. Вайян запропонував новий критерій класифікації макроскопічних грибів — будову нижньої поверхні шапинки (у сучасних термінах — *гіменофора*). Згідно із цим критерієм, С. Вайян поділив відомі йому гриби на *гладенькі*, *бугристі*, *зморшкуваті*, *пластинчасті*, *трубчасті* та *голчасті*. Ця проста класифікація виявилася дуже зручною й дотепер використовується грибниками.

Вперше звернувши увагу на структуру гіменію, С. Вайян нічого не знав про його функції. Більш того, розмноження грибів узагалі залишалося для нього та його сучасників загадкою. У народі було поширене уявлення про те, що гриби виникають від ударів блискавки, від гниття, від рясної роси або просто від тіні. Німецький «Травник» кінця XVI ст. стверджував: «Гриби називаються дітьми богів, тому що вони народжуються без насіння, не так, як усі інші». Навряд чи С. Вайян вірив у ці легенди, проте й пояснити науково, як розмножуються гриби, йому не вдалося. До історії увійшли слова, які він промовив на засіданні Французького ботанічного товариства в 1718 р.: «Гриби — це диявольський витвір, що порушує гармонію природи. Це прокляте покоління створене тільки для того, щоб бентежити найталановитіших дослідників і доводити до відчаю молодих ботаніків...»

Утім, минуло лише 10 років від часу цього легендарного виступу, і завіса таємниці розмноження грибів була привідкрита. Це зробив італійський учений **П'єтро Антоніо Мікелі** (1679—1737) (рис. 1.7.б). Випадково залишивши шапинку гриба на чистому аркуші паперу, П. А. Мікелі виявив, що за якийсь час на ньому з'явився геометрично правильний візерунок, котрий складався з найдрібніших «порошинок». Цей дивовижний візерунок повністю повторював розташування пластинок на нижній поверхні шапинки і, отже, був утворений чимось, що впало на папір із цих пластинок. Досліджуючи «порошинки» під мікроскопом, П. А. Мікелі з'ясував, що, потрапивши у воду, вони проростають!



Рис. 1.7. а) Себастьян Вайян (1669—1722); б) П'єтро Антоніо Мікелі (1679—1737); в) Карл Лінней (1707—1778)

Спираючись на результати цих спостережень, у 1729 р. у книзі «Нові види рослин...» («Nova plantarum genera...») П. А. Мікелі повідомив про виявлення насіння у грибів. Він зазначав, що «насіння» шапинкових грибів розташоване не безладно, а в групах по чотири, а у трюфелів — усередині якихось «бульбашок». На жаль, вчений не надав значення цьому факту. Окрім того, П. А. Мікелі нібито виявив на пластинках грибів «квіти без оцвітин і тичинок». Дотепер невідомо, що це було: базидії без спор, цистиди чи щось інше.

Продовжуючи дослідницьку роботу, П. А. Мікелі зробив ще декілька відкриттів. Він 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*).

У той час, коли П. А. Мікелі проводив свої дослідження, видатний шведський ботанік, засновник систематики **Карл Лінней** (1707—1778) (рис. 1.7.в) працював над знаменитою книгою «Systema Naturae...» («Система природи...»). Не займаючись спеціалізованими дослідженнями грибів, К. Лінней довго вагався стосовно їх систематичного положення. «*Fungorum ordo chaos est*» — «*порядок грибів є хаос*», писав він в одній зі своїх ранніх робіт. Спочатку він бачив у грибах ознаки мінералів та коралів. Лише після того, як П. А. Мікелі виявив у грибів «насіння», К. Лінней схилився до того, аби визнати їх рослинами.

У рамках порядку Гриби (Fungi) К. Лінней виділив 10 родів із 86 видами:

Група Fungi Pileati — шапинкові гриби:

*Agaricus: pileus subtus lamellosus* (шапинка знизу пластинчаста) — 27 видів;

*Boletus: pileus subtus porosus* (шапинка знизу пориста) — 12 видів;

*Hudnum: pileus subtus echinatus* (шапинка знизу голчаста) — 4 види;

*Phallus: pileus subtus laevis* (шапинка знизу гладенька) — 2 види;

Решта грибів:

*Clathrus: Fungus cancellatus* (гриб решітчастий) — 3 види;

*Helvella: Fungus turbinatus* (гриб конусоподібний) — 2 види;

*Peziza: Fungus campanulatus* (гриб дзвоникоподібний) — 8 видів;

*Clavaria: Fungus oblongus* (гриб довгастий) — 8 видів;

*Lycoperdon: Fungus globosus* (гриб округлий) — 9 видів;

*Mucor: Fungus vesicularis stipitatus* (гриб бульбастий на ніжці) — 11 видів.

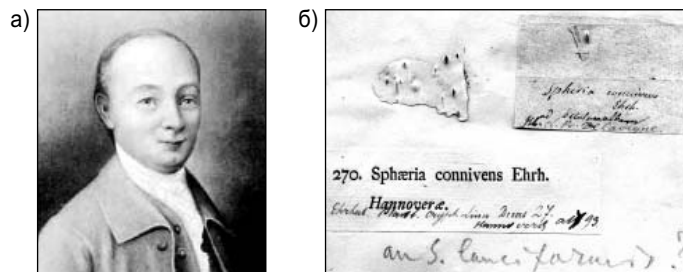
Звісно ж, установлені К. Ліннеєм роди грибів були вкрай гетерогенні. Так, у роді *Phallus* опинився сумчастий гриб *Morchella*, у роді *Clavaria* — аскоміцети *Xylaria* та *Geoglossum*, у роді *Lycoperdon* — справжні й несправжні трюфелі, а в роді *Mucor* — *Penicillium*, *Erysiphe* й навіть слизовик *Fuligo*. Крім того, два грибні роди — *Tremella* (дрижалки, 7 видів) і *Lichen*

(лишайники, 80 видів) К. Лінней помістив у порядок Водорості (Algae). Ще близько 10 видів грибів (кортиціодні базидіоміцети, деякі лишайники тощо) були розміщені серед водоростей у складі роду *Byssus*.

Утім, система К. Ліннея відіграла позитивну роль у розвитку мікології. Її важливим досягненням було впорядкування найменувань грибів і застосування до них принципів *бінарної номенклатури*. Сам К. Лінней, як відомо, не надавав особливого значення своєму нововведенню, але у подальших поколіннях натуралістів, зокрема й мікологів, бінарні назви отримали загальне визнання.

Ще за життя К. Ліннея «Система природи...» була перевидана тринадцять разів. В останніх виданнях книги К. Ліннея об'єднав гриби зі споровими рослинами (водоростями, мохами та папоротями) у складі 24-го класу «спорових рослин» (Cryptogamia). Завдяки величезному авторитету К. Ліннея, гриби надовго закріпилися у свідомості біологів як *криптогамні* (тобто *таємношлюбні*) рослини.

К. Лінней прославився як засновник прекрасної наукової школи. Дехто з його учнів зробив значний внесок у розвиток мікології. Так, завдяки послідовникові К. Ліннея **Якобу Фрідеріку Ерхарту** (1742—1795) (рис. 1.8.а) у світ вийшов перший в історії *ексикат* (тиражований гербарій), до складу якого увійшли кілька видів грибів (рис. 1.8.б). Відтоді мікологічні ексікати виходять регулярно, що значно сприяє розвитку систематики грибів.



**Рис. 1.8.** а) Якоб Фрідерік Ерхарт (1742—1795); б) Фрагмент ексікату «Plantae Scurtogamae...» Я. Ф. Ерхарта, 1793 р., з фондів кафедри мікології та фітомунології Харківського національного університету ім. В. Н. Каразіна

Інший учень К. Ліннея, **Ерік Ахаріус** (1757—1819) (рис. 1.9.а), 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.

Школа К. Ліннея поставила перед наукою про гриби фундаментальне питання: *яке місце грибів у системі органічного світу?* К. Лінней знайшов для себе відповідь на це питання, проте ця відповідь задовольнила

не всіх. До кінця XVIII ст. накопичилася достатня кількість фактів про те, що гриби заслуговують на окреме місце в системі живої природи. У 1795 р. французький натураліст **Жан-Жак Поле** (1740—1826) уперше використав для найменування науки про гриби назву *мікологія*, а німецький ботанік **Отто Менгхаузен** (1716—1774) запропонував виділити гриби (разом з коралами й «поліпами» — актиніями, гідрами тощо) у самостійне проміжне царство — *Regnum Intermedium*.

Ці новаторські ідеї не отримали широкої популярності, проте знайшли послідовників. У 1816 р. видатний німецький міколог **Ганс Християн Неес фон Езенбек** (1776—1858) (рис. 1.9.6) уперше запропонував створити *Regnum Mycetoideum* — царство Гриби. Нажаль, пріоритет цього вченого у створенні царства грибів був надовго забутий.

Г. Х. Неес фон Езенбек зробив неабиякий внесок до найрізноманітніших галузей мікології. У 1820 р. він експериментально довів, що плісняві гриби не «самозароджуються від вологи», а розповсюджуються за допомогою спор, що їх переносять потоки повітря. Для цього він посіяв на хліб спори пліснявого гриба *Mucor* і через декілька днів отримав на ньому нові спорангії гриба. Роль цього відкриття в мікології порівнюють зі знаменитими дослідженнями Л. Пастера, котрий через півстоліття потому спростував самозародження бактерій.

Упродовж століть мікологи знаходили гриби на землі, під землею і на деревах. Видатний учений Г. Х. Неес фон Езенбек став першим, хто знайшов гриби... у воді! Саме йому належить пріоритет опису *водних грибів*, зокрема й найвідомішого з них — *Saprolegnia*.



**Рис. 1.9.** а) Ерік Ахаріус (1757—1819); б) Г. Х. Неес фон Езенбек (1776—1858).

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) (рис. 1.10), 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 істівні 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 цій роботі, Х. Г. Персон уперше представив ученому світу складну багатоступеневу систему грибів, виділивши класи, порядки й родини. Дотримуючись ідей італійського натураліста Джованні Скополлі (1723—1788 рр.), Х. Г. Персон поділив гриби на два класи: Angiocarpi (закритоплідні) та Gymnocarpi (відкритоплідні). Порядки грибів Х. Г. Персон розрізняв головним чином на підставі консистенції плодових тіл (соковита, тверда, шкіряста тощо), а «родини» (цю категорію Х. Г. Персон залишив безіменною) — на підставі особливостей спороносної поверхні плодового тіла та характеристик спорової маси.



Рис. 1.10. Християн Генріх Персон (1761—1836)

Клас Angiocarpi — спори всередині замкнених вмістилищ:

Порядок Sclerocarpi — гриби з твердою оболонкою та внутрішньою м'якою тканиною (*Sphaeria*, *Tubercularia*, *Hysterium* тощо);

Порядок Sarcocarpi — гриби соковиті (*Sclerotium*, *Tuber*, *Pilobolus* тощо);

Порядок Dermatocarpi — гриби перетинчасті, шкірясті або волосисті, усередині порошисті (*Aecidium*, *Bovista*, *Fuligo*, *Lycoperdon*, *Lycogala*, *Onygena*, *Physarum*, *Trichia*, *Stemonitis*, *Mucor*, *Uredo*).

Клас Gymnocarpi — спори на поверхні плодового тіла:

Порядок Lytothecii — гіменій перетворюється на драглисту масу (*Clathrus*, *Phallus*);

Порядок Hymenothecii — гіменій плівчастий (*Agaricus*, *Amanita*, *Clavaria*, *Geoglossum*, *Helotium*, *Morchella*, *Peziza*, *Tremella*);

Порядок Naematothecii — гриби червоподібні, спороношення розвивається на поверхні (*Monilia*, *Aspergillus*, *Dematium*, *Rhizomorpha* тощо).

Система Х. Г. Персона була суто морфологічною й досить формальною. Наприклад, у класі Angiocarpi можна знайти *Lycoperdon* (дошовик), *Lycogala* (слизовик), *Tuber* (трюфель) і *Mucor* (пліснявий гриб з відділу

Zygomycota). Проте для свого часу вона була грандіозним досягненням. У роботах Х. Г. Персона гриби вперше постали обширною й відособленою групою організмів зі складною внутрішньою ієрархією, підпорядкованою своєрідним закономірностям. Учений описав десятки нових для науки видів грибів і зібрав унікальний мікологічний гербарій. Він запровадив у широкий вжиток низку важливих мікологічних термінів, наприклад, таких як *гіменій* і *строма*. Праці Персона користувалися величезною популярністю у його сучасників. Авторитет ученого був такий великий, що йому надсилали листи без вказівки точної адреси: «Персону, знаменитому і вченому монархові мікологів, Париж».

Класифікацію Х. Г. Персона доповнив його сучасник, німецький міколог **Генріх Фрідріх Лінк** (1767—1851) (рис. 1.11). У своїй дисертації «Вивчення природних порядків рослин» («Observationes in ordines plantarum naturales»), яку він захистив у 1809 р., учений виділив чотири класи грибів:

Клас Eriphytas (гриби-паразити рослин)

Клас Mucedines (плісняві гриби)

Клас Gasteromycos (гриби із закритими плодовими тілами)

Клас Fungos (гриби, які утворюють спори на поверхні плодового тіла).

Виділення пліснявих грибів в окремий клас було прогресивним кроком. Що стосується відособленості грибів-паразитів, то Г. Ф. Лінк обґрунтовував її тим, що вони, на відміну від плісняви... самозароджуються під дією соків хворої рослини. Оpubліковане нещодавно Г. Х. Нессом фон Езенбеком спростування самозародження пліснявих грибів, його сучасники не зважилися поширити на фітопатогенні гриби.



**Рис. 1.11.** Генріх Фрідріх Лінк (1767—1851)

Праці Х. Г. Персона могли б слугувати підґрунтям для мікологічних досліджень упродовж щонайменше найближчих 50 років. Проте доля розпорядилася інакше, і одному із сучасників «монарха мікологів» пощастило зробити для науки про гриби не менш грандіозний внесок, який певною мірою, навіть, затьмарив славу Х. Г. Персона. Цим сучасником став шведський міколог **Еліас Магнус Фріз** (1794—1878) (рис. 1.12.а).



У період з 1821 по 1832 рр. у тритомовій монографії «Systema Mycologicum» (рис. 1.12.6), — 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, Hyphomycetes і Coniomycetes. Система Е. М. Фріза мала такий вигляд:

Клас Hymenomycetes — плодові тіла з гіменіальним шаром (шапінкові гриби, трутовики, трюфелі);

Порядок Himenini — гіменій поверхневий, не облямований (*Agaricus*, *Clavaria*, *Hydnum*, *Polyporus*, *Thelephora* тощо);

Порядок Uterioi — гіменій поверхневий, облямований (*Cyphella*, *Peziza* тощо);

Порядок Tremelli — гіменій на желеподібних плодкових тілах (*Tremella* тощо);

Порядок Sclerotiacei — гіменій усередині м'ясистих плодкових тіл (*Erysiphe*, *Rhizoctonia*, *Sclerotium*, *Tuber* тощо);

Клас Gasteromycetes — плодові тіла у вигляді замкнутої ємкості (дощовики, слизовики, гриби з перитеціями та пікнідами);

Порядок Perisporia — плодові тіла сидячі, з тонкою оболонкою (*Eurotium*);

Порядок Mucoroidei — плодові тіла на стеблинках, з плівчатою оболонкою (*Pilobolus*, *Thamnidium*);

Порядок Uterini Veri — плодові тіла великі, міцні (*Licea*, *Onygena*, *Lycoperdon*, *Lycogala*, *Stemonitis*, *Phoma*, *Sphaeria*, *Dothidea*, *Phacidium*);

Порядок Angiogastres — плодові тіла при дозріванні розкриваються з відділенням гіменію (*Sphaerobolus*, *Cyathus*, *Phallus*, *Clathrus*);

Клас Hyphomycetes — плодові тіла відсутні (плісеневі гриби);

Порядок Phylleriaceae — волокна (гіфи) недорозвинені (*Taphria*);

Порядок Inomycetes — волокна розвинені, складають основу тіла гриба (*Alternaria*, *Aspergillus*, *Bothrytis*, *Monilia*, *Otdium*, *Rhizomorpha*, *Trichoderma*);

Порядок Stilboidei — волокна зібрані подібно до плодкових тіл (*Periconia*);

Порядок Cephalotrichi — волокна утворюють розвинені плодові тіла (*Coremium*);

Клас Coniomycetes — гриби-паразити рослин (переважно іржаві та сажкові).

Порядок Enthophytae — спороношення голі, вільні, без плодкових тіл (*Phragmidium*, *Melanconium*);

Порядок Tuberculariae — спороношення голі, вільні, з плодовими тілами (*Fusarium* тощо);

Порядок Sporodesmia — спороношення голі, заглиблені (*Gymnosporangium*);  
 Порядок Coniosporia — спороношення закриті (*Coniosporium*, *Sclerococcum*).

Незважаючи на збереження структури, що її запропонував Г. Ф. Лінк, за своїм змістом система Е. М. Фріза було набагато глибшою й більш насиченою. Е. М. Фріз диференціював багато формальних «класичних» родів грибів, унаслідок чого кількість грибних родів збільшилась до кількесот! Багато видів грибів Е. М. Фріз описав вперше для науки.

Спочатку Е. М. Фріз, так само, як і Г. Ф. Лінк, вірив у самозародження фітопатогенних грибів. На користь цього, на його думку, свідчило те, що на кожному окремому виді рослини розвивалися свої специфічні патогени, наприклад, іржа. Проте у своїх подальших роботах — «Критична ревізія мікологічної системи» та двохтомнику «Узагальнення рослин Скандинавії» — Е. М. Фріз змінив свою думку й об'єднав класи *Hyphomycetes* і *Coniomycetes* в єдиний клас «безплідних» грибів *Haplomycetes*.

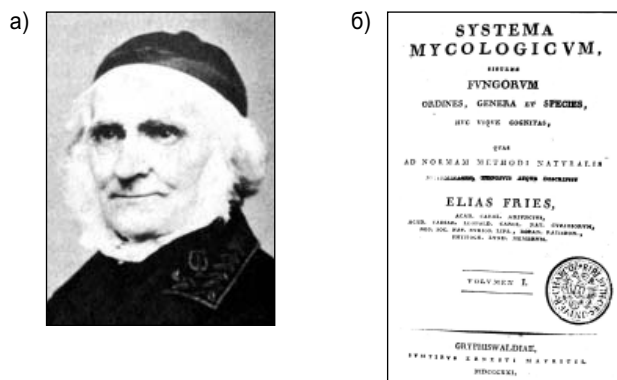


Рис. 1.12. а) Еліас Магнус Фріз (1794—1878); б) Титульний аркуш книги «Systema Mycologicum» Е. М. Фріза, 1821 р.

Окрім того, у «Критичній ревізії...» Е. М. Фріз вилучив із класу *Gasteromycetes* три самостійні класи: *Discomycetes* (плодові тіла дископодібні, тобто апотеції), *Pyrrenomycetes* (плодові тіла глечикоподібні, тобто перитеції) і *Gymnomycetes* (плодові тіла без покривів — кореміальні та стерильні форми грибів). Запропоновані ним класи, хоча й втратили на сьогодні таксономічний статус, широко застосовуються мікологами для найменування певних життєвих форм або морфологічних груп грибів. Терміни «дискоміцети», «гастероміцети», «гіфоміцети» міцно увійшли до мікологічного лексикону.

Згідно з образним висловлюванням російського міколога Л. І. Курсанова, «Х. Г. Персона та Е. М. Фріза можна назвати свого роду “колективним Ліннеєм мікології”», оскільки саме завдяки їх працям систематика грибів

вийшла на той самий рівень, до якого К. Лінней звів систематику рослин. Х. Г. Персона і Е. М. Фріза заслужено називають «батьками мікології». Згідно з Міжнародним Кодексом Ботанічної Номенклатури, дати виходу в світ головних робіт цих учених заведено вважати «стартовими точками», з яких розпочинається відлік розвитку номенклатури грибів.

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 минули 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) (рис. 1.13.а) з Харківського університету та **Іллі Григоровича Борщова** (1833—1878) (рис. 1.13.б), котрий 16 років працював у Київському університеті.

У той час, як Х. Г. Персон та Е. М. Фріз систематизували різноманіття грибів, кілька сміливих дослідників уважно вивчали їх будову. У кінці XVIII — початку XIX ст. усе ще панувала точка зору, що гриби ближчі до мінералів, аніж до рослин. Наприклад, бельгійський ботанік **Ноель Неккер** (1730—1793) наголошував на тому, що гриби є продуктами виділення рослинних тканин, тобто «відходами» рослини. Доказом цього він уважав «павутинову речовину», яка пов'язує плодові тіла деяких грибів з корінням рослин. У 1805 р. **Леопольд Траттнік** (1764—1849) уперше назвав цю «павутинисту речовину» *міцелієм*.

а)



б)



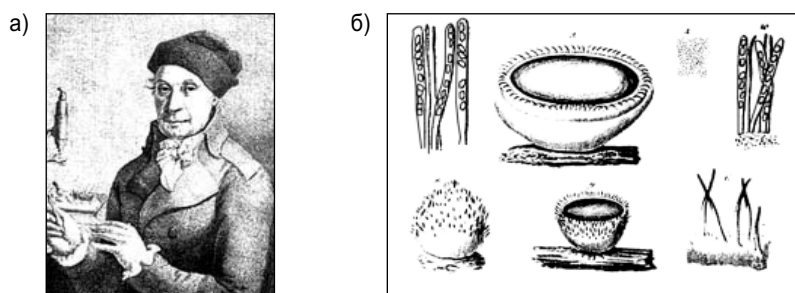
**Рис. 1.13.** а) Василь Матвійович Черняєв (1793—1871); б) Ілля Григорович Борщов (1833—1878).

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 грибної слані — *дріжджовий*. Його, на прикладі пивних дріжджів, випадково відкрив у 1837 р. французький фізик **Каньяр де ля Тур** (1776—1859).

Не менш пильну увагу у ці роки привертала органи розмноження грибів. Ще в 1788 р. німецький ботанік, один із засновників бріології **Йоганн**

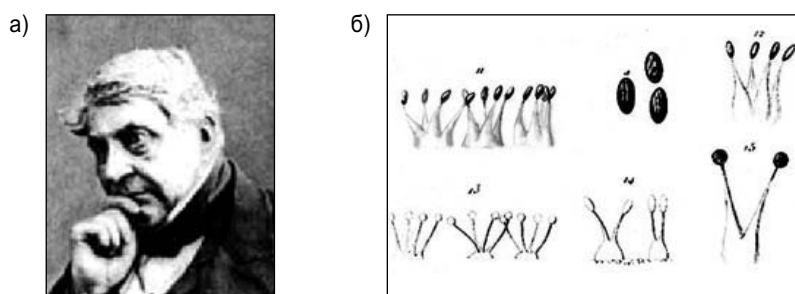
**Хедвіг** (1730—1799) (рис. 1.14.а) у другому томі своєї монографії «*Stirpes Scurptogamicae*» («Родини криптогамних») навів переконливі докази відмінностей між насінням вищих рослин та «насінням» криптогамних (грибів, мохів, папоротей). Для найменування останніх він запропонував новий термін — *спори*, а вмістилища спор назвав *спорангіями*.



**Рис. 1.14.** а) Йоганн Хедвіг (1730—1799); б) Малюнки плодових тіл та асків із книги Й. Хедвіга «*Stirpes Scurptogamicae*», 1788 р.

Вивчаючи дископодібні плодові тіла грибів-«блюдцевиків» (у сучасних термінах — *апотеції*), Й. Хедвіг виявив, що їх спори розташовані всередині своєрідних циліндричних вмістилищ. Ці специфічні спорангії І. Хедвіг назвав *теками* (сучасна назва — *аск* або *сумка*), а стерильні гіфи, що є між ними, — *парафізами* (рис. 1.14.б).

Дослідження Й. Хедвіга в галузі будови плодових тіл були продовжені майже через півстоліття потому. У 1837 р. французький міколог **Жозеф Анрі Левельє** (1796—1870) (рис. 1.15.а) у книзі «Дослідження гіменію шапінкових грибів» («*Recherches sur l’hymenium des champignons*») описав специфічні репродуктивні структури грибів, які він назвав *базидіями* (рис. 1.15.б), а також стерильні клітини в їх спороносному шарі — *цистиди*.



**Рис. 1.15** а) Жозеф Анрі Левельє (1796—1870); б) Малюнки базидій із книги Ж. А. Левельє «*Recherches sur l’hymenium des champignons*», 1837 р.

Завзятий дослідник, Ж. А. Левельє, не зупинився на описі спороносних структур, а спробував скористатися отриманими знаннями для побудови абсолютно нової системи грибів. У ній гриби поділялися на шість відділів, відмінності між якими стосувалися особливостей спороношення:

Відділ Basidiosporees — спороношення представлені базидіями (Basidiomycota);

Відділ Thecasporees — спороношення представлені теками (Ascomycota);

Відділ Cystosporees — спороношення представлені спорангіями (Zygomycota);

Відділ Oinosporees — спороношення представлені «клінодами», тобто кореміями;

Відділ Trichosporees — спороношення представлені конідієносцями з одиночними конідіями;

Відділ Arthrospacees — спороношення представлені конідієносцями з ланцюжками конідій або артроспорами.

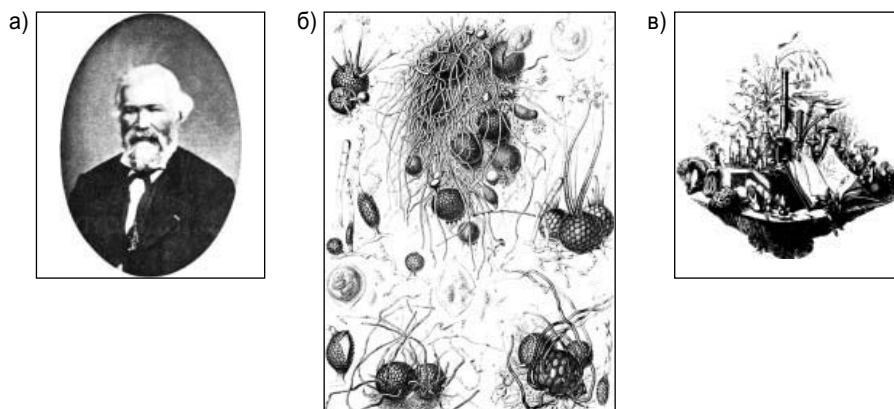
Таким чином, класифікація грибів Ж. А. Левельє була заснована на порівнянні асків та базидій, конідієносців і спорангіїв. Ці критерії ще й досі, майже через два століття потому, успішно використовуються у систематиці грибів!

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.

Перші роботи, які торкалися узагальнення цих відомостей, опублікували міколог **Луї Тюлянь** (1815—1885) (рис. 1.16.а) та його брат, художник **Шарль Тюлянь** (1816—1884). У 1861 р. на прикладі борошнесторосяних грибів вони довели, що абсолютно різні за зовнішнім виглядом спороношення, такі як *Oidium* та *Erysiphe*, належать до одного й того самого виду грибів. Пізніше, досліджуючи інші групи, брати Тюлянь переконалися, що чергування різних типів спороношень є універсальною ознакою багатьох високоорганізованих грибів. Це явище вони назвали *плеоморфізмом*. Завдяки цим відкриттям, братів Тюлянь вважають засновниками вчення про *онтогенез грибів*.

Досліджуючи проростання спор у різних груп грибів, брати Тюлянь уперше описали дрібні спори без джгутиків, які не здатні давати початок міцелю. Вони справедливо припустили, що це чоловічі гамети грибів, і назвали їх *спермаціями*.

Основним результатом роботи братів Тюлянь стала тритомна праця «Вибрана карпология грибів» («Selecta Fungorum Carpologia»), видана впродовж 1861—1865 рр. Ця книга містить неперевершені за точністю та естетичною цінністю ілюстрації, що їх виконав Шарль Тюлянь (рис. 1.16.б,в). Перу талановитих братів належить також ілюстрована монографія, присвячена трюфелям: «Підземні гриби» (Fungi hypogaei), видана в 1851 р.



**Рис. 1.16.** а) Луї Тюлянь (1815—1885); б) Зображення збудника борошністої роси з книги братів Тюлянь «Selecta Fungorum Carpologia», 1865 р.; в) Мікологічна композиція з книги братів Тюлянь.

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) (рис. 1.17).

У 1853 р., ще на зорі своєї наукової діяльності, Антуан де Барі почав дослідження рослин, уражених небезпечним захворюванням — *сажкою*, під час якого на колосках злаків утворювалося не насіння, а чорний «сажковий пил». Таємницю цієї хвороби, яка знищувала посіви у всій Європі, намагалися розкрити багато вчених. У 1840 р. австрійський ботанік **Франц Унгер** (1800—1870) писав: «Хворобливий стан соків рослин — причина хвороб, а гриби їх наслідок». Проте за багато років до цього французький учений **Матью Тіллет** (1714—1791) переніс «сажковий пил» на здорову рослину, після чого вона захворіла. На жаль, М. Тіллет не зміг правильно пояснити цей факт і зробив невірний висновок: «Сажковий пил, який утворюється тканинами хворої рослини, спричинює появу заразної отрути». І лише Антуан де Барі, вивчивши «сажковий пил», переконався в тому, що це — не що інше, як спори гриба, які утворюються не тканинами хворої рослини, а міцелієм. 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*.



Рис. 1.17. Антуан де Барі (1831—1888)

У 1865—66 рр. А. де Барі вперше описав явище *зміни рослин-господарів* паразитичними грибами. Ще в античні часи було відомо, що хлібні посіви дужче хворіють *іржею* на тих ділянках поля, які межують із лісом. Пліній Старший вважав, що у всьому винні... лисиці, які живуть у лісі й своїм рудим хутром провокують появу іржі на краях поля! У 1660 р. були опубліковані відомості про те, що розвиток стеблової іржі злаків провокується наявністю поблизу хлібного поля кущів барбарису. У 1818 р. один датський учитель повідомив, що від розтирання хворого листа барбарису на поверхні стебел злаків там з'являлася іржа. А. де Барі повторив цей експеримент і довів, що барбарис і злаки є *двома господарями одного й того самого виду іржастого гриба*. При цьому перша частина життєвого циклу гриба проходить на одній рослині, а друга — на іншій.

Пророшуючи спори деяких видів грибів, А. де Барі виявив, що вони проростають не гіфами, а джгутиковими або амебоїдними клітинами, які не мають клітинної стінки. Так у 1859 р. були відкриті *слизовики* (Mucetozoa) — амебоїдні організми, спороношення яких дуже нагадують плодові тіла грибів. Спираючись на цей факт, А. де Барі вилучив слизовиків із системи грибів.

А. де Барі вперше приділив належну увагу різноманітності типів *статевого процесу* в грибів. У своїй дисертації «Статеве розмноження рослин», яка була захищена в 1853 р., учений висловив припущення, що тип статевого процесу є найважливішою діагностичною ознакою й має стати основою класифікації грибів. У 1862 р. А. де Барі вперше описав жіночі репродуктивні структури сумчастих грибів — *аскогони* та чоловічі — *полінодії* (зараз їх називають *антеридіями*). Він також вперше описав розвиток плодового тіла у грибів без попереднього запліднення. Це явище вчений назвав *апогамією*.

У 1866 р. А. де Барі опублікував першу в світі монографію з фізіології грибів «Морфологія та фізіологія грибів, лишайників і міксоміцетів».

А. де Барі був палким прихильником ідей Ч. Дарвіна й прагнув створити еволюційну систему грибів. Його система побачила світ у 1868 р. У ній він вперше відокремив гриби з примітивним таломом в окрему групу

Phycomycetes (букв. «водорості-гриби»), яку вважав сполучною ланкою між водоростями та вищими грибами. Такий погляд з незначними змінами зберігався в систематиці грибів аж до середини ХХ ст. У цілому ж, система грибів А. де Барі наслідувала парадигму, яку запропонував Ж. А. Левельє:

Порядок Phycomycetes (сапролегнієві, пероноспоріві, мукорові);

Порядок Hypermycetes (сажкові та іржаві);

Порядок Basidiomycetes (дрожалкові, гіменоміцети, гастероміцети);

Порядок Ascomycetes (протоміцетові, трюфелеві, онігенові, піреноміцети, дискоміцети).

Спираючись на ідеї братів Тюлянь, А. де Барі встановив біологічну суть анаморфних грибів (у той час їх називали гіфоміцетами). Він довів, що це не самостійна група живих організмів, а стадія нестатевого розмноження сумчастих та базидіальних грибів. Для найменування спор грибів-гіфоміцетів А. де Барі запропонував термін *конідії*, а структури, на яких утворюються конідії, він назвав *конідіофорами* (*конідієносцями*). Учений прийняв справедливе рішення інтегрувати гіфоміцети в систему аско- та базидіоміцетів. Це грандіозне завдання залишається актуальним ще й дотепер.

На відміну від А. де Барі, німецький міколог **Леопольд Фукель** (1821—1876) стверджував, що конідіальні спороношення є недорозвиненою, примітивною формою вищих грибів. Згідно із цим, у 1869 р. він запропонував виділити їх у самостійну групу *Незавершені гриби* або *Fungi Imperfecti*.

Брати Тюлянь і А. де Барі не мали у своєму розпорядженні методів вирощування грибів *in vitro* й були змушені робити висновки на матеріалі, узятому безпосередньо з природи. При цьому доказом генетичного зв'язку між різними спороношеннями слугувало їх виявлення на одному й тому самому міцелії. У руках обережних і критичних дослідників цей метод давав чудові результати, проте його застосування могло призвести до визнання одним видом кількох організмів, які розвиваються спільно. Такої помилки не уникали й самі брати Тюлянь. Так, до циклу розвитку *Erysiphe* вони помилково віднесли стадію пікнідіального спороношення, приналежного зовсім іншому грибу,— *Cicinobolus*, який паразитує на *Erysiphe*.

Дослідження плеоморфізму у грибів, яке спиралося на вивчення природного матеріалу, нерідко призводило й до значно більших помилок. Так, у 1867 р. німецький міколог **Теодор Байл** (1833—1922) писав, що дріжджі, поглинені мухою, перетворюються в її тілі на гриб *Empusa muscae*, потім на *Mucor*, а при потраплянні тіла мухи у воду все це перетворюється на водний гриб *Achlia*.

Перевести дослідження життєвого циклу грибів на якісно новий рівень зміг учень А. де Барі, німецький міколог **Оскар Брефельд** (1839—1925) (рис. 1.18.а). 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*.





Рис. 1.18. а) Оскар Брефельд (1839—1925); б) Едвард Бюхнер (1860—1917); в) П'єтро Андреа Саккардо (1845—1920).

Досліджуючи чисті культури грибів, О. Брефельд установив, що навіть у культурах, вирощених з однієї-єдиної спори, за відсутності статевого процесу іноді можуть сформуватися плодові тіла. Це явище, зараз відоме як *апоміксис*, справді характерне для деяких видів. Проте О. Брефельд, спираючись на ці спостереження, виступив з повним запереченням статевого розмноження грибів. Тривалий час А. де Барі та О. Брефельд, а також багато їх учнів і прихильників, дискутували з цього приводу в наукових виданнях. Цей диспут увійшов до історії як конфлікт «дебаріанства» та «брефельдіанства».

Відмовившись визнати наявність статевого процесу у грибів, О. Брефельд вважав аски й базидії звичайними нестатевими спороношеннями, на зразок конідій. Проте ця помилка не завадила йому в 1891 р. опублікувати першу ґрунтовну еволюційну систему грибів. Істотним досягненням цієї системи було відокремлення класів *Oomycetes* і *Zygomycetes* на підставі відсутності джгутиків у останніх, а також розділення сумчастих грибів на «голосумчасті» (які не мають плодових тіл) і «плодосумчасті» (які мають плодові тіла). Система грибів О. Брефельда мала такий вигляд:

Надклас *Phycomycetae* — нижчі гриби: талом — амебоїдний або ценоцитний.

Клас *Oomycetes* — спори з джгутиками (сапролігнієві, пероноспорові, ентомофторові);

Клас *Zygomycetes* — спори не мають джгутиків (муковорві й тамнідієві);

Надклас *Mesomycetae* — «середні» гриби: талом міцеліальний септований, не утворюють плодових тіл.

Клас *Nemiascomycetes* — спори утворюються в асках (протоміцесові, мортіерелові);

Клас *Nemibasidiomycetes* — спори утворюються на «базидіях» (хетокладієві, піптоцефалові, тобто *Zygomycota* з септованим міцелієм та мероспорангіями);

Надклас *Mucoromycetes* — вищі гриби: талом міцеліальний септований, утворюють плодові тіла.

Клас *Ascomycetes* — спори утворюються в асках (екзоаскові, піреноміцети, дискомицети, локулоаскоміцети);

Клас *Basidiomycetes* — спори утворюються на базидіях (шапінкові, дощовики, фалюсові, рогатикові, телефорові, гіднові, іржасті, сажкові).

Результати своєї роботи О. Брефельд опублікував у фундаментальній 5-томній праці «Дослідження в галузі мікології», а також у 15-томних «Ботанічних дослідженнях грибів».

Лабораторні дослідження грибів, ініційовані О. Брефельдом, привели до серії важливих відкриттів. У 1897 р. німецький хімік **Едвард Бюхнер** (1860—1917) (рис. 1.18.б) 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 соку й відповідають за бродіння, отримали назву *ензими* (від грец.  $\eta\nu$  — усередині, і  $\zeta\upsilon\mu\eta$  — дріжджі). У 1907 р. за це дослідження Е. Бюхнер був удостоєний Нобелівської премії. Його роботи заклали основи для розвитку науки *біохімії* та *біохімії грибів* зокрема.

У цей же період були отримані перші відомості про *токсини* грибів-макротетів. Так, у 1869 р. у плодкових тілах червоного мухомора (*Amanita muscaria*) був виявлений токсин мускарин, у 1885 р. у лопастнику (*Helvella crispa*) була описана «гельвелова кислота», а в 1891 р. у блідій поганці (*Amanita phalloides*) був виявлений фалолізін.

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) (рис. 1.19.в).

П. А. Саккардо поставив перед собою грандіозне завдання — об'єднати в одній книзі описи всіх відомих науці видів грибів. Як не дивно, але для свого часу це завдання було досягнуте — у книзі П. А. Саккардо «Зібрання гри-

бів» («*Sylloge Fungorum*») були наведені описи 74 323 видів! Перший том цієї унікальної праці був виданий у 1882 р., а останній — у 1931 р., вже після смерті автора.

Для розподілу грибів на групи, П. А. Саккардо скористався системою О. Брефельда. Проте, визнаючи наявність у грибів статевого процесу, П. А. Саккардо дещо модифікував її. У 1899 р. усі сумчасті й базидіальні гриби, для яких була невідома статева стадія, він виділив у самостійний клас *Deuteromycetes* (дейтеромицети). На відміну від Л. Фукеля, П. А. Саккардо вважав дейтеромицети не примітивними, а навпаки, еволюційно найбільш досконалими грибами, які виникли з сумчастих та базидіальних, втративши статевий процес.

У складі класу *Deuteromycetes* П. А. Саккардо виділив 3 порядки:

Порядок *Hymenomycetales* — прості конідієносці або коремії.

Порядок *Melanconiales* — конідієносці, розміщені в ложах.

Порядок *Sphaeropsidales* — конідієносці, розміщені в пікнідах.

Згідно з формою й забарвленням, а також кількістю й порядком розміщення перегородок (*septa*), 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) (рис. 1.19.а). 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.

Система дейтеромицетів А. О. Потебні мала такий вигляд:

Порядок *Hymphales* — прості конідієносці;

Порядок *Coremiales* — спороношення у вигляді коремій;

Порядок *Melanconiales* — спороношення у вигляді ацервул;

Порядок *Sphaeropsidales* — спороношення у вигляді пікнід;

Порядок *Pseudouronidiales* — спороношення у вигляді недорозвинених пікнід, в яких конідієносці розташовані паралельним шаром.

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) (рис. 1.19.б) розробив першу систему грибів, засновану на будові їх джгутикового апарату. Він запропонував розділити гриби на нижчі (із джгутиками)

та вищі (які вторинно втратили джгутики). При цьому нижчі гриби були розділені на два «ряди»: Дводжгутикові (Biciliata, Biflagellini) та Одноджгутикові (Monociliata, Uniflagellini).



Рис. 1.19. а) А. О. Потебня (1870—1919); б) Х. Я. Гобі (1847—1919); в) Едвард Фішер (1861—1939).

Близькою до ідей Х. Я. Гобі була система **Едварда Фішера** (1861—1939), який у 1912 р. розділив брефельдівський надклас Phycomyceteae на три підгрупи, — Chytridineae (одноджгутикові), Oomyceteae (дводжгутикові) та Zygomyceteae (безджгутикові з несептованим міцелієм). Система Фішера без істотних змін домінувала в мікологічній літературі аж до 1950-х рр.

Перша половина ХХ ст. стала періодом зародження *генетики грибів*. Основоположником цієї науки вважають німецького міколога **Карла Йоганнеса Кніппа** (1881—1930). Його наукові роботи охоплюють широкий спектр питань: виникнення дикаріотичного міцелію у базидіоміцетів, зміна ядерних фаз у життєвому циклі гіменоміцетів, 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.



Рис. 1.20. а) Гвідо Понтекорво (1907—1999); б) Олександр Флемінг (1881—1955).

Значний внесок у генетику грибів зробив англійський генетик італійського походження **Гвідо Понтекорво** (1907—1999) (рис. 1.20.а). Основним

модельним об'єктом його роботи був пліснявий гриб *Aspergillus nidulans*. Працюючи із цим об'єктом, Г. Понтекорво описав унікальний тип генетичної рекомбінації у міцеліальних грибів — *парасексуальний процес*.

У 1928 р. англійський мікробіолог **Олександр Флемінг** (1881—1955) (рис. 1.20.б) 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.



Рис. 1.21. а) Еверетт Латтрелл (1916—1988); б) Фредерік Сперроу (1903—1977), в) Карел Цейп (1900—1979).

У 1960-і роки, при розслідуванні причин загибелі домашніх індичок у Великобританії, були описані токсичні метаболіти пліснявого гриба *Aspergillus flavus* — *афлатоксини*. У подальші роки було виявлено кілька сотень інших токсинів пліснявих грибів, які становлять загрозу життю людини й тварин. Ці речовини отримали узагальнену назву *мікотоксини*, а наука, що їх вивчає, була названа *мікотоксикологією*.

У середині ХХ сторіччя стався сплеск досліджень в галузі систематики грибів. У 1957 р. чеський міколог **Карел Цейп** (1900—1979), розвиваючи ідеї Х. Я. Гобі та Е. Фішера, ліквідував клас Phycomyces і спираючись на будову джгутикового апарату, а також ряд морфо-біологічних ознак, виділив 4 класи нижчих грибів, серед яких два — Chytridiomycetes і Trichomycetes — були виділені ним уперше.

Клас Chytridiomycetes (зооспори з одним заднім гладеньким джгутиком);  
Клас Oomycetes (зооспори з двома передніми або бічними джгутиками — гладеньким і перистим);  
Клас Zygomycetes (спори без джгутиків — *апланоспори*);  
Клас Trichomycetes (амебоїдні апланоспори з придатками — *трихоспори*).

Спираючись на ідеї французького міколога **Н. Патуяра**, **К. Цейп** запровадив у систематику базидіальних грибів поділ на підкласи Homobasidiomycetes (прості базидії), Heterobasidiomycetes (базидії з про-

базидією) і Teliobasidiomycetes (базидії з проплагативною пробазидією — теліоспорою). Ця, в значній мірі умовна класифікація, залишалася загальноприйнятною аж до кінця XX століття.

У 1955 р. американський міколог **Еверетт Латтрелл (1916—1988)** (рис. 1.21.а) уперше описав *бітунікатні* аски (аски з двошаровими оболонками), а також, спираючись на ідеї **Дж. А. Нанфельдта (1932)**, описав два способи утворення плодових тіл у сумчастих грибів — *аскогіменіальний* та *асколокулярний*. На основі отриманих даних, Е. Латтрелл виділив відособлену групу — *порожнинносумчасті гриби (Loculoascomycetidae)*.

У 1958 р. американський міколог **Фредерік Сперроу (1903—1977)** (рис. 1.21.б) описав водні гриби, зооспори яких мають лише один передній перистий джгутик — гіфохітрієві гриби. У 1962 р. відомий американський міколог **Костянтин Алексопулос (1907—1986)** у другому виданні своєї знаменитої монографії «Вступ до мікології» надав цій групі ранг класу — Nephochytriomycetes.

Роботи К. Цейпа, Е. Латтрелла та Ф. Сперроу заклали основу нової, *морфолого-цитологічної системи* грибів, створеної в середині 1960-х рр. Класичним прикладом такої системи є система, яку опублікував німецький міколог **Ганс Крайзель у 1969 р.:**

Клас Oomycetes — талом амебоїдний або ценоцитний, розмножуються дводжгутиковими зооспорами;

Клас Nephochytriomycetes — талом амебоїдний або ценоцитний, розмножуються зооспорами з одним переднім перистим джгутиком;

Клас Chytridiomycetes — талом амебоїдний або ценоцитний, розмножуються зооспорами з одним гладеньким заднім джгутиком;

Клас Zygomycetes — талом ценоцитний, розмножуються апланоспорами;

Клас Trichomycetes — талом ценоцитний, редукований, розмножуються «трихоспорами»;

Клас Endomycetes — дріжджові гриби;

Клас Ascomycetes — талом міцеліальний септований, нестатеве розмноження за допомогою конідій, у результаті статевого процесу утворюються аски:

Підкласи Hemiascomycetidae, Euascomycetidae, Laboulbeniomycetidae, Loculoascomycetidae;

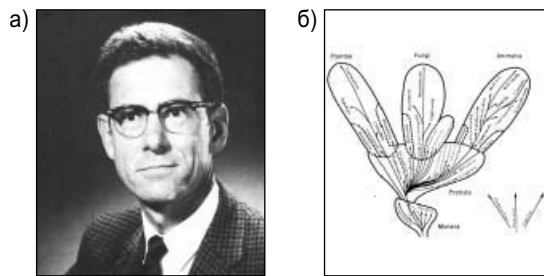
Клас Basidiomycetes — талом міцеліальний септований, нестатеве розмноження за допомогою конідій, у результаті статевого процесу утворюються базидії:

Підкласи Homobasidiomycetes, Heterobasidiomycetes, Teliobasidiomycetes;

Формальний клас Deuteromycetes (= Fungi Imperfecti) — талом міцеліальний і септований або дріжджовий, нестатеве розмноження за допомогою конідій.

У 1959 р. американський еколог **Роберт Уайттейкер** (1920—1980) (рис. 1.22.а) 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) (рис. 1.22.б).

Р. Уайттейкер доповнив діагнози царств екологічними критеріями, що безпосередньо впливали з фізіологічних. Так, царство Plantae включало продуцентів (виробників органіки), Animalia — консументів (споживачів органіки), а Fungi — редуцентів (руйнівників органіки).



**Рис. 1.22.** а) Роберт Уайттейкер (1920—1980); б) П'ятицарствена система Уайттейкера, 1959 р..

Роботи Р. Уайттейкера викликали величезний резонанс у науковому світі й набули широкої популярності, а розроблена ним п'ятицарствена *еколого-фізіологічна система* надовго стала загальноновизнаною. Завдяки цьому в середині ХХ ст. закріпилося трактування грибів як окремого царства, яке й дотепер домінує у вітчизняній системі середньої освіти.

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».



**Рис. 1.23.** Джеффі Кло Ейнсворт (1905—1998).

Упродовж останніх років свого життя Дж. К. Ейнсворт написав три узагальнюючі монографії з мікології: «Вступ до історії мікології», «Вступ до історії фітопатології» та «Вступ до історії медичної мікології».

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, симплексосоми* тощо. Багато ультраструктурних особливостей виявилися зручними критеріями класифікації грибів на рівні класів та порядків. Наприклад, у 1982 р. **Шакіл Ахмад Хан** і **Джеймс Кімбрук** показали, що ефективним критерієм класифікації базидіальних грибів може слугувати ультраструктура септ. При цьому цей критерій є значно точнішим за традиційні морфологічні ознаки, включаючи будову базидій. У подальші роки цей критерій дозволив кардинально ревізувати систему базидіоміцетів.

У кінці 1980 — на початку 1990-х рр. численні дані цитології, біохімії й молекулярної біології однозначно показали, що гриби є збірною, поліфлетичною групою. Завдяки цим дослідженням із царства Fungi були вилучені ооміцети, гіфохітрієві гриби та лабіринуліди. З іншого боку, представниками грибів виявилися мікроспоридії — група високоспеціалізованих ендопаразитів, яких тривалий час учені вважали простими первинно безмітохондріальними тваринами. Як наслідок, єдина система грибів розпалася, а визначення «мікологія — це наука про гриби» втратило свій первинний сенс.

Вихід із цієї складної ситуації знайшов американський міколог **Дональд Барр** (1921—2004). У 1992 р. він запропонував об'єднати різні гілки філогенезу, відповідні грибам у їх класичному розумінні, у Союз Гриби (Union Fungi). Ця пропозиція дозволила підкреслити морфологічну специфіку грибів, не порушуючи природної системи органічно-



го світу. Визнання того, що гриби це не філогенетично єдина група живих організмів, а своєрідна життєва форма, дозволило повернути в Союз Гриби *слизовики* — грибоподібні амебоїдні організми, еволюційну відособленість яких довів ще в 1859 р. А. де Барі.

Створюючи свою класифікацію грибів, Д. Барр спирався на новітню на той час багатодержавну систему, яку опублікував у 1991 р. професор Оксфордського університету **Томас Кавальє-Сміт** (нар. у 1942 р.). У зв'язку із цим «грибні» таксони Д. Барра є *фрагментами царств* системи Кавальє-Сміта.

**Union Fungi (Союз Гриби):**

Царство Eumycota — справжні гриби

відділ Chytridiomycota — хитридієві гриби;

відділ Zygomycota — зигоміцети;

відділ Ascomycota — сумчасті гриби;

відділ Basidiomycota — базидіальні гриби

Частина царства Chromista — несправжні гриби:

відділ Heterokonta — різноджгутикові;

клас Oomycetes — ооміцети;

клас Rhynchotriomycetes — ріфохітрієві;

клас Labyrinthulomycetes — лабіринтули і траустохітриди;

Частина царства Protozoa — слизовики:

відділ Mucromycota — Міксоміцети й диктиостеліди;

відділ Plasmodiophoromycota — плазмодіофорові.

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.

Нові відомості, які кардинально змінювали уявлення про гриби, надходили з такою швидкістю і в такій кількості, що міжнародне наукове співтовариство усвідомило необхідність колективної роботи над новими класифікаціями, заснованими на узагальненні всієї наявної інформації. Після завершення майже півстолітнього періоду пошуків, першою системою грибів, що набула всесвітньої популярності й майже одностайного визнання, стала система 8-го (1995 р.), а потім — 9-го (2001 р.) видань «Словника грибів Ейнсворта і Бісбі». У 1990-х роках «Словник...» набув усесвітньої слави, і, не зважаючи на те, що автори цієї книги вже пішли з життя, її видання продовжив колектив провідних мікологів світу під егідою Інституту мікології в К'ю (Великобританія), під загальним керівництвом **Поля Кьорка**.

Система 9-го видання «Словника грибів Ейнсворта і Бісбі» на рівні відділів мало відрізняється від системи Д. Барра, але на рівні класів і порядків тут уперше був запроваджений пріоритет молекулярних та ультраструктурних критеріїв над морфологічними. У результаті, наприклад, порядок Agaricales, що традиційно включав лише представників пластинчастих шапкових грибів, об'єднав також споріднені з ними види, які раніше відносили до «трутовиків», «дощовиків» та «рогатикових грибів».

Навіть ті таксони, які в системі «Словника грибів Ейнсворта і Бісбі» зберегли традиційні назви, істотно змінили своє наповнення, а головне — діагностичні критерії. Так, клас Urediniomycetes (іржасті гриби) відповідає порядку, встановленому ще братами Тюлянь. Проте, якщо раніше характерними ознаками цієї групи вважали облігатний паразитизм на рослинах та складний життєвий цикл із кількома стадіями спороношення, то тепер Urediniomycetes характеризуються як *базидіомицети, у складі клітинних стінок яких переважає маноза, септальні пори не мають парентосом і мембранних ковпачків, а в цитоплазмі наявні колакосоми та симплеосоми* (ці критерії вперше запропонували американські мікологи **Ерік Шванн** і **Джон Тейлор** у 1995 р.). Щодо класичних критеріїв — паразитизму на рослинах і специфічних спороношень (еціо-, уредо-та теліоспор), — то тепер відомі численні винятки, які не дозволяють трактувати їх як універсальні для всіх Urediniomycetes.

У середині 2000-х рр. був проведений глибокий аналіз філогенетичних зв'язків серед нижчих грибів, які, через методичні труднощі, раніше не були досліджені настільки докладно. У результаті були встановлені нові відділи — Neocallimastigomycota, Blastocladiomycota і Glomeromycota, а в межах класичних відділів встановлений ряд нових класів. Ці відкриття знайшли віддзеркалення в системі грибів, яку опублікував у 2007 р. колектив із 68 (!) авторів, під загальним керівництвом видатного американського міколога **Девіда Гіббетта** (Hibbett et al., 2007) (рис. 1.24). Цю систему планують опублікувати в 10-му виданні «Словника грибів Ейнсворта і Бісбі». Вона має такий вигляд:

## ЦАРСТВО FUNGI

### Відділ CHYTRIDIOMYCOTA

Клас Chytridiomycetes

Клас Monoblepharidomycetes

### Відділ NEOCALLIMASTIGOMYCOTA

Клас Neocallimastigomycetes

### Відділ BLASTOCLADIOMYCOTA

Клас Blastocladiomycetes

### Відділ ZYGOMYCOTA

Клас Entomophthoromycetes

Клас Kickxellomycetes

Клас Mucoromycetes

Клас Zoopagomycetes

**Відділ MICROSPORIDIOMYCOTA**

Клас Microsporidiomycetes

**Відділ GLOMEROMYCOTA**

Клас Glomeromycetes

**Відділ ASCOMYCOTA**

## Підвідділ TAPHRINOMYCOTINA

Клас Neoelectomycetes

Клас Pneumocystidomycetes

Клас Schizosaccharomycetes

Клас Taphrinomycetes

## Підвідділ SACCHAROMYCOTINA

Клас Saccharomycetes

## Підвідділ PEZIZOMYCOTINA

Клас Arthoniomycetes

Клас Dothideomycetes

Клас Eurotiomycetes

Клас Laboulbeniomycetes

Клас Lecanoromycetes

Клас Leotiomycetes

Клас Lichinomycetes

Клас Orbiliomycetes

Клас Pezizomycetes

Клас Sordariomycetes

**Відділ BASIDIOMYCOTA**

## Підвідділ AGARICOMYCOTINA

Клас Agaricomycetes

Клас Dacryomycetomycetes

Клас Tremellomycetes

## Підвідділ PUCCINIOMYCOTINA

Клас Agaricostilbomycetes

Клас Atractiellomycetes

Клас Classiculomycetes

Клас Cryptomycocolacomycetes

Клас Cystobasidiomycetes

Клас Mixiomycetes

Клас Pucciniomycetes

## Підвідділ USTILAGINOMYCOTINA

Клас Entorrhizomycetes

Клас Exobasidiomycetes

Клас Ustilaginomycetes

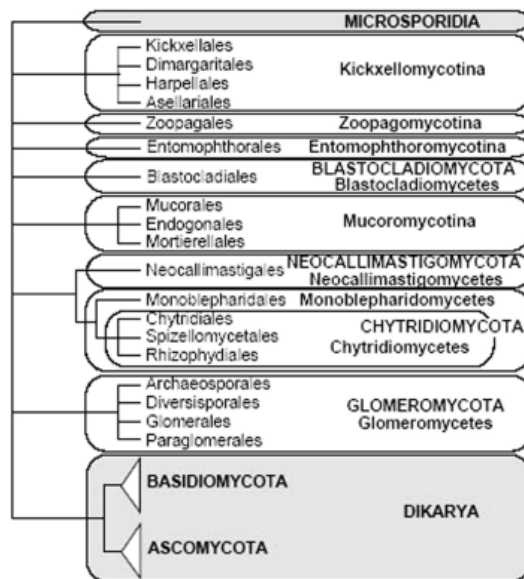
Клас Wallemiomycetes

**ЦАРСТВО STRAMENOPILES**

**Відділ LABYRINTHULOMYCOTA**  
Клас Labyrinthulomycetes

**Відділ HYPHOCHYTRIOMYCOTA**  
Клас Hyphochytriomycetes

**Відділ PERONOSPOROMYCOTA**  
Клас Peronosporomycetes



**Рис 1.24.** Філогенез справжніх грибів за Hibbett et al., 2007

## РОЗДІЛ 2

### Організація тіла та життєвий цикл

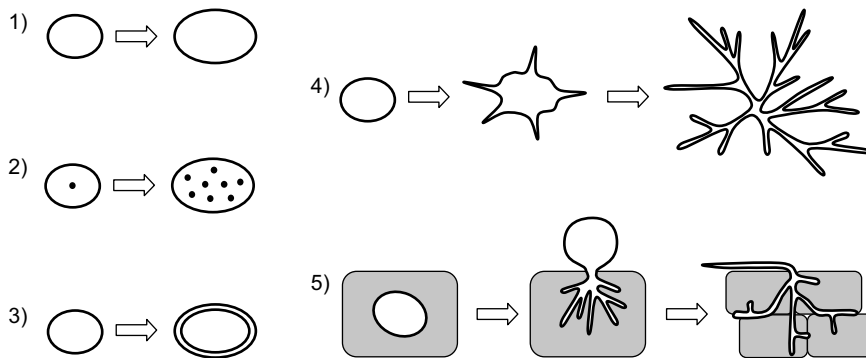
#### 2.1. Вегетативне тіло грибів

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 є 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 (рис. 2.1):

- значне збільшення розмірів клітини, що призводить до розвитку гігантських квазіодноклітинних структур;
- перехід від одноядерного 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.

Іноді, у зв'язку з особливостями способу життя, спостерігається відхилення від зазначених тенденцій. Наприклад, живлення в рідких середовищах, багатих на легкодоступні органічні мономери, знижує ефективність гігантських розгалужених клітин, тому види, пристосовані до розвитку в таких умовах, повторно «повертаються» до архаїчної одноклітинної конструкції вегетативного тіла (дріжджові форми *Ascomycota* та *Basidiomycota*; *Zygomycota* з порядку *Entomophthorales*). У деяких випадках паразитизм призводить до редукції гігантського талому з необмеженим ростом до формування стабільної, механічно міцної структури з фіксованою кількістю клітин (*Peronosporomycota* з родини *Rhipidiaceae*; *Ascomycota* з порядку *Laboulbeniales*).



**Рис. 2.1.** Основні тенденції в еволюції вегетативного тіла грибів.

1) збільшення розмірів клітини; 2) перехід до багатоядерності; 3) розвиток клітинних покривів; 4) розвиток розгалуженого талому; 5) зміна форм паразитизму.

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* (рис. 2.2, 2.3).

### **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*.

*Амебоїд* є одноядерною клітиною, яка не має клітинної стінки й фіксованої форми. Амебоїди грибів рідко здатні до руху за допомогою псевдоподій і характерні для ранніх стадій вегетації нижчих представників Chytridiomycota, Hyphochytriomycota та Peronosporomycota. У процесі

онтогенезу амебоїд може перетворюватися в плазмодій. Лише деякі паразитичні форми, наприклад *Synchytrium* (Chytridiomycota), більшу частину вегетативної фази проводять у стані одноядерного амебоїда.

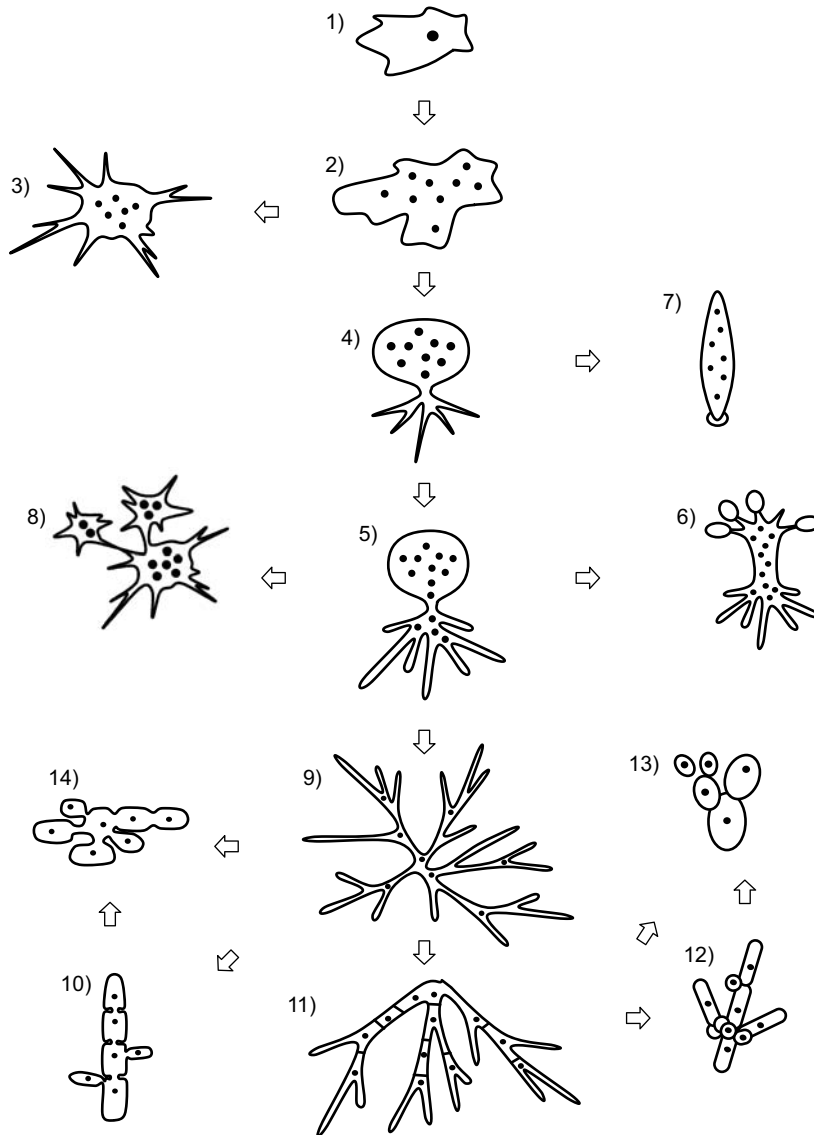
**Плазмодій** — це багатоядерна амебоїдна клітина, яка іноді досягає значних розмірів. Серед справжніх і несправжніх грибів плазмодії характерні насамперед для внутрішньоклітинних паразитів. Плазмодії грибів, як правило, не здатні до амебоїдних рухів і живляться осмотрофно. Цей тип талому представлений у багатьох паразитичних представників Chytridiomycota (*Synchytrium*, *Olpidium*), Blastocladiomycota (*Coelomomyces*), Ascomycota (*Pneumocystis*), Hyphochytriomycota (*Anisolpidium*, *Canteriomyces*) та Peronosporomycota (*Olpidiopsis*, *Aphanomyces*, *Pontisma*). Найбільші та найрозвиненіші плазмодії, здатні до фагоцитозу та відносно швидкого пересування, й притаманні не грибам, а слизовикам, насамперед представникам класу Mucomycetes.

Плазмодій у справжніх та несправжніх грибів утворюється з амебоїда при його розростанні й збільшенні числа ядер. Далі, досягнувши певної величини, плазмодій покривається клітинною стінкою, а його протопласт розпадається на зооспори або гамети. Стадія плазмодія, покрита клітинною стінкою, є відправною точкою для розвитку інших, типово «грибних» типів вегетативного тіла. Оскільки наявність клітинної стінки виключає можливість фагоцитозу, усі похідні від плазмодія типи талому пристосовані саме до осмотрофного типу живлення.

**Збиральна клітина з ризоміцелієм** розвивається з метою збільшення площі всмоктувальної поверхні, що вкрай важливо для осмотрофів. Це завдання вирішується шляхом утворення клітиною, яку у цьому випадку називають **збиральною**, численних ниткоподібних виростів. Якщо такі вирости є короткими та нерозгалуженими, їх зазвичай називають **ризойдами**. Якщо ж вони є більш розвиненими та розгалуженими, то їх сукупність називають **ризоміцелієм**. І ризоїди, і ризоміцелій, у першу чергу слугують для поглинання поживних речовин, проте вони також можуть слугувати для закріплення талому на поверхні субстрату.

Така будова вегетативного тіла характерна для представників Neocallimastigomycota (*Neocallimastix*), Blastocladiomycota (*Rhizoderma*), Chytridiomycota (*Chitridium*, *Polyphagus*, *Rhizophlyctis*, *Spizellomyces*) та Hyphochytriomycota (*Rhizidiomyces*, *Latrostium*). У деяких представників Labyrinthulomycota (*Traustochytrium*) також утворюється щось подібне до ризоміцелію, проте ця структура є не виростами клітини, а розгалуженнями її **ектоплазматичної сітки** (див. Розд. 3.2).

Організація талому з ризоміцелієм у прикріплених (епібіонтних) форм дещо відрізняється від вільноіснуючих. У форм, які живуть вільно (*Polyphagus*, *Rhizophlyctis*), відростки ризоміцелію утворюються на всій поверхні збиральної клітини, яка при цьому набуває неправильної зірчастої форми. У епібіонтних грибів (*Chitridium*, *Rhizidiomyces*) збиральна клітина, як правило, має форму правильної сфери або еліпсоїда, до якого в певній ділянці прикріплюються відростки ризоміцелію, занурені в субстрат.



**Рис. 2.2.** Типи вегетативного тіла грибів.

1) амебоїдний талом; 2) плазмодій; 3) збиральна клітина з ризоміцелієм, вільноіснуюча форма; 4) збиральна клітина з ризоміцелієм, епібіотна форма; 5) збиральна клітина з міцеліальними відростками; 6) біполярний (рипідіоїдний) талом; 7) базококоїдний талом; 8) поліцентричний талом; 9) ценоцитний міцелій; 10) бластичний міцелій; 11) септований міцелій; 12) псевдоміцелій; 13) дріжджовий талом; 14) мішкоподібний талом.



У кількох представників Chytridiomycota (*Harpochytrium*), а також у грибоподібних Protozoa, що раніше розглядалися у складі класу Thichomycetes (*Amoebidium*, *Ecscrina*), спостерігається редукована форма епібіонтного талому, в якій ризоміцелій відсутній, а прикріплення до субстрату здійснюється за допомогою присоски. Такий талом у мікології не має спеціальної назви, але за аналогією до ціанобактерій та водоростей міг би бути названий *сидячим кокоїдним* або *базококоїдним*.

**Збиральна клітина з міцеліальними відростками** — прямий результат розвитку ризоміцеліального талому. Поява обширного, розгалуженого ризоміцелію вимагає підсилення контролю процесів обміну речовин, тому в деяких грибів частина ядер зі збиральної клітини переміщується до ризоміцелію. Відростки ризоміцелію, які несуть ядра, називаються **міцеліальними відростками**. Типовий талом з міцеліальними відростками відомий у деяких представників Chytridiomycota (*Rhizophyidium*, *Truitella*). Утім, провести межу між ризоміцелієм і міцеліальними відростками не завжди вдається, оскільки наявність ядер у цих структурах варіює на різних стадіях онтогенезу.

#### **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 достить 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*, *Myzocytium*, *Sirolopidium*).

#### **Біполярний (рипідіоїдний) талом**

Цей рідкісний тип талому утворюється, якщо збиральна клітина, на дотаток 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 (*Monoblepharis*), 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*).

Ценоцитний міцелій є гігантською розгалуженою клітиною. У зв'язку з величезними розмірами централізоване управління метаболічними процесами в ній ускладнене. До того ж, навіть при локальному пошкодженні є небезпека загибелі всього талому. Тому міцелій багатьох видів поділяється на відсіки, які часто помилково називають клітинами. Як наслідок, утворюється *септований* міцелій.

*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 (*Coemansia*, *Dimargaris*, *Kickxella*, *Piptocephalis*), а також переважній більшості видів з відділів Ascomycota та Basidiomycota.

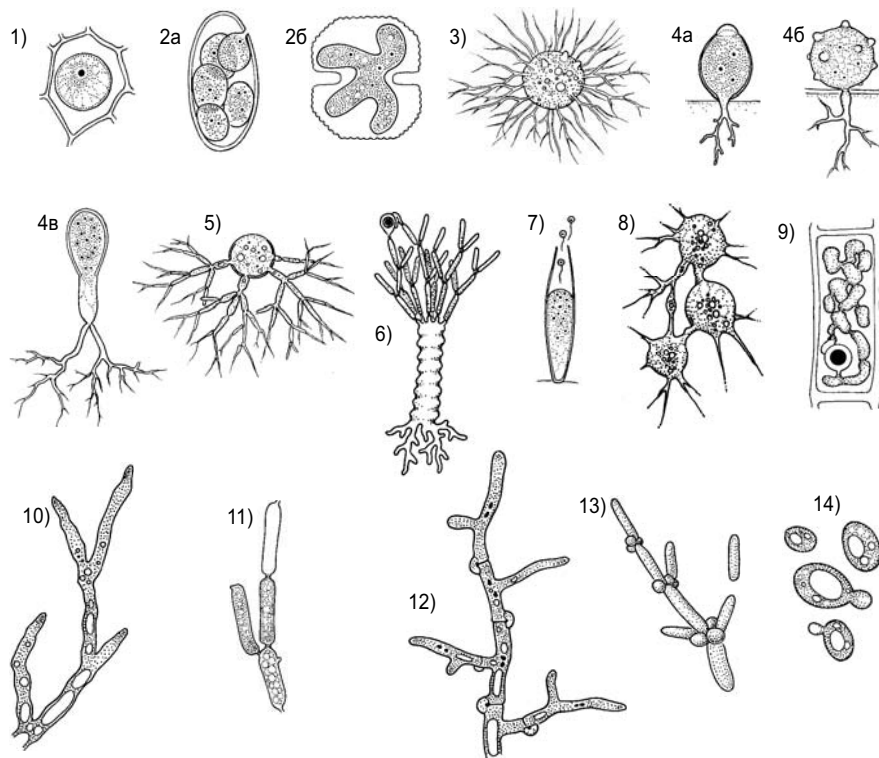
### **Дріжджовий талом**

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*).

Дріжджовий талом як правило утворюється у рідких середовищах, багатих на легкодоступні вуглеводи: у соках рослин, у гемолімфі комах,

у м'яких тканинах та слизовій оболонці хребетних тощо. При розвитку в інших умовах багато видів «дріжджів» можуть повертатись до утворення типового міцелію.

Різновидом дріжджового талому є *псевдоміцелій* — талом, утворений системою дріжджоподібних клітин, з'єднаних між собою. Протопласти клітин при цьому повністю відособлені один від одного, проте структурний взаємозв'язок між клітинами зберігається. Псевдоміцелій спостерігається в деяких умовах у представників Ascomycota (*Candida*) і Basidiomycota (*Ustilago*).



**Рис. 2.3.** Приклади грибів з вегетативним тілом різного типу.

1) Амебоїдний талом (*Synchytrium*); 2) плазмодій: а) *Catenaria*, б) *Olpidium*; 3) збиральна клітина з ризоміцелієм, вільноіснуюча форма; 4) збиральна клітина з ризоміцелієм, епібіонтна форма: а) *Chytridium*, б) *Spizellomyces*, в) *Neocallimastix*; 5) збиральна клітина з міцеліальними відростками (*Truitella*); 6) біполярний талом *Rhipidium*; 7) базокоїдний талом *Harpochytrium*; 8) поліцентрічний талом *Polychytrium*; 9) мішкоподібний талом *Lagenidium*; 10) ценоцитний міцелій *Achlya*; 11) бластичний міцелій *Leptomytus*; 12) септований міцелій *Shizophyllum*; 13) псевдоміцелій *Candida*; 14) дріжджовий талом *Saccharomyces*.

## 2.2. 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* (див. розділ 3.3). 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* (рис. 2.4).

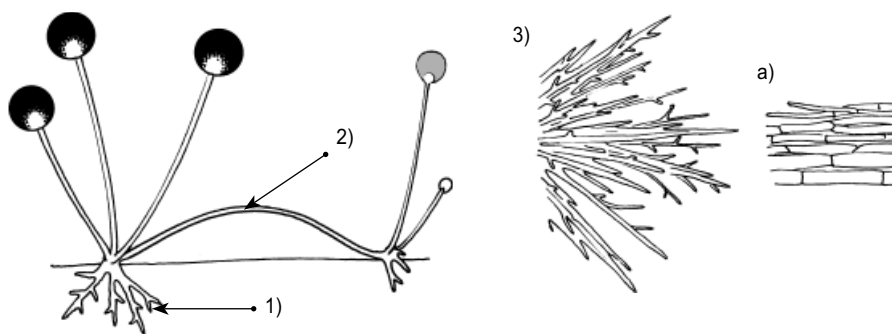


Рис. 2.4. Пристосування до колонізації субстрату.

1) Ризоїди; 2) столони; 3) міцеліальні тяжі: а) продольний зріз.

**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* (рис. 2.5, 2.6), а для паразитів тварин — *перфоровальні «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 (*Erysiphe*, *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 організ-

му-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 (рис. 2.5).

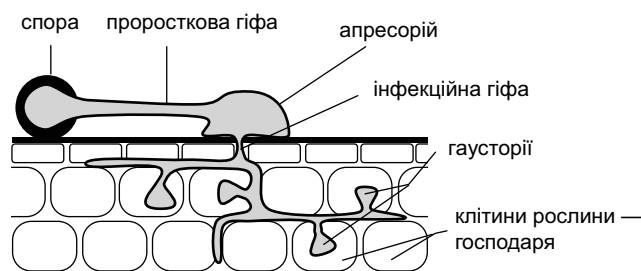


Рис. 2.5. Проникний апарат фітопатогенних грибів.

Існує три морфологічні типи гаусторій — *сферичні*, *лопатеві* та *клубчасті*. *Сферичні* гаусторії мають вигляд округлого або краплеподібного здуття на кінці інфекційної гіфи (*Rusticia*). Гаусторії *лопатевого* типу мають вигляд округлого або овального тіла з кількома пальцеподібними виростами, розташованими поодинокі або пучками (*Erysiphe*). І, нарешті, *клубчасті* гаусторії являють собою масу переплетених виростів верхівки інфекційної гіфи (*Dothideomycetes*). У ліхенізованих грибів утворюються *поверхневі* гаусторії, які не руйнують стінку рослинної клітини, а лише вгинають її всередину. Крім того, ряд фітопатогенних грибів (*Exobasidium*, *Ustilago*) не утворюють справжніх гаусторій і поглинають поживні речовини з клітин рослини за допомогою спеціально організованих *зон взаємодії* (англ. *interaction zones*) на кінцях гіф (рис. 2.6).

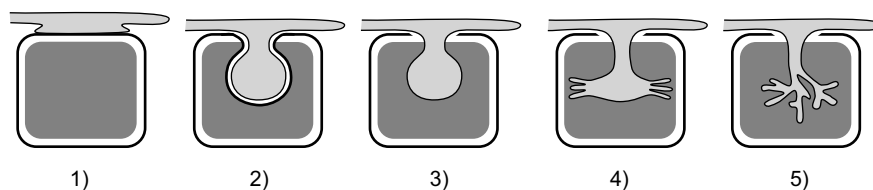


Рис. 2.6. Типи гаусторій: 1) «зона взаємодії»; 2) поверхнева (лишайникова); 3) сферична; 4) лопатева; 5) клубчаста.

*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 «organу» 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 (рис. 2.7).

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

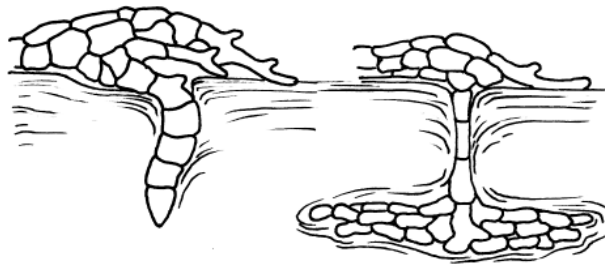


Рис. 2.7. Перфорувальний «орган» зоопатогенних грибів.

#### Пристаосування 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 (рис. 2.8).

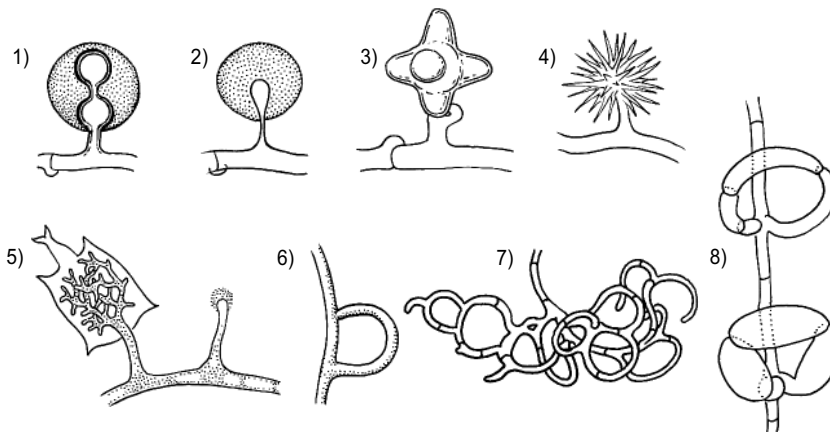


Рис. 2.8. Пристаосування до хижацтва.

1) глеосфекс; 2) токсоциста; 3) дігітоциста; 4) «spine ball»; 5) клейкі гіфи, (до однієї прикріплено коловертку, в яку проростає трофічний міцелій; 6) ловильне кільце; 7) ловильна сіть; 8) ловильна петля в розслабленому і скороченому стані.

**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.

**Глеосфeksi** (англ. *gloeosfexes*) — це специфічний варіант клейких гіф. Вони є термінальними клітинами, що мають форму пісочного годинника й оточені краплею липкого секрету, який фіксує жертву. Глеосфeksi характерні для дереворуйнівних грибів, які поповнюють нестачу азоту, живлячись нематодами — *Hohenbuehelia* (Basidiomycota).

**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 токсостист 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 токсостист.

**Ловильні кільця** утворюються в результаті формування **анастомозів** — бічних містків, що поєднують дві псевдоклітини однієї або двох сусідніх 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 *Monochrosporium*).

У деяких випадках ловильні кільця можуть утворюватися у великій кількості й, зростаючись бічними стінками, формують об'ємні **ловильні цити** (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 потраплянні 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* (рис. 2.9).

*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 запасаювання 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.

У представників *Glomeromycota*, які не утворюють мікоризу (*Geosiphon*), *везикули* є резервуарами для розвитку ендосимбіотичних ціанобактерій *Nostoc*. У деяких мікоризних представників *Glomeromycota* замість *везикул* розвивається «грона» дрібних *ауксиллярних клітин*, які, очевидно, виконують подібну функцію (*Gigaspora*).

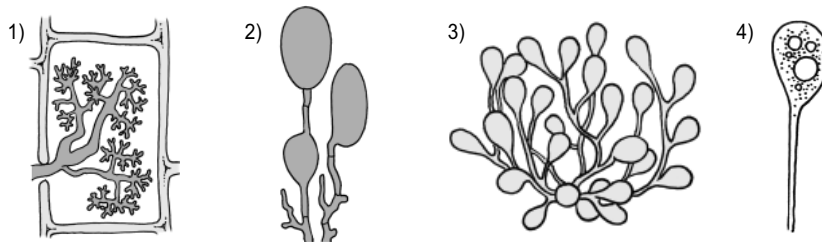


Рис. 2.9. Пристосування до симбіозу.

1) Арбускули; 2) везикули; 3) бромацій, що складається з гонглідіїв; 4) окремих гонглідій

### Пристаосування 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* (рис. 2.10).

*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*).

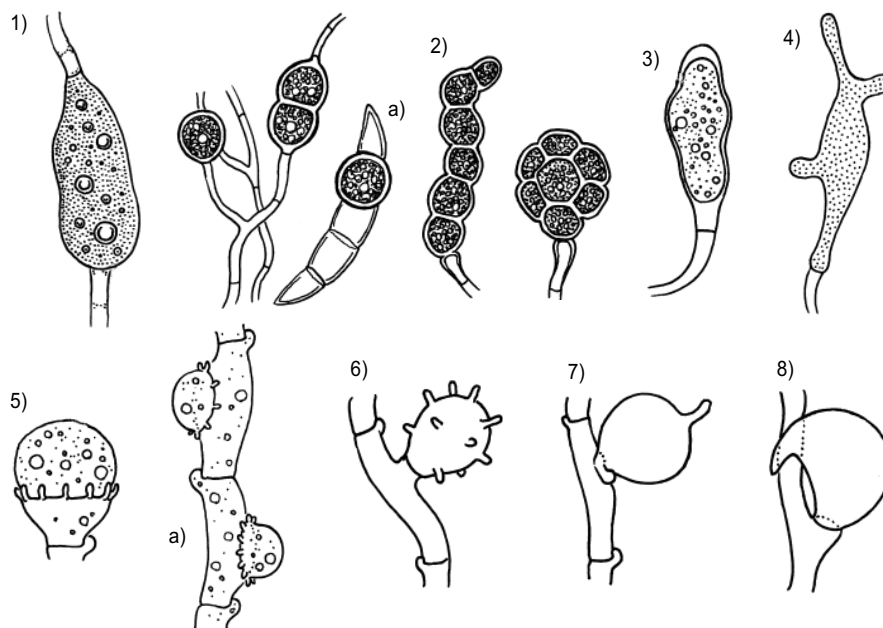


Рис. 2.10. Пристаосування до переживання несприятливих умов.

- 1) гема; 2) хламідоспори: а) всередині конідії; 3) алоциста; 4) тромбоциста;  
5) стефаноциста: а) на міцелії; 6) ехіноциста; 7) малоциста; 8) дрепаноциста.

*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:

— **алоцисти** мають неправильну булавоподібну або овальну форму; спостерігаються на міцелії *Auriscalpium*, *Coprinus*, *Pholiota* (Basidiomycota);

— **тромбоцисти** мають веретеноподібну форму й кілька широких відростків по всій довжині; виявлені на міцелії *Stropharia* (Basidiomycota);

— **стефаноцисти** мають форму сфери, яку оточують численні пальцеподібні відростки (при розгляданні їх у світловий мікроскоп здається, що відростки йдуть не від цисти, а від клітини, яка її несе); утворюються на проросткових гіфах, вегетативному міцелії, ризоморфах та плодових тілах *Crepidotus*, *Huiphoderma*, *Gloeocystidiellum* (Basidiomycota);

— **ехіноцисти** мають форму сфери, уся поверхня якої покрита численними пальцеподібними відростками; спостерігаються у *Huiphoderma* (Basidiomycota);

— **малоцисти** мають форму сфери, на дистальному полюсі якої розташований один пальцеподібний відросток; відомі у *Chaetoporellus* та *Huiphoderma* (Basidiomycota);

— **дрепаноцисти** мають форму сфери, дистальний полюс якої серпоподібно зігнутий і охоплює гіфу, що її несе; спостерігаються у *Chaetoporellus* та *Huiphodontia* (Basidiomycota).

### 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 (рис. 2.11). 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. Анастомози є пристосуванням для обміну генетичною інформацією (див. Розд. 4) й характерні переважно для тих грибів, у яких статевий процес редукований або відбувається вкрай рідко (у аноморфних представників Ascomycota та Basidiomycota).



Рис. 2.11. Анастомози.

Проте, як вже згадувалося вище, анастомози слугують не лише для генетичної рекомбінації. Інколи вони поєднують клітини в межах одного міцелію або навіть однієї гіфи. Наприклад, при формуванні анастомозу між клітинами верхівки та основи гіфи утворюється ловильна петля.

**Пряжки** є своєрідними «само-анастомозами». Це короткі відростки клітин септованого міцелію, які, дугоподібно згинаючись, врастають 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 (рис. 2.12).

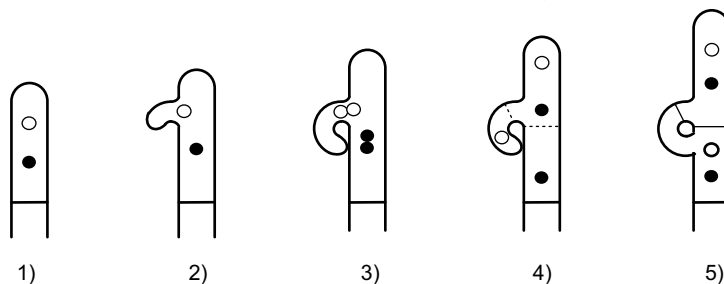


Рис. 2.12. Формування пряжок.

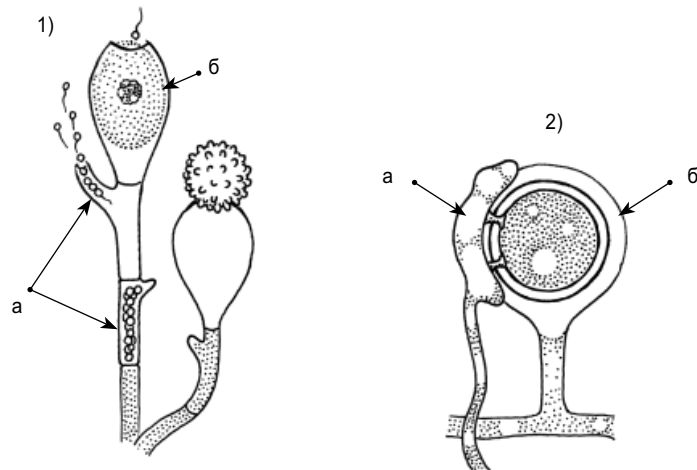
1) Термінальна дикаріотична клітина; 2) утворення відростка; 3) поділ обох ядер і переміщення одного з них у відросток; 4) утворення септ; 5) зріла пряжка.

Оскільки дикаріотичний статус вегетативного міцелію характерний переважно для Basidiomycota, то й пряжки спостерігаються переважно у представників цього відділу. Проте навіть у деяких базидіальних грибів пряжки первинно відсутні (Urediniomycotina та Ustilaginomycotina) або повторно втрачені (*Coniophora*, *Irpex*, *Stereum*).

**Гаметангії** — це спеціалізовані вмістилища, в яких формуються статеві клітини — **гамети**, або, принаймні, гаплоїдні ядра, що далі приймають участь у рекомбінації (рис. 2.13). У грибів з моноцентричним таломом функцію гаметангії 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 гаметангії, як правило, розпадається на окремі фрагменти, які дають початок гаметам. Тимчасом 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.

У тому разі, коли в будові гаметангіїв спостерігається статевий диморфізм, їх умовно поділяють на **чоловічі** та **жіночі**. Чоловічі гаметангії, незалежно від їх будови, у мікології прийнято називати **антеридіями**, жіночі — **оогоніями** (*Chytridiomycota*, *Peronosporomycota*) або **архікарпами** (*Ascomycota*). Чоловічі гамети традиційно називають **сперматозоїдами** (*Chytridiomycota*) або, якщо вони не мають джгутиків — **спермаціями** (*Ascomycota*, *Basidiomycota*), а жіночі — **яйцеклітинами** (*Chytridiomycota*) або **оосферами** (*Peronosporomycota*).

Різноманітність гамет і гаметангіїв у різних групах грибів та грибоподібних протистів вельми велика тому саме її прийнято брати за основу морфологічної класифікації процесів генетичної рекомбінації у грибів (див. Розд. 5 «Генетична рекомбінація»).



**Рис. 2.13.** Гаметангії та гамети грибів.

1) антеридії зі сперматозоїдами (а) та оогоній з яйцеклітиною (б) *Monoblepharis* (*Chytridiomycota*); 2) антеридій (а) та оогоній (б) *Pythium* (*Peronosporomycota*).

### Пристаосування до розповсюдження

Багато живих істот на певній стадії розвитку виробляють *пропагули (діаспори)* — зачаткові стадії розвитку, спеціально пристосовані до розповсюдження. До таких пропaгaтивних структур належить, наприклад, насіння рослин. У всіх без винятку грибів та грибоподібних протистів пропaгули 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 багатопшаровою 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*:

— *мітоспори* — це спори, які утворюються в результаті відособлення фрагментів талому, генетично ідентичних з його вегетативною частиною. Їх ядра утворюються в ході мітотичного поділу звичайних ядер талому.

— *мейоспори* — це спори, які утворюються в результаті відособлення фрагментів талому, що, в свою чергу, утворилися в результаті генетичної рекомбінації. Їх ядра утворюються в ході мейотичного поділу рекомбінантних зиготичних ядер і не ідентичні зі звичайними ядрами батьківського талому (таломів).

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 (рис. 2.14).

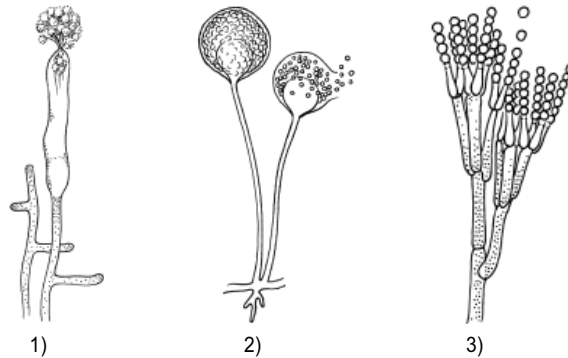
*Спорангіоспори* — це мітоспори, що утворюються *ендогенно*, тобто всередині спеціалізованих ділянок міцелію — *спорангіїв*. У більшості міцеліальних грибів спорангії формуються зі здуття апекса гіфи після його

відокремлення від материнської гіфи септою. У ході спороутворення протопласт спорангій 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**.

Залежно від рухливості, спорангіоспори поділяють на дві групи. **Зооспори** або **планоспори** утворюються у водному середовищі й пересуваються в ньому за допомогою *джгутиків* — одного заднього (*Chytridiomycota*, *Blastocladiomycota*), одного переднього (*Hyphochytriomycota*), двох передніх або бічних (*Peronosporomycota*) чи кількох задніх (*Neocallimastigomycota*). **Апланоспори** утворюються в повітряному середовищі, не мають джгутиків і переносяться потоками повітря (*Zygomycota*). Спорангії, які утворюють зооспори, називають **зооспорангіями**, а ті, що утворюють апланоспори, — **апланоспорангіями**, або власне **спорангіями**.

**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**).

Докладніше про різноманіття мітоспор можна прочитати в розд. 5.1—3.



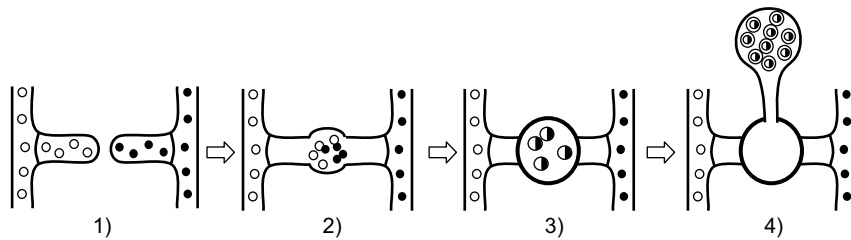
**Рис. 2.14.** Способи утворення мітоспор.

1) Зооспорангій з зооспорами *Monoblepharis* (*Chytridiomycota*); 2) спорангій з апланоспорами *Mucor* (*Zygomycota*); 3) конідієносець з конідіями *Talaromyces* на стадії *Penicillium* (*Ascomycota*).

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** (рис. 2.15) — це мейоспори, що утворюються всередині спеціальних спорангіїв — **зигоспорангіїв**. Останні, на зразок типових апланоспорангіїв (див. вище), мають вигляд пухиреподібного здуття, розміщеного на кінці спорангієносця, й містять кількасот спор. Зигоспорангії

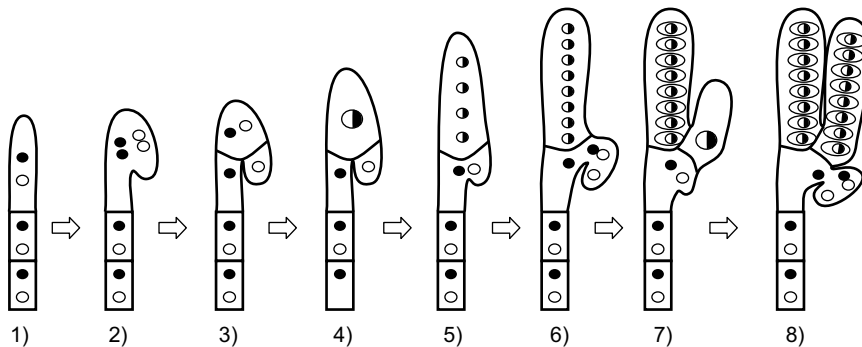
утворюються із зиготичної нерухомої клітини — **зигоспори**, яка, у свою чергу, є результатом злиття двох гаметангіїв. Утворення зигомейоспор є діагностичною ознакою відділу Zygomycota.



**Рис. 2.15.** Утворення зигомейоспор.

1) Гаметангії, що містять гаплідні ядра; 2) злиття гаметангіїв (плазмогамія); 3) каріогамія з утворенням диплоїдного ядра й розвиток нерухомої зигоспори; 4) мейоз, проростання зигоспори з утворенням зигоспорангію з зигомейоспорами.

**Аскоспори** (рис. 2.16) — 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.



**Рис. 2.16.** Утворення аскоспор.

1) Апекс дикариотичної аскогенної гіфи; 2) мітотичне ділення ядер дикаріону; 3) утворення «гачка»; 4) каріогамія з утворенням диплоїдного ядра; 5) мейоз із утворенням чотирьох рекомбінантних ядер; 6) мітоз рекомбінантних ядер та утворення 8-ми ядер аскоспор, утворення другого «гачка»; 7) відособлення цитоплазми навколо ядер аскоспор з утворенням зрілого аска, каріогамія в другому «гачку»; 8) утворення другого аска й третього «гачка».



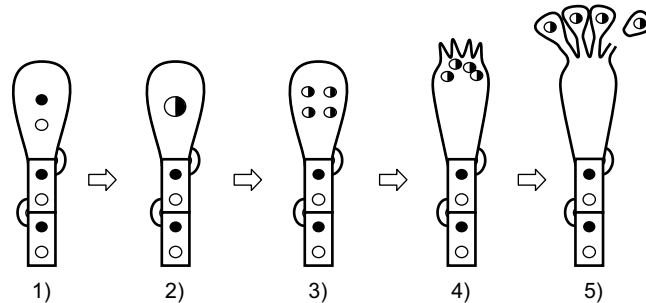


Рис. 2.17. Утворення базидіоспор.

1) Апекс дикаріотичної гіфи; 2) каріогамія з утворенням диплоїдного ядра; 3) мейоз із утворенням чотирьох рекомбінантних ядер; 4) міграція ядер до апекса клітини й утворення стеригм; 5) утворення й відділення базидіоспор.

**Базидіоспори** (рис. 2.17) — 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. Нерухому спочиваючу зиготу у таких грибів називають **пробазидією**, а у разі її здатності до розповсюдження — **теліоспорою**. Утворення базидіоспор є діагностичною ознакою відділу Basidiomycota.

Докладніше про різноманітність мейоспор можна прочитати в розд. 7.

### 2.3. Тканини й органи грибів

Міцелій формально є однією-єдиною клітиною, а в 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 міцеліальні 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. Докладніше про різноманітність плектенхім читайте в розд. 4.

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.

### Вегетативні органи

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. Найбільш різноманітні вегетативні органи мають *ліхенізовані* представники відділу Ascomycota — лишайники.

### Органи прикріплення й мінерального живлення

Органи прикріплення й 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*, *цилії*, *псевдогомфи* та *гаптери* (рис. 2.18).

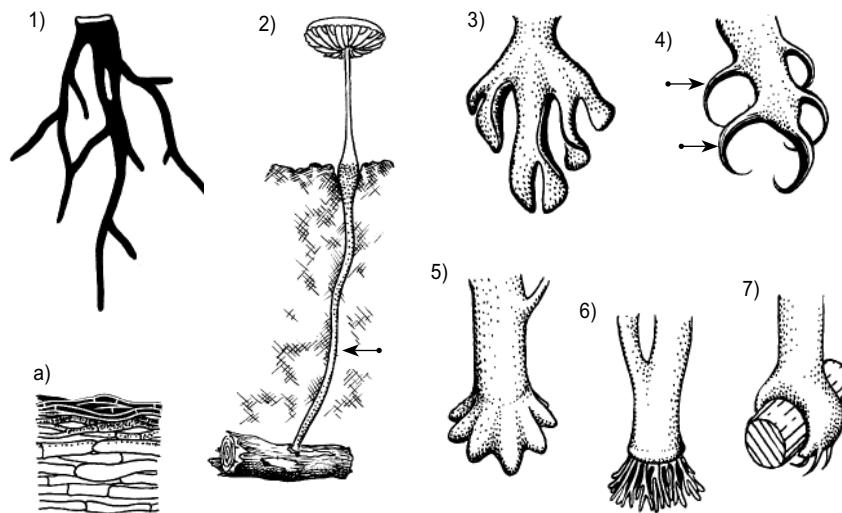


Рис. 2.18. Органи прикріплення й мінерального живлення.

1) Ризоморфа (а) продольний зріз); 2) псевдориза; 3) ризина; 4) цилії; 5) гомф; 6) псевдогомф; 7) гаптера.

**Ризоморфи** — це органи грибів, які функціонально й анатомічно нагадують коріння вищих рослин. За походженням вони є результатом еволюції міцеліальних тяжів і відрізняються від останніх диференціацією на провідні, механічні й покривні плектенхіми. Зазвичай покривна плектенхіма ризоморф містить коричневий пігмент меланін, а механічна тканина надає їм міцності. Ризоморфи зустрічаються у сапротрофних та паразитичних представників Basidiomycota (*Armillaria*, *Coprinus*).

**Псевдоризи** — це коренеподібні органи, які розвиваються в основі плодових тіл деяких базидіальних грибів (*Xerula*, *Strobilurus*). Їх завдання — зв'язувати ростуче плодове тіло зі строго локалізованим живильним субстратом: коренем рослини, похованою деревиною, шишкою тощо. На відміну від ризоморфів, псевдоризи не розгалужуються.

**Ризини** — це органи прикріплення й мінерального живлення. Вони є випинами нижньої поверхні талому, містять покривну й серцевинну плектенхіму й мають різну форму — гронаподібну, лопатеву, деревоподібну. Ризини найбільш характерні для деяких ліхенізованих представників Ascomycota (*Parmelia*). Іноді ризини можуть формуватися на нижній поверхні плодового тіла (*Rhizina*) або на бічній поверхні талому. В останньому випадку їх називають *циліями* (*Anartychia*).

**Гомфи** — це органи прикріплення й мінерального живлення, схожі за будовою з ризинами, але розташовані поодинокі, в основі талому. Типовий гомф має вигляд присоски з нерівними лопатевими краями, зануреними в субстрат. Цей орган характерний для деяких ліхенізованих представників Ascomycota (*Girophora*).

Іноді в надсубстратній частині талому утворюються гомфоподібні структури, які слугують для прикріплення до різних опор — стебел рослин, таломів інших лишайників. Ці структури називають *гантерами*; вони мають вигляд присосок або лопатей, що охоплюють опору (*Cladonia*).

**Псевдогомфи** — це органи ліхенізованих грибів, які функціонально близькі до гомфів, але відрізняються від останніх відсутністю корової плектенхіми. При утворенні псевдогомфа в субстрат входять тільки серцевинні гіфи; тим часом корова тканина зупиняється біля поверхні й у субстрат не проростає. Псевдогомф характерний для ліхенізованих представників Ascomycota (*Usnea*).

### Органи фотосинтезу

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.

**Філокладії** (рис. 2.19, 1) — це дрібні листкоподібні відростки талому ліхенізованих представників Ascomycota (*Cladonia*), що слугують для збільшення фотосинтезуючої поверхні. Талом, який утворює філокладії, є морфологічно подібним до листкостеблового талому судинних рослин.

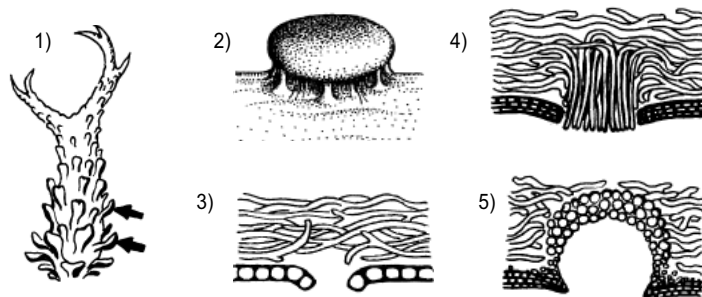


Рис. 2.19. Органи фотосинтезу, азотфіксації та газообміну.  
1) Філокладії; 2) цефалодій; 3) перфорація; 4) макула; 5) цифела.

### Органи азотофіксації

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*.

**Цефалодії** (рис. 2.19, 2) — це округлі або злегка розгалужені вирости лишайникового талому, іноді трохи підняті над його поверхнею й оточені власною корою плектенхімою. Серед серцевинних гіф цефалодію залягають клітини симбіотичних ціанобактерій. Цефалодії відомі у небагатьох лишайників, наприклад у *Peltigera apthosa*.

### Органи газообміну

Органи газообміну — це специфічні структури ліхенізованих грибів, що забезпечують газообмін (надходження  $\text{CO}_2$  й виведення  $\text{O}_2$ ), необхідний при фотосинтезі водоростей-симбіонтів (рис. 2.19, 3—5).

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

**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 (рис. 2.20).

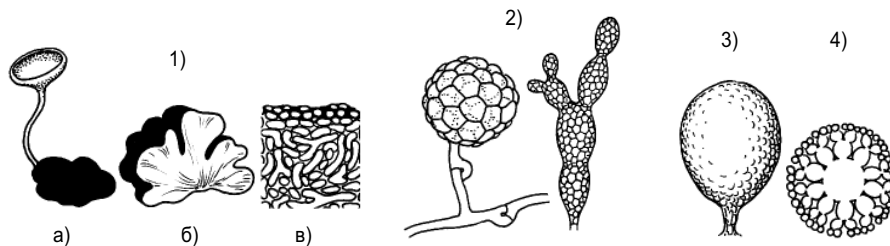
**Склероції** — це органи, які являють собою щільні бульбоподібні сплетіння гіф, різноманітні за формою та розміром. Склероції складаються з покривної та серцевинної плектенхім. Покриви склероціїв часто сильно меланізовані. Переживши несприятливі умови, склероції можуть проростати вегетативним міцелієм 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*).



**Рис. 2.20.** Органи переживання несприятливих умов.

1) склероціїв: а) проростаючий апотецієм, б) у розрізі, в) мікроскопічна структура; 2) бульбіли; 3) термітосфера; 4) гіфелій.

### Репродуктивні органи

Репродуктивні органи — це органи, що забезпечують процеси розмноження (рис. 2.21). 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 (див. розд. 2.2). 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 (див. нижче).

**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 шапінковим грибам (*Muscena*). Вони являють собою зменшені та видозмінені плодові тіла (див. нижче), верхня частина (шапінка) 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*) конідієносців, часто мають спеціальні покриви. Ці органи широко розповсюджені серед представників Ascomycota та Basidiomycota.

Виокремлюють сім основних типів конідіом — *синнеми*, *спородохії*, *ацервули*, *кпули*, *пикнотирії*, *пикніди* та *псевдопикніди*. Вони докладно охарактеризовані в розд. 5.4.

**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*, *аспокарпи* та *базидіокарпи*.

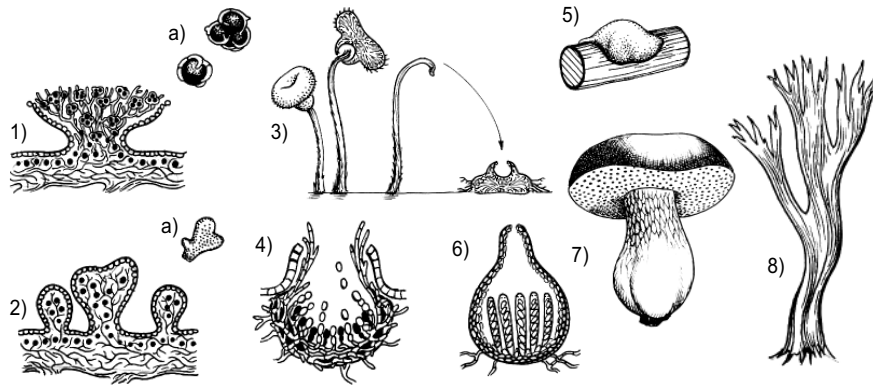


Рис. 2.21. Репродуктивні органи грибів.

1) Сораль: а) окремі соредії; 2) ізидії: а) після відокремлення; 3) стильбоїд, його вивільнення і проростання; 4) конідіома; 5) зигокарп; 6) аскокарп; 7) базидіокарп; 8) строма.

**Зигокарпи** — це плодові тіла, в яких утворюються *зигоспороангії*. Вони мають подушкоподібну форму та характерні лише для видів відділу *Zygomycota* з порядку *Endogonales*. Окрім зигоспороангіїв, зигокарпи часто містять хламідоспори й апланоспороангії, тобто суміщають функції статевого й нестатевого розмноження, а також переживання несприятливих умов.

**Аскокарпи (аскоми)** — це плодові тіла, в яких утворюються *аски* з *аскоспорами*. Вони характерні для більшості представників відділу *Ascomycota*, за винятком примітивних паразитичних та дріжджових форм. Зараз прийнято виділяти більше десяти типів аском. Вони докладно охарактеризовані в розд. 7.2.

**Базидіокарпи (базидіоми)** — це плодові тіла, в яких утворюються *базидії* з *базидіоспорами*. Вони характерні для переважної більшості видів *Basidiomycota*, за винятком примітивних паразитичних та дріжджових форм. Базидіоми є найвідомішими органами грибів — насамперед тому, що саме їх люди споживають і називають «грибами» в кулінарному сенсі цього слова. Будова й різноманітність базидіом докладно охарактеризовані в розд. 7.4.

**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 (див. мал. 5.22). Вони можуть функціонувати впродовж усього теплого сезону, а іноді й кілька років. Ці органи притаманні багатьом видам відділу *Ascomycota* (*Diatrype*, *Hypoxylon*, *Nectria*, *Xylaria*).

## 2.4. Життєвий цикл грибів

Переважає більшість грибів має складний життєвий цикл, що включає зміну стадій розвитку, які здійснюють нестатеве та статеве розмноження. Нестатева стадія, **анаморфа**, утворює структури *нестатевого розмноження* (спорангіїспори, конідії), а статеве, **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 відрізнитися або не відрізнитися 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 (шарпинкові гриби *Agaricus*, *Boletus*, *Russula*). Ці гриби, як правило, характеризуються високим рівнем розвитку мейотичних спороношень та утворюють складні плодові тіла.

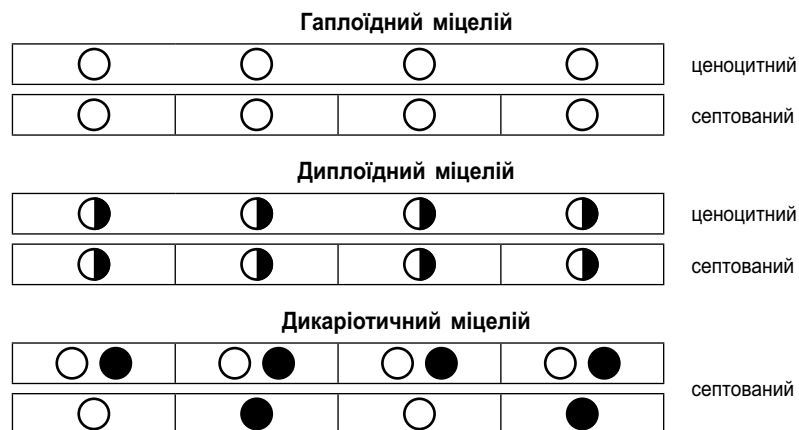


Рис. 2.22. Каріологічні стани міцелію.

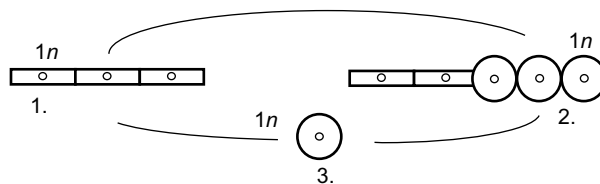


У життєвому циклі грибів можуть чергуватися три каріологічних стани (рис. 2.22):

- *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-різноманітних ядер.

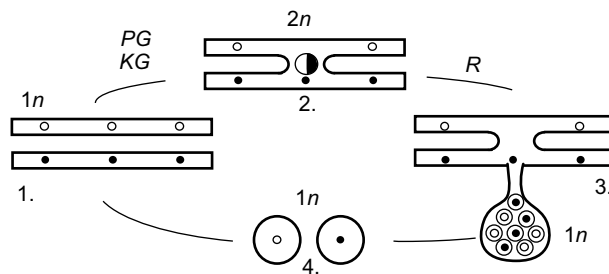
«Чоловіче» та «жіноче» ядра, які формують дикаріон, завжди розміщуються поруч, а їх поділ синхронізований. Дикаріотичний стан широко розповсюджений лише у грибів, а іншим групам живих організмів не притаманний.

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*.



**Рис. 2.23.** Нестатевий цикл.

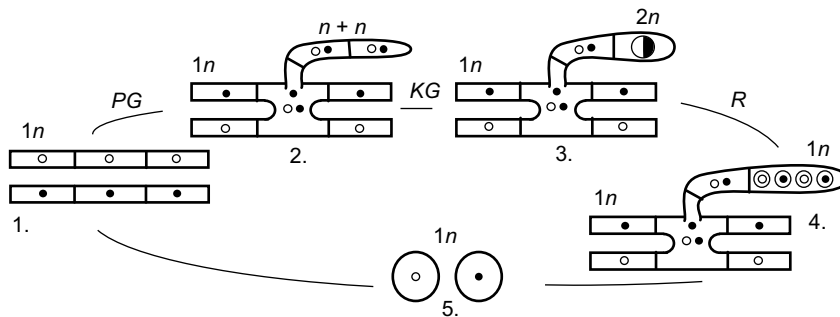
$1n$  — гаплофаза; 1) гаплоїдний міцелій; 2) утворення спор шляхом мітотичного поділу ядер; 3) гаплоїдна спора, яка дає початок новому міцелію.



**Рис. 2.24.** Гаплоїдний цикл.

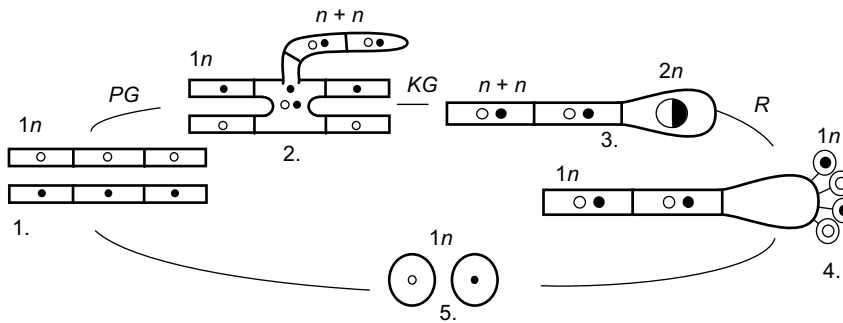
$1n$  — гаплофаза;  $2n$  — диплофаза. *PG* — плазмогамія (злиття клітин); *KG* — каріогамія (злиття ядер); *R* — редукційний поділ ядра (мейоз); 1) гаплоїдний міцелій (два генетично-різноманітних типи); 2) статевий процес з утворенням диплоїдного зиготичного ядра; 3) мейоз диплоїдного ядра; 4) гаплоїдні мейоспори, які дають початок новому гаплоїдному міцелію.

*Нестатевий цикл* характерний для аноморфних грибів, які втратили в життєвому циклі статеву стадію. У їх життєвому циклі відсутній мейоз, а генетична рекомбінація відбувається при парасексуальному процесі (див. Розд. 6). Ймовірно, цей же тип циклу характерний для *Neocallymastigomycota* та для *Glomeromycota*, в яких до теперішнього часу не виявлений статевий процес (рис. 2.23).



**Рис. 2.25.** Гаплоїдний цикл з обмеженим дикаріоном.

$1n$  — гаплофаза;  $n + n$  — дикаріофаза;  $2n$  — диплофаза. *PG* — плазмोगамія (злиття клітин); *KG* — каріогамія (злиття ядер); *R* — редукційний поділ ядра (мейоз); 1) гаплоїдний міцелій (два генетично-різнокісні типи); 2) статевий процес з утворенням дикаріотичного міцелію (аскогенних гіф); 3) утворення диплоїдного зиготичного ядра; 4) мейоз диплоїдного ядра й утворення аска; 5) гаплоїдні мейоспори (аскоспори), які дають початок новому гаплоїдному міцелію.



**Рис. 2.26.** Гапло-дикаріотичний цикл.

$1n$  — гаплофаза;  $n + n$  — дикаріофаза;  $2n$  — диплофаза. *PG* — плазмोगамія (злиття клітин); *KG* — каріогамія (злиття ядер); *R* — редукційний поділ ядра (мейоз); 1) гаплоїдний міцелій (два генетично-різнокісні типи); 2) статевий процес з утворенням дикаріотичного міцелію (основна фаза життєвого циклу); 3) утворення диплоїдного зиготичного ядра; 4) мейоз диплоїдного ядра й утворення базидії; 5) гаплоїдні мейоспори (базидіоспори), які дають початок новому гаплоїдному міцелію.

**Гаплоїдний (гаплофазний) цикл** зустрічається у представників Chytridiomycota та Zygomycota, які мають гаплоїдне вегетативне тіло. Гамети, плазмодії (Chytridiomycota) або відростки «чоловічого» й «жіночого» міцелію (Zygomycota) копулюють з утворенням диплоїдної нерухомої спори. Ядро цієї спори ділиться мейозом і дає початок спорангію з гаплоїдними спорами (рис. 2.24).

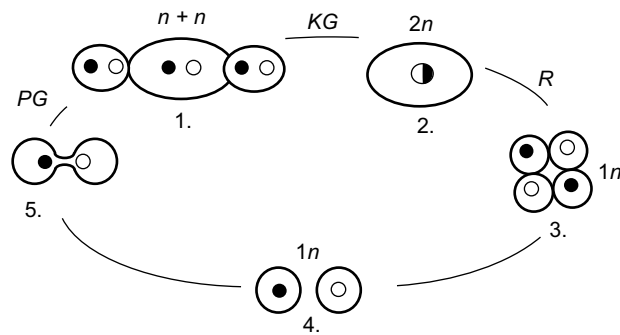


Рис. 2.27. Дикаріотичний цикл.

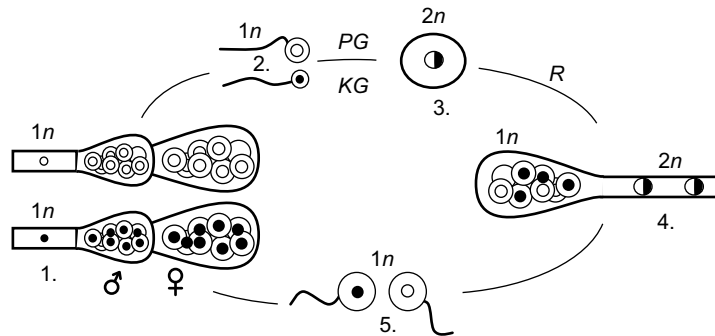
$1n$  — гаплофаза;  $n+n$  — дикаріофаза;  $2n$  — диплофаза. *PG* — плазмогамія (злиття клітин); *KG* — каріогамія (злиття ядер); *R* — редукційний поділ ядра (мейоз); 1) дикаріотичний талом; 2) утворення диплоїдного зиготичного ядра; 3) мейоз диплоїдного ядра; 4) гаплоїдні мейоспори/гамети; 5) копуляція мейоспор з утворенням нового дикаріотичного талому.

**Гаплоїдний цикл з обмеженим дикаріоном** представлений у більшості Ascomycota (*Emericella*, *Neurospora*, *Ascobolus* тощо). Цей цикл характеризується тривалою гаплоїдною фазою, яка формує вегетативний міцелій та основу плодових тіл, і обмеженою в часі дикаріотичною фазою, представленою аскогенними гіфами (рис. 2.25) (див. розділ. 7).

**Гапло-дикаріотичний (гаплофазно-дикаріофазний) цикл** характерний для більшості представників Basidiomycota, зокрема гімено- й гастероміцетів, а також іржастих грибів. У цьому життєвому циклі відбувається чергування тривалих гаплоїдної та дикаріотичної стадій, причому остання формує плодові тіла (рис. 2.26).

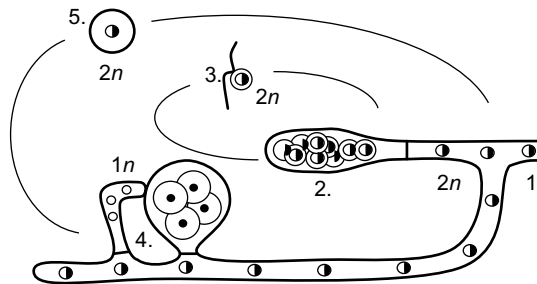
**Дикаріотичний (дикаріофазний) життєвий цикл** притаманний базидіальним дріжджам (підвідділ Ustilagomycotina) та характеризується переважанням стадії дикаріону. Гаплофаза при цьому представлена лише базидіоспорами, а диплофаза — зиготичним ядром (рис. 2.27).

**Гапло-диплоїдний (гапло-диплофазний) життєвий цикл** характерний для грибів, у яких, на зразок вищих рослин, спостерігається чергування двох поколінь: спорофіта та гаметофіта. Цей тип життєвого циклу дуже рідкісний серед грибів і спостерігається лише у Blastocladiomycota (рис. 2.28).



**Рис. 2.28.** Гапло-диплоїдний цикл.

$1n$  — гаплофаза;  $n + n$  — дикаріофаза;  $2n$  — диплофаза. *PG* — плазмोगамія (злиття клітин); *KG* — каріогамія (злиття ядер); *R* — редукційний поділ ядра (мейоз); 1) гаплоїдний міцелій (два генетично-якісні типи) з гаметагніями; 2) копуляція гамет; 3) утворення диплоїдного зиготичного ядра; 4) диплоїдний міцелій, який утворився із зиготичного ядра і який формує спорангії; 5) гаплоїдні зооспори, які дають початок новому гаплоїдному міцелію.



**Рис. 2.29.** Диплоїдний цикл.

$1n$  — гаплофаза;  $n + n$  — дикаріофаза;  $2n$  — диплофаза. *PG* — плазмोगамія (злиття клітин); *KG* — каріогамія (злиття ядер); *R* — редукційний поділ ядра (мейоз); 1) диплоїдний міцелій; 2) утворення спорангії; 3) диплоїдні зооспори, які дають початок новому диплоїдному міцелію; 4) утворення гаметагніїв та мейоз диплоїдних ядер у них, формування гаплоїдних гамет; 5) зиготичне ядро, яке дає початок новому диплоїдному міцелію.

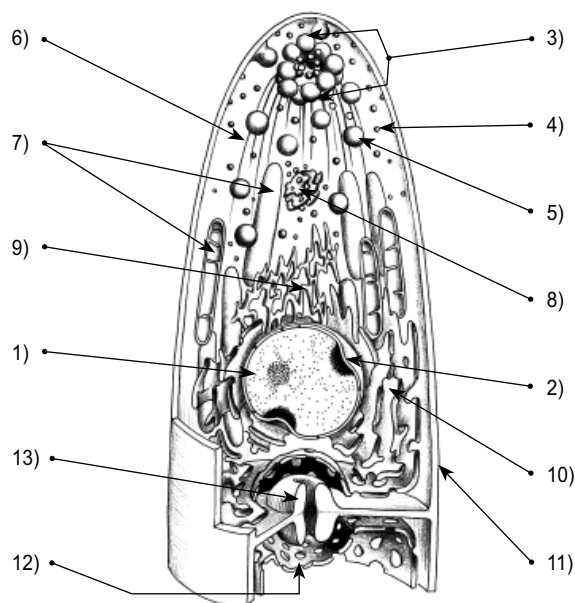
**Диплоїдний (диплофазний) життєвий цикл** характерний для диплоїдних дріжджів з відділу *Ascomycota* (*Sachromycoetes*), а також для вищих представників *Peronosporomycota* (*Saprolegnia*). Для цього циклу характерний розвиток диплоїдного вегетативного тіла, який утворює диплоїдні спори. Гаплофаза при цьому представлена лише гаметами або ядрами гаметагніїв (рис. 2.29).

## РОЗДІЛ 3

### Цитологія грибів

Гриби є збірною поліфілетичною групою організмів і характеризуються значною різноманітністю варіантів внутрішньої будови клітини. Таким чином, поширений у навчальній літературі архетип «будови грибною клітини» фактично не існує. Багато груп грибів та грибоподібних протистів мають специфічні, тільки їм притаманні органели. Унаслідок цього ультраструктура клітини дозволяє досить легко віднести досліджуваний вид гриба до тієї чи іншої філогенетичної групи.

Основними структурними компонентами клітини грибів є *цитоплазма*, оточена зовні *цитоплазматичною мембраною*, *ядро* (або ядра), *асоційовані з ядром органели*, *цитоскелет*, *ендоплазматична сітка та її похідні*, *апарат Гольджі*, *мітохондрії* (іноді вони сильно редуковані), *вакуолі*, *секреторні пухирці*, *рибосоми*, а також різні *включення*: ліпідні краплі, глікогенові гранули тощо (рис. 3.1). Зовні грибною клітиною зазвичай покрита клітинною стінкою або лусочками, проте на деяких етапах життєвого циклу гриби можуть мати голий протопласт.



**Рис. 3.1.** Апікальна клітина міцелію Basidiomycota.

1) ядро; 2) полярне тільце; 3) апікальний тільце; 4) мікровезікули (хітосоми); 5) макровезікули; 6) мікротрубочки; 7) мітохондрії; 8) комплекс Гольджі; 9) гладенький ендоплазматичний ретикулум; 10) шорсткий ендоплазматичний ретикулум; 11) клітинна стінка; 12) парентосома; 13) доліпора

### 3.1. 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 + білки-гістони). Різноманітність типів ядерного апарату у грибів визначається, насамперед, кількістю та плоідністю ядер у тих чи інших структурах, кількістю й морфологією ядерець, а також особливостями проходження мітозу.

#### **Кількість ядер та плоідність**

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 «своєї» 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, *дикаріоном* називають асоціацію «чоловічого» й «жіночого» гаплоїдних ядер, які переміщуються й діляться синхронно, але при цьому не втрачають своєї індивідуальності. Переважна 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*).

#### **Ядерця**

Ядра різних груп грибів містять одне або кілька ядерець. 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 грибе ядерце може поводитися по-різному. У першому випадку (*Labyrinthulomycota*, *Hyphochytriomycota*) 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 поділу має асиметричний характер і нагадує букву V.

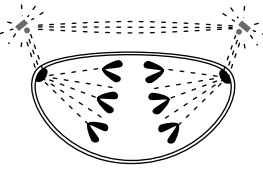
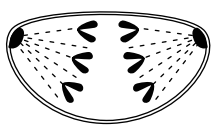
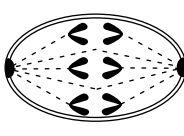
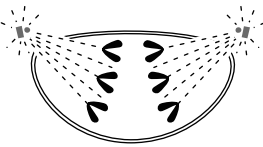
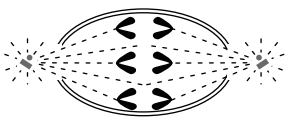
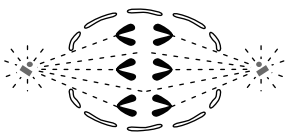
		Плевромітоз	Ортомітоз
Закритий	Позаядерний		—
	Внутрішньо-ядерний		
Напіввідкритий			
Відкритий		—	

Рис. 3.2. Класифікація типів мітозу (за Райковим, 1994)

Згідно із класифікацією А. Голланда (1972 р.) у модифікації І. Б. Райкова (1994 р.), різні поєднання вказаних ознак дозволяють виокремити 6 категорій мітозу (рис. 3.2).

Різні групи грибів характеризуються різними типами мітозу. На відміну від вищих рослин і багатоклітинних тварин, у грибів і грибоподібних протистів переважає плевромітоз. У *Peronosporomycota*, *Zygomycota*

та Ascomycota він закритий; у Labyrinthulomycota, NuPhochytriomycota, Chytridiomycota та більшості Basidiomycota — напіввідкритий, а відкритий плевромітоз у грибів зустрічається лише у деяких представників Basidiomycota.

### Особливості організації генома у грибі

За своїм розміром геном грибів посідає проміжне місце між геномом прокаріотів та геномом більшості еукаріотів. Він у 2,5—10 разів більший, ніж у бактерій, але у 200—300 разів менший, ніж у тварин. Ядро грибів містить від 3—40 хромосом, 13—40 (зрідка до 90) мільйонів нуклеотидних пар і 6—13 тисяч генів.

Таблиця 3.1. Розмір генома у різних груп організмів.

Назва організму	Розмір генома, нуклеотидних пар
<i>Escherichia coli</i> (кишкова паличка)	4,6 млн
<i>Saccharomyces cerevisiae</i> (пекарські дріжджі)	13 млн
<i>Arabidopsis thaliana</i> (рослина арабідопсис)	120 млн
<i>Drosophila melanogaster</i> (муха дрозофіла)	170 млн
<i>Homo sapiens</i> (людина розумна)	3400 млн

Важливою особливістю грибного генома є те, що поряд з основними хромосомами, обов'язковими для нормального існування клітини, в ньому можуть бути присутніми додаткові *B-хромосоми*. Число додаткових хромосом може варіювати навіть у межах одного виду.

Велика кількість хромосом, виявлена у деяких видів грибів, не є свідченням їх генетичної складності. Наприклад, пекарські дріжджі в гаплоїдному стані мають 15 хромосом, але кожна з них у п'ять разів менша від «хромосоми» кишкової палички й лише в 4 рази більша від ДНК бактеріофага T2.

У зв'язку з невеликими розмірами генома гриби іноді помилково відносять до *мезокаріотів*. Термін «мезокаріоти» був запропонований Дж. Доджем у 1965 р. після ґрунтового дослідження геному панцирних джугутиконосців (*Dinoflagellata*). Автор терміна вважав, що мезокаріоти — це група організмів, що за організацією ядерного апарату посідають проміжне місце між про- та еукаріотами. Типові мезокаріоти характеризуються значною кількістю ДНК (число хромосом може досягати кількох сотень), наявністю одношарової ядерної мембрани, не пов'язаної з ЕПР (ЕПР перебуває в зачатковому стані); відсутністю центромер у хромосом; постійністю процесу реплікації ДНК, відсутністю гістонів, наявністю великої кількості повторюваних послідовностей ДНК, присутністю в складі ДНК рідкісної основи гідроксиметилурацила, а також незвичайною структурою РНК-полімерази. Сьогодні термін «мезокаріоти» принципово застарілий, а *Dinoflagellata*



розглядаються як прогресивна група, аж ніяк не проміжна між про- та еукаріотами. Проте навіть формальне об'єднання грибів з панцирними джгутиконосцями в складі однієї групи мезокаріотів є необґрунтованим, оскільки за всіма названими вище параметрами гриби кардинально відрізняються від представників Dinoflagellata.

Проте розмір грибного генома сам по собі є дивним явищем, оскільки справжні гриби є «близькими родичами» вищих тварин, геном яких більш «об'ємний» за всіма показниками. Пояснення цього парадокса стало можливим тоді, коли з'ясувалося, що найбільш древні справжні гриби (Chytridiomycota) порівняно з примітивними міцеліальними грибами (Zygomycota) мають значно більший геном та значно більші ядра. У свою чергу, геном у багатьох зигомікозових грибів значно більший, ніж у високоорганізованих міцеліальних грибів (Ascomycota, Basidiomycota). З іншого боку, відомо, що однією з основних причин великого розміру еукаріотичних геномів є наявність у них повторюваних послідовностей ДНК. Наприклад, у геномі корови 45 % приходиться на повтори, а у пшениці — 75 %.

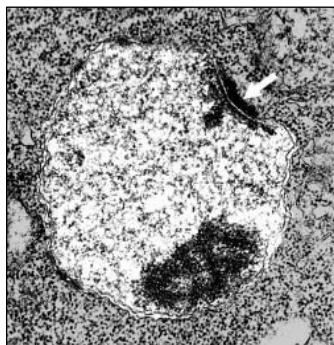
На підставі цих даних було доведено, що зменшення розмірів ядра у високорозвинутих грибів пов'язане не зі спрощенням їх генома, а зі зменшенням кількості повторюваних генів. Частка повторюваних послідовностей у геномі аско- та базидіомікозових грибів дуже низька й складає всього 3—18 %.

Відмова від повторів стала можливою для грибів у зв'язку з їх переходом до багатоядерності. Численність ядер у межах одного талому забезпечує грибам захист від мутацій та багаторазове посилення активності окремих генів. Таким чином, малий розмір ядер у високоорганізованих грибів жодним чином не свідчить про їх еволюційну відсталість і є оптимальним способом організації генома при міцеліальній будові талому.

Більш того, така організація генома має цілу низку додаткових переваг. Зокрема, невеликі ядра рухоміші, а їх поділ проходить значно простіше.

#### **Органели, асоційовані з ядром**

За організацію ниток веретена поділу та розходження хромосом у грибів відповідають *асоційовані з ядром органели* (англ. *nuclear associated organelles, NAO*). Виокремлюють два типи асоційованих з ядром органел: широко розповсюджені у еукаріотів *центріолі* й досить рідкісні, але характерні для більшості грибів *полярні тільця веретена* (англ. *spindle pole bodies, SPB*) — фібрилярні комплекси, прикріплені безпосередньо до ядерної мембрани (рис. 3.3). 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. При центричному поділі розходження хромосом займає 5—6 хвилин, а при ацентричному — вона сягає 1—2 годин.



**Рис. 3.3.** Полярне тільце (вказане стрілкою) (за Hamlyn, 1999).

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*).

### 3.2. 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 *трубчасті* (рис. 3.4).



**Рис. 3.4.** Мітохондрія з пластинчастими кристами (за Stajich, 2007).

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. У 2002 р. К. П. Віварес виявив мітосоми у паразитичних грибів з відділу Microsporidomycota.

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.

Подібно до мітохондрій гідрогеносоми мають подвійні мембрани, причому внутрішня мембрана формує складки, що нагадують кристи. При цьому в гідрогеносомах, як і в мітосомах, сильно редукований або повністю втрачений власний геном. Характерною ознакою гідрогеносом є здатність утворювати молекулярний водень ( $H_2$ ) у ході трансформації пірувату в ацетил-КоА (рис. 3.5). Це й стало причиною їх назви.

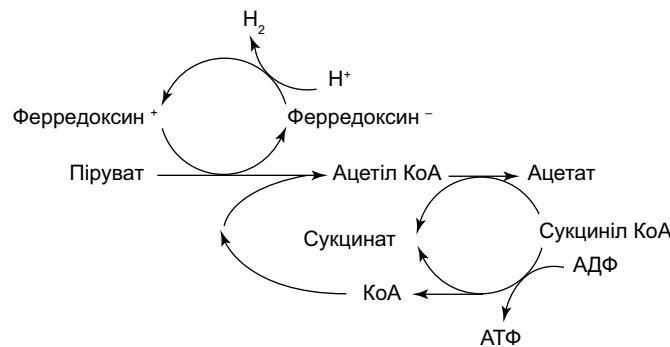


Рис. 3.5. Спрощена схема процесів дихання в гідрогеносомах

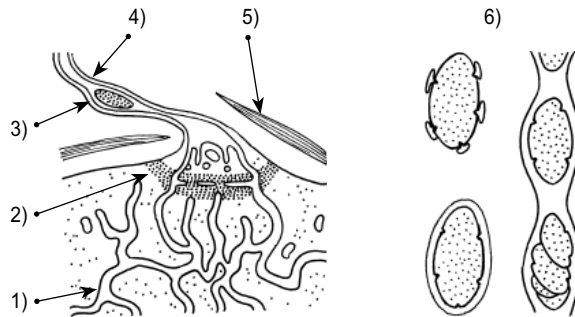
### Рудиментарні пластиди

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 (Nephochytriomycota, Peronosporomycota). Їх предки, близькі до різнодзгугтикових 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 сплоснених 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* (див. рис. 3.1). ЕПР бере активну участь у метаболізмі і в транспортуванні речовин.

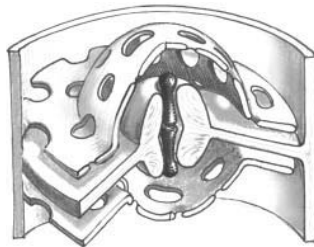
Клітини деяких грибів здатні формувати різні видозміни ендоплазматичного ретикулуму: *ботросоми*, *парентосоми*, *руммосоми* та *симплексосоми*.



**Рис. 3.6.** Ботросома та ектоплазматична сітка.

1) ЕПР; 2) ботросома; 3) внутрішня мембрана ектоплазматичної сітки; 4) зовнішня мембрана ектоплазматичної сітки; 5) лусочки; 6) клітини *Labyrinthula* (*Labyrinthulomycota*) на різних стадіях розвитку ектоплазматичної сітки.

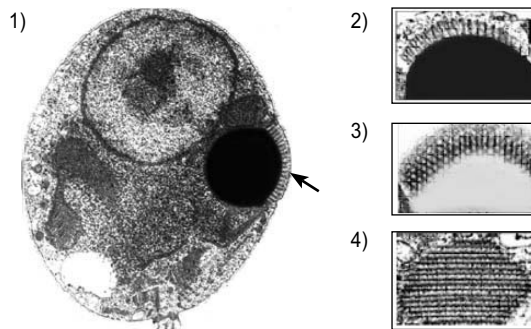
*Ботросоми* (*сагеногенетосоми*) — це специфічні електронно-щільні утворення грибів з відділу *Labyrinthulomycota*. Своєю дистальною частиною ботросоми пов'язані з ЕПР, а проксимальною — із плазмалею. Ботросоми виконують дві функції: утворення позаклітинної *ектоплазматичної сітки*, а також секрецію слизу в ектоплазму. *Ектоплазматична сітка* є позаклітинним продовженням ЕПР і плазмалеми. Основна функція цієї структури — поглинання поживних речовин та транспортування їх усередину клітини (рис. 3.6).



**Рис. 3.7.** Парентосома

**Парентосоми**, або *шапочки септальних пор* (англ. *septal pore caps*, *SPC*), формуються в гіфах високоорганізованих Basidiomycota (рис. 3.7). Вони є мембранними утвореннями, які з двох боків оточують септи у вигляді ковпачків,— суцільних, перфорованих, зібраних із пухирців або «сплєтених» з тонких трубочок. Основна функція парентосом — забезпечення транспортування речовин між компартментами гіф (див. докладніше в розділі 3.7).

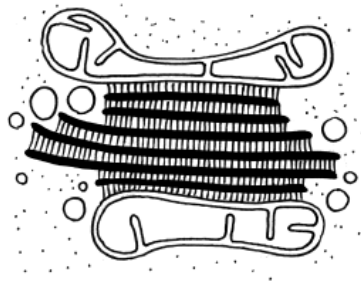
**Румпосоми** є характерними стільникоподібними видозмінами цистерн ЕПР, які зустрічаються в зооспорах деяких Chytridiomycota, як правило охоплюючи велику ліпідну глобулу, що має в собі запас поживних речовин зооспори (рис. 3.8). Функція цих органел ще й досі не з'ясована. Ймовірно вони сприяють швидкому розщепленню компонентів ліпідної краплі за для синтезу молекул АТФ і забезпечення рухомості зооспор.



**Рис. 3.8.** Румпосома (за Вагг, 2001).

1) розміщення в клітині (вказана стрілкою); 2, 3) вигляд в оптичному перетині; 4) вигляд згори. Сферичне чорне тіло — ліпосома.

**Симплексосоми**, або *мікролусочки* (рис. 3.9) — це своєрідні внутрішнь-оклітинні комплекси, що являють собою стопки поперечно-посмугованих цистерн ЕПР, розташованих, як правило, між двома мітохондріями. Вони виявлені тільки у представників порядків Atractiellales та Septobasidiales (відділ Basidiomycota). Функції симплексосом ще й досі не з'ясовані.



**Рис. 3.9.** Симплексосома між двома мітохондріями

### Апарат Гольджі

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 (рис. 3.10). У міцеліальних грибів скупчення диктіосом найбільш виражені на верхівках гіф, що активно розвиваються, у молодих асках та базидіях, а також у спорах.

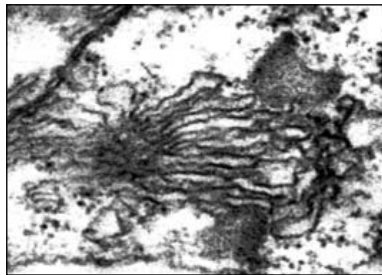


Рис. 3.10. Апарат Гольджі в гіфах базидіомікотового гриба *Coprinus* (за В. С. Лу, 1966)

### Секреторні пухирці

*Секреторні пухирці (везикули)* — це сукупність одномоембранних 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*, *макроевезикули* та *мікроевезикули*.

*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 органодів, а також за *автоліз* (самоперетравлювання) старих гіф. Через останню функцію їх також іноді іменують «суїцидальними мішечками».

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

**Мікроезистули** 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 мікроезистул є **літичні везикули**, що містять фермент *хітиназу*, необхідний для руйнування фібрил хітину в місці формування бічного відгалуження гіфи.

#### **Пероксисоми**

**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.

#### **Вакуолі**

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** (рис. 3.11).

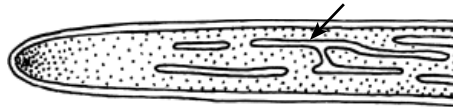


Рис. 3.11. Тубулі всередині гіфи.

Окрім типових вакуоль, які накопичують переважно воду та мінеральні іони, у грибів спостерігаються й спеціалізовані вакуолярні утворення. Серед них **ліпосоми**, або «ліпідні краплі» (див. мал. 3.7), накопичують жири, **глікогенові гранули** — глікоген. У багатьох грибів у клітинах накопичується фосфор у вигляді кристалів **поліфосфату натрію**. Гранули цієї речовини здатні періодично з'являтися й зникати в різних частинах вакуолі, через що вони отримали назву «танцюючі тіла».

### **3.3. 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 *Microsporidomycota* рибосоми

подібні до таких у прокариотів: 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 еукариотів.

Дослідження М. Соджина та співавторів (1989 р.) показали, що схожість рРНК мікроспоридій з рРНК прокариотів за коефіцієнтами седиментації є формальною й не свідчить про близьку спорідненість цих груп. Послідовності нуклеотидів у рРНК мікроспоридій близькі до таких у високоорганізованих грибів, представників відділу *Zygomycota*. Починаючи з робіт М. Соджина, для найменування рРНК мікроспоридій зі зниженою константою седиментації використовують вирази «*18S-подібна рРНК*» і «*28S-подібна рРНК*».

**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 (рис. 3.12). 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.

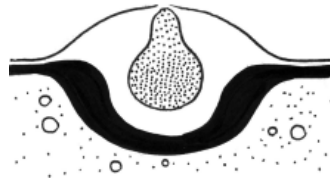


Рис. 3.12. Колакосома.

**Ломасоми** (від грец. *λομα* — стінка) — це електронно-щільні сферичні структури, оточені мембраною й розташовані між плазмалемою та клітинною стінкою в зоні активного росту останньої (рис. 3.12). 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 грибної клітини. Сьогодні вчені висловлюють припущення, що ломасоми є артефактами, які утворюються в ході фіксації мікологічного матеріалу для електронно-мікроскопічного дослідження.

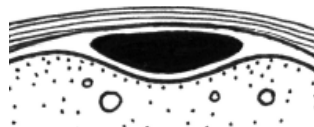


Рис. 3.13. Ломасома.

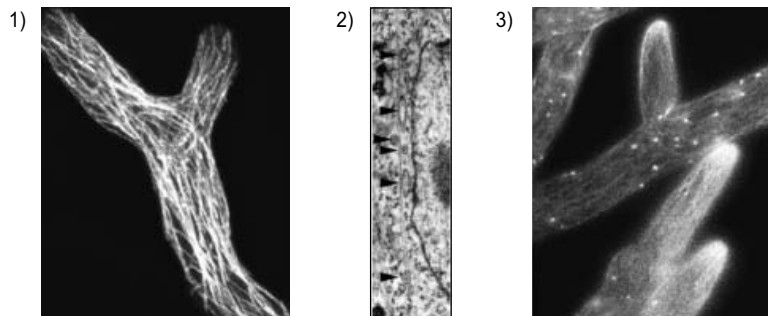


**Полярна трубка** та **полярoplast** являють собою специфічні органи, які зустрічаються виключно у спорах мікроспоридій (*Microsporidiosis*). Ці органи функціонують подібно до шприця, за допомогою якого амебодний зародок, що знаходиться всередині спор паразита, «вприскується» у клітини хазяїна. У стані 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 амебодний зародок паразита залишає спору та інфікує одну з клітин хазяїна.

### 3.4. Цитоскелет

Цитоскелетні структури грибів дуже різноманітні за будовою та функціями (рис. 3.14). Основним структурним елементом цитоскелета грибів є **мікротрубочки**. Вони складаються з глобул білків  $\alpha$ - і  $\beta$ -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.



**Рис. 3.14.** Цитоскелет грибів (за Webster, Weber, 2007).

1) Мікротрубочки *Rhizoctonia solani* (Basidiomycota) зв'язані антитілами до  $\alpha$ -тубуліну. 2) Секреторні пухирці (див. стрілки) асоційовані з мікротрубочками в *Botrytis cinerea* (Ascomycota). 3) Система ниток актину у *Saprolegnia ferax* (Peronosporomycota) після фіксації родаміном фалодіну. Найбільш розвинена сітка актину у верхівках гіф.

Важливим елементом цитоскелета грибів є **асоційовані з мікротрубочками білки** (microtubule-associated proteins або MAPs). Вони регулюють роботу структурних елементів цитоскелета: збирання й розбирання мікротру-

бочок, 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 плазмалемі прикріплюються до трансмембранних білків (білки іонних каналів, інтегрин тощо). Унаслідок такого з'єднання плазмалема покривається опорною фібрилярною сіткою. У місці прикріплення до білків плазмалемі 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 (рис. 3.15).

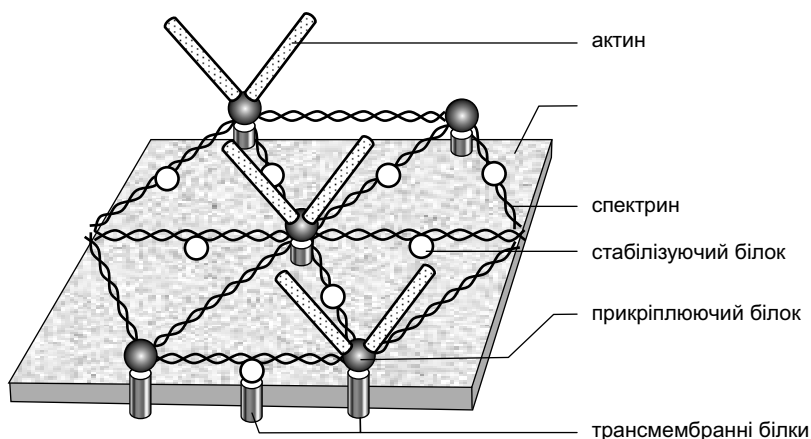
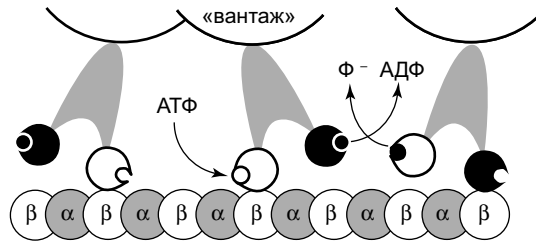


Рис. 3.15. Організація фібрил спектрину на внутрішній поверхні плазмалемі

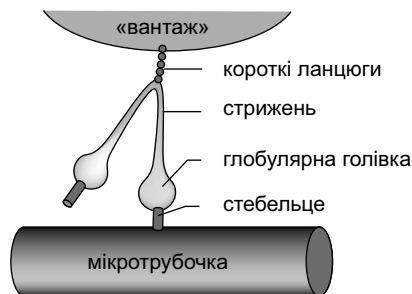
Рух органел, секреторних пухирців та великих молекул усередині клітини здійснюється за допомогою *моторних білків*: кінезинів і динеїнів. *Кінезини* транспортують по клітині різні структури, переміщаючись разом з ними вздовж мікротрубочки. У складі молекули кінезину умовно виокремлюють дві «ніжки» й «тіло». «Тіло» молекули кінезину слугує для прикріплення «вантажу», що транспортується, а «ніжки» — для її переміщення вздовж мікротрубочки (рис. 3.16). Кінезини транспортують внутрішньоклітинні структури вздовж мікротрубочки в напрямку від їх «мінус»-кінця до «плюс»-кінця.



**Рис. 3.16.** Механізм переміщення кінезину по мікротрубочці.

*Примітка:*  $\alpha$  — альфа субодиниця тубуліну,  $\beta$  — бета субодиниця тубуліну, білий кружечок — АТФазний домен, чорний кружечок — АДФазний домен.

**Динейни** структурно подібні до кінезинів, але їх «тіло» більш субтильне й розділяється на дві «стеблинки», у місці з'єднання яких розміщуються короткі поліпептидні ланцюги (рис. 3.17). Динейни транспортують вантажі вздовж мікротрубочки в напрямку від їх «плюс»-кінця до «мінус»-кінця. Вони поділяються на дві групи: **цитоплазматичні** та **аксонемальні**, або **джгутикові**. Аксонемальні динейни відповідають за рух джгутиків, а цитоплазматичні — за транспортування макромолекул, везикул та органел, а також за розходження хромосом під час поділу ядра. Узагальнена схема будови молекули динейну наведена нижче.



**Рис. 3.17.** Структура молекули цитоплазматичного динейну

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

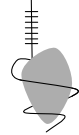
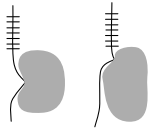



### 3.5. Джгутиковий апарат

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

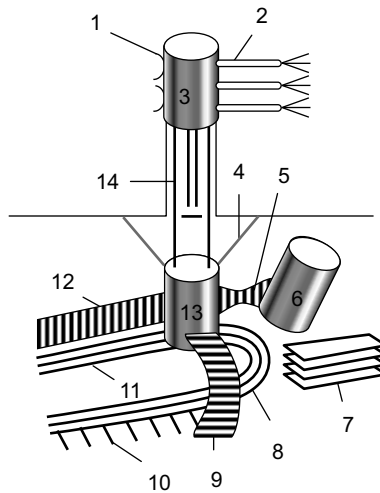
грибів і грибоподібних протистів і є одним з найважливіших діагностичних ознак цих організмів (табл. 3.2).

Якщо джгутик розташований на передньому кінці клітини, то його називають *апикальним*, 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*.

Таблиця 3.2. Типи джгутикового апарату у грибів

Група	Відділ	Джгутиковий апарат
Несправжні гриби	Labyrinthulomycota	Два латеральних джгутики: рульовий, спиралеподібно закручений 
	Peronosporomycota	Два латеральних або субапикальних джгутики: рульовий та гребний 
	Hyphochytriomycota	Один апікальний джгутик 
Справжні гриби	Chytridiomycota Blastocladiomycota	Один базальний джгутик 
	Neocallimastigomycota	Кілька базальних джгутиків 
	Microsporidiomycota Zygomycota Glomeromycota Ascomycota Basidiomycota	Джгутики вторинно втрачені

За морфологією джгутики грибів поділяють на *гладенькі* й *перисті*. Зовнішня поверхня гладенького джгутика покрита простими *лусочками*, а перистого — фібрилярними або трубчастими виростами — *мастигонема-*



**Рис. 3.18.** Будова джгутикового апарату. 1) Джгутикові лусочки; 2) трьохчастинні трубчасті мастигонеми; 3) стрижень джгутика; 4) перехідні фібрили; 5) фібрилярний місток між кінетосомами; 6) безджгутикова кінетосома; 7) багатошарова структура; 8) ребристий корінець; 9) фібрилярний корінець системи II (ризопласт); 10) вторинні мікротрубочки; 11) мікротрубочковий корінець; 12) фібрилярний корінець системи I; 13) джгутикова кінетосома.

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

Осьовий скелет ундуліподії називають *аксонемою* (рис. 3.19). Він складається з мікротрубочок трьох типів: А, В і С. До периферичної частини аксонеми входить 9 пар (дублетів) мікротрубочок, кожен з яких складається з мікротрубочки типу А і з мікротрубочки типу В, сполучених за допомогою білка *тектину*. У центральній частині аксонеми містяться дві мікротрубочки типу С, які не об'єднані в пару. Вони виконують опорну функцію, а також відповідають за транспортування аксонемальних субодиниць та сигнальних білків усередині джгутика. Навколо центральних мікротрубочок формується фібрилярна структура — *центральна капсула*. Для скороченого опису розміщення мікротрубочок в ундуліподії використовують формулу  $9(2)+2$ .

Від А-трубочок відходять вирости: *динейнові ручки* та *нексинові містки* в напрямку до сусіднього дублету, *радіальні спиці* — до центральної пари мікротрубочок, а також *перехідні фібрили*, які з'єднують основу джгутиків

із плазмалемою. Іноді до складу ундуліподії входить також **параксіальний тяж** — пучок мікрофіламентів, що проходить по всій довжині джгутика й розташований між аксонемою та плазмалемою. Джгутики з параксіальними тяжами зазвичай прилягають до поверхні клітини. Параксіальний тяж характерний для рульових джгутиків дводжгутикових грибів.

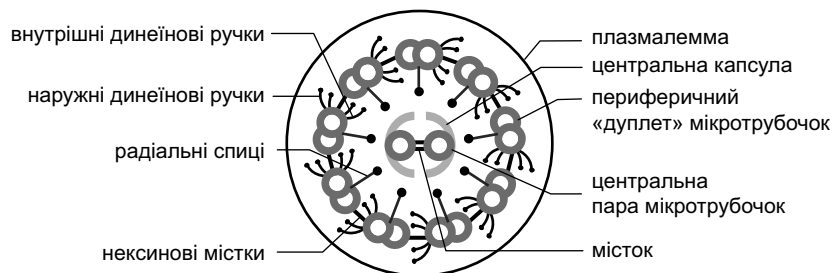


Рис. 3.19. Будова типової аксонеми.

**Кінетосома** — це структура, що розташована всередині клітини безпосередньо під ундуліподією (див. мал. 3.7). Вона є похідною центріолі і являє собою порожнистий циліндр, по периферії якого розташовані 9 триплетів мікротрубочок (А-, В-і С-типів), сполучених нексиновими містками. Формула розміщення мікротрубочок у кінетосомі —  $9(3)+0$ .

У клітинах дводжгутикових грибів функціонують обидві кінетосоми, кожна з яких лежить в основі свого джгутика. У ододжгутикових грибів одна з кінетосом не функціонує. Характер розташування кінетосом у клітині (паралельне, під кутом або антипаралельне) є важливою діагностичною ознакою, яку використовують у систематиці джгутиконосних грибів. Просторова орієнтація кінетосоми в клітині регулюється білком  $\gamma$ -тубуліном.

**Корінцева система** джгутика представлена пучками мікротрубочок та мікрофіламентів. Вона виконує опорну й морфогенетичну функції, тобто закріплює джгутик у тілі клітини, а також визначає форму й симетрію клітини під час руху (рис. 3.18).

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.

### 3.6. Клітинні покритви

Клітини всіх справжніх і несправжніх грибів зовні покриті щільними покриттями. У переважної 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, про що йдеться далі (див. розд. 3.7 та розд. 5).

#### **Полісахариди внутрішнього шару клітинної стінки**

Клітинна стінка будь-якого організму має складну архітектоніку, 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  $\beta$ -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. Коротка характеристика цих речовин наведена нижче.

$\beta$ -1,3-глюкан або *схізофілан* (*1,3-полімер  $\beta$ -глюкози*) — основний структурний полісахарид клітинних стінок справжніх і несправжніх грибів. Його молекули мають фібрилярну структуру та спіралеподібну форму. Вони розташовані в клітинних стінках горизонтально (у площині довжини клітинної стінки). Сусідні фібрили  $\beta$ -1,3-глюкану сполучені одна з одною за допомогою водневих зв'язків, що призводить до формування безперервної тривимірної фібрилярної сітки. Ця сітка є надзвичайно пружною й здатна в значній мірі (до 60 %) змінювати свій об'єм. При цьому спіралеподібні молекули  $\beta$ -1,3-глюкану діють як пружини.

Розповсюдження  $\beta$ -1,3-глюкану серед грибів широко використовується в практичній діяльності людини. Зокрема, вчені розробили спеціальний серологічний тест *Fungitell*, який дозволяє виявити грибну інфекцію за кількістю слідів  $\beta$ -1,3-глюкану в сироватці крові людини. Також, відносно недавно був розроблений новий клас високоефективних фунгіцидів — *ехінокандіни* (каспофунгін, мікафунгін, анідулафунгін), дія яких заснована на блокуванні синтезу  $\beta$ -1,3-глюкану.

**Хітин** (*1,4-полімер  $\beta$ -N-ацетилглюкозаміну*) — одна з найміцніших природних сполук. У клітинній стінці грибів він утворює поперечні зв'язки між молекулами  $\beta$ -1,3-глюкану і, меншою мірою,  $\beta$ -1,6-глюкану. При утворенні глікозидних зв'язків між молекулами хітину та вільними закінченнями  $\beta$ -1,3-глюкану внутрішній шар клітинної стінки майже втрачає еластичність, але при цьому істотно збільшує свою механічну міцність. Таким чином, роль хітину можна якоюсь мірою порівняти з роллю лігніну у вищих рослин, але в жодному разі не з роллю целюлози в них.

Якщо виникає потреба повернути внутрішньому шарові клітинної стінки втрачену еластичність, гриби виділяють ферменти, що руйнують хітин, — *хітинази*. Це, зокрема, відбувається при проростанні спор.

Хітин розподіляється в клітинній стінці нерівномірно й присутній переважно в тих структурах, для яких дуже важлива механічна міцність і не потрібна еластичність. Прикладом таких структур можуть бути бічні стінки конідіеносців, хітиноідні кільця сумок, септи, що відокремлюють репродуктивні структури від вегетативних, скелетні гіфи плодових тіл тощо. При цьому бічні стінки вегетативних гіф справжніх грибів, що активно розвиваються, зазвичай взагалі не містять хітину.

Сумарна масова частка хітину, порівняно з безазотистими глюканами, залежить також від видової й таксономічної приналежності організму. Наприклад, у *Saccharomyces cerevisiae* (Ascomycota) на хітин припадає 1,5–6 % маси клітинної стінки, а на глюкани — понад 60 %, у *Fusarium sp.* (Ascomycota) — 39 % і 29 %, у *Schizophyllum commune* (Basidiomycota) 5 % і 80 %, *Coprinus sp.* (Basidiomycota) — 33 % і 50 %, в *Allomyces sp.* (Blastocladiomycota) — 58 % і 16 %, відповідно.

**Хітозан** (*1,4-полімер  $\beta$ -глюкозаміну*) — деацетильована похідна хітину, яка домінує в клітинній стінці у представників Zygomycota та Glomerulomycota. Зазвичай він, так само як і хітин, утворює поперечні містки між ланцюжками  $\beta$ -1,3-глюкану. Але у представників порядку Mucogales, що повторно втратили  $\beta$ -1,3-глюкан, хітозан бере на себе його функцію й стає основним «каркасным» полісахаридом. При цьому роль поперечних зшитків між молекулами хітозану виконують полімери *глюкуронової кислоти* та різних нейтральних цукрів.

**Целюлоза**, або  **$\beta$ -1,4-глюкан** (*1,4-полімер  $\beta$ -глюкози*), — структурний полісахарид зелених рослин і багатьох гетероконтів, включно з несправжніми грибами. В останніх вона виконує функції, близькі до таких у хітину, — утворює поперечні містки між молекулами  $\beta$ -1,3-глюкану.



У клітинній стінці Peronosporomycota целюлоза складає близько 25 % сухої маси.

#### **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  $\beta$ -1,6-глюкану, а найпоширенішим компонентом глікопротеїнів є манани.

$\beta$ -1,6-глюкан (1,6-полімер  $\beta$ -глюкози) відрізняється від  $\beta$ -1,3-глюкану тільки способом полімеризації. Короткі молекули цієї речовини розташовані на межі між зовнішнім та внутрішнім шаром клітинної стінки грибів і слугують для з'єднання  $\beta$ -1,3-глюканового скелета з глікопротеїнами зовнішнього шару.

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

#### **Міnorні полісахариди клітинної стінки**

$\beta$ -1,3 [ $\beta$ -1,6]-глюкан ( $\beta$ -1,6-розгалужений  $\beta$ -1,3-глюкан) являє собою  $\beta$ -1,3-глюкан, «обважнений» бічними ланцюжками, пов'язаними з осьюовою частиною молекули  $\beta$ -1,6-зв'язками. Ця речовина спостерігається в клітинних стінках сумчастих гаплофазних дріжджів *Schizosaccharomyces pombe*, поруч із типовою лінійною формою  $\beta$ -1,3-глюкану.

$\alpha$ -1,3-глюкан (1,3-полімер  $\alpha$ -глюкози) — це аморфний полісахарид, що має лінійні молекули з окремими  $\alpha$ -1,4-розгалуженнями. Він присутній у клітинних стінках багатьох видів справжніх грибів (Ascomycota, Basidiomycota), причому у деяких видів (*Aspergillus fumigatus*) на його частку припадає близько 40 % від загального вмісту полісахаридів.  $\alpha$ -1,3-глюкан виявлений як у внутрішньому, так і в зовнішньому шарі клітинної стінки, причому локалізація й вміст цієї речовини в клітинних стінках сильно варіюють у різних типах гіф.

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

$\alpha$ -1,3 [1,4]-глюкан, або *нігеран*, є аналогом  $\alpha$ -1,3-глюкану, з численними бічними ланцюжками, приєднаними за допомогою  $\alpha$ -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 (англ. *cell wall proteins, CWP*) прийнято поділяти на дві групи: *ковалентно-зв'язані* та *нековалентно-зв'язані* з полісахаридами клітинної стінки.

Ковалентно-зв'язані білки поділяються на *GPI-залежні* (від англ. *glycosylphosphatidylinositol*) та *GPI-незалежні*. Останні поділяють на *Pir-білки* (від англ. *protein with internal repeats* — білок з внутрішніми повторами) та *ASL-білки* (від англ. *alkali sensitive linkage* — чутливі до лугів зв'язки).

*Pir-білки* входять до складу внутрішнього шару клітинної стінки й відповідальні за з'єднання ланцюжків  $\beta$ -1,3-глюкану між собою. Ці прості фібрилярні білки утворені послідовністю амінокислот, які повторюються багато разів: Асп-Глі-Глн-Іле-Глн (звідси їхня назва). Аспарагінова кислота *Pir*-білка утворює складнофірні зв'язки з ОН-групами глюкозних залишків  $\beta$ -1,3-глюкану, стабілізуючи розміщення його молекул. Учені вважають, що ці зв'язки є високолабільними й у разі потреби (наприклад, під час росту гіфи) можуть бути легко розірвані.

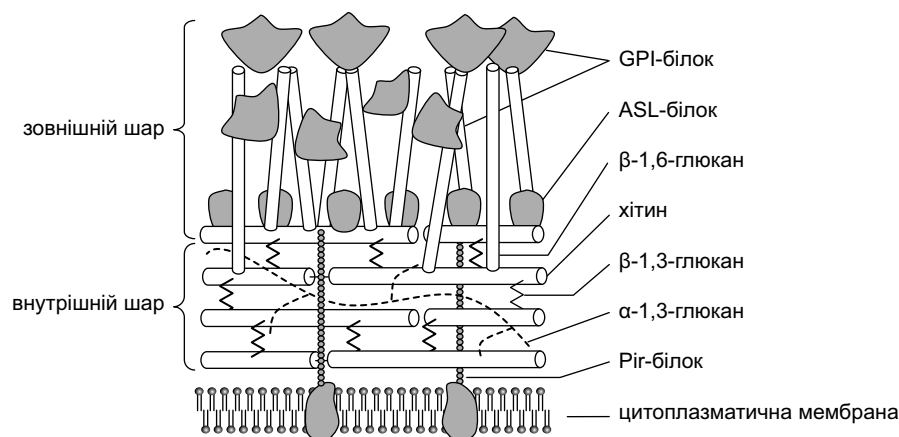


Рис. 3.20. Молекулярна структура клітинної стінки вищих справжніх грибів (Ascomycota, Basidiomycota)

Молекула *Pir*-білка розташована в товщі клітинної стінки перпендикулярно до площини цитоплазматичної мембрани й заякорена в останній. До одного *Pir*-білка, як правило, приєднується кілька молекул  $\beta$ -1,3-глюкану.

*GPI-залежні білки* (*GPI-CWP*) входять до складу зовнішнього шару клітинної стінки й фіксуються на молекулах  $\beta$ -1,6-глюкану. Вони виконують найрізноманітніші функції, насамперед ферментативну та рецепторну, а також стабілізують клітинну стінку.

Основною групою *GPI-залежних білків* є *манопротейни*. Свою назву вони отримали у зв'язку з тим, що містять вуглеводну частину, утворену

мананом (див. вище). Цей полісахарид приєднується до білкової частини молекули за допомогою N-глікозидного зв'язку, який утворюється між залишком N,N-діацетилхітобіози та амідної групи залишків аспарагіну. У жорстких умовах лужної екстракції, які застосовуються для виділення полісахаридів із клітинної стінки, білкова частина манопротеїнів руйнується, тому про їхнє існування стало відомо зовсім недавно.

Близькими до манопротеїнів є глікопротеїди, що містять, окрім манози, також залишки *глюкози, глюкуронової кислоти, галактози та ксилози*. Серед них *глюкурономанопротеїни* характерні для клітинної стінки *Zygomycota*, *галактоманопротеїни* — для *Ascomycota*, *глюкоманопротеїни* для деяких *Ascomycota* та *Ustilaginomycetes*, *ксиломанопротеїни* — для гомобазидіальних *Basidiomycota* (*Agaricomycota*).

*ASL-білки* за своїми функціями близькі до GPI-залежних білків. Їхня структурна відмінність полягає в тому, що вони з'єднуються з  $\beta$ -1,3-глюкановим скелетом, омивши  $\beta$ -1,6-глюкан.

Схема просторового розміщення основних компонентів клітинної стінки подана на мал. 3.20.

#### **Вторинні компоненти клітинної стінки**

**Меланіни** — це група темнозabarвлених пігментів, які входять до складу клітинних стінок багатьох грибів. Це високомолекулярні полімери, які утворюються при окиснюванні фенолів (наприклад, пірокатехіну) та їхніх азотистих похідних (наприклад, індолу). 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. Гідрофобна оболонка широко розповсюджена серед грибів, які поширюють спори за допомогою дощу (*Lycoperdon*, *Basidiomycota*).

**Гідрофобіни** — це клас невеликих за розміром (близько 100 амінокислотних залишків), багатих на цистеїн білків. Вони були вперше описані в 1991 р. у гриба *Schizophyllum commune* (*Basidiomycota*). Невелика гідрофільна частина молекули гідрофобінів слугує для прикріплення до гідрофільної поверхні клітинної стінки. Решта частини молекули, зорієнтована назовні, гідрофобна, тобто відштовхує воду. Гідрофобіни звожують 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-господаря.

**Лектини** — це видоспецифічні глікопротеїни різних груп організмів. Слово «лектин» походить від латинського слова «legege», що означає «обирати». Уперше лектини були описані понад 100 років тому у вищих рослин. 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.

Відомості про хімічний склад клітинних стінок справжніх грибів подані в табл. 3.3.

**Таблиця 3.3.** Хімічний склад клітинних покривів у різних групах грибів

Назва відділу	Хімічний склад покривів
Labyrinthulomycota	— Гетерополісахариди (30 %); — Білок (понад 60 %); — Вапно (незначна кількість); У Labyrinthulales у складі гетерополісахаридів міститься багато фукози. У Thraustochytriales фукоза виявлена в незначних кількостях.
Peronosporomycota	— $\beta$ -1,3-і $\beta$ -1,6-глюкани (до 65 %) — Целюлоза (до 25 %); — Білки (4—14 %) багаті на гідроксипролін; — Інші компоненти: глюкозаміни, галактозаміни, поліфосфати. У представників порядку Leptomitales у клітинних стінках, разом з целюлозою, присутній хітин, а в псевдосептах відкладаються гранули целюліну (60 % хітину, 39 % $\beta$ -1,3-і $\beta$ -1,6-глюканів, 0,1 % білка). Аморфний хітин також виявлений у зовнішньому шарі клітинної стінки <i>Aphanomyces euteiches</i> .
Hyphochytriomycota	— $\beta$ -1,3-, $\beta$ -1,6 глюкани; — Хітин + целюлоза; — білки й ліпіди.
Chytridiomycota Blastocladiomycota Neocallimastigomycota	— $\beta$ -1,3-і $\beta$ -1,6-глюкани (до 16 %) — Хітин (до 58 %); — Білки (до 10 %); У представників порядку Monoblepharidales у клітинних стінках виявлена целюлоза.
Zygomycota	— $\beta$ -1,3-і $\beta$ -1,6-глюкани (до 44 %), у деяких видів також $\alpha$ -1,3-глюкан і нігеран; — Хітин (до 2 %), хітозан (до 8 %); — Білки (близько 6 %): глюкурономанопротеїни; — Інші компоненти: глюкозамін, поліглюкуронова кислота, фукоза, поліфосфати. У представників порядку Mucorales у клітинних стінках відсутній $\beta$ -1,3-глюкан, і його функцію, очевидно, виконує хітозан.

Назва відділу	Хімічний склад покривів
Glomeromycota	— $\beta$ -1,3-глюкан; — Хітин і хітозан.
Microsporidiomycota	— $\beta$ -1,3-, $\beta$ -1,6 глюкани; — Хітин; — Білки.
Ascomycota	— $\beta$ -1,3-і $\beta$ -1,6-глюкани (29—60 %), у деяких видів також $\alpha$ -1,3-глюкан і нігеран; — Хітин (1—39 %); — Білки (4—13 %): глюко-та галактоманопротеїни; — Інші компоненти: глюкуронова кислота, глюкозаміни, галактозаміни.
Basidiomycota	— $\beta$ -1,3-і $\beta$ -1,6-глюкани (50—81 %), у деяких видів також $\alpha$ -1,3-глюкан; — Хітин (3—33 %); — Білки (5—10 %): манопротеїни (Urediomycotina), глюкоманопротеїни (Ustilaginomycotina); ксиломанопротеїни (Agaricomycotina); — Інші компоненти: глюкозаміни, галактозаміни, фукоза.

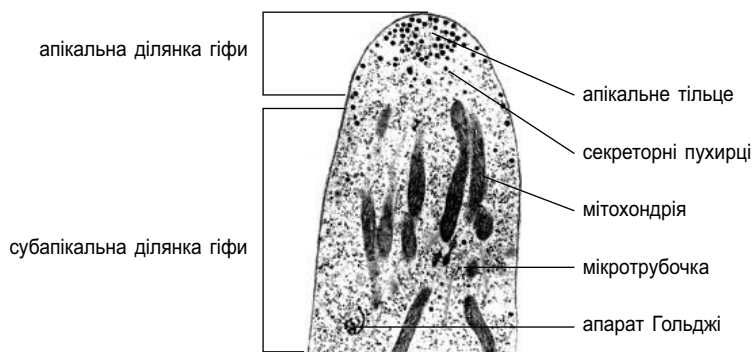
### 3.7. Ріст гіф

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.

**Верхівковий** або **апикальний ріст** у грибів відкрив у 1892 р. М. О. Рейнгарт. Він маркував поверхню зростаючої гіфи гриба за допомогою тонких поперечних смужок фарби. З'ясувалося, що по мірі росту гіфи відстань між смужками в центральній частині гіфи залишалася незмінною, а на самій верхівці поступово збільшувалася. Саме верхівковий ріст, у поєднанні з високою біохімічною активністю, є однією з основних причин високої проникної здатності гіф грибів, тобто їх здатності долати механічні перешкоди й колонізувати щільні субстрати.

Кінцеві ділянки гіф прийнято поділяти на дві ділянки — *апикальну* й *субапикальну*, які відрізняються як за будовою, так і за участю в рості гіфи (рис. 3.а).

**Апикальна 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 — *апикальні тільця* або *полярисоми*.



**Рис. 3.21.** Електронна мікрофотографія поздовжнього зрізу апікальної та субапікальної ділянок гіфи *Fusarium acuminatum* (за Webster, Weber, 2007).

**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 (рис. 3.22) є **апикальне тільце**, або «*шпітценкьорпер*» (у літературі європейськими мовами цей термін подають в оригінальному німецькому написанні — *spitzenkörper*, букв. «тіло на шпилі»),— 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 субапікальної ділянки гіфи. Вони здійснюють спрямоване транспортування секреторних везикул із субапікальної 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 мікроевезикули (див. вище), утворювані в нижчих ділянках гіфи. Макроевезикули, що містять мономери та олігомери гліканів клітинної

стілки, розташовані в зовнішніх шарах апікального тільця, а мікровезикули, насамперед хітосоми, — ближче до центру (див. мал. 3.22). Макро- та мікровезикули транспортуються із субапікальної ділянки гіфи в апікальну за допомогою моторних білків *кінезинів*, що переміщують їх уздовж мікротрубочок (див. вище).

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  $\mu\text{m}$  за хвилину.



Рис. 3.22. Модель апікального росту гіфи (за Webster, Weber, 2007, зі змінами).

Полімеризація фібрил різних полісахаридів у зростаючій клітинній стінці відбувається по-різному. Зокрема, ГТФ-залежний фермент  *$\beta$ -1,3-глюкансинтаза* є асоційованим із плазмалею апекса зростаючої гіфи. У зв'язку із цим новоутворення фібрил  $\beta$ -1,3 глюкану відбувається безпосередньо на зовнішній поверхні плазмалеми. Аналогічним чином відбувається й синтез  $\beta$ -1,6 глюкану. У той же час ферменти, відповідальні за полімеризацію хітину, *хітинсинтази*, секретуються мікровезикулами в позаклітинний простір і далі функціонують у товщі зростаючої клітинної стінки.

У міцеліальних представників *Peronosporomycota* та *Zygomycota* апікальне тільце позбавлене периферичної частини й називається *полярисомою*. Ця структура є центром організації елементів цитоскелета, але не здатна впорядковувати секреторні пухирці, тому вони розподіляються на апексі гіфи хаотично (рис. 3.23). Уважають, що полярисома є еволюційним попередником апікального тільця.

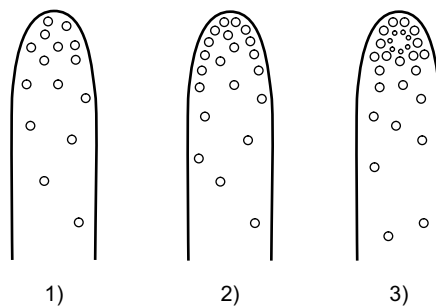


Рис. 3.23. Розміщення секреторних пухирців у зростаючих верхівках гіф.  
1) *Peronosporomycota*; 2) *Zygomycota*; 3) *Ascomycota* та *Basidiomycota*.

### 3.8. Септи та поровий апарат

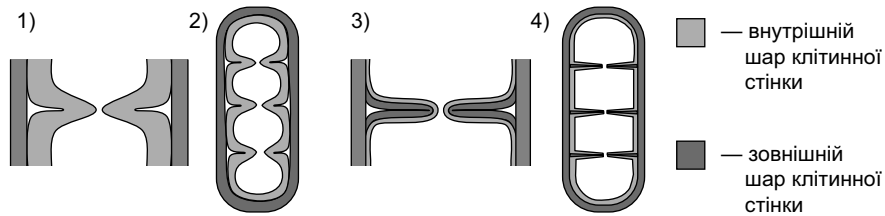
*Септи* — це перегородки, що розділяють вегетативне тіло та репродуктивні структури гриба на окремі компартменти. У нижчих грибів та грибоподібних протистів септи формуються переважно для відділення спорангіїв або гаметангіїв від вегетативної частини міцелію. У вищих грибів (*Ascomycota*, *Basidiomycota*, 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 наявності в септі «зовнішнього» шару септи поділяють на два основні типи (рис. 3.24):

— *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.





**Рис. 3.24.** Участь шарів клітинної стінки у формуванні септ.

1) Будова дистосепти; 2) конідія з дистосептами; 3) будова еусепти; 4) конідія з еусептами

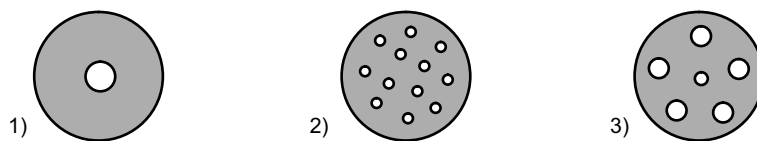
Септи забезпечують компартменталізацію гігантського міцеліального талому, але водночас й обмежують транспортування речовин та переміщення органел у ньому, тобто ускладнюють інтеграцію міцеліального організму. Аби мінімізувати цей ефект, септи більшості грибів забезпечені наскрізними отворами — *порами*. 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 (рис. 3.25):

— *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*).

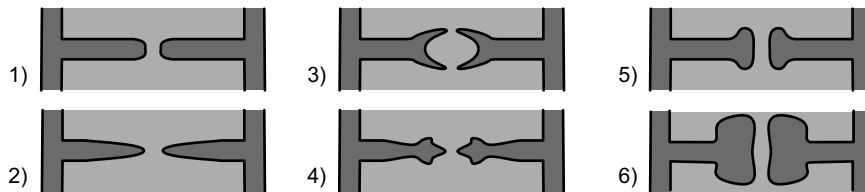


**Рис. 3.25.** Кількісні типи пор.

1) Центральна пора; 2) мікропори; 3) пори бластокладієвого типу.

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*.

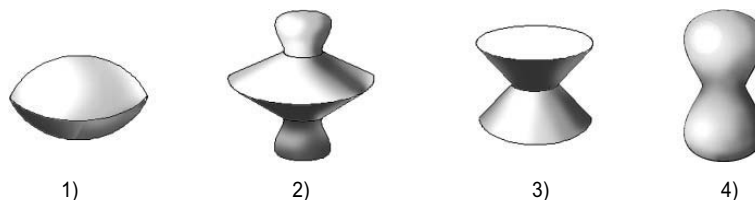
**Товщина клітинної стінки** навколо пори може зменшуватися (Ascomycota: Ascomycetes; Basidiomycota: Pucciniomycetes), залишатися незмінною (Chytridiomycota) або збільшуватися (у більшості грибів). В останньому випадку утворюються навколорові потовщення клітинної стінки, які мають вигляд валиків, що оточують канал пори (рис. 3.26). Ці валики в перетині можуть мати *булавоподібну* (Basidiomycota: Tilletiales), *вилкасту* (Zygomycota: Kickxellomycetes), *списоподібну* (Basidiomycota: Septobasidiales, Platigloales) або *дволопатеву* (Basidiomycota: Agaricomycotina) форму. Пори, які мають великі дволопатеві потовщення, забезпечені *парентосомами* (див. вище) та не мають мембранних ковпачків, прийнято називати *доліпорами*, а септи, що їх містять, — *доліпоровими*. Вони є важливою діагностичною ознакою гомобазидіальних Basidiomycota (Agaricomycotina).



**Рис. 3.26.** Типи потовщень клітинної стінки навколо пори.

- 1) пори з рівномірною товщиною стінки; 2) пори зі звуженням; 3) пори з вилкастим потовщенням; 4) пори зі списоподібним потовщенням; 5) пори з булавоподібним потовщенням; 6) пори з дволопатеvim потовщенням (доліпора).

**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 (рис. 3.27). *Лінзоподібні пробки* характерні для Zygomycota з порядків Asellariales, Harpellales і Kickxellales, *дзигоподібні* (англ. *whirligig-shaped*) — для Zygomycota з порядку Dimargaritales, *шківоподібні* (англ. *pulley-wheel-shaped*) — для Basidiomycota з порядків Uredinales, Platigloales, Septobasidiales, *гантелеподібні* — для Basidiomycota з підвроду Agaricomycotina.



**Рис. 3.27.** Типи порових пробок.

- 1) лінзоподібна; 2) дзигоподібна; 3) шківоподібна; 4) гантелеподібна.

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 (рис. 3.28. 1). При цьому мембрана над порою може куполоподібно підніматися, утворюючи *мембранний ковпачок (Exobasidium)*.



Рис. 3.28. Мембранні ковпачки (1) і тільця Вороніна (2).

**Порві 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* (англ. Woronin bodies) (рис. 3.28.2).

**Парентосоми** — це похідні ЕПР, які оточують пору (див. вище). Вони спостерігаються виключно в Basidiomycota, у переважної більшості представників Agaricomycotina та деяких Ustilagomycotina (*Enthorhiza*). У решті грибів центральні пори не мають парентосом і називаються *протими*.

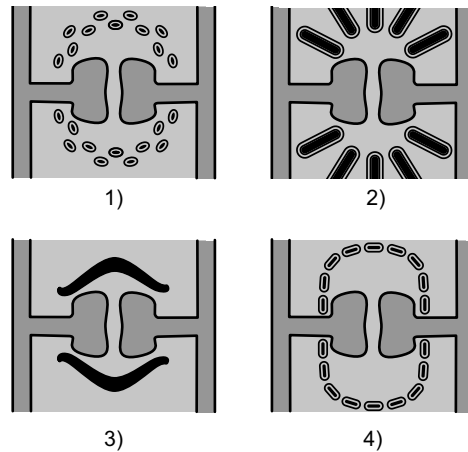


Рис. 3.29. Типи парентосом.

1) Трубчаста; 2) везикулярна; 3) ковпачкова неперфорована; 4) ковпачкова перфорована.

Будова парентосом є важливою діагностичною ознакою на рівні класів та порядків. Виокремлюють чотири основні їх типи (рис. 3.29):

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

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

Відомості про будову порового апарату у різних груп грибів узагальнені в таблиці 3.4.

Таблиця 3.4. Пори у різних груп грибів.

Відділ	Підвідділи, класи	Тип пори й будова порового апарату
Chytridiomycota	Chytridiomycetes Monoblepharidomycetes	мультипори без супровідних органел
Blastocladiomycota	Blastocladiomycetes	пори бластокладієвого типу без супровідних органел
Glomeromycota	Glomeromycetes	мультипори без допоміжних органел
Zygomycota	Mucoromycetes	мультипори без допоміжних органел
	Kickxellomycetes	центральні прості пори з вилокстими потовщеннями та лінзоподібними або вічкоподібними пробками; іноді присутні пухирці
Ascomycota	Taphrinomycotina Saccharomycotina	мультипори без супровідних органел
	Pezizomycotina	центральні прості пори зі звуженням клітинної стінки; присутні тільця Вороніна
Basidiomycota	Agaricomycetes	доліпори з ковпачковими перфорованими парентосомами
	Dacryomycetomycetes	доліпори з ковпачковими неперфорованими парентосомами

Відділ	Підвідділи, класи	Тип пори й будова порового апарату
Basidiomycota	Tremellomycetes	доліпори з трубчастими та везикулярними парентосомами
	Agaricostilbomycetes Atractiellomycetes Cryptomycocolacomycetes	центральні прості пори зі звуженням клітинної стінки; присутні пухирці, близькі до тілець Вороніна
	Pucciniomycetes	центральні прості пори зі звуженням клітинної стінки та шківною пробкою; присутні пухирці, близькі до тілець Вороніна
	Entorrhizomycetes	доліпори з ковпачковими перфорованими парентосомами
	Exobasidiomycetes	центральні прості пори з рівномірною товщиною або булавоподібними потовщеннями; присутні мембранні ковпачки
	Ustilaginomycetes	пори відсутні
	Wallemiomycetes	доліпори з везикулярними парентосомами

## РОЗДІЛ 4

### Плектологія

#### 4.1. Типи плектенхім

**Плектологія** — наука про тканини грибів, мікологічний аналог гістології. Необхідність специфічної назви для цієї науки обумовлена тим, що гриби утворюють не справжні тканини, а лише їхні подоби, формовані сплетінням гіф (див. Розд. 2.3). 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, конідіом), 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 (аж до окремих родів!) 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 **гіпотецієм** (для аскокарпів).

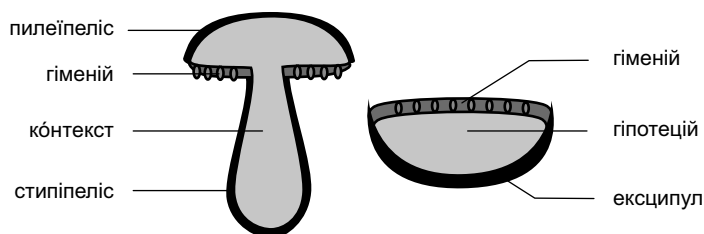


Рис. 4.1. Основні топологічні типи плектенхім базидіокарпа (1) та аскокарпа (2).

**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). Спорозонні 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 шапинки називається *пилей-пеліс*, 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.

Певний морфологічний тип плектенхіми традиційно називають *текстурою*. Класифікацію текстур уперше запропонував К. Старбак у 1895 р., а згодом її удосконалили Р. П. Корф (1952) та Г. Дорфельт (1989). Згідно із цими авторами, у грибів спостерігається 8 основних «текстурних» типів плектенхім, які у свою чергу об'єднуються у дві групи: *параплектенхіми* та *прозоплектенхіми* (рис. 4.2).

**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* (лат. *кутова*) — клітини мають полігональну (багатокутну) форму;

— *textura globosa* (лат. *округла*) — 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* (лат. *сітчаста*) — гіфи вільні, спрямовані в різні боки й утворюють хаотичне сплетіння;

— *textura porrecta* (лат. *витягнута*) — гіфи вільні, розташовані паралельними рядами;

— *textura inflata* (лат. *розширена*) — гіфи вільні, утворюють сферичне здуття, але в цілому зберігають циліндричну форму;

— *textura epidermoidea* (лат. *епідермоїдна*) — гіфи, стінки яких зрослися, спрямовані в різні боки й утворюють хаотичне сплетіння;

— *textura oblita* (лат. *епідермоїдна*) — гіфи, стінки яких зрослися, розташовані паралельними рядами.

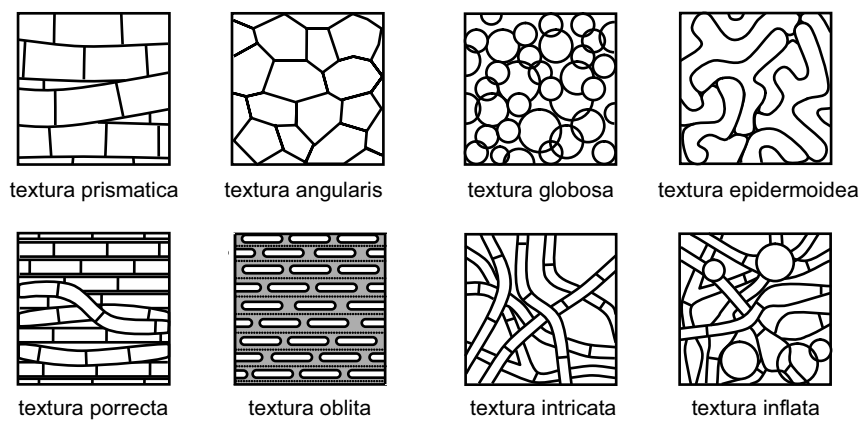


Рис. 4.2. Текстурні типи плектенхім (показано поздовжній переріз).

Альтернативну класифікацію плектенхім, засновану на способі з'єднання гіф, запропонував Х. Клеменсон (1997). Згідно із цим автором, існують такі типи грибних тканин (рис. 4.3):

— *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.

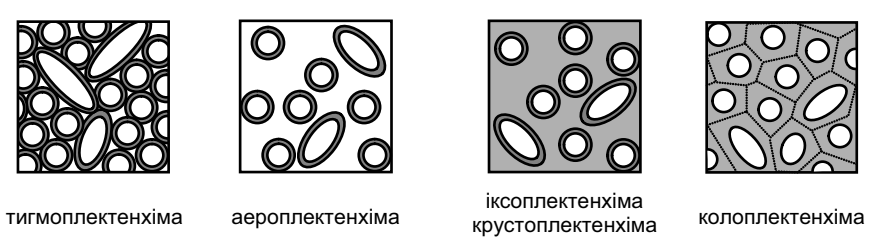


Рис. 4.3. Типи плектенхім за способом з'єднання гіф (показано поперечний переріз).

— *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 *гігрофанністю*. Аероплектенхіма зустрічається в зрілих плодових тілах багатьох базидіальних грибів.

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



— *крупноплектенхіма* — подібна до ікоплектенхіми; 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 (рис. 4.4):

**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 пиліпелісі).

**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*).

**Периклиналний 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*);

**Антиклинальний пеліс** утворений гіфами, розташованими перпендикулярно до поверхні органа:

— *триходерма* — гіфи тонкі, переплетені, спрямовані перпендикулярно до поверхні органа по всій довжині (*Cantharellus*);

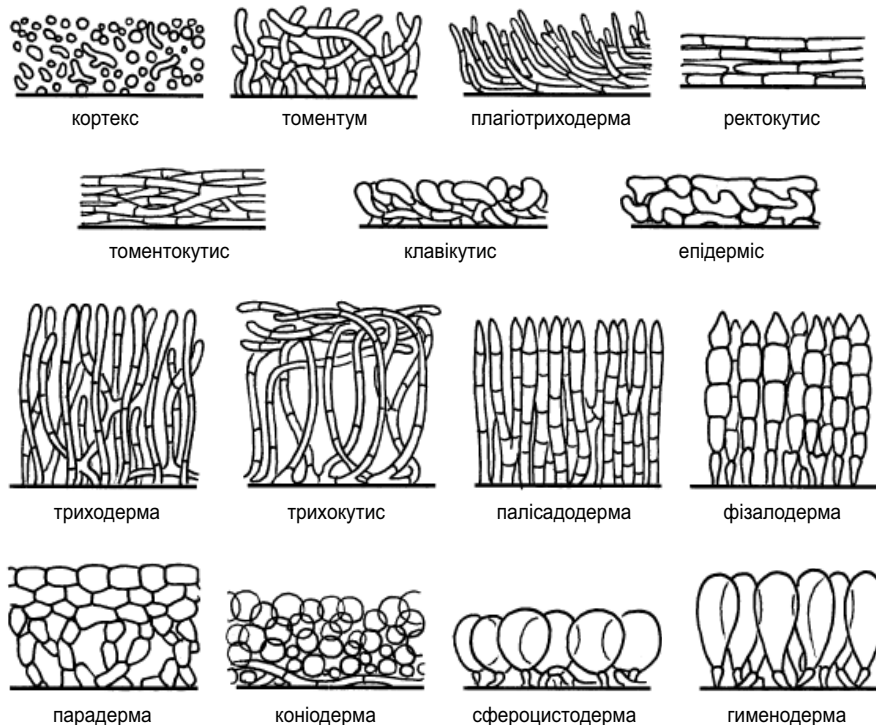
— *трихокутис* — гіфи тонкі, переплетені, у своїй нижній частині спрямовані перпендикулярно до поверхні органа, а у верхній частині полягають (*Trametes*);

— *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*).



**Рис. 4.4.** Типи покривних плектенхім (пелісів).

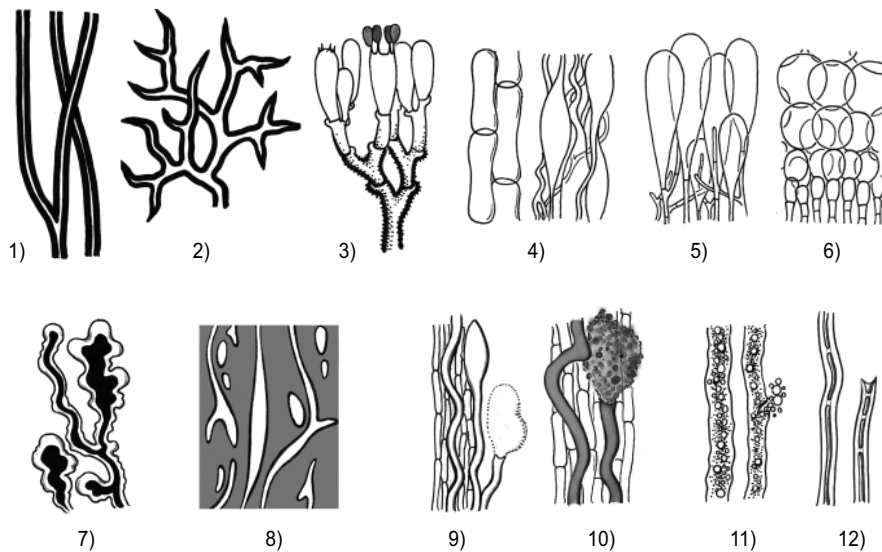
На додаток до цієї класифікації, окремі типи пелісів можуть бути розділені на підтипи згідно із характером з'єднання гіф (див. вище), наприклад: *крустотоментум* (*Muscena*), *крустогіменодерма* (*Ganoderma*), *іксогіменодерма* (*Agrocybe*), *іксотриходерма* (*Hygrophorus*). Окрім того, у деяких грибів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

#### 4.2. 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 (рис. 4.5).



**Рис. 4.5.** Спеціалізовані типи вегетативних гіф.

1) Скелетні гіфи; 2) зв'язувальні гіфи; 3) підтримувальні гіфи; 4) фізалогіфи; 5) акрофізаліди; 6) сфероцисти; 7) запасальні гіфи; 8) слизотворні гіфи; 9) гідроплероїдні гіфи; 10) молочники; 11) глеоплероїдні гіфи; 12) тромбоплероїдні гіфи.

*Склерогіфи* (від грец. *scleros* — сухий) — 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* — морфо-екологічної групи у складі Basidiomycota. Учені виокремлюють три типи склерогіф:

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

— **зв'язувальні гіфи** (англ. *binding hyphae*) — 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** (англ. *supporting hyphae, sceletoid hyphae*) — 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** (англ. *storage hyphae*) — 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 (див. Розд. 3), 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 плодкових тілах і навіть у вегетативному міцелії.

**Фізалогіфи** (від грец. *physalis* — роздутий) — це гіфи, клітини яких у центральній частині роздуваються, набуваючи сферичної, краплеподібної або веретеноподібної форми (*textura inflata*, див. вище). Здуття клітин фізалогіф забезпечується постійним тургорним тиском вакуолей, в які з живильного міцелію інтенсивно надходить вода.

Фізалогіфи складають основну масу м'ясистих плодкових тіл шапинкових грибів і виконують у них ту саму функцію, що скелетні гіфи у трутовиків, тобто забезпечують плодovому 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 плодкових тіл, характерному для більшості шапинкових грибів в умовах епізодичного зволоження («ростуть як гриби після дощу»). Цей феномен пояснюється тим, що фізалогіфи закладаються в зачатку плодового тіла дуже рано, і, щойно міцелій отримує достатню кількість води, — вони лише роздуваються, різко збільшуючи розміри плодового тіла. Тим самим досягається максимальне розростання органа при мінімальному прирості його біомаси.

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

**Слизотвірні гіфи** (англ. *geliferous hyphae*) — 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.

Учені виокремлюють два основні способи ослизнення гіфи. У першому випадку, даному процесу підлягає лише зовнішній шар клітинної стінки, при цьому гіфи зберігають механічну міцність і залягають у загальній слизистій масі (*іксонплектенхіма*, див. вище). У другому випадку, ослизнюється вся клітинна стінка й сусідні гіфи зливаються, втрачаючи індивідуальні контури клітинних стінок (*колоплектенхіма*, *textura oblita*). Можлива й секреція порцій слизу безпосередньо з цитоплазми гіфи.

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, ногохвістки, двокрилі.

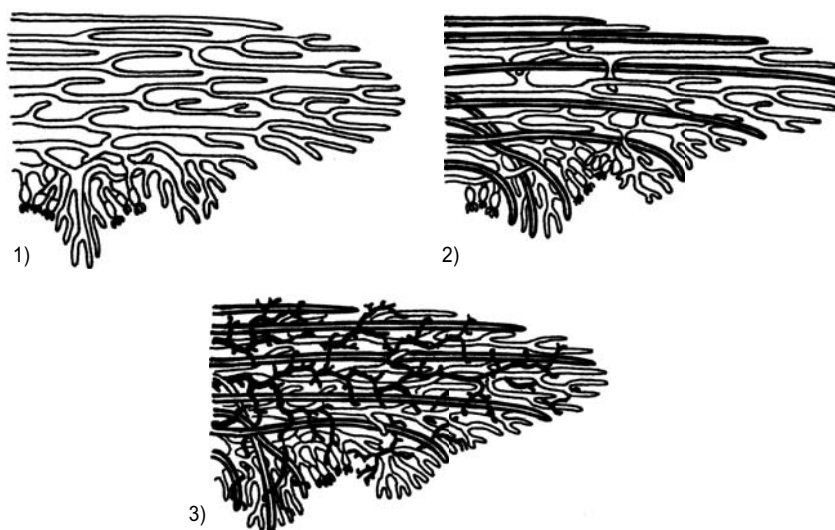
**Секреторні гіфи** (англ. *secretory hyphae*) — це гіфи, які накопичують специфічні вторинні метаболіти. Властивості й консистенція цих метаболітів різні, так само як і їх функції. На сьогоднішній день не зовсім зрозуміло, як ці метаболіти компартменталізовані в клітині (вакуолі, ліпосоми, цитоплазматичні 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** (англ. *hydroplera*) — 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** (англ. *lactifera*) — 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*).



**Рис. 4.6.** Основні типи гіфальних систем.  
1) Мономітична; 2) (скелето)димітична; 3) (скелето)тримітична.

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 потраплення на повітря дейтероплазма молочників швидко коагулює й утворює навколо пошкодженої ділянки захисну плівку.

— **глеоплероїдні гіфи** (англ. *gloeoplera*) — 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** (англ. *thromboplera*) — 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 шапінкових 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 (рис. 4.6):

- *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 (табл. 4.1).

Табл. 4.1. Класифікація гіфальних систем (за Clémenton, 2004).

Типи гіф	тонкостінні гіфи	скелетні гіфи	Зв'язувальні гіфи	підтримувальні гіфи	фізалогіфи	секреторні гіфи
<b>Гіфальна система</b>						
<b>Мономітична</b>						
холомономітична	+					
<b>Димітична</b>						
скелетодимітична	+	+				
амфімітична	+		+			
псевдодимітична	+			+		
саркодимітична	+				+	
глеодимітична	+					+

Гіфальна система \ Типи гіф	Типи гіф					
	тонкостінні гіфи	скелетні гіфи	Зв'язувальні гіфи	підтримувальні гіфи	фізалогіфи	секреторні гіфи
<b>Тримітична</b>						
скелетотримітична	+	+	+			
псевдотримітична	+	+		+		
саркотримітична	+			+	+	
глеотримітична	+	+				+



## РОЗДІЛ 5

### Нестатеве розмноження грибів

#### 5.1. 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, Hyphochytriomycota 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:

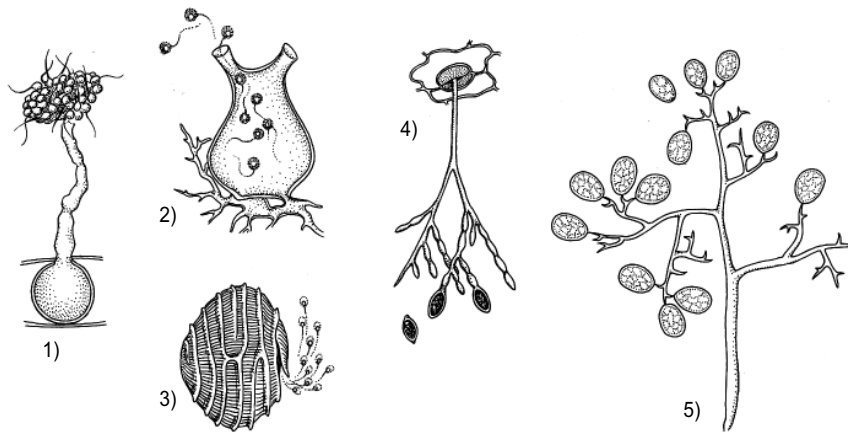
— **холокарпічний** — зооспори утворюються шляхом розпаду протопласта всього талому, отже після споруутворення талом припиняє своє існування; спостерігається у всіх відділах водних грибів: Chytridiomycota (*Chytridium*), Blastocladiomycota (*Catenaria*), Peronosporomycota (*Eurychasma*), Hyphochytriomycota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

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

Еукарпічне спороношення вважають прогресивнішим, оскільки воно дозволяє вегетативному тілу формувати зооспори неодноразово. Такий спосіб спороношення здебільшого характерний для міцеліальних форм, але є й винятки. Так, у *Harpochytrium* (Chytridiomycota), *Rhizidiomyces* (Hyphochytriomycota) та ін. моноцентричний талом розпадається на зооспори лише у верхній частині, а нижня продовжує вегетувати. У *Polyphagus* (Chytridiomycota) моноцентричний талом формує спеціалізований зооспорангій, тобто використовує типово еукарпічний спосіб розмноження.

Морфологія зооспорангіїв не відзначається різноманітністю (рис. 5.1). У холокарпічних видів вони повторюють контури вегетативного тіла, а в еукарпічних — являють собою циліндричні або еліптичні ділянки гіф, як правило **термінальні** (розташовані на кінці гіфи), зрідка — **інтеркалярні** (вставні), наприклад у *Leptomitus* (Peronosporomycota), або **плеврогенні** (бічні), наприклад у *Brevilegnia* (Peronosporomycota). За структурою спорангії можуть бути **одногніздовими** (тобто такими, що складаються з однієї клітини) або **багатогніздовими** (тобто такими, що складаються з кількох клітин, протопласт яких розпався на зооспори). Останній тип зустрічається лише у холокарпічних форм, наприклад *Synchytrium* (Chytridiomycota).

Як правило, зооспорангії утворюються прямо на вегетативних гіфах, без спеціалізованих спорангієносців. Проте для деяких сухопутних фітопатогенних форм характерний розвиток **зооспорангієносців**, розгалужених моноподіально, — наприклад у *Plasmopara* (Peronosporomycota), або дихотомічно — *Bremia* (Peronosporomycota) (див. мал. 5.5).



**Рис. 5.1.** Приклади зооспорангіїв у різних групах грибів та грибоподібних протистів.

1) *Catenaria* (Chytridiomycota); 2) *Catenomyces* (Chytridiomycota); 3) *Coelotomomyces* (Blastocladiomycota); 4) *Phytophthora* (Peronosporomycota); *Plasmopara* (Peronosporomycota).

Розкриття спорангіїв у більшості випадків відбувається через **апикальну пору** — ділянку стінки спорангіїв, на якому клітинна оболонка ослизнюється. Вихід зооспор відбувається одночасно й активно: вони випливають зі спорангіїв 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 Nephochytriomycota. У межах цих груп описано кілька типів модифікацій розмноження зооспорами (рис. 5.2):

— *Nephochytrium-mun* — протопласт зооспорангії виходить через його устячко у вигляді багатоджгутикової **синзооспори**; потім синзооспора розпадається на окремі зооспори;

— *Pythium-mun* — протопласт зооспорангію виходить через його устячко й інцистується; потім циста розпадається на вторинні зооспори;

— *Achlia-mun* — зооспори інцистуються, щойно виходять зі спорангію; потім усередині кожної цисти утворюється вторинна зооспора, яка вивільняється після руйнування оболонки цисти;

— *Dyctiuchus-mun* — зооспори інцистуються, не виходячи зі спорангію; потім усередині кожної цисти утворюється вторинна зооспора, яка залишає зооспорангій через індивідуальний отвір;

— *Aplanes-mun* — зооспори не залишають спорангій і прямо в ньому проростають гіфами; таким чином, зооспорангій перетворюється на *апланоспорангій*, а стадія розповсюдження зооспор у цьому разі відсутня;

— *Peronospora-mun* — зооспори не утворюються, і зооспорангій проростає єдиною гіфою; таким чином він перетворюється на *конідію*.

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.

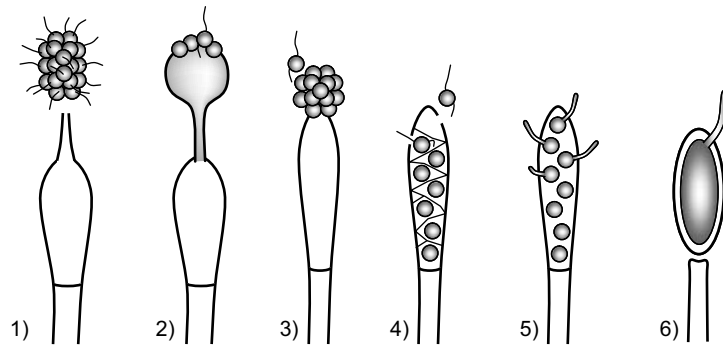


Рис. 5.2. Модифікації розмноження зооспорами.

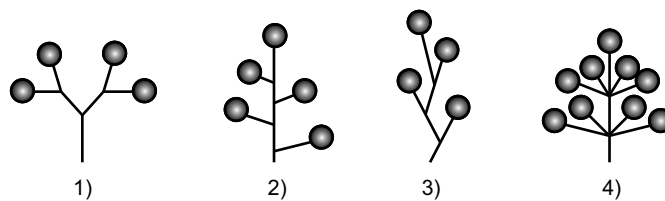
1) *Hyphochytrium*-тип; 2) *Pythium*-тип; 3) *Achlia*-тип; 4) *Dyctiuchus*-тип; 5) *Aplanes*-тип; 6) *Peronospora*-тип.

## 5.2. Розмноження за допомогою апланоспор

Нестатеве розмноження за допомогою апланоспор є найбільш ранньою формою пристосування грибів до розповсюдження в суховітряному 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 еукаріотами (див. вище) 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 (рис. 5.3): **дихотомічно** (*Syzygites*), **моноподіально** (*Thamnidium*), **симподіально** (*Circinella*) або **мутувчасто** (*Actinomicor*). Як правило, спорангієносці відрізняються від вегетативних гіф більшим діаметром та більшою швидкістю росту.

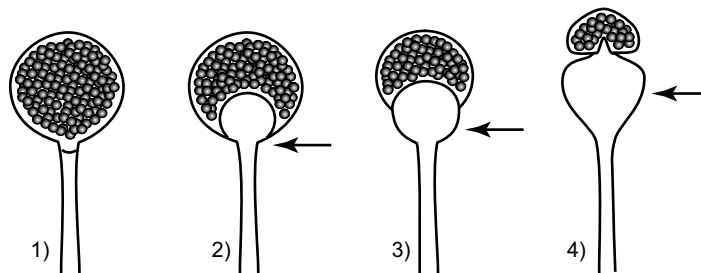


**Рис. 5.3.** Розгалуження спорангієносців.

1) Дихотомічне; 2) моноподіальне; 3) симподіальне; 4) мутувчасте.

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*) (рис. 5.4).

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 пропугула, що загалом зустрічається досить рідко.



**Рис. 5.4.** Типи апофіз.

1) спорангій без апофізи; 2) занурена апофіза, 3) напівзанурена апофіза, 4) вільна апофіза (апофізи вказані стрілками).

Апланоспорангії також дуже різноманітні за структурою (рис. 5.5, 5.6). Насамперед їх можна розділити на дві великі групи:

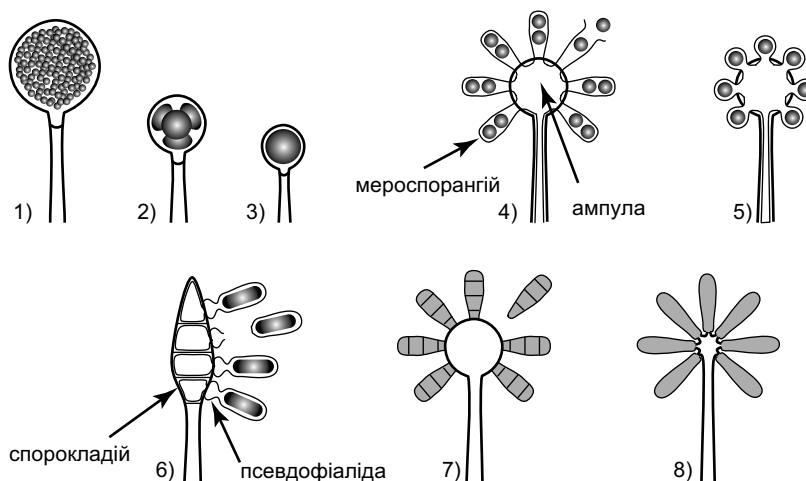
— **холоспорангії** — мають одну-єдину камеру, зазвичай сферичної форми, усередині якої формуються спори;

— **мероспорангії** — мають кілька камер, що формуються навколо центрального здуття гіфи шляхом випинання ділянок протопласта через спеціальні пори; спори утворюються окремо в кожній камері.

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

— **еуспорангії** — містять від кількох десятків до кількох тисяч спор; в основному це великі структури, чий діаметр досягає долей міліметра та які можна побачити неозброєним оком (*Phycomyces*, *Rhizopus*).

— **спорангіолі** — містять одну-єдину спору (*Chaetocladium*, *Mortierella*), рідше — 3—5 спор (*Thamnidium*). Типові спорангіолі за своєю структурою нагадують конідії й відрізняються від останніх лише тим, що спора, яка утворюється в них, має власну оболонку, відособлену від покривів спорангію.



**Рис. 5.5.** Основні типи апланоспорангіїв та похідні від них спороношення.

1) еуспорангій; 2) спорангіоль із кількома спорами; 3) спорангіоль з однією спорою; 4) багатоспорові мероспорангії; 5) односпорові мероспорангії; 6) односпорові мероспорангії/спорангіолі *Kichxellales*; 7) септовані конідії, похідні від мероспорангіїв; 8) одноклітинні конідії, похідні від мероспорангіїв.

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 Sincerphalastraceae з порядку Mucorales). Очевидно, вони сформувалися шляхом проліферації протопласта холоспорангії 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 споровмістилища 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* — містять у кожному вмістилищі по 2—5 спор, вишикуваних у ланцюжок під спільною оболонкою (*Dimargaris*, *Dispira*, *Sincerphalastrum*);

— *односпорові* — містять у кожному вмістилищі по одній спорі, яка покрита індивідуальною оболонкою (*Cunninghamella*).

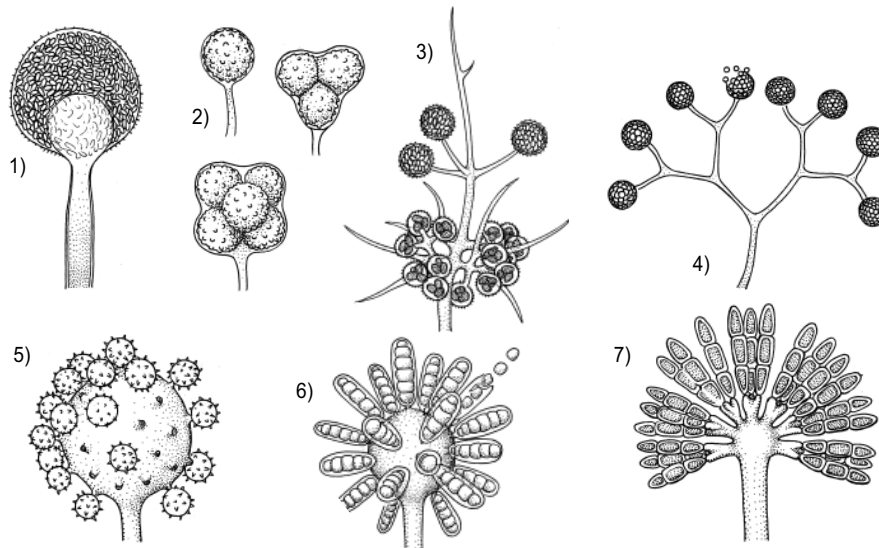


Рис. 5.6. Приклади апланоспорангіїв у різних грибів (Zygomycota).

1) *Mucor*; 2) *Mortierella*; 3) *Chaetocladium*; 4) *Syzygites*; 5) *Cunninghamella*; 6) *Syncephalastrum*; 7) *Syncephalis*.

Своєрідні односпорові мероспорангії характерні для представників порядку Kickxellales (*Coemansia*, *Kickxella*, *Spirodactylon*). Споровмістилища в них утворюються на носійних клітинах — **спорокладіях**, розташованих групами у вигляді кілець, спіралей або моноподіїв (рис. 5.5; 5.7). Спорокладії, на відміну від ампул, розділені поперечними септами на окремі клітини. Кожна клітина спорокладію формує бічне здуття — **псевдофіталіду**, на вершині якої утворюється веретеноподібне споровмістилище. У кожному вмістилищі, у свою чергу, розвивається одна-єдина спора, яка не має власної оболонки й захищена лише покривами вмістилища. Така спороносна структура, з погляду кількості клітин, що містяться в ній, є спорангіоллю, з погляду способу формування — мероспорангієм, а за зовнішнім виглядом — конідією. У літературі можна зустріти всі ці найменування.

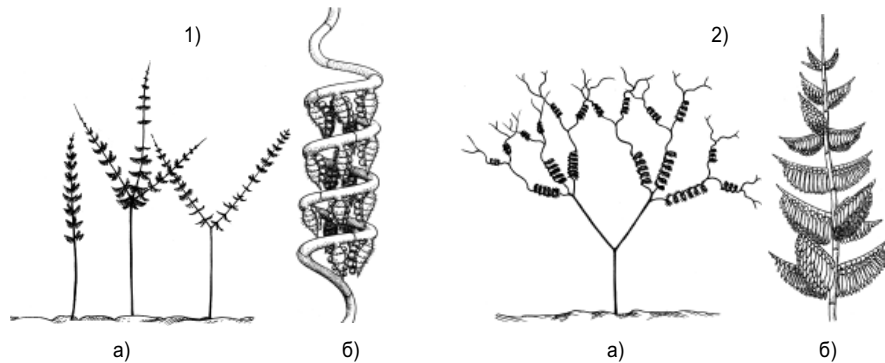


Рис. 5.7. Спороносні структури Kickxellales.

1) *Coemansia*: а) загальний вигляд спороносень, б) спороносна гіфа з псевдофіталідами та спорангіолями; 2) *Spirodactylon*: а) загальний вигляд спороносень, б) спороносна гіфа з псевдофіталідами та спорангіолями.

У численних представників *Zygomycota* розвиток мероспорангіїв підлягає спрощенню. Замість випинання ділянок протопласта ампули через пори, на її поверхні утворюються прості вирости, покриті материнською клітинною стінкою. Кожен із цих виростів потім розділяється поперечними септами, які формуються вже не шляхом агрегації пухирців, а шляхом звуження просвіту мембрани за принципом ірисової діафрагми (*Piptocephalis*). Такий спосіб спороутворення є вже не ендо-, а екзогенним, а отже — спори, що утворюються таким шляхом, є не спорангіоспорами, а конідіями (у цьому випадку — ботріобластоконідіями, див. розділ 5.3). Утім, з таким трактуванням сьогодні погоджуються не всі вчені. Так, Дж. Л. Бенні (2001) вважає, що вторинні конідії *Zygomycota* слід розглядати як різні форми мероспорангіїв.

У деяких представників *Zygomycota* редукція мероспорангіїв іде ще далі: стадія утворення септ зникає і на ампулі формуються прості

(одноклітинні) циліндричні конідії (*Cochlonema*, *Rhopalomyces*). Потім зникає й ампула (*Zoosporus*). У цих випадках усі фахівці упевнено стверджують про розвиток справжніх конідій.

Як бачимо, у межах відділу *Zygomycota* вдається прослідкувати всі стадії переходу від спорангіального до конідиального способу спороношення.

### 5.3. 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 конідиогенних 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) (рис. 5.8, 5.9).

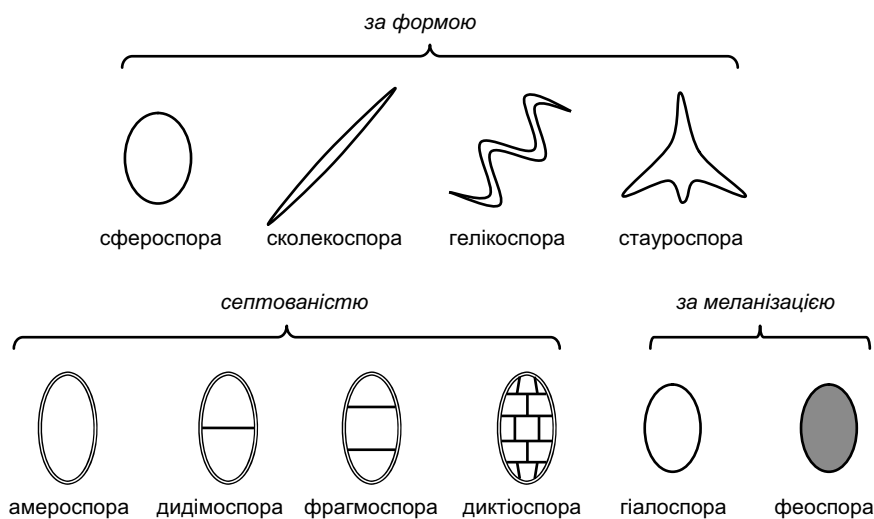


Рис. 5.8. Морфологічні типи конідій.

З погляду форми конідії поділяють на такі групи:

- **сфероспори** (їх позначають буквою е, від англ. ellipsoidal — еліптичні) — мають більш-менш ізодіаметричну форму;
- **сколекоспори** (їх позначають буквою f, від англ. filiform — ниткоподібні) — мають веретеноподібну, ниткоподібну, S-або С-подібну форму;
- **гелікоспори** (їх позначають буквою h, від англ. helical — спіральноподібні) — мають спіральноподібну форму;



— **стауроспори** (їх позначають буквою *b*, від англ. branched — розгалужені) — мають форму тетраедра, зірчасту, лопатеву або розгалужену форму.

З погляду **септованості** (*i*, відповідно, кількості клітин у спорі) конідії поділяють на такі групи:

— **амероспори** (їх позначають знаком ° або 0) — не містять септ, складаються з однієї клітини;

— **дідімоспори** (їх позначають знаком | або 1) — містять одну септу, яка поділяє конідію на дві клітини;

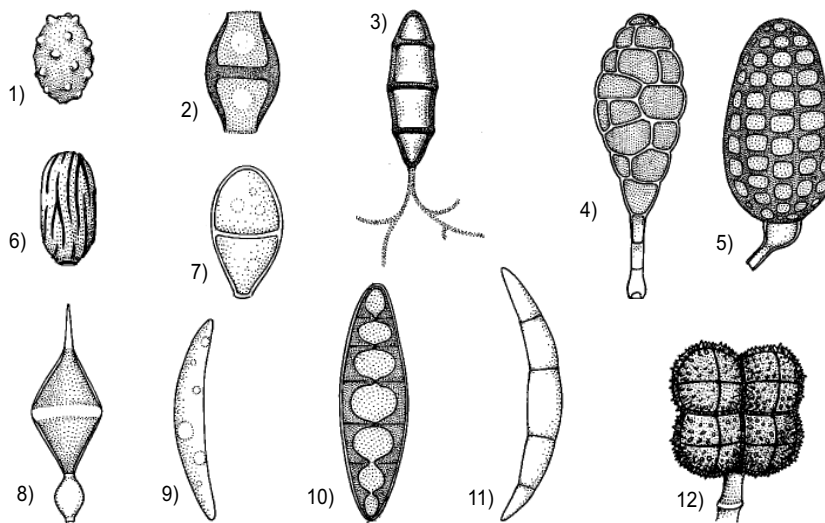
— **фрагмоспори** (їх позначають знаком ≡) — містять кілька (більше однієї) більш-менш паралельних септ, які поділяють конідію на більше ніж дві клітини;

— **діктіоспори** або **муральні конідії** (їх позначають знаком #) — містять кілька взаємно перпендикулярних септ, які поділяють конідію на кілька паралельних рядів клітин.

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

— **гіалоспори** (їх позначають буквою *h*) — спори не містять меланіну, безбарвні або забарвлені цитоплазматичними пігментами в яскраві кольори (рожевий, зелений, блакитний);

— **феоспори** (їх позначають буквою *p*) — спори містять меланін, мають коричневе, темно-буре, чорне забарвлення.



**Рис. 5.9.** Приклади конідій різної морфології.

1) Амероспора *Gliomatix*; 2) дідімоспора *Bispora*; 3) фрагмоспора *Truncatella*; 4) діктіоспора *Alternaria*; 5) діктіоспора *Kostermansinda*; 6) амероспора *Stachybotrys*; 7) дідімоспора *Trichothecium*; 8) амероспора *Beltrania*; 9) амероспора *Circinotrichum*; 10) фрагмоспора *Helminthosporium*; 11) фрагмоспора *Fusarium*; 12) діктіоспора *Dictyoarthrinium*.

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. Наприклад *гіалодідімоспора* (h0|), *феофрагмоспора* (p0≡), *гіалостауродиктіоспора* (hb#).

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* — не відрізняються від вегетативних гіф;
- *макронематні* — відрізняються від вегетативних гіф: як правило, такі конідієносці потовщені, мають міцні меланізовані клітинні стінки.

За характером розгалуження конідієносці (аналогічні до спорангієносців, див. вище) поділяють на:

- *проті* — нездатні до розгалуження;
- *дихотомічні* — розгалужуються шляхом ділення апекса навпіл;
- *моноподіальні* — розгалужуються шляхом утворення бічних гілочок при збереженні росту головної осі;
- *симподіальні* — розгалужуються шляхом утворення бічних гілочок, які продовжують рости після припинення росту головної осі.

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.

#### Онтогенетична класифікація

Онтогенетична класифікація конідій ґрунтується на розмежуванні різних способів розвитку окремих конідій та їх груп.

Процес утворення конідій, *конідіогенез*, може бути охарактеризований на підставі кількох критеріїв. Найбільш важливий із них запропонував французький міколог П. Вуїллемін у 1910 р.— це *наявність* або *відсутність спеціалізованих зачатків конідії* та *час відділення конідії септою*. Із цього погляду можна виділити дві основні групи конідій:

- *талоконідії* або *талічні (артічні) конідії* — формуються з неспеціалізованих клітин, без спеціальних зачатків; ріст і розвиток конідії відбувається *після* того, як септа відокремила її від конідієносця.

- *бластоконідії* або *бластичні конідії* — формуються зі спеціальних зачатків (здуттів, розширень), які з'являються на гіфі *до* того, як септа відокремлює їх від конідієносця. Клітини, на яких утворюються зачатки бластоконідій, називають *конідіогенними*.

Як видно з визначень, розмежування тало-й бластоконідій ґрунтується на *двох* взаємопов'язаних критеріях. Критерій спеціалізованих зачатків

передбачає, що конідія може утворитися або зі звичайної, передіснюючої клітини конідієносця (талоконідія), або з нової клітини, яка на початку має вигляд розширення або здуття, що утворюється на вегетативній клітині (бластоконідія). Тим часом критерій утворення септи передбачає, що конідія або спершу відділяється септою, а потім починає рости й розвиватися (талоконідія), або вона спочатку росте й розвивається і, лише досягнувши зрілості, відділяється септою (бластоконідія) (рис. 5.10).

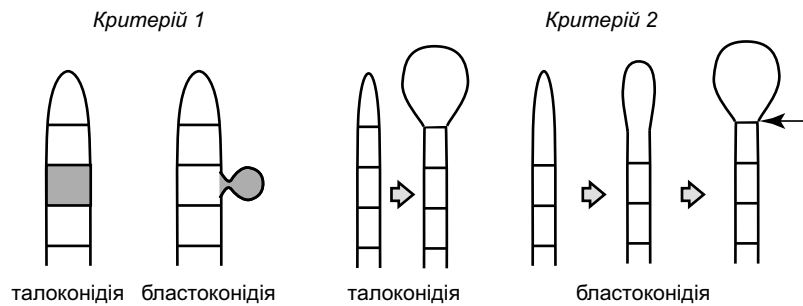


Рис. 5.10. Розмежування бластичних і талічних конідій.

*Критерій 1:* талоконідія утворюється з передіснюючої вегетативної клітини, а бластоконідія — із зачатка, що формується de novo;

*Критерій 2:* талоконідія на початку відділяється септою, а потім починає рости й розвиватися, бластоконідія на початку росте й розвивається і, лише досягнувши зрілості, відділяється септою (нова септа вказана стрілкою).

Не зважаючи на відмінність, ці обидва критерії описують, по суті, один і той самий процес. Так, якщо конідія утворюється з передіснюючої клітини, то ця клітина, природно, відокремлена септами ще до того, як перетвориться в конідію. І навпаки, якщо конідія утворюється із зачатка, що формується на конідіогенній клітині, то цей зачаток може відокремитися септою лише після того, як пройде через період росту й розвитку.

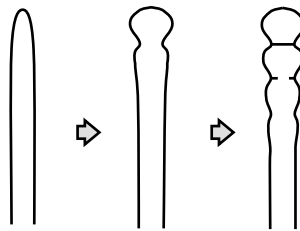


Рис. 5.11. Принцип утворення ретроконідій.

І все ж таки існує один-єдиний, досить рідкісний випадок, коли два критерії, що розмежовують тало- та бластоконідії, суперечать один одному. Це — *ретроконідії* або *ретрогресивні конідії* — конідії, що формуються з передіснюючих ділянок конідієносця шляхом їх розділення на зачатки,

що згодом відділяються септами (рис. 5.11). Ретроконідії зазвичай розглядають як різновид бластоконідій, оскільки їх зачатки утворюються до формування септ. Проте, з іншого боку, їх можна вважати талоконідіями, оскільки вони утворюються з передіснуючих ділянок гіфи. Таким чином, ретроконідії посідають проміжне положення між двома основними типами конідій.

Альтернативний критерій онтогенетичної класифікації конідій — це критерій залучення клітинної стінки в конідіогенез. Його запропонував С. Дж. Х'юджес у 1953 р. Відповідно до цього критерію конідії можуть бути розділені на дві великі групи:

— *холоконідії* (від грец. *holos* — цілий) формуються за участю всіх шарів клітинної стінки материнської гіфи;

— *ентероконідії* (від грец. *entero* — усередині) формуються без участі зовнішнього шару клітинної стінки материнської гіфи; внутрішній шар може брати або не брати участь в утворенні клітинної стінки конідій.

Як впливає з опису, при формуванні холоконідій частина конідіеносця перетворюється в конідію цілком, із залученням як протопласта клітин, так і клітинних покривів. Тим часом у разі ентероконідій протопласт майбутньої конідії відособлюється й формує власні покриви, а материнська клітинна стінка на цій ділянці перфорується або розривається (рис. 5.12).

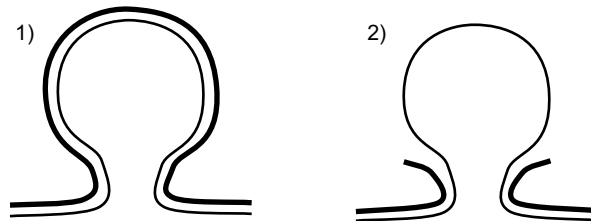


Рис. 5.12. Принцип утворення холо- (1) та ентероконідій (2).

Антиномії «тало/бласти» та «холо/ентеро» можна розглядати разом. Класифікація, побудована на узагальненні цих критеріїв, має такий вигляд:

— *холобластоконідії (холобластичні конідії)* — формуються зі спеціальних зачатків, за участю всіх шарів клітинної стінки материнського гіфа;

— *ентеробластоконідії (ентеробластичні конідії)* — формуються зі спеціальних зачатків, без участі зовнішнього шару клітинної стінки материнського гіфа;

— *холоталоконідії (холоталічні конідії)* — формуються з передіснуючих клітин конідіеносця, за участю всіх шарів клітинної стінки материнського гіфа;

— *ентероталоконідії (ентероталічні конідії)* — формуються з передіснуючих клітин конідіеносця, без участі зовнішнього шару клітинної стінки материнської гіфи;

Третім критерієм онтогенетичної класифікації конідій є критерій *проліферації* — тобто наростання конідієносця з утворенням нових спор. Його запропонував К. В. Субраманьян у 1962 р. Цей учений відзначив, що лише в окремих примітивних форм утворення першої конідії на вершині конідієносця зупиняє ріст останнього (такий тип конідієносця називається *детермінованим*). Дещо прогресивнішим, але також досить рідкісним, є *синхронне* утворення конідіогенною клітиною багатьох конідій, розосереджених по її поверхні. У більшості ж видів кожна конідіогенна структура багаторазово повторно використовується для утворення нових генерацій конідій (конідієносці, що реалізують таку можливість, називаються *індетермінованими*).

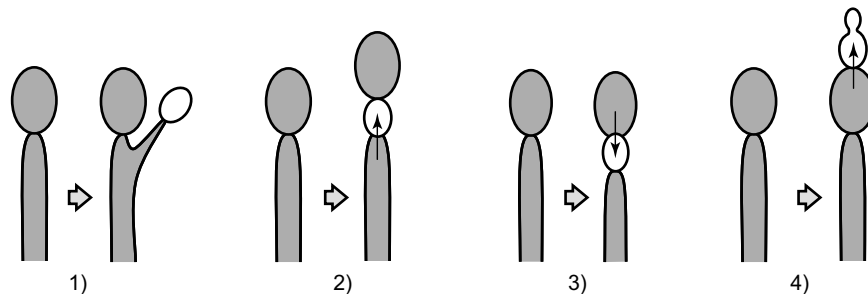


Рис. 5.13. Типи проліферації конідієносців і конідій.

1) симподіальна проліферація конідієносця; 2) прекурентна проліферація конідієносця; 3) ретрогресивна проліферація конідієносця; 4) акропетальна проліферація конідій.

Існує два принципово різних способи продовження конідіогенезу після того, як на вершині конідієносця утворилася перша конідія (рис. 5.13). Перший із них — *проліферація конідієносця*, тобто продовження його росту з утворенням на нових ділянках нових конідій. Це явище може здійснюватися чотирма способами:

— *симподіальна проліферація конідієносця* — це продовження росту конідієносця поряд з верхівковою конідією, з утворенням нового апекса гіфи.

— *прекурентна проліферація конідієносця* — це продовження апікального росту конідієносця прямо під септою, що відокремила від нього верхівкову конідію. У результаті цього утворюються *ланцюжки конідій*, які ростуть основою, — так зв. *базипетальні* ланцюжки, в яких верхівкова конідія є найстарішою. Базипетальні ланцюжки не можуть розгалужуватися, оскільки їхні закінчення не мають ростової активності.

— *ретрогресивна проліферація конідієносця* — це утворення нових конідій в основі ланцюжка, під конідією-попередницею, з тієї частини конідієносця, яка перебуває нижче. При цьому також утворюються *базипетальні* ланцюжки, які відрізняються від попередніх тим, що їхнє подовження призводить до укорочення конідієносця.

— **акропетальна проліферація конідій** — це утворення нових конідій на верхівці конідій-попередниць; при цьому утворюється **акропетальний** ланцюжок, в якому верхівкова конідія є наймолодшою. Акропетальні ланцюжки можуть розгалужуватися, оскільки кожна верхівкова (і навіть проміжна) конідія в них здатна проліферувати в кількох ділянках.

Ще один важливий критерій онтогенетичної класифікації конідій — це критерій їх локалізації на конідієносії. За цим параметром конідії поділяють на:

- **акрогенні** — утворюються на апексі конідієносія;
- **плеврогенні** — утворюються на бічній поверхні конідієносія.

І нарешті, останній загальний критерій стосується вже не конідії, а конідієносія — це критерій **локалізації зростаючої (проліферуючої) ділянки конідієносія**, відповідальної за формування нових конідій. За цим параметром конідієносії поділяють на:

- **акроауксичні (акроауксиллярні)** — наростають верхівкою (як і вегетативні гіфи);
- **базоауксичні (базоауксиллярні)** — наростають основою верхівкової клітини.

На підставі розглянутих критеріїв може бути побудована *узагальнювальна онтогенетична класифікація конідій*. Її сучасний вигляд розробив Г. Л. Барон у 1968 р. Згідно із цією класифікацією, конідії поділяють на 12 груп, окреслених на підставі всіх перелічених вище онтогенетичних критеріїв (рис. 5.14, 5.15).

**Алевріоспори (гангліоспори, монобластоспори)** — це холобластичні конідії, що формуються акрогенно, поодинокі, на детермінованих конідієносіях. Як правило, вони мають великі розміри й міцну орнаментовану оболонку, часто бувають багатоклітинними, іноді розгалуженими або спіралеподібними. Спостерігаються у представників анаморфних родів *Sepedonium*, *Stephanota*, *Trichophyton*, *Clasterosporium*, *Mycogone* (в основному це анаморфи Ascomycota з порядку Нуроскреалес). Близькими за типом формування є конідії зигоміцетів з порядку Entomophthorales (*Entomophthora*), а також гігантські спори гломеромікотових грибів (*Glomus*, *Gigaspora*), проте їх ніколи не називають «алеврїоспорами», оскільки цей термін за традицією застосовують лише до товстостінних спор з орнаментованою оболонкою.

**Ботріобластоспори (полібластичні конідії)** — це холобластичні конідії, що формуються акро- та плеврогенно, синхронно, на розширених апексах детермінованих конідієносіїв. Ботріобластоконідії мають сферичну форму й середні розміри. Їх групи нагадують «ґрона» ягід, звідси їх назва (грец. *Botrys* — ґроно). Конідіогенну клітину, яка утворює ботріобластоспори, називають **ампулою**. Ботріобластоспори спостерігаються у представників анаморфних родів *Botrytis*, *Oedocephalum*, *Nematogonium*, *Ostracoderma* тощо (це в основному Ascomycota з порядків Helotiales і Pezizales). Зустрічаються також у зигоміцетів (*Zoopagus*) та в несправжніх грибів (*Basidiophora*).

**Акробластоспори (акропетальні бластоконідії)** — це холобластичні конідії, що формуються акрогенно, в акропетальних ланцюжках. Ланцюжки часто розгалужуються, утворюючи деревоподібні «ґрона», а будучи зануреними в слиз — великі сферичні голівки. Типові акропетальні бластоконідії одноклітинні, мають лимоноподібну форму. Вони спостерігаються в представників анаморфних родів *Cladosporium*, *Hyalodendron*, *Monilia*, *Periconia* (це анаморфи Ascomycota з порядків Capnodiales, Helotiales, Microascales, Ophiostomatales тощо).

**Анелоспори** — це холобластичні конідії, що формуються акрогенно, шляхом прекурентної проліферації конідієносців. Вони утворюють базипетальні ланцюжки або відділяються від конідіогенної клітини по одній. Анелоспори в основному одноклітинні, мають форму еліпса зі зрізаною основою. Конідіогенну клітину, яка їх утворює, називають *анелофором*.

Анелоспори спостерігаються у представників анаморфних родів *Coryneum*, *Melanconium*, *Melanocephala*, *Marssonia* (в основному це анаморфи Ascomycota з порядків Diaporthales, Microascales та Ophiostomatales).

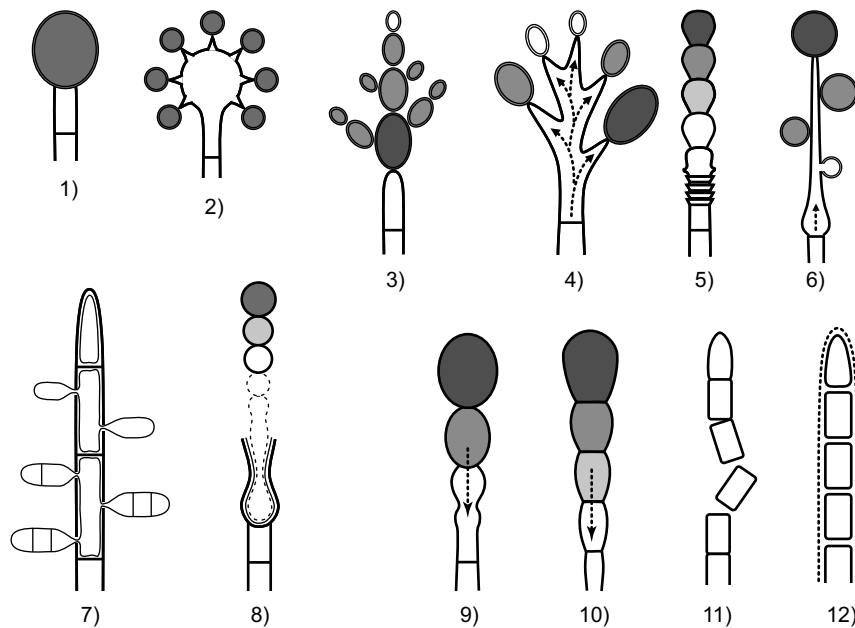
У 1990 р. К. Дж. Ванг показав, що у цілому ряду родів (*Doratomyces*, *Graphium*, *Scedosporium*, *Scopulariopsis*) анелоспори формуються ентеробластично і являють собою фіалоспори на редукованих фіалідах — анелідах (див. нижче). Такі спори вчені запропонували називати *ентеробластичними анелоспорами*, а класичні анелоспори — *холобластичними*, згідно зі способом їх формування.

**Симподулоспори (радулоспори)** — це холобластичні конідії, що формуються акрогенно, шляхом симподіальної проліферації конідієносців. Вони утворюються групами на розширеному, симподіально розгалуженому апексі конідієносця. Мають найрізноманітнішу форму й розміри, але переважають овальні та веретеноподібні амеро- або фрагмоспори. Конідіогенну клітину, яка утворює симподулоспори, називають *симподулою*. Симподулоспори спостерігаються у представників анаморфних родів *Arthrobotrys*, *Beauveria*, *Cercospora*, *Cladobotryum*, *Fusicladium*, *Helicosporium*, *Nodulisporium*, *Ramularia* (в основному це анаморфи Ascomycota з порядків Sordariales і Xylariales). Окрім того, вони зустрічаються в несправжніх грибах (*Bremia*, *Peronospora*).

**Меристематичні бластоспори (базоауксичні бластоспори)** — це холобластичні конідії, що формуються плеврогенно на базоауксичних конідієносцях. Вони мають вигляд сферичних тілець, що вкривають конідієносець по всій його довжині. Зазвичай вони одноклітинні, мають сферичну форму. У «чистому» вигляді спостерігаються лише у кількох анаморфних родів: *Arhtrinium*, *Cordella*, *Endocalyx*, *Plerocoonium* (анаморфи Ascomycota з порядку Sordariales). Нещодавно до них були віднесені також представники роду *Cladobotryum* (анаморфа роду *Hyrotomyces*, Ascomycota).

**Пороконідії (третичні конідії)** — це ентеробластичні конідії, які формуються акро- та плеврогенно, шляхом випинання протопласта через *пору* в зовнішньому шарі клітинної стінки. Можуть розвиватися одиночно або утворювати *акропетальні* ланцюжки. Внутрішній шар, випинаючись разом

із протопластом, утворює клітинну стінку конідії. Більшість пороконідій меланізовані й септовані, мають великі розміри. Конідіогенну клітину, яка утворює пороконідії, називають *моно-* або *політретичною клітиною*, в залежності від кількості конідіогенних ділянок. Спостерігаються в представників анаморфних родів *Alternaria*, *Bipolaris*, *Diplococcum*, *Helminthosporium*, *Stemphilum* (це анаморфи Ascomycota з порядку Pleosporales).



**Рис. 5.14.** Онтогенетичні типи конідій.

1) Алевріоспора; 2) ботріобластоспори; 3) акробластоспори; 4) симподулоспори; 5) анелоспори; 6) меристематичні бластоспори; 7) пороконідії; 8) фіалоконідії; 9) ретроконідії; 10) меристематичні артроспори; 11) артроспори; 12) ентероталоконідії.

Темнішим кольором показані старші конідії. Стрілки вказують напрямки конідіогенезу.

**Фіалоконідії** — це ентеробластичні конідії, що формуються акрота плеврогенно, шляхом випинання протопласта через *лійкоподібний розрив* («*комірць*») клітинної стінки. Стінка конідії при цьому формується *de novo*. Конідіогенну клітину, яка утворює фіалоконідії, називають **фіалідою**.

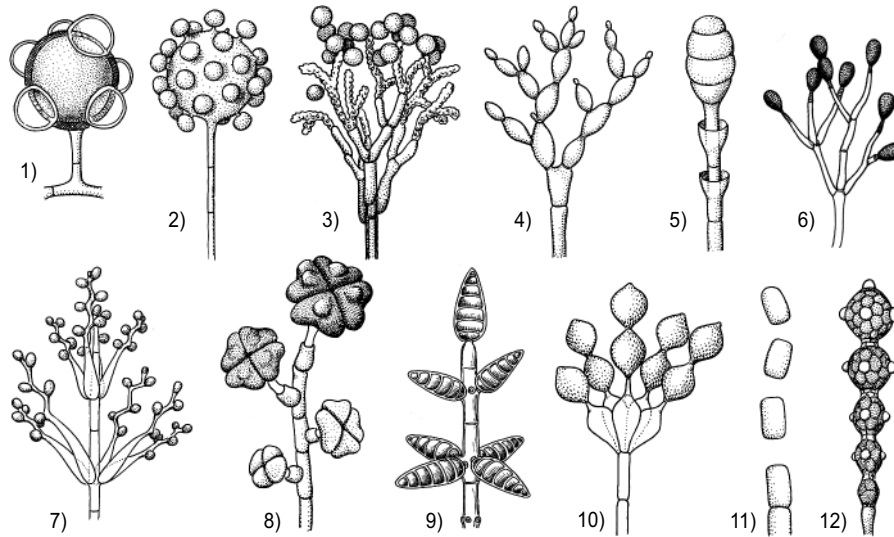
Фіалоконідії завжди розвиваються в базипетальних ланцюжках. Як правило, вони одноклітинні, мають невеликі розміри й сферичну форму, але зустрічаються також веретеноподібні дидімота фрагмоспори. Спостерігаються у представників широко розповсюджених анаморфних родів



*Aspergillus, Fusarium, Gliocladium, Paecilomyces, Penicillium, Stachybotrys, Trichoderma* (в основному це анаморфи Ascomycota з порядків Eurotiales і Hyposcreales).

**Ретроконідії** — це холоконідії, проміжні між бласто- й талотипами (див. вище). Утворюються акрогенно, у базипетальних ланцюжках, які наростають шляхом перетворення в конідії тих ділянок конідієносця, що лежать нижче. Відзначені тільки в анаморфному роді *Basipetospora* (анаморфа Ascomycota, близьких до Eurotiales).

**Меристематичні артроспори (оїдії, коніоспори, спікулоспори)** — це холоталічні конідії, що формуються з передіснуючих вегетативних клітин шляхом ретрогенезу проліферації конідієносців. Вони утворюються в базипетальних ланцюжках, верхні клітини яких завжди значно більші аніж нижні, оскільки починають розростатися раніше за них. Одноклітинні меристематичні артроспори, які називають **оїдіями**, спостерігаються у представників анаморфного роду *Oidium* (анаморфа Ascomycota з порядку Erysiphales). Своєрідні муральні меристематичні артроспори спостерігаються у *Phragmotrichum* (анаморфа Ascomycota inc. sedis) та близьких до нього родів.



**Рис. 5.15.** Приклади конідій різних онтогенетичних типів.

1) алевріоспора *Stephanoma*; 2) ботріобластоконідії *Oedocephalum*; 3) ботріобластоконідії *Periconia*; 4) акробластоконідії *Cladosporium*; 5) холобластична анелоспора *Endophragmia*; 6) ентеробластичні анелоспори *Secedonium*; 7) симподулоконідії *Tricranchium*; 8) меристематичні блас-тоспори *Spegazzinia*; 9) порококонідії *Helminthosporium*; 10) фіалоконідії *Phyalomyces*; 11) артроспори *Geotrichum*; 12) меристематичні артроспори *Phragmotrichum*.

**Артроспори** — це *холоталічні* конідії, які формуються з передіснуючих вегетативних клітин *синхронно*. При їх формуванні ділянка вегетативної гіфи просто розпадається на клітини, які далі функціонують як конідії. Такий розпад може бути *схизолітичним* (розщеплення в товщі септи) або *рексолітичним* (розщеплення шляхом розриву проміжних клітин, розташованих між майбутніми артроспорами). Артроспори завжди одноклітинні, мають циліндричну або бочкоподібну форму, з добре помітними рубцями від розпаду гіфи.

Схизолітичні артроспори спостерігаються у представників анаморфних родів *Geotrichum*, *Trichosporon* (анаморфи Ascomycota з примітивних порядків Saccharomycetales і Tremellales), а рексолітичні — у представників анаморфних родів *Oidiodendron*, *Chrysosporium* (анаморфи Ascomycota з порядків Eurotiales та Onygenales), а також у несправжніх грибів роду *Albugo*.

**Ентероталоспори** — це *ентероталічні* конідії, що формуються з передіснуючої ділянки гіфи *синхронно*. Спори дозрівають ланцюжком, у чохлі, утвореному зовнішнім шаром клітинної стінки. Цей рідкісний спосіб конідіогенезу відомий лише у представників анаморфного роду *Bahusakala* (Ascomycota, Dothideales), проте широко розповсюджений серед грибоподібних прокариотів — актиноміцетів (*Streptomyces*).

Дванадцять основних онтогенетичних типів конідій досить точно описують природну різноманітність цих структур. Проте існують випадки, коли конідіальне спороношення має ознаки одночасно кількох онтогенетичних типів. Як правило, це відбувається тоді, коли розвиток конідіогенної клітини (конідієносця) здійснюється за однією онтогенетичною моделлю, а проліферація конідій — за іншою. Наведімо деякі приклади:

— *Gonatobotryum*: конідії утворюються за ботріобласто-типом, але потім проліферують, формуючи акропетальні ланцюжки (як акропетальні бластоконідії);

— *Sympodiella*: конідії утворюються за артро-типом, але конідіогенна клітина, яка їх формує, наростає за симподуло-типом;

— *Trichothecium*: конідії утворюються за фіало-типом, але потім конідіогенні клітини з прикріпленими до них конідіями розпадаються як артроспори;

— *Wallemia*: конідії утворюються за артро-типом, але конідіогенна клітина, яка їх формує, наростає за фіало-типом.

Як вже було сказано, формування конідій часто відбувається за участю спеціалізованих конідіогенних клітин — фіалід, анелід, симподул та ампул (рис. 5.16). Розгляньмо їх особливості докладніше.

**Фіаліди** — це конідіогенні клітини, які утворюють фіалоспори. Вони є структурами глечикоподібної форми, з лійкуватим розширеним отвором у клітинній стінці — *комірчиком*. Саме через цей отвір виступає з фіаліди її протопласт, що формує ланцюжок конідій. Трохи нижче комірчика канал фіаліди утворює *периклінальне потовщення*, що звужує її просвіт і забезпечує відособлення ділянок протопласта в окремі фіалоконідії.

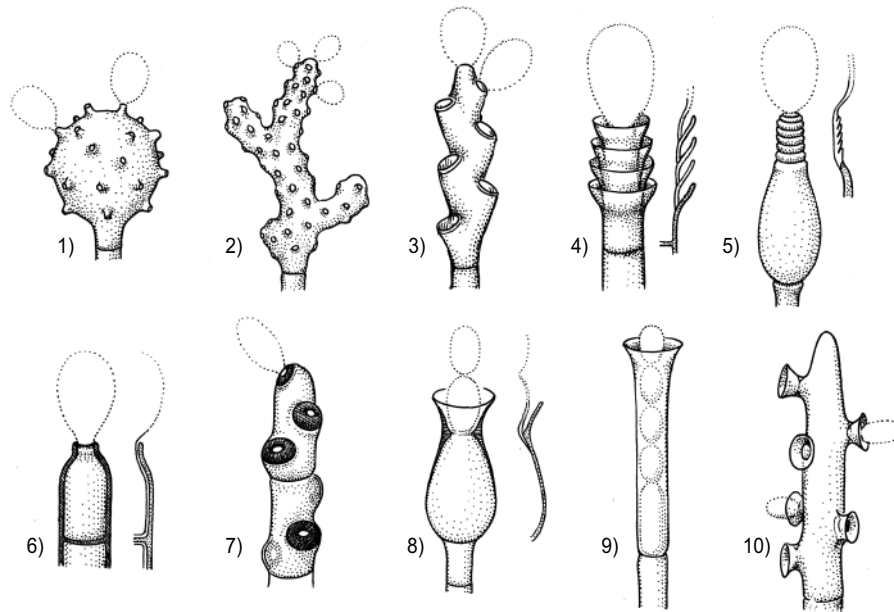


Рис. 5.16. Типи спеціалізованих конідіогенних клітин.

1) ампула; 2) полібластична клітина; 3) симподула; 4) анелофор; 5) анеліда; 6) монотретична клітина; 7) політретичні клітини; 8) типова екзогенна фіаліда; 9) ендогенна фіаліда; 10) поліфіаліда.

**Анелофори** — це конідіогенні клітини, які утворюють холобластичні анелоспори. Вони мають циліндричну форму й відзначаються наявністю в апікальній частині **кільцеподібних рубців (анеляцій)** — слідів прекурентного конідогенезу. Рубці утворюються в той момент, коли чергова конідія відділяється від конідіеносця. Гіфа під нею продовжує рости, подовжується,

і при цьому слід від конідії, що відокремилася, неначе «сповзає» по гіфі вниз. Як наслідок, на анеліді утворюється стільки рубців, скільки конідій вона сформувала.

Близькі до анелофор за своєю структурою й *анеліди* — редуковані проліферуючі фіаліди, які також мають анеляції й утворюють ентеробластичні анелоспори. Принциповою відмінністю анелід, яку реєструють тільки за допомогою електронної мікроскопії, є те, що анеляції в них утворені лише внутрішнім шаром клітинної стінки, тимчасом як зовнішній уривається нижче від анеляції.

**Третичні клітини** — конідіогенні клітини, що утворюють пороконідії. Вони зазвичай мають просту циліндричну форму, і відрізняються від вегетативних клітин лише за наявністю пор, як правило помітних у світловий мікроскоп. Якщо на клітині розвивається одна пора, то таку клітину називають *монотретичною*, якщо ж декілька — *політретичною*.

**Симподули** — це конідіогенні клітини, що утворюють симподулоспори. Вони можуть мати найрізноманітнішу форму — короткого циліндра, зірчастої клітини, зигзагоподібної гіфа. Їх спільною властивістю є чергування напрямку зубців, на яких розташовуються клітини, що надає симподулам звивистої форми. Симподули мають потенційно необмежений ріст (точніше, він обмежений лише тривалістю існування конідіеносця), тому їх форма та розміри суттєво змінюються з віком. Старі симподули можуть мати вигляд подовжених шорстких гіф, вкритих по всій довжині зубцями від спор, які давно відокремилися.

**Ампули** — це конідіогенні клітини, що утворюють ботріобластоспори. Зазвичай вони мають вигляд сферичного здуття на кінці конідіеносця. Після відділення спор уся поверхня ампули залишається вкритою циліндричними рубчиками, що робить її схожою на морську міну. Зрідка ампули бувають здатні до проліферації (*Gonatotryps*, *Nematogonium*), і тоді на гіфах утворюються їх ланцюжки, сполучені ділянками вегетативних клітин. Деякі ампули можуть розростатись і розгалужуватись, втрачаючи сферичну форму, і тоді їх зазвичай називають *полібластичними клітинами* (*Periconia*).

Підбиваючи підсумок опису різноманітності конідій та конідіогенних структур, слід підкреслити, що вивчення способів конідіогенезу до цих пір залишається серйозною проблемою. За зовнішнім виглядом спороншень далеко не завжди можна визначити шляхи їх формування. Сьогодні вивчення цих явищ проводять переважно з використанням електронної мікроскопії.

#### 5.4. 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 покриттями, 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* — це конідіоми, що утворюють конідії на своїй поверхні. Вони мають осьову структуру й, за рідкісним винятком, не формують спеціалізованих покривів. До рецептакулів належить три типи конідіом — *синнеми*, *спородохії* та *ацервули*.

— *Концептакули* — це конідіоми, що утворюють конідії всередині закритих або напіввідкритих порожнин. Вони мають замкнуту структуру й майже завжди формують спеціалізовані покриви. До концептакулів належить чотири типи конідіом — *купули*, *пикніди*, *псевдопикніди* й *пикнотирії*.

### **Рецептакули**

*Синнеми (коремії)* — це стовпчасті конідіоми, що являють собою пучки конідієносців, зрощених бічними стінками. Такі пучки мають більшу механічну міцність, аніж 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 (капітулюм)* — 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* — мають обмежений ріст; конідіогенна зона в таких синем утворюється на вершині й блокує подальшу проліферацію конідіоми;

— *індетерміновані* — мають необмежений ріст; конідіогенна зона утворюється на бічній поверхні стеблинки, а апекс синнеми залишається вільним і продовжує проліферувати.

Детерміновані синнеми завжди є простими, а індетерміновані — як простими, так і складними. При цьому бічні відгалуження складних конідію можуть бути як детермінованими (*Sarophorum*), так і індетермінованими (*Tilachlidiopsis*).

За характером внутрішньої структури, яка визначається напрямком росту гіф стеблинки, синнеми поділяють на:

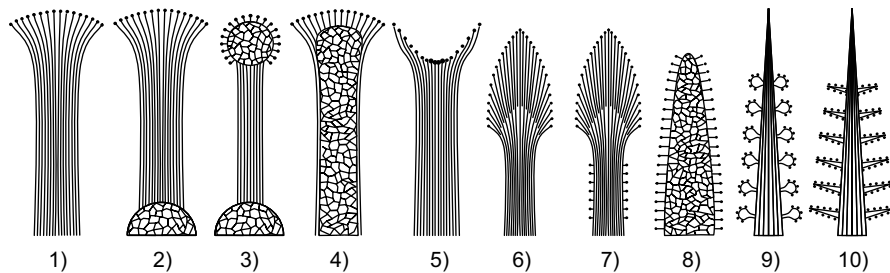
— **паралельні** — ніжка складається з паралельних гіф (детерміновані — *Stilbella*, *Gliocladium*, індетерміновані — *Doratomyces*, *Pycnostysanus*);

— **купулятні** — ніжка складається з паралельних гіф, які у верхній частині розходяться в сторони, формуючи лійкоподібну конідіогенну зону (*Morrisographium*);

— **базистроматичні** — основна частина ніжки складається з паралельних гіф, а в основі розташоване строматичне сплетіння (*Phaeoisariopsis*);

— **амфістроматичні** — середня частина ніжки складається з паралельних гіф, а в основі й у капітулюмі є строматичні сплетіння (*Stromatographium*);

— **інтрикатні** — уся ніжка, від основи до вершини, складається зі строматичного сплетіння (*Eustilbum*);



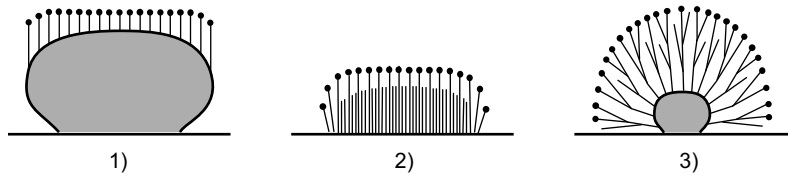
**Рис. 5.17.** Морфологічні типи синнем. 1—8 — прості, 9—10 — складні.

1) Детермінована паралельна; 2) детермінована базистроматична; 3) детермінована амфістроматична; 4) детермінована інтрикатна; 5) детермінована купулятна; 6) індетермінована паралельна з детермінованими спороношеннями на ніжці; 7) індетермінована паралельна з індетермінованими спороношеннями на ніжці; 8) індетермінована інтрикатна; 9) складна індетермінована з детермінованими гілочками; 10) складна індетермінована, з індетермінованими гілочками.

Різні класифікації синнем вільно комбінуються, утворюючи майже весь спектр можливих поєднань (рис. 5.17).

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 конідіеносців, 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.



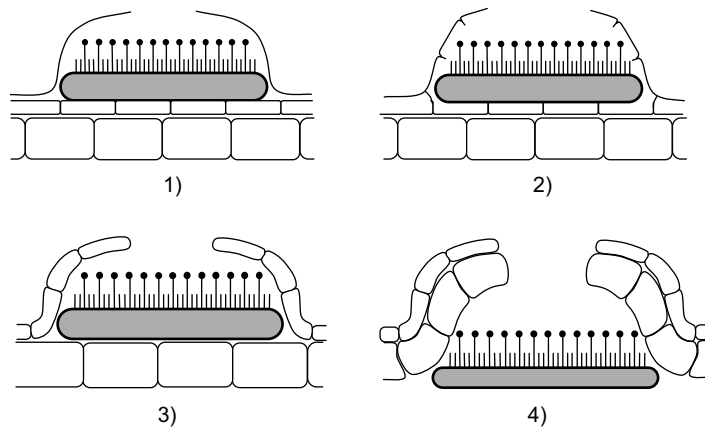
**Рис. 5.18.** Морфологічні типи спордохій.  
1) Типова; 2) редукована; 3) пучкова.

Спородохії зустрічаються у порівняно невеликій групі родів (переважно з порядку *Hymenochaetales* відділу *Ascomycota*) і не відзначаються різноманітністю структури. Умовно виділяють такі їх варіанти (рис. 5.18):

— **типові** — мають вигляд опуклої подушкоподібної маси паралельних конідіеносців та вегетативних гіф, що має доволі великі розміри — близько кількох міліметрів (*Tubercularia*, *Metarhizium*);

— **редуковані** — мають вигляд слабкоопуклої пухкої маси паралельних конідіеносців, як правило, мікроскопічних розмірів (*Typhaosporium*);

— **пучкові** (англ. *caespitose*) — складаються з пучка конідіеносців, які зближуються в основі й розташовані на строматичному сплетінні гіф (*Agyriella*).



**Рис. 5.19.** Морфологічні типи ацервул.  
1) Субкутикулярний; 2) інтраепідермальний; 3) субепідермальний; 4) субперидермальний.

**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 (рис. 5.19).

— **субкутикулярні** — розвиваються на поверхні епідермісу, під восковою кутикулою (*Colletotrichum*, *Cylindrosporium*);

— **інтраепідермальні** — розвиваються в товщі епідермісу, розриваючи його клітини в латеральній площині (*Didymosporina*);

— **субепідермальні** — розвиваються під поверхнею епідермісу, трохи піднімаючи його (*Libertella*, *Melanconium*);

— **субперидермальні** — розвиваються, під перидермою (*Melanconiopsis*).

Іноді для опису різноманітності ацервул використовують додаткові ознаки. Так, у представників анаморфного роду *Colletotrichum* ацервули в складі конідіального шару містять великі багатоклітинні щетинки. Ацервули, спори яких занурені в слиз, заведено називати **піономатами** (*Gloeosporium*, *Fusarium*).

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 спорonoшення серед представників порядків *Carpodiales*, *Diaporthales*, *Helotiales* і *Pleosporales* з відділу *Ascomycota*. Спорonoшення, близькі за структурою до ацервул, утворюють також несправжні гриби з роду *Albugo* (*Peronosporomycota*).

Своєрідні спорonoшення, які називають **урединіями**, утворюють представники іржастих грибів (порядок *Uredinales* відділу *Basidiomycota*). У цілого 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 спорonoшення (*Puccinia*, *Tranzschelia*) або навіть замкнутої захисної оболонки (*Coleosporium*), що наближає їх до купул та пікнід (див. нижче).

#### **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.



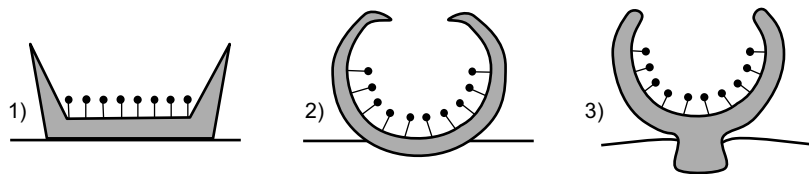


Рис. 5.20. Морфологічні типи купул.

1) сидяча з плоскими стінками; 2) сидяча із загнутими стінками; 3) стебельчата із загнутими стінками.

Додатковим критерієм є форма бічної стінки купули: вона може мати вигляд вертикального «бортика» (*Dinemasporium*) або ж згинатися, формуючи над конідіальним шаром куполоподібний навіс (*Hainesia*) (рис. 5.20). У деяких анаморфних родів прикметною ознакою купул є розвиток щетинок — на зовнішній поверхні (*Pseudolachnea*), а також у конідіальному шарі (*Dinemasporium*, *Stauronema*).

Купули зустрічаються відносно рідко, переважно у анаморф *Ascomycota* з порядків *Helotiales* і *Xylariales*.

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 еціїв:

— *цеома* — плоский ецій, що не має міцеліального покриву і нагадує апервулу;

— *ецидій* — чашоподібний ецій з міцеліальним покривом та воронкоподібним краєм, який не виступає за межі епідермісу рослини;

— *рестелій* — конусоподібний ецій з міцеліальним покривом та лопатевидно-розщепленим краєм, який виступає за межі епідермісу рослини;

— *перидермій* — подушкоподібний ецій з міцеліальним покривом та півчастим краєм, який виступає за межі епідермісу рослини.

**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 (рис. 5.21). 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 (прикладі на рис. 5.21):

— **поверхневі** — розташовані над поверхнею субстрату й закріплені на ньому своєю нижньою поверхнею;

— **напівзанурені** — занурені в субстрат своєю нижньою частиною, тимчасом як верхня виступає над поверхнею субстрату;

— **занурені** — повністю занурені в субстрат, над його поверхнею виступає лише вивідний отвір.

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:

— **папілятні** — злегка підняті над поверхнею пікніди у вигляді округлого виступу;

— **ростратні** — сильно виступають над поверхнею пікніди, розташовані на кінці циліндричного або конічного виступу.

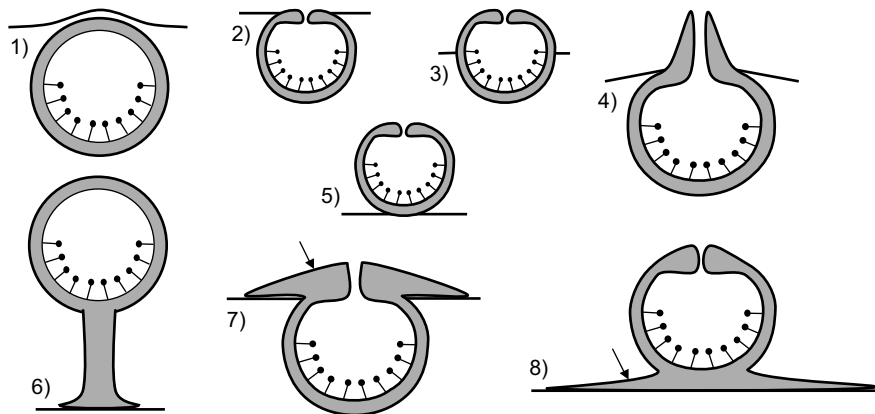


Рис. 5.20. Морфологічні типи пікнід.

1) занурена замкнута (*Epithyrium*); 2) занурена з папілятною остіоллю (*Ascochita*, *Phoma*, *Septoria*); 3) напівзанурена з папілятною остіоллю (*Pseudobasidiospora*, *Jahniella*); 4) поверхнева з папілятною остіоллю (*Labridella*, *Japonia*); 5) напівзанурена з ростратною остіоллю (*Ceratopycnis*, *Coniella*, *Hyalopycnis*); 6) стебельчаста (*Ampelomyces*); 7) занурена, з кліпеусом; кліпеус указаний стрілкою (*Eriospora*, *Clypeopycnis*); 8) поверхнева на субікулюмі; субікулюм указаний стрілкою (*Chaetophoma*).

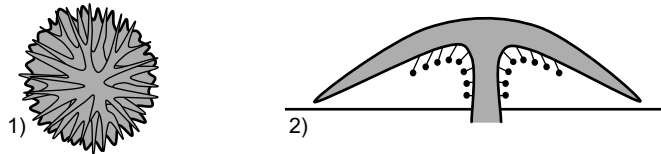
У низки представників пікніди забезпечені додатковими структурами. **Стеблінка** — це циліндричний виріст, який піднімає пікніду над поверхнею субстрату й сприяє розповсюдженню спор. **Кліпеус** або **щиток** — це конусоподібний або сплющений покрив, розташований на поверхні субстрату, безпосередньо над зануреною пікнідою. Центральний отвір кліпеуса є продовженням остіолі. Кліпеус слугує для поверхневого захисту пікнід,

особливо дрібних, розташованих у субтильних тканинах рослин, наприклад у листі. *Субікулюм* — це сплетіння гіф в основі пікніди (а також — перитеціїв та інших спороносних структур). Площа, яку вкриває субікулюм, значно перевершує нижню поверхню пікніди. Часто на одному субікулюмі розвивається безліч поверхневих пікнід.

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

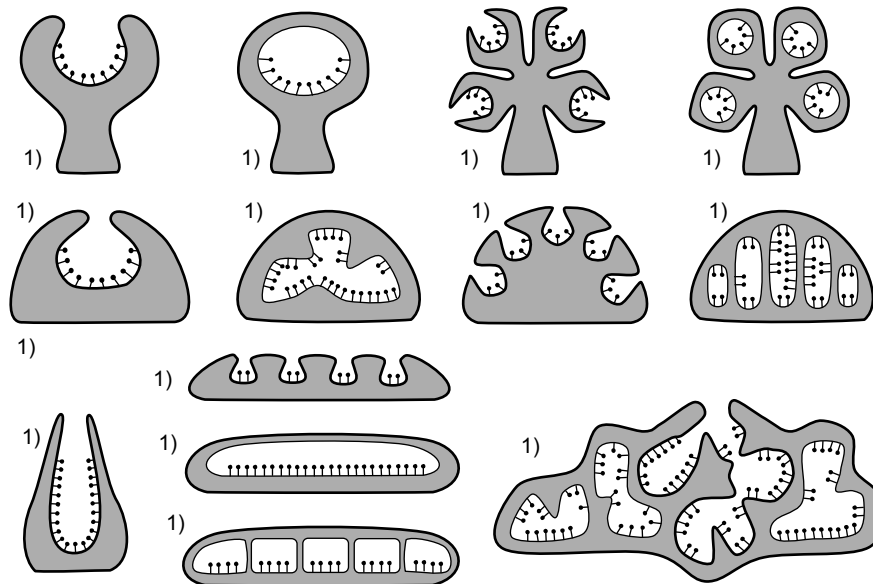
**Пікнотирії** (тиреоопікніди) — це щиткоподібні конідіоми, які мають форму парасольки, прикріпленої до субстрату основою «ніжки» й краями «куполу». У деяких випадках ніжка може бути відсутньою або, навпаки, їх утворюється кілька. Конідіальний шар розташовується в основному на нижній поверхні захисного куполу, іноді переходить на ніжку й субстрат, що її оточує. Гіфи на куполі пікнотирію розташовуються радіально, що вважають важливою прикметною ознакою цієї конідіоми (рис. 5.21). Можливо, їх будова є захистом від надмірного зволоження конідіального шару.

Пікнотирії зустрічаються рідко, лише в кількох аноморфних 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.



**Рис. 5.21.** Будова пікнотирію.  
1) Вигляд згори; 2) поперечний розріз.

Псевдопікніди (строматичні пікніди, пікностроми) — це гетерогенна група конідіом, що розвиваються всередині або на поверхні обширної строматичної маси (рис. 5.22). Клонідіальний шар псевдопікнід 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 псевдопікніди несхожими на інші конідіоми. Багато псевдопікнід розвиваються в тих самих стромах, на яких, чергуючись із ними, формується сумчасте спороношення. Крім того, у низки фітопатогенних форм псевдопікніди розвиваються не в стромах, а в псевдостромах — масах ураженої тканини рослини-господаря. Такі **псевдостроматичні конідіоми** іноді розглядають як самостійний тип конідіальних спороношень (*Polystigma*).



**Рис. 5.22.** Морфологічні типи псевдоперіткід (стром із конідіальними спороншеннями).

1) стовпчаста відкрита унілокунарна (*Sphaerellopsis*); 2) стовпчаста закрита унілокунарна (*Stegosporiopsis*); 3) стовпчаста відкрита мультилокунарна (*Sirodothis*); 4) стовпчаста закрита мультилокунарна (*Fuckelia*); 5) подушкоподібна відкрита унілокунарна (*Sphaeropsis*); 6) закрита унілокунарна (*Pragmopycnis*); 7) подушкоподібна відкрита мультилокунарна (*Strasseropsis*); 8) подушкоподібна закрита мультилокунарна (*Crandallia*); 9) кубкоподібна відкрита унілокунарна (*Sphaerographium*); 10) розпростерта відкрита мультилокунарна (*Camarographium*); 11) розпростерта закрита унілокунарна (*Apomelasmia*); 12) розпростерта закрита мультилокунарна (*Cryptostroma*); 13) меандрована закрита мультилокунарна (*Neomelanconium*, *Phacidiopycnis*).

Псевдоперіткід дуже різноманітні за будовою (приклади на мал. 5.22). За числом спороносних порожнин їх виокремлюють два типи:

- **унілокунарні** — мають одну конідіогенну порожнину;
- **мультилокунарні** — мають кілька ізольованих конідіогенних порожнин.

За характером розташування конідіального шару розрізняють такі псевдоперіткід:

- **закриті** — конідіогенна порожнина замкнута й не має сформованого вивідного отвору; конідії вивільнюються після руйнування стінки конідіоми;
- **відкриті** — конідіогенна порожнина має дефінітивний вивідний отвір, через який вивільнюються спори.

За формою псевдопкніди поділяють на:

- *стовпчасті* — мають вигляд округлих вмістилищ, розташованих одиночно або групами на стерильній ніжці;
- *кубокподібні* — мають вигляд сидячих циліндричних вмістилищ з вивідним отвором на вершині;
- *подушкоподібні* — мають вигляд сидячих, великих, горбистих утворень, які сильно виступають над поверхнею субстрату;
- *розпростерті* — мають вигляд сплюснених утворень, що не виступають над поверхнею субстрату або занурені у нього;
- *меандровані* — мають вигляд звивистих порожнин, розташованих у товщі субстрату.

Наведені ознаки псевдостром можуть вільно комбінуватися, утворюючи широкий спектр можливих поєднань (рис. 5.22).

Псевдопкніди спостерігаються у багатьох представників порядку Diaporthales, Helotiales, Pleosporales, Rhitismathales, Xylariales відділу Ascomycota. Це найбільш різноманітна й гетерогенна група конідіом, можливо, така, що заслуговує розділення на кілька дрібніших.

Насамкінець слід зазначити, що більшість відомих типів конідіом багато разів незалежно виникали в ході еволюції різних груп грибів. У зв'язку із цим у межах кожного типу (і навіть морфологічного варіанта) конідіом можна виявити форми, що мають різні типи спороутворення. У сучасній літературі для ідентифікації видової приналежності конідіоми використовують насамперед критерії конідіогенезу, тимчасом як морфологію спороношення розглядають як додаткову, другорядну ознаку. Нижче ми подаємо таблицю, в якій зазначено розповсюдження різних способів конідіогенезу в основних типах конідіом.

Таблиця 5.1.

Онтогенетичний тип конідій	КОНІДИОМА						
	Синеми	Спородохії	Ацервули	Купули	Пкніди	Пкнотирії	Псевдопкніди
Алевріоспори	+	+	+	+	+	—	+
Акробластоспори	+	+	—	—	—	—	—
Анелоспори холобластичні	+	+	+	+	+	—	+
Анелоспори ентеробластичні	+	+	+	+	+	—	+

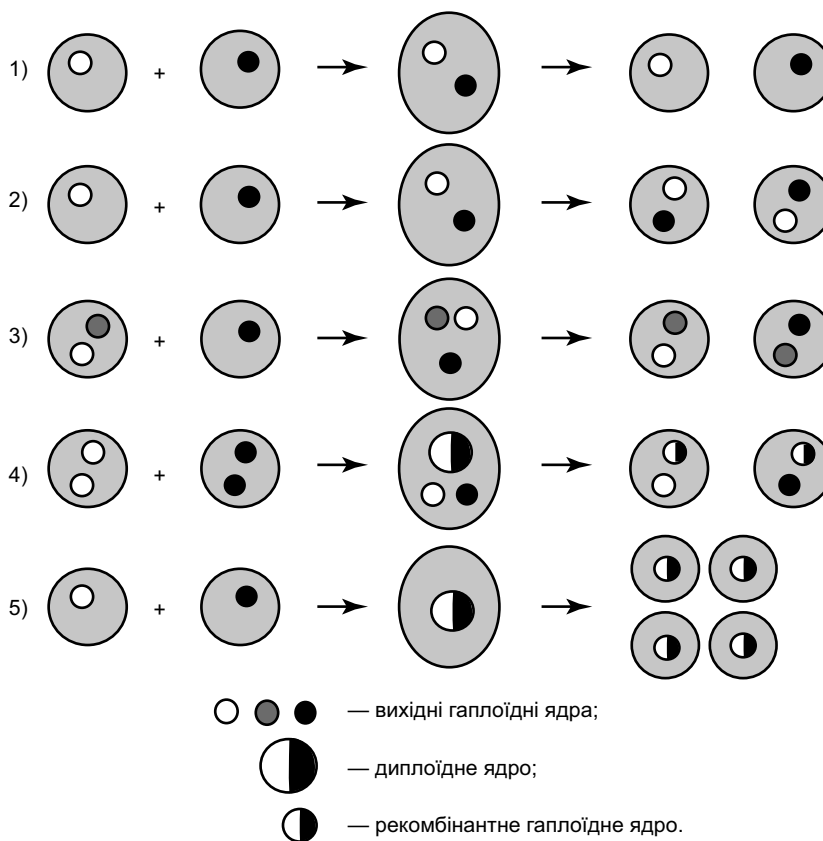
Онтогенетичний тип конідій	КОНІДИОМА						
	Синеми	Спородохії	Ацервули	Купули	Пікніди	Пікнотирії	Псевдопікніди
Артроспори	+	+	+	+	—	—	—
Артроспори меристематичні	—	+	—	+	—	—	—
Бластоспори меристематичні	+	+	+	—	—	—	—
Ботріобластоспори	—	—	—	—	—	—	—
Пороконідії	—	—	—	—	—	—	—
Симподулоспори	+	+	+	—	+	—	+
Фіалоконідії	+	+	+	+	+	+	+

## РОЗДІЛ 6

### Статеве розмноження

#### 6.1. 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.



**Рис. 6.1.** Типи генетичної рекомбінації.

1) Пресекуальний процес; 2—4) парасексуальний процес (2) — злиття двох гаплоїдних геномів без каріогамії, 3) феномен Буллера, 4) злиття двох гаплоїдних геномів з подальшою каріогамією); 5) статевий процес. VG-вегетативна гаплоїдизація, R-мейоз.

Виокремлюють три основні типи генетичної рекомбінації: *пресексуальний*, *парасексуальний* та *статевий процеси*. Усі вони притаманні грибам (рис. 6.1).

— *Пресексуальний процес* — це обмін позахромосомними 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.

Пресексуальний процес характерний для примітивних організмів, зокрема для прокариотів, в яких він реалізується у формі трансформації, трансдукції та кон'югації. Серед грибів (у широкому сенсі) цей процес спостерігається тільки у слизівиків, звичайно разом із парасексуальним та статевим процесами.

Парасексуальний процес виник лише в еукариотів, у зв'язку із централізацією генома в ядрі. Найпростішою формою цього процесу є обмін ядрами між двома організмами, без подальшого злиття цих ядер. Зазвичай обидва організми гаплоїдні, але зрідка спостерігається так званий *феномен Буллера*, при якому зливаються гаплоїдний та дикариотичний міцелії. Надалі різнотипні ядра можуть тривалий час співіснувати в міцелії, який, таким чином, стає *гетерокариотичним* (різноядерним). Такий міцелій здатний відтворюватися, формуючи гетерокариотичні конідії (разом з гаплоїдними, обох типів). Проте зареєстровані випадки, коли різнотипні ядра зливаються. При цьому, однак, не формується стійкий диплоїдний стан, причому гаплофаза відновлюється шляхом *вегетативної гаплоїдизації* — деградації однієї з двох гомологічних хромосом кожної пари.

Типовий парасексуальний процес характерний для багатьох анаморфних грибів, переважно з відділу Ascomycota (*Aspergillus*, *Penicillium*). Феномен Буллера зареєстрований у Basidiomycota (*Coprinus*, *Schizophyllum*).

Справжній статевий процес, поширений у більшості еукариотів, обов'язково включає злиття ядер з переходом у диплоїдний стан. Тривалість існування диплоїдного ядра неоднакова в різних організмів — у багатьох випадках воно тривалий час відтворюється в диплоїдному стані. Проте, врешті-решт, диплоїдне ядро підлягає мейозу й дає початок чотирьом



рекомбінантним гаплоїдним ядрам. Важливою рисою статевого процесу грибів є часова розмежованість злиття клітин (плазмогамії) та злиття ядер (каріогамії) (див. Розд. 2.4).

Статевий процес відомий у більшості грибів і грибоподібних протистів. Виняток становлять лише невеликі високоспеціалізовані групи — *Neocallimastigomycota*, *Microsporidomycota* і *Glomeromycota*, в яких статевий процес до теперішнього часу не зареєстрований і, ймовірно, повторно втрачений. Окрім того, багато анаморфних грибів з відділів *Ascomycota* й *Basidiomycota* також утратили статевий процес, а замість нього здійснюють парасексуальний.

## 6.2. 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, чиї 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 (Hartmann, 1918; Prell, 1921) 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 — *гаметангій*;
- *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 статево-

го 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 (див. нижче).

#### 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 таломі 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 (*Pyroneta*), 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 — ізога-

метогамний 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 Nuhrhocytriomycota (*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 гаметі з нерухою 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 рухом повітряних мас 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 взаємодію здійснюють різноякісні структури. Серед цих явищ найбільш поширеними є два: *гамето-гаметангіогамія* та *сомато-гаметангіогамія*.

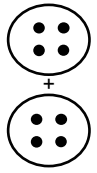
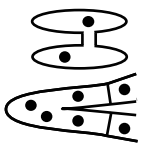
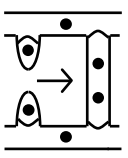
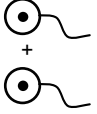
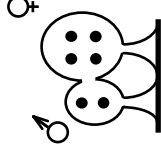
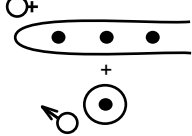
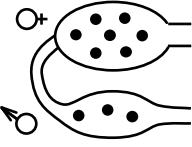
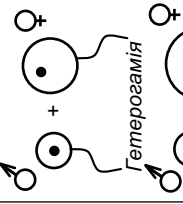
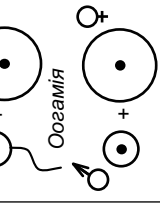
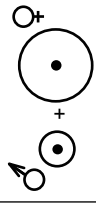
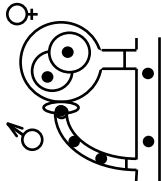
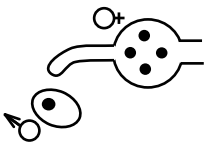
— **Гамето-гаметангіогамія** — це злиття в ході статевого процесу гаметангію з гаметою. При цьому чоловіча структура є гаметангієм, а жіноча — гаметою (*оосферою*). Цей варіант статевого процесу є основним для міцеліальних Peronosporomycota (*Saprolegnia*). Слід зазначити, що традиційно цей процес називають 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 (рис. 6.3):

Табл. 6.2. Типи статевих процесів

	Хологамія	Соматогамія	Гаметангігамія	Гаметогамія	Гамето-гаметангігамія	Сомато-гаметангігамія
<b>Ізогамія</b>					—	—
<b>Анізогамія</b>				<p>Гетерогамія</p>  <p>Оогамія</p>  <p>Сперматогамія</p> 		

— **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 дріжджоподібних 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 противагу 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.

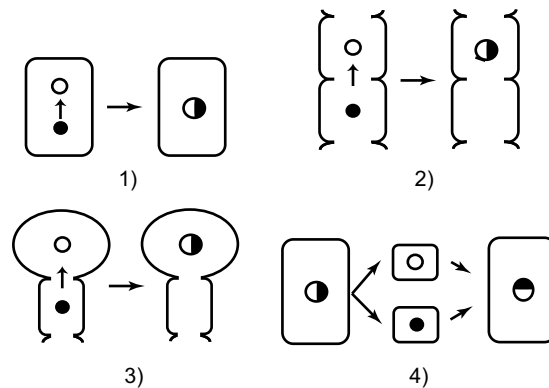


Рис. 6.3. Автогамія та педогамія.

1) Ендоавтогамія; 2) ізоавтогамія; 3) анізоавтогамія; 4) педогамія.

### 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.

### 6.3. Явища статевої диференціації

#### Типи статі

Організмам, які здатні до генетичної рекомбінації, часто (але не завжди!) притаманне явище статі. *Стать* — це сукупність ознак, які забезпечують адаптацію організму до виконання спеціалізованих функцій у ході генетичної рекомбінації (визначення авторське).

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 стать** включає комплекс фізіолого-біохімічних ознак, що дозволяють різним статевим формам розпізнавати одна одну на рівні мембранних рецепторів. Фізіологічна стать виникла в ході еволюції для запобігання інбридингу — схрещування генетично близьких особин. Власне фізіологічна стать 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

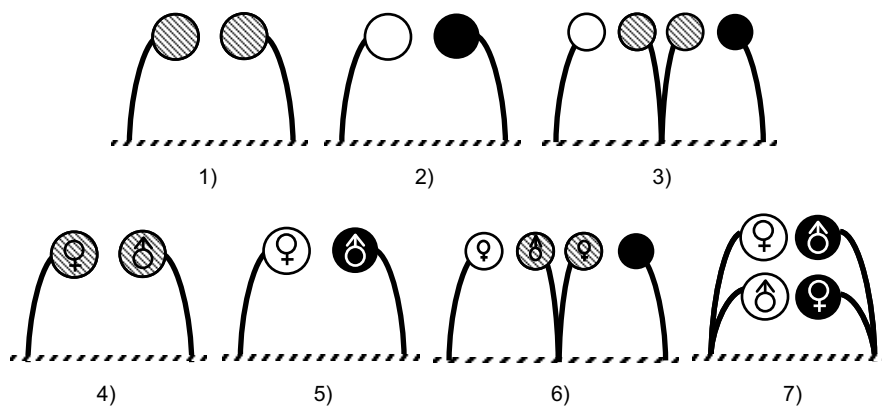
Статева диференціація виду, тобто його розділення на статеві групи (як морфологічні, так і фізіологічні), у межах виду може бути різною й представлена у вигляді трьох основних *явищ* — *мономіксису*, *диміксису* та *діафороміксису* (рис. 6.4).

**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** (*дводомності*), при якій вид чітко розділяється на дві фізіолого-морфологічні статі — чоловічу й жіночу. Проте серед грибів дводомність майже не поширена й спостерігається лише у окремих Blastocladiomycota (*Blastocladiella*) та Ascomycota (*Ascospaera*). 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.

Ще частіше зустрічається ситуація, коли двостатевість має суто фізіологічний характер і морфологічна диференціація статевих структур повністю відсутня, як наприклад у більшості Zygomycota (*Mucor*). У таких випадках статеві форми зазвичай позначають як «+» і «-», не використовуючи до них епітетів «чоловічої» або «жіночої».



**Рис. 6.4.** Типи статевої диференціації.

1) морфологічно-фізіологічний мономіксис; 2) морфологічний мономіксис фізіологічний диміксис; 3) морфологічний мономіксис фізіологічний діаформіксис; 4) морфологічний диміксис фізіологічний мономіксис; 5) морфологічно-фізіологічний диміксис (роздільностатевість); 6) морфологічний диміксис фізіологічний діаформіксис (гінандроміксис); 7) морфологічно-фізіологічний диміксис (гермафродитизм).

Чорним і білим кольорами позначена фізіологічна стать, а знаками — морфологічна.

**Діаформіксис** 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 статеві 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 *гіандроміксисом*) статеві взаємодії підлягають таким закономірностям. Усі статеві форми виду поділяються на «переважно чоловічі» й «переважно жіночі». За цією ознакою вони можуть бути вишикувані по порядку, утворюючи *шкалу відносної сексуальності* (рис. 6.5). 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.

«чоловічий» полюс

«жіночий» полюс

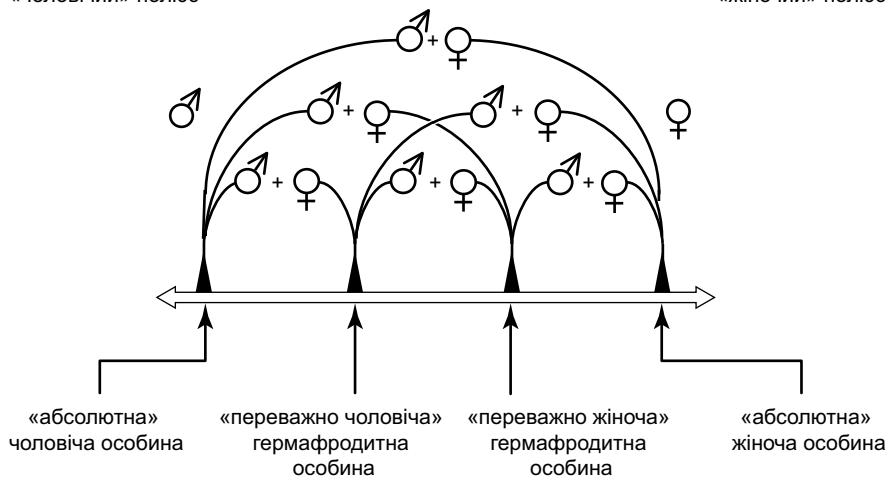


Рис. 6.5. Визначення морфологічної статі при чотиристатевому гіандроміксисі.



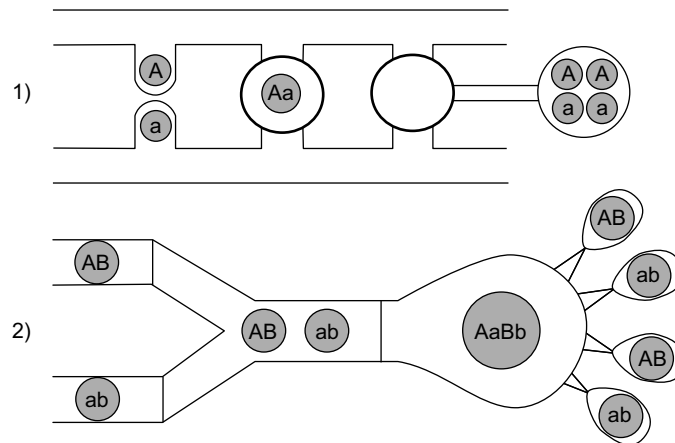
#### 6.4. Гетероталізм і гомоталізм

##### *Гетероталізм і походження багатостатевості*

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 (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 алелі, які визначають стать, а в ході мейозу цієї зиготи утворюється два або чотири типи гамет (рис. 6.5).

Слід звернути увагу на те, що гени, які відповідають за гетероталізм, можуть бути як бі- так і мультиалельними. Біалельний біполярний гетероталізм характерний для *Zygomycota*, більшості *Ascomycota* та *Urediniomycotina*, а мультиалельний біполярний гетероталізм — для *Auriculariales* і *Tremellales* (*Basidiomycota*). Тетраполярний гетероталізм, при якому ген А є біалельним, а В — мультиалельним, властивий *Ustilaginomycetes*. Нарешті, мультиалельність обох генів, А та В, характерна для *Agaricomycotina*.



**Рис. 6.7.** Біполярний гетероталізм у *Zygomycota* (1) і тетраполярний гетероталізм у *Basidiomycota* (2).

Позначені алелі генів, які беруть участь у визначенні фізіологічної статі.

Первинною формою гетероталізму, напевно, був диміксис (принаймні ця точка зору видається найбільш економною). Для вільноіснуючих організмів існування двох статей виявляється цілком достатнім для зниження вірогідності інбридингу й підтримки рекомбінації на необхідному рівні. Проте для грибів, через їх нерухомість та часту відсутність джгутикових стадій, активний пошук статевого партнера стає неможливим, і вірогідність зустрічі з ним різко падає. У той же час, двостатевість передбачає те, що для певного організму лише 50 % особин виду є потенційними партнерами, тобто половина й без того нечастих контактів буде непродуктивною. Коли ж кількість фізіологічних статей зростає до чотирьох, вірогідність продуктивної зустрічі підвищується до 75 %, адже для певної особини стає можливою копуляція з представниками трьох статей (усіх, окрім своєї власної). Таким чином, навіть незначне збільшення числа статей дає помітні результати. Чотирьох-восьми статей виявляється цілком достатньо для вільноіснуючих грибів; не випадково, що саме ці системи поширені серед сапротрофних представників ооміцетів і зигоміцетів.

Ситуація кардинально змінюється під час переходу грибів до ендопаразитизму. Замкнута у просторі організму-господаря, паразит може бути майже позбавлений можливості зустріти статевого партнера. Саме тому природним виходом для таких організмів стає відмова від гетероталізму, що забезпечує можливість копуляції з «першим-ліпшим» представником свого виду, а за його відсутності — допускає самозапліднення. Цю стратегію використовують, зокрема, ендопаразитичні Chytridiomycota. Проте такий вихід не можна визнати вдалим. Різке зниження різноманітності в умовах постійного вдосконалення захисних систем господаря може стати для паразита фатальним.

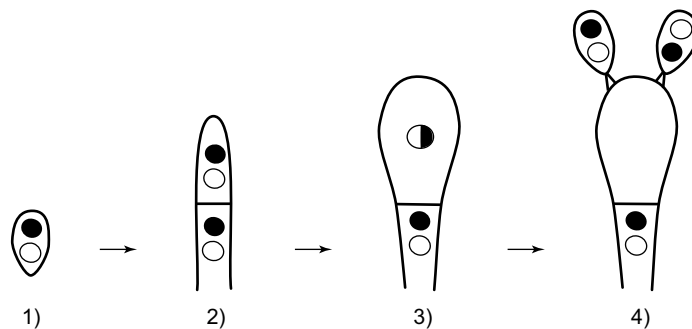
У зв'язку із цим високоорганізовані паразити повертаються до використання багатостатевості як інструменту підвищення вірогідності сексуально-продуктивної зустрічі. Проте невеликого (4—8) кількості статей тут виявляється вже недостатньо, а тому їх кількість зростає в багато разів — від 16 в сумчастого гриба *Nectria* до 28000 (!) у базидіального *Schizophyllum*.

Утім, і ця стратегія не дає кардинального виходу із ситуації дефіциту статевих партнерів — адже якщо в певному організмі-господарі є лише одна особина паразита, то при будь-якій кількості статей вона залишиться позбавленою статевого партнера. Отож, у найбільш високоорганізованих паразитів, таких як іржасті гриби (Urediniomycetes), формується система *перехресного запилення*. Гаплоїдні міцелії іржастих грибів формують поверхневі спороносні органи — *спермогонії* (видозмінені пікніди). Роль чоловічих структур у спермогоніях виконують конідії (*спермації*), а роль жіночих — парафізи. Спермації переносяться вітром та комахами на значні відстані й запліднюють парафізи інших особин. Винесення запліднювальних структур за межі організму-господаря забезпечує вільний контакт між особинами паразита й дозволить йому поступово відмовитися від громіздкої системи багатостатевості.

Деяким іржастим грибам притаманна глибока спеціалізація щодо комахоzapилення. Так, *Uromyces pisi* не тільки виділяє солодкий секрет, що приваблює бджіл, але й трансформує паростки весняної рослини-господаря (молочаю), так, що вони нагадують справжні суцвіття. М. Пфандер та Б. А. Рой у 2000 р. показали, що бджоли не відрізняють такі «несправжні квіти» від справжніх, збирають грибний «нектар» і навіть виготовляють із нього мед.

#### Гомоталізм і псевдогомоталізм

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 стабілізуючого 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.



**Рис. 6.7.** Псевдогомоталізм в *Agaricus bisporus*.

1) дикаріотична базидіоспора; 2) дикаріотичний міцелій, що утворюється без плазмогамії; 3) диплоїдне ядро, що утворюється при злитті ядер дикаріону; 4) новоутворені дикаріотичні базидіоспори.

Стабілізувальний добір призвів до формування ще одного своєрідного явища — *псевдогомталізму*. Псевдогомталічні види проявляють у культурі гомталічні властивості — їхні моноспорові ізоляти утворюють статеві спороношення. Проте механізми цього явища суттєво відрізняються від істинно гомталічних. У псевдогомталічних Basidiomycota, зокрема в *Agaricus bisporus*, чотири гаплоїдних ядра, що утворюються в молодій базидії цього виду, не розподіляються на чотири базидіоспори, а об'єднуються попарно й утворюють дві дикаріотичні спори, здатні без статевого процесу формувати плодові тіла (рис. 6.7). Таким чином, для утворення плодів тіл цей організм не потребує статевого партнера, тобто «імітує» гомталічну поведінку. Насправді ж, як впливає з попереднього викладу, псевдогомталізм є різновидом апоміксису.

## РОЗДІЛ 7

### Пострекомбінативна репродукція: аски, базидії та плодові тіла

Вище ми вже відзначали, що для більшості грибів характерне явище *пострекомбінативної репродукції* — нестатевого розмноження за допомогою спор, які є продуктами генетичної рекомбінації. Спори, які беруть участь у цьому процесі, називають *мейоспорами* (див. Розд. 2.2).

У Chytridiomycota та Zygomycota мейоспори утворюються у звичайних зоо- або апланоспорангіях, які нічим не відрізняються від звичайних структур нестатевого розмноження. У той же час у Ascomycota й Basidiomycota у формуванні мейоспор приймають участь високоспеціалізовані репродуктивні структури — *аски* та *базидії*, які, як правило, зібрані у плодові тіла різної будови. Ці структури є настільки різноманітними, що заслуговують на окремий розгляд.

#### 7.1. 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 переважній 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 (див. рис. 2.13), яка зазвичай описується в навчальній літературі, характерна лише для деяких Ascomycota. Загалом же, шляхи аскогенезу дуже різноманітні й залежать від цілої низки чинників, зокрема



У результаті парного злиття вегетативних клітин формується товстостінна нерухома зигота — *спороцит*, або *прециста*. Після періоду спокою ядро зиготи ділиться одним мейотичним та одним мітотичним діленням, унаслідок чого спороцит перетворюється на аск з вісьмома гаплоїдними аскоспорами. На відміну від *Saccharomycetes* і *Schizosaccharomycetes*, аскоспори у *Pneumocystidomycetes* позбавлені клітинних стінок і є амебоїдними спорами — *амебоспорами*.

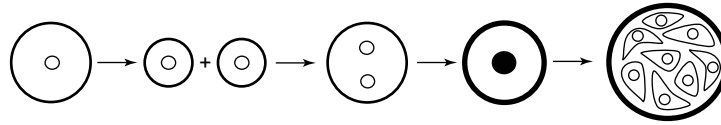


Рис. 7.2. *Pneumocystis*-тип аскогенезу.

*Taphrina*-тип формування асків характерний для представників порядку Taphrinales класу Taphrinomycetes. Це — облигатні паразити вищих рослин, які мають септований *дикаріотичний* міцелій (останній факт дуже незвичний для Ascomycota й зближує Taphrinomycetes з Basidiomycota).

Аски в Taphrinales утворюються з недиференційованих фрагментів гіф, які називаються *аскогенними клітинами*. На ранніх етапах формування аска дикаріотичні ядра в аскогенних клітинах зливаються з утворенням диплоїдних ядер. Після цього аскогенна клітина ділиться на дві частини: *базальну клітину* та *передаскову клітину*. Водночас із цим диплоїдне ядро ділиться мітозом й одне дочірнє ядро залишається в базальній клітині, а друге — мігрує в передаскову. Далі диплоїдне ядро передаскової клітини ділиться мейозом, а іноді подальшим мітозом, унаслідок чого утворюється короткоциліндрична, 4- або 8-спорова сумка.

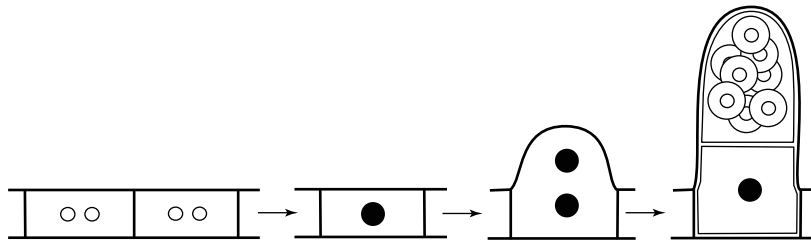


Рис. 7.3. *Taphrina*-тип аскогенезу.

*Protomyces*-тип аскогенезу характерний для представників порядку Protomycetales класу Taphrinomycetes. Ці гриби також є облигатними паразитами вищих рослин, проте їх вегетативний міцелій — *диплоїдний* (це унікальне явище серед справжніх грибів!).

На початковому етапі формування асків на міцелії утворюються великі товстостінні багатоядерні *аскогенні клітини*, що містять від 50 до 300 ядер. При дозріванні цитоплазма аскогенної клітини зазвичай диференціюється

на центральну та периферичну зони, при цьому в периферичній частині зосереджуються численні везикули, а в центральній — диплоїдні ядра. Зазнавши періоду спокою, аскогенна клітина сильно набухає. Відбувається розрив зовнішнього шару її клітинної стінки, і вміст клітини, покритий еластичною оболонкою, виходить назовні.

Водночас із цим кожне з диплоїдних ядер відокремлює довкола себе ділянку цитоплазми, покривається власною мембраною та мейотично ділиться з утворенням тетради гаплоїдних клітин, позбавлених спільної оболонки аска. Як наслідок, формується унікальна структура — *синаск*, або *споривий мішок*, що являє собою складну сумку, тобто сукупність сумок, позбавлених індивідуальних клітинних стінок і покритих внутрішнім шаром клітинної стінки аскогенної клітини. Розкриття синаска й вивільнення аскоспор відбувається за рахунок підвищення тургорного тиску після гідролізу молекул глікогену.

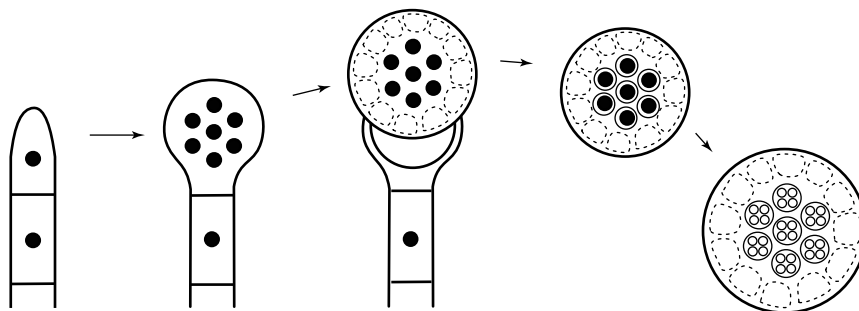


Рис. 7.4. *Protomyces*-тип аскогенезу.

***Dipodascus*-тип** аскогенезу характерний для представників міцеліальних грибів із родини Dipodascaceae класу Saccharomycetes. Ці гриби живуть у слизистих виділеннях рослин, на деревині й у ґрунті, а також вступають в асоціації з комахами та кільчастими червами. Вони мають септований *гаплоїдний* міцелій.

Для здійснення генетичної рекомбінації міцелій утворює багатоядерні ізогаметангії, схожі на такі у Zygomycota. Проте, на відміну від останніх, у Dipodascaceae не відбувається множинної каріогамії (зливаються тільки два ядра), а зигота не має періоду спокою. Одразу ж після каріогамії зигота здійснює мейоз і перетворюється на подовжений конічний аск, розташований на «підвісках» — основах двох гаметангіїв, що злилися. Серія мітозів гаплоїдних ядер призводить до того, що аск заповнюється кількома десятками спор, причому їх кількість не фіксована й може варіювати. Остання ознака так само зближує Dipodascaceae з Zygomycota.

***Eremothecium*-тип** аскогенезу характерний для представників міцеліальних грибів із родини Eremotheciaceae класу Saccharomycetes. Гриби цієї групи є паразитами рослин і спричинюють характерні захворювання плодів — стигматомікози, при яких інфекція розноситься сисними комахами, а гриб проникає в рослину через зроблені ними проколи.



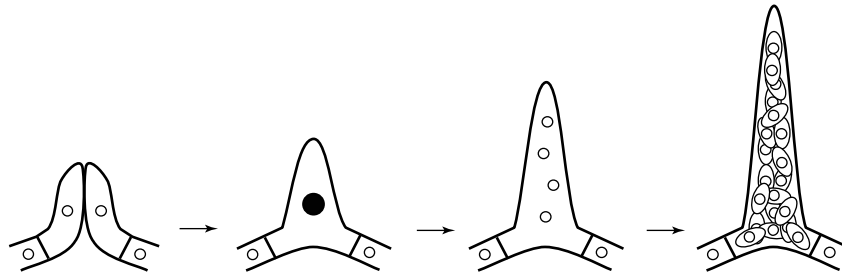


Рис. 7.5. *Dipodascus*-тип аскогенезу.

*Eremotheciaceae* розвиваються в тканинах рослини-господаря у вигляді гаплоїдного багатоядерного міцелію з поодинокими септами. На цьому міцелії інтеркалярно утворюються подовжені спорангії, що містять численні гаплоїдні веретеноподібні спори. Ці спори можуть проростати новими гаплоїдними гіфами, тобто функціонувати як спорангіоспори (виняткове явище для *Ascomycota*!), але зазвичай вони попарно копулюють і утворюють диплоїдну зиготу. Зигота проростає диплоїдним розгалуженим міцелієм, на верхівках гіф якого формуються сферичні 8-спорові аски.

Аски утворюються шляхом простого мейотичного й потім мітотичного поділу ядра термінальної клітини диплоїдного міцелію, що зближує їх із *Saccharomyces*-типом аскогенезу. Важливо відзначити те, що життєвий цикл *Eremotheciaceae* є гаплодиплофазним, що вкрай не характерно не тільки для *Ascomycota*, але й загалом для безжгутикових грибів.

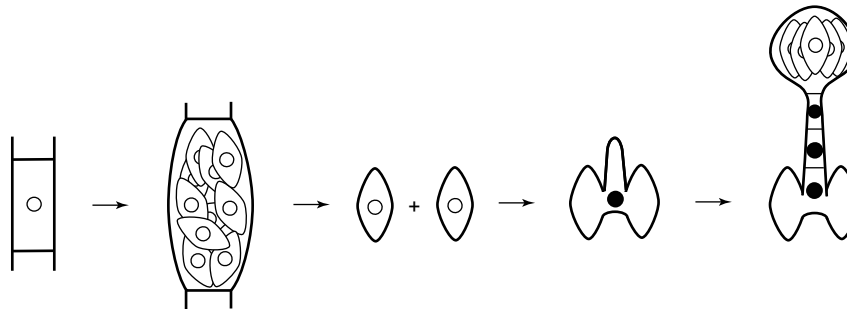


Рис. 7.6. *Eremothecium*-тип аскогенезу.

***Ascospaera*-тип** формування асків характерний для представників порядку *Ascospaeriales* класу *Eurotiomycetes* (*Ascospaera*). Більшість видів цього порядку є паразитами комах і викликають муміфікацію їх личинок. У аскоферових грибів сумки утворюються всередині заплідненого жіночого гаметангію — аскогона (див. Розд. 6).

Після запліднення, усередині аскогона починає рости й розгалужуватися голий дикаріотичний протопласт. При цьому аскогон сильно розростається,

покривається щільною, хітинізованою, темно-коричневою оболонкою й перетворюється на *спороцисту (аскоцисту)*. Після завершення формування спороцисти дикаріотичний протопласт дає початок сумкам, які позбавлені власних клітинних стінок. Аскоспори, утворені однією сумкою, злипаються й формують *споріві кульки (англ. sporeballs)*, замкнені в спороцисту.

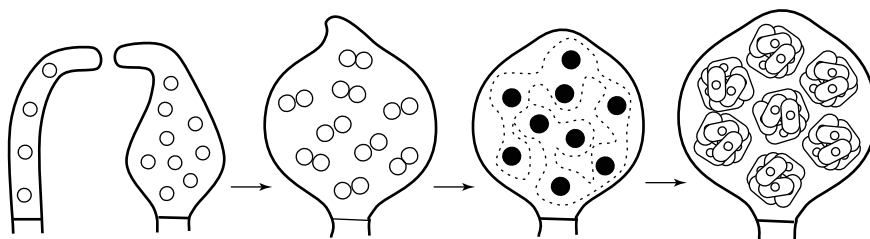


Рис. 7.7. *Ascosphaera-mun* аскогенезу.

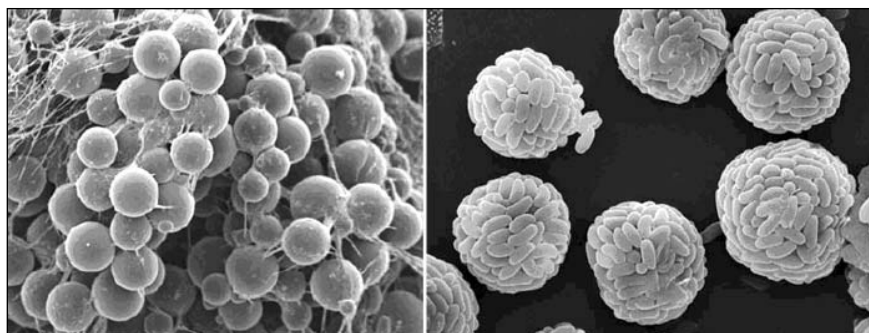


Рис. 7.8. Міцелій, спороцисти та споріві кульки *Ascosphaera apis* (за Chorbicki, Rypu, 2003).

#### Аскогенез у плодосумчастих грибів

У плодосумчастих грибів — вищих Ascomycota, що утворюють плодові тіла, аскогенез не такий різноманітний, як у голосумчастих. Вегетативний міцелій цих грибів майже завжди є гаплоїдним (виняток — Neolectomycetes, 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 плодосумчастих грибів: *брунькуванням, ланцюжком, пражкою, «гачком» та симподіально*.

**Утворення асків шляхом брунькування (рис. 7.9)** — найбільш простий шлях аскогенезу плодосумчастих грибів. Він описаний лише у представників порядку Sordariales класу Sordariomycetes (*Corynascus*). Аски формують-

ся безпосередньо з дикаріотичних клітин аскогенних гіф. В ході аскогенезу, ці клітини формують бічні відгалуження (бруньки), в яких відбувається кардіогамія і формуються аскоспори.

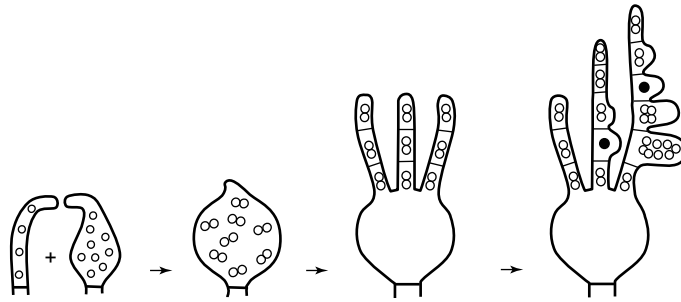


Рис. 7.9. Утворення асків шляхом брунькування.

Утворення асків у ланцюжках (рис. 7.10) властиве деяким представникам порядку Eurotiales класу Eurotiomycetes (*Talaromyces*). У цих грибів на аскогенних гіфах утворюються пучки коротких відростків, які гачкоподібно згинаються й ретрогресивно розчленовуються на окремі дикаріотичні клітини. Останні, у свою чергу, перетворюються в аски, розташовані один за одним в ланцюжках.

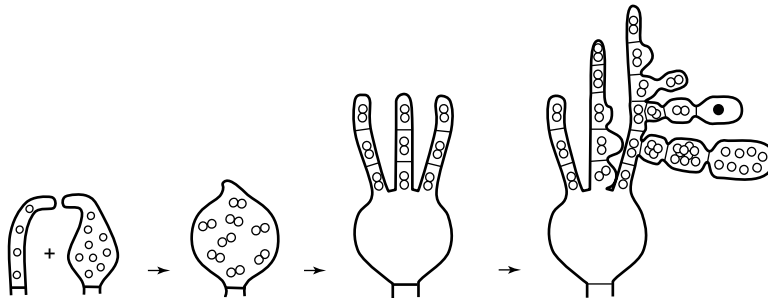


Рис. 7.10. Утворення асків у ланцюжках.

Утворення асків за допомогою прямих (рис. 7.11) спостерігається досить рідко (*Leotia*, *Sclerotinia*) й нагадує розвиток дикаріотичного міцелію Basidiomycota (див. рис. 2.9). По мірі зростання аскогенних гіф, перед формуванням септи, материнська клітина формує невелике бічне відгалуження. У це відгалуження мігрує одне з двох ядер дикаріону. Потім обидва ядра синхронно діляться з формуванням чотирьох гаплоїдних ядер. Далі формуються дві септи: одна відокремлює апекс аскогенної клітини з двома ядрами від материнської гіфи, а друга відокремлює бічний відросток з одним ядром. Після цього відбувається плазмогамія між материнською гіфою та бічним відростком, формується пряжка, і в субапикальній клітині аскогенної гіфи

відновлюється дикаріон. Саме цей субапикальний дикаріон далі зливається й утворює аск, а апікальна клітина продовжує необмежене наростання аскогенної гіфи. Клітини, що перетворюються в аски, розростаються перпендикулярно до напрямку росту аскогенної гіфи й набувають циліндричної форми.

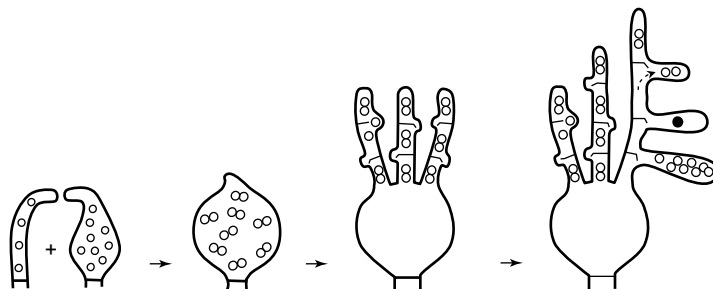


Рис. 7.11. Утворення асків за допомогою прямих.

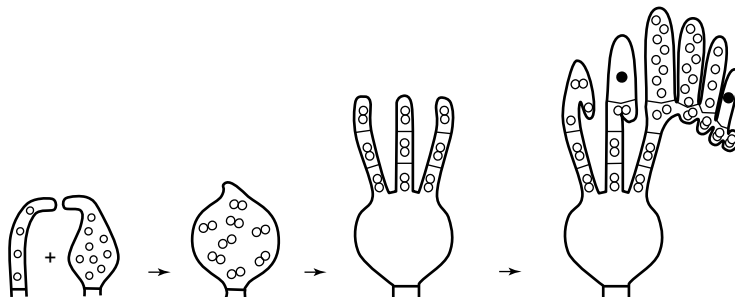


Рис. 7.12. Утворення асків за допомогою «гачків».

Утворення асків за допомогою «гачків» (рис. 7.12) — найбільш поширений тип формування асків, характерний для більшості вищих сумчастих грибів — *Reizomycotina*. У ході його здійснення верхівка аскогенної гіфи згинається й набуває форми гачка. Потім одне з ядер дикаріону переходить у гачок, і обидва гаплоїдних ядра синхронно діляться. Як наслідок, у ділянці гачка формується чотири гаплоїдних ядра. Далі формуються дві септи, завдяки яким два гаплоїдні ядра опиняються в *апикальній клітині гачка*, одне ядро — у його дистальній частині (*кінцевій клітині гачка*), і ще одне — у базальній клітині (*клітині-ніжці*). Нарешті, в апікальній клітині відбувається каріогамія, а після неї мейоз, унаслідок чого вона перетворюється на аск. Водночас із цим кінцева клітина та клітина-ніжка зливаються й відновлюють дикаріон безпосередньо під новоутвореною сумкою. Утворена дикаріотична клітина формує новий гачок, і процес аскогенезу повторюється. Як наслідок, аскогенна гіфа формує щільний пучок сумок, розташованих приблизно на одному рівні (див. також рис. 2.13).

**Симподіальне утворення асків** характерне для представників порядку Xylariales класу Sordariomycetes (*Daldinia*, *Pyronema*) і є удосконаленням попереднього способу. Цей шлях аскогенезу відрізняється тим, що апікальна клітина гачка, замість того щоб перетворитися в аск, продовжує ріст у вигляді дікаріотичного міцелію, та формує відгалуження, що постійно утворюють «гачки». Лише по досягненні значної кількості цих «вторинних» гачків, їх апікальні клітини перетворюються в аски.

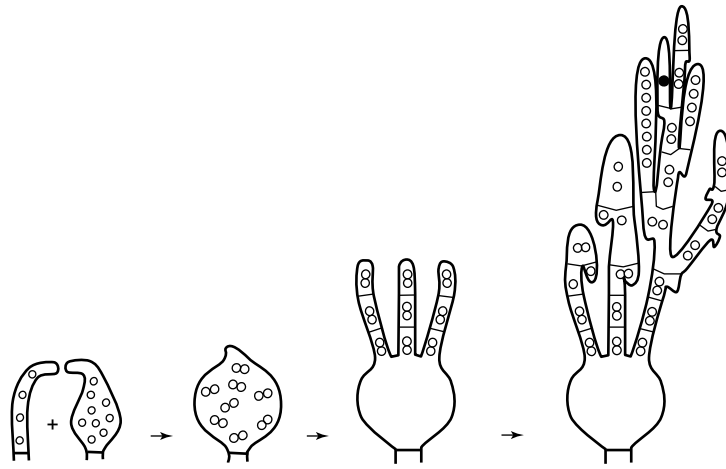


Рис. 7.13. Симподіальне утворення асків.

### 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** (англ. *enveloping membrane system*, або *EMS*). Вона утворюється одночасно з мейотичним діленням зиготи і є додатковою подвійною мембраною, що закладається в цитоплазмі по периметру клітини. Від початку EMS має форму циліндра з двома великими отворами на полюсах. Далі вона перетворюється на замкнутий мембранний мішок, усередині якого опиняються всі ядра й значна частина цитоплазми. Тим самим EMS поділяє цитоплазму аска — **аскоплазму** — на дві частини: **спороплазму** та **епіплазму**. **Спороплазма** міститься всередині мембранного мішка EMS і в подальшому стає цитоплазмою спор. **Епіплазма** заповнює простір між плазмалею та мембранним мішком EMS і в подальшому стає рідким середовищем, в яке занурені аскоспори.

Далі EMS утворює направлені до центру вирости, що розділяють спороплазму на **аскальні пухирці** (англ. *ascus vesicle*) — 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*.

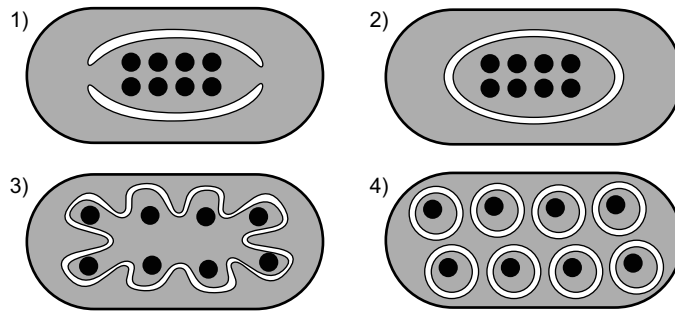


Рис. 7.14. Аскоспорогенез за участю EMS (пояснення в тексті).

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 *епікоріум*. У свою чергу, міксоспорій та еуспорій можуть формувати кілька підшарів (табл. 7.1).

Табл. 7.1. Шари клітинної стінки аскоспори.

Основні шари	Підшари
МІКСОСПОРІЙ	Ектоспорій
	Периспорій
	Екзоспорій
ЕУСПОРІЙ	Епіспорій
	Мезоспорій
	Ендоспорій

*Ектоспорій* — зовнішній шар оболонки аскоспори, що має слизисту консистенцію. У більшості сумчастих грибів він дуже тонкий і його ледве можна помітити за допомогою світлового мікроскопа. Проте у деяких видів він потовщується й формує слизистий або желеподібний покрив спори — *ореол*, або *гало*. Для виявлення гало зазвичай використовують фарбник «індійське чорнило» (англ. *India ink*). Цей фарбник не проникає через ореол, що робить його видимим на темному тлі забарвленого розчину.

**Периспорій** — це відносно тонкий шар клітинної стінки спор, відповідальний за формування їх орнаментациї,— різних шипиків, бородавочок, гребенів тощо.

**Еніспорій**, або **справжня клітинна стінка**,— це основна частина клітинної стінки аскоспори, яка відповідає за підтримку її форми та розміру. Як правило, саме цей шар містить пігменти й надає оболонкам спор характерного забарвлення.

**Ендоспорій (коріум)** — це внутрішній шар клітинної стінки аскоспори. У переважній більшості видів він тонкий і непомітний, але в деяких випадках утворює великі потовщення. Останні часто фрагментують цитоплазму аскоспори й формують псевдосепти (див. рис. 3.19).

### 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 (рис. 7.15—16).

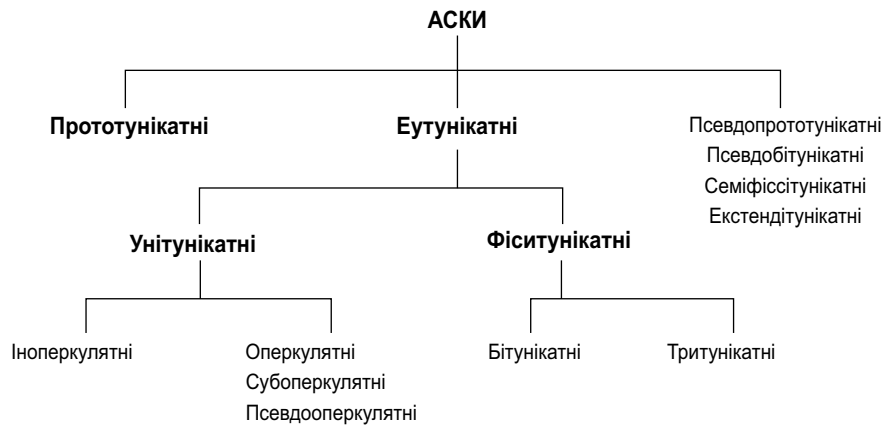


Рис. 7.15. Класифікація асків.

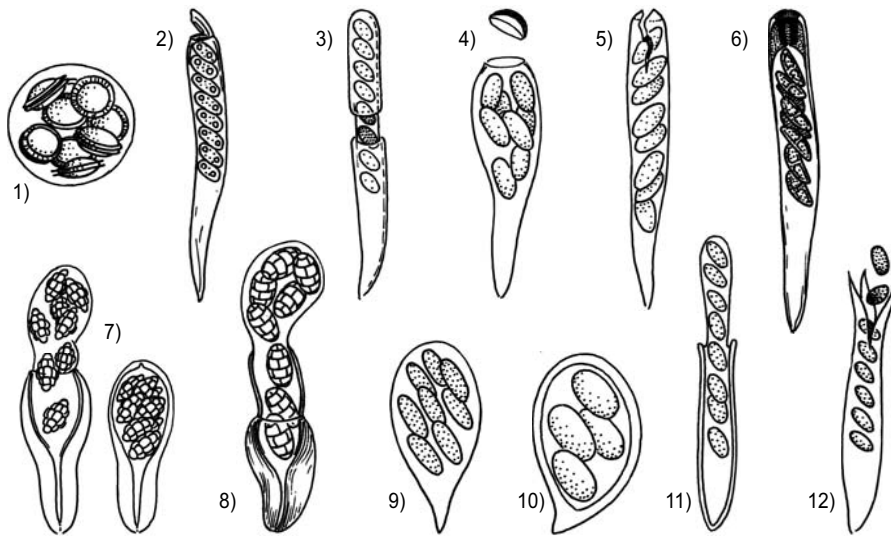
**Прототунікатні аски** мають дуже тонку оболонку, яка являє собою недиференційовану оболонку зиготи. Такі аски зазвичай мають сферичну форму, тобто зберігають форму зиготи. Прототунікатні сумки не мають пристосувань для активного розповсюдження спор, тому вивільнення спор з них відбувається після руйнування або ослизнення клітинної стінки (*Emericella*, *Eurotium*, *Talaromyces*).

Деякі групи сумчастих грибів мають аски, які морфологічно подібні до прототунікатних, проте виникли в результаті вторинного спрощення асків з диференційованими оболонками. Такі сумки називають **вторинно прототунікатними** (*Calocium*, *Chaetomium*).

**Еутунікатні аски** характеризуються наявністю потовщених і диференційованих оболонок, що відрізняються від оболонки зиготи. Вони зазвичай

втягнуті в довжину й мають еліпсоїдну, циліндричну або булавоподібну форму. Еутунікатні аски традиційно поділяють на дві групи: *унітунікатні* та *фіситунікатні*.

*Унітунікатні аски* мають морфологічно й функціонально одношарові оболонки. У асків цього типу всі шари клітинної стінки зростаються один з одним, унаслідок чого у світловому мікроскопі їх оболонка має вигляд одношарової.



**Рис. 7.16.** Основні типи асків.

1) Прототунікатний; 2) унітунікатний оперкулятний; 3) унітунікатний субоперкулятний; 4) унітунікатний псевдооперкулятний; 5) унітунікатний іноперкулятний, що розкривається тріщиною; 6) унітунікатний іноперкулятний з апікальним апаратом; 7) бітунікатний; 8) тритунікатний; 9) псевдопрототунікатний; 10) псевдобітунікатний; 11) семіфіссітунікатний; 12) екстендітунікатний.

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

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

*Оперкулятні аски* характеризуються наявністю *субапикальної борозенки* — борозенки на внутрішній поверхні клітинної стінки, уздовж якої відбувається розтріскування аска. При підвищенні тиску всередині зрілого аска ця борозенка розривається, після чого верхівка аска відкидається вбік



у вигляді кришечки. При цьому кришечка не відділяється від аска й залишається прикріпленою до нього вузькою перемичкою (*Helvella*, *Morchella*, *Peziza*).

**Субоперкулятні аски** не мають вираженої субапикальної борозенки й розтріскуються у своїй середній частині, унаслідок чого кришечка набуває циліндричної форми.

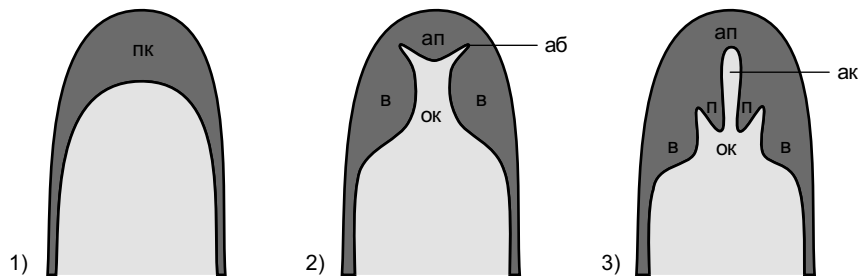
**Псевдооперкулятні аски** мають відносно тонкі бічні стінки й потовщену кришечку, яка не заломлює світло (англ. *non-refractive*). Кришечка повністю відділяється від аска під час вивільнення аскоспор.

**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.

**Розкриття за допомогою тріщини** відбувається в тому разі, коли аски не мають спеціалізованих пристосувань для вивільнення спор. При дозріванні аскоспор в аску відбувається гідроліз молекул глікогену, що призводить до різкого підвищення осмотичного тиску. Аск починає інтенсивно поглинати воду й набухати. У певний момент клітинна стінка тріскається й вивільняє спори (*Cenangium*, *Helotium*).

**Розкриття за допомогою апікального апарату** відбувається в тому разі, коли в апексі іноперкулятних асків формується складна структура, спеціалізована для вивільнення спор — **апикальний апарат** (рис. 7.17).



**Рис. 7.17.** Будова апікальних апаратів іноперкулятних асків.

- 1) апікальний апарат із простим куполом; 2) апікальний апарат з апікальною борозною; 3) апікальний апарат з аксіальним каналом та підвісками.  
 Пк — простий купол, аб — апікальна борозна, ак — аксіальний канал, ап — апікальна пробочка, в — валик, оп — окулярна камера, п — підвіски.

Структурною основою апікального апарату є потовщена частина оболонки на вершині аска — **купол аска** (англ. *tholus*). 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 *апикальну пробочку* та *валик*.

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

— *Аксіальна маса* (англ. *axial mass*) — це зовнішня амілоїдна (забарвлюється йодом у синій колір) частина купола аска.

— *Апикальна подушка* (англ. *apical cushion*) — це внутрішня, неамілоїдна частина купола аска.

*Валик* (фр. *bourrelet*) — це нижня кільцеподібна частина купола аска, розташована по обидва боки окулярної камери.

У деяких видів сумчастих грибів (*Xylaria*) валик формує *підвіски аска* (англ. *ascus pendants*) — пальцеподібні виступи, спрямовані в аскоплазму. Їх сукупність, якщо поглянути згори, має зірчасту форму.

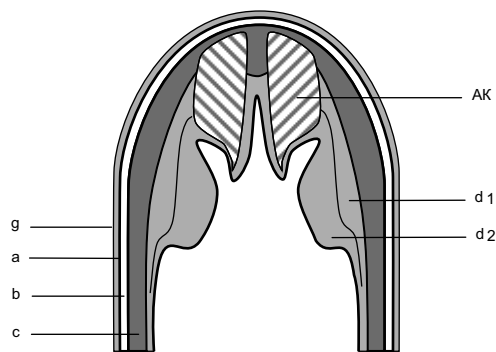
Як правило, окулярна камера формує вирости, що забезпечують розкриття аска — *апикальну борозну* або *аксіальний канал*. *Апикальна борозна* — це кільцеподібна складка, яка вклинюється в купол аска (*Phycia*). *Аксіальний канал* — це циліндричний канал, що також вклинюється в купол аска (*Xylaria*).

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

— *остропоїдні* — аксіальний канал не має спеціалізованих стінок і являє собою просту пору в аксіальній масі (*Ostropa*);

— *гіподермоїдні* — аксіальний канал має тонку стінку (*Hypoderma*);

— *анулятні* — аксіальний канал має потовщену стінку, яка утворює апікальне кільце.



**Рис. 7.18.** Положення апікального кільця в апікальному апараті.  
a, b, c, d, g — шари клітинної стінки; АК — апікальне кільце.

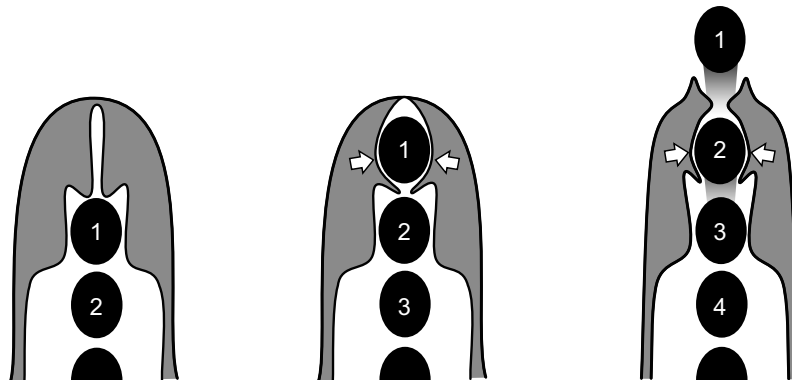
**Апікальні кільця** (англ. *annulus*), характерні для анулятних асків, є спеціалізованою внутрішньою частиною аксіального каналу (рис. 7.18). Завдяки високій оптичній щільності та характерним макрохімічним реакціям їх можна виявити за допомогою світлового мікроскопа. Традиційно апікальні кільця асків поділяють на дві групи: *амілоїдні* та *хітиноїдні*.

— **Амілоїдні апікальні кільця** характеризуються йод-позитивною реакцією й забарвлюються реактивами *Люголя* та *Мельцера* в синій колір. Вони характерні для грибів з порядку *Xylariales* (*Diatrype*, *Hypoxylon*, *Xylaria*).

— **Хітиноїдні апікальні кільця** характеризуються йод-негативною реакцією й забарвлюються в синій колір *аніліновим синім*. Вони характерні для грибів з порядків *Diaporthales* (*Diaporthe*), *Sordariales* (*Sordaria*) та *Hypocreales* (*Cosmospora*, *Hypocrea*, *Hypomyces*).

Сучасні дослідження показали, що на ультраструктурному рівні між амілоїдними та хітиноїдними унітунікатними асками немає істотних відмінностей. Ці структури функціонують майже ідентично.

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.



**Рис. 7.19.** Вивільнення спор з іноперкулятного аска. Стрілки вказують на напрямок тиску стінок аксіального каналу на спору, що перебуває в ньому.

Коли перша (верхня) спора залишає аск, вона перекриває собою аксіальний канал. Тим часом верхня частина другої спори закриває собою окулярну камеру. Як тільки перша спора «вистрілює», аксіальний канал тут-таки займає друга спора, а окулярну камеру третя. Завдяки такому

приспособленню до повного звільнення сумки аксіальний канал залишається постійно перекритим однією зі спор і всередині аска зберігається високий тиск (рис. 7.19).

**Фіситунікатні аски** (від англ. *fissile* — розшарований) 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.

Стінка бітунікатної сумки диференційована на два функціональних шари: внутрішній еластичний шар — **ендоаск (ендотуніку)** та зовнішній жорсткий шар — **екзоаск (екзотуніку)**. У складі стінки тритунікатної сумки виокремлюють три шари: **ендоаск, мезоаск та екзоаск**.

У молодій бітунікатній сумці нерозтяжна зовнішня оболонка повністю охоплює собою пружну внутрішню. При дозріванні спор зовнішня оболонка розколюється, а внутрішня поглинає воду й розтягується, виступаючи через тріщину в екзоаску. Завдяки такому пристосуванню верхівки зрілих асків можуть підніматися над поверхнею плодового тіла, що істотно полегшує розповсюдження спор (цей тип розповсюдження спор образно називають «чортик у коробочці» (англ. *Jack in the box*), за назвою популярної дитячої іграшки — коробки з фігуркою, що вискакує після відкриття кришки).

Тритунікатна сумка функціонує так само, як і бітунікатна, тільки розкриття її оболонки відбувається у два етапи: спочатку розривається екзоаск і назовні випинаються мезоаск та ендоаск, а потім розкривається й мезоаск, після чого назовні випинається тільки ендоаск. Цей тип сумки характерний для деяких представників Pleosporales (*Macrospora scyrpicola*).

Окрім розглянутих типів асків, існує ще декілька, які не можна напевно віднести до жодної з описаних вище груп. До їх числа входять **псевдопрототунікатні, псевдобітунікатні, семифіситунікатні та екстендотунікатні аски**.

**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 (*Erysiphe, Podosphaera, Sphaerotheca*).

**Семифіситунікатні, або леканороїдні, аски** характеризуються частковим розділенням оболонки на два функціональних шари лише в апікальній

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

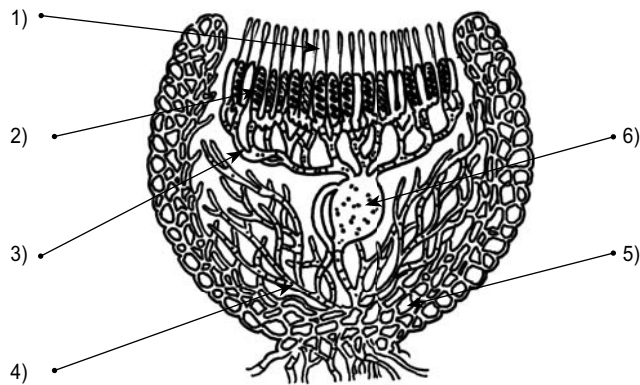
**Екстендитунікатні аски** мають виразно двошарову оболонку, проте шари щільно зростаються й не можуть ковзати один відносно одного. Перед вивільненням спор верхівка аска значно подовжується, а потім розтріскується подовжніми щілинами, що охоплюють обидва шари клітинної стінки. У тому разі, коли щілина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

## 7.2. Аскоми

Плодові тіла сумчастих грибів називають *аскокарпами* або *аскомами*. Ці структури завжди складаються з кількох типів тканин і, відповідно, є репродуктивними органами. Нижче ми розглянемо їх будову та різноманітність.

### Основні структурні елементи аскоми

Зазвичай у складі аскоми можна виокремити чотири основні структурні елементи: *тецій*, *епітецій*, *гіпотецій* та *ексципул* (рис. 7.20).



**Рис. 7.20.** Основні структурні елементи аскоми.

1) епітецій; 2—3) тецій (2) гіменій, 3) субгіменій); 4) гіпотецій; 5) ексципул; 6) аскогон.

**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 (див. нижче). Епітецій захищає гіменій від механічних пошкоджень і зустрічається виключно у грибів, плоді 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 порожнистосумчастих грибів над гіменієм зберігається шар стерильних гіф *парафізоїдів* (див. нижче). Епітецій, сформований парафізоїдами, називають *псевдо-епітецієм*.

**Гіпотецій** — це сукупність стерильних тканин аскокарпа, розташованих нижче тецій. 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*.

Бічні стінки аскокарпа називають *справжнім екципулом*, або *паратєцієм*. Його, у свою чергу, прийнято поділяти на *зовнішній*, або *ектальний, екципул* і *внутрішній*, або *центральний, екципул*. Зовнішній екципул часто буває забарвлений, у той час як центральний зазвичай залишається безбарвним. У складі кожного із шарів справжнього екципула іноді можна виокремити кілька підшарів.

У деяких ліхенізованих грибів поверх справжнього екципула формується додатковий покрив з елементів талому — *талічний екципул*, або *амфітецій*. У апотеціодних (див. нижче) лишайників він формує *талічний край*, а у перитеціодних — *інволюкрелюм* (щитоподібний гіфальний шар навколо отвору плодового тіла).

У різних груп сумчастих грибів перелічені вище компоненти плодового тіла розвинені різною мірою. Усі без винятку аскоми містять тецій і справжній екципул. Гіпотецій розвинений переважно в тих грибів, чий плоді тіла мають внутрішній м'ясистий шар або ніжку. Епітецій та епігіменій присутні тільки в тих плодкових тілах, які мають відкритий гіменіальний шар. Нарешті, талічний екципул зустрічається тільки в деяких групах ліхенізованих Ascomycota.

### Онтогенез аском

В онтогенезі плодкових 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* (рис. 7.21).

*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 заздалегідь 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 плодovому тілі утворюється кілька генерацій сумок. При цьому перше покоління сумок формується за аскогіменіальним типом, а формування всіх подальших сумок зовні нагадує асколокулярний тип розвитку.

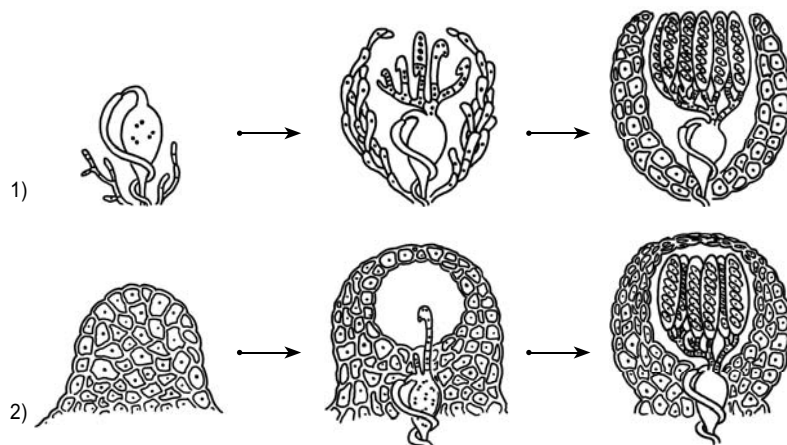


Рис. 7.21. Аскогіменіальний (1) та асколокулярний (2) типи онтогенезу аском.

### Типи хаметецію

Як ми вже зазначали, хаметеція 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 хаметецію, досить різноманітні і є однією з найважливіших діагностичних ознак при розмежуванні груп сумчастих грибів. Лише у небагатьох видів хаметеція повністю відсутня (*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* (рис. 7.22).

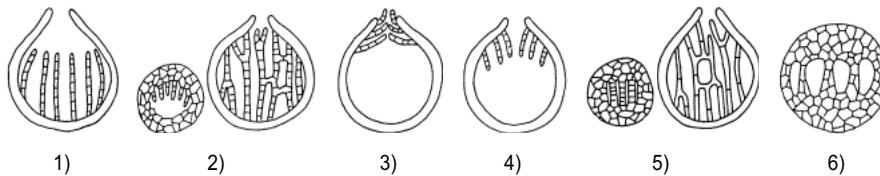


Рис. 7.22. Структурні елементи хаметецію (за Kirk et al., 2001).

1) Парафізи; 2) псевдопарафізи; 3) перифізи; 4) перифізоїди; 5) парафізоїди; 6) інтераскальна паренхіма.

*Парафізи* — це *інтераскальні* (розташовані між асками) гіфи, які виникають в основі тецію й ростуть угору, зазвичай нерозгалужені й неанастомозовані. Парафізи характерні для грибів з аскогіменіальним типом онтогенезу. Як виняток, вони зустрічаються і у асколокулярних грибів (рис. 7.23).

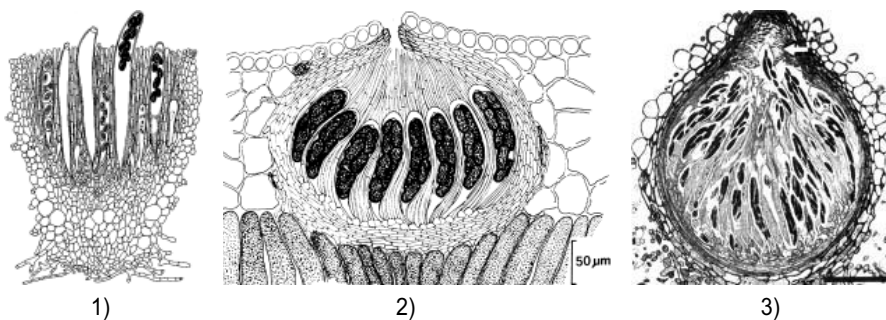


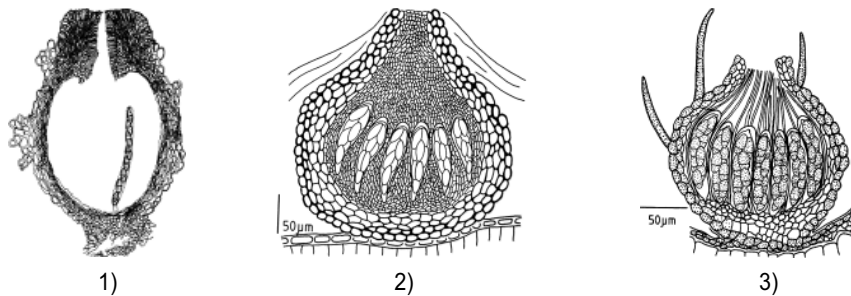
Рис. 7.23. 1) Парафізи в апотеції *Ascobolus immersus* (Pezizales); 2) Псевдопарафізи в псевдотеції *Stegasphaeria pavonina* (Mesnieraceae, Dothideomycetes) за Arx, Müller, 1975.; 3) Перифізи на поперечному розрізі через перитеції *Gibberella zeae* (Hypocreales) за Trail, Common, 2000.



**Псевдопарафізи (катафізи)** — це вільні гіфи, які ростуть вертикально вниз, вони нагадують парафізи, але розгалужені й анастомозовані. Вони характерні для деяких асколокулярних грибів (*Stegasphaeria*). Псевдопарафізи виникають як вирости клітин строми над рівнем асків і ростуть між асками вниз. У зрілому плодовому тілі верхівки псевдопарафіз зазвичай зростаються зі стромою, яка лежить нижче, в основі тецію. Порівняно з парафізоїдами (див. нижче), вони характеризуються більшою шириною й густо розташованими септами (рис. 7.24).

**Перифізи** — це короткі нерозгалужені й неанастомозовані гіфи, які виникають вище рівня сумок й ростуть переважно вгору, оточуючи вивідний канал плодового тіла (*Gibberella*) (рис. 7.25).

**Перифізоїди (апикальні парафізи)** — це короткі, зрідка розгалужені й неанастомозовані гіфи, які виникають вище рівня сумок і ростуть униз, але не досягають основи тецію. Вони зазвичай дещо довші, ніж перифізи, й, на відміну від останніх, розвиваються не тільки в ділянці вивідного отвору плодового тіла (*Metacapnodium*, *Nectria*) (рис. 7.26).



**Рис. 7.26.** 1) Перифізоїди *Nectria neblinensis* (Hypocreales) за Brayford, Samuels, 1993.; 2) Інтераскальна тканина в псевдотеції *Botryosphaeria festucae* (Botryosphaeriales) за Arx, Müller, 1975.; 3) Парафізоїди в псевдотеції *Coleroa chaetomium* (Pleosporales), за Мюллер, Леффлер, 1995.

**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*.

**Інтераскальна псевдопаренхіма** — це незмінена або злегка сплюснена стерильна тканина тецію, розташована між асками, що розвиваються, у асколокулярних грибів. Ця тканина складається з аглютинованих гіф з майже ізодіаметричними клітинами й зовні дуже нагадує паренхіму (*Botryosphaeria*) (рис. 7.27).

**Парафізоїди (тінофізи)** — це дуже тонкі й розтягнуті залишки тканини тецію з поодинокими септами та численними поперечними анастомозами (*Melanomma*). Якщо верхня частина зрілого плодового тіла руйнується, то маса парафізоїдів вистилає спороносну поверхню, надаючи їй схожості з гіменієм відкритих плодових тіл (*Patellaria*) (рис. 7.28).

### Різноманіття аскогіменіальних плодових тіл

Сучасні автори виділяють біля десяти типів аскогіменіальних плодових тіл, що відрізняються одне від одного наявністю або відсутністю отвору (отворів), типом покриву 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*, *клеїстотецій*, *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 пливчастий перидій, а сумки зусбіч оточені пухким сплетінням стерильних гіф — гімнотеціальними *придатками*. Ці плодові тіла зазвичай розповсюджують спори за принципом «перекотиполе». У деяких представників гімнотеції мають складні придатки (гачкоподібні у *Muxotrichum*, пилчасті у *Stenomycetes* тощо), які функціонують подібно до колючок на суцвітках лопуха. У середині гімнотеціїв завжди містяться примітивні прототунікатні аски (рис. 7.29).

Цей тип плодових тіл характерний для представників родини Gymnoascaceae, а також для деяких представників родини Eurotiaceae (*Eurotiomycetes*).

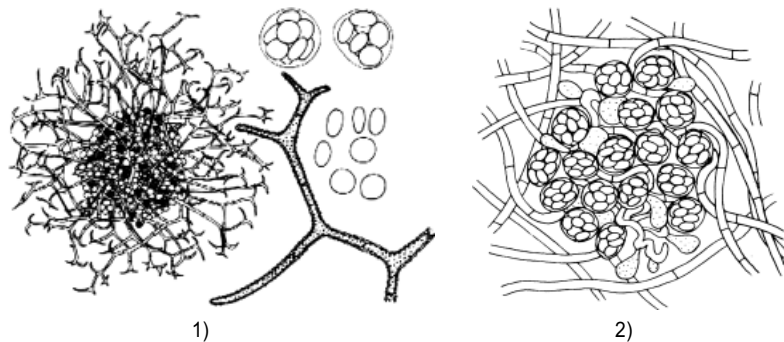


Рис. 7.29. Приклади гімнотеційв.

1) *Gymnoascus* sp., Onygenales (за Currah, 1985); 2) *Byssochlamys nivea*, Eurotiales (за Мюллер, Леффлер, 1995).

**Клейстотеції** — це закриті 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 (рис. 7.30).

Існує декілька морфологічних типів клейстотеціїв:

— *Eurotium-mun* характерний для представників родини Eurotiaceae. Їх перидій пливчастий, зазвичай позбавлений придатків. Клейстотеції цього типу дрібні, 1—2 мм в діаметрі.

— *Pseudeurotium-mun* характерний для представників родини Pseudeurotiaceae. Перидій товстий, паренхіматозний. Клейстотеції дуже дрібні (15—400 μm), містять невелику кількість сумок.

— *Onygena-mun* характерний для представників родини Onygenaceae. Клейстотеції на довгих, нерозгалужених, стромоподібних ніжках, з дуже тонким пливчастим перидієм. Вони доволі великі, близько 5 мм у діаметрі.

— *Dendrosphaera-mun* характерний для представників монотипної тропічного родини Dendrosphaeriaceae. Клейстотеції розвиваються на вершині великої (близько 25 см заввишки) розгалуженої строми. Кожен клейстотеціїв усередині розділений на кілька камер, заповнених сумками. Присутній *капіліцій* — система стерильних гіф, що розрихлюють масу спор.

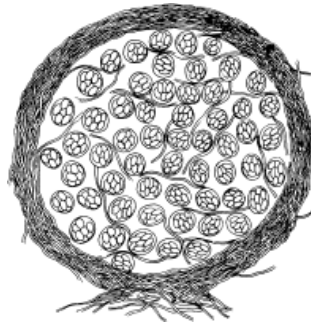


Рис. 7.30. Клейстотеціїв *Talaromyces*, *Euritiales* (за Мюллер, Леффлер, 1995).

**Хазмотеції** — це сферичне закриті плодове тіло з товстою, зазвичай багат шаровою оболонкою. Аски в хазмотеціях псевдобітунікатні, розповсюджують спори активно, шляхом відстрілу. Спори вивільняються після того, як у стінці плодового тіла утворюється тріщина (рис. 7.31).

Цей тип плодоносіння зустрічається виключно у борошністоросяних грибів (*Erysiphales*). Термін «хазмотеції» був запропонований відносно недавно, тому в більшості джерел плодове тіла борошністоросяних грибів називають клейстотеціями.

Зовнішня оболонка хазмотецію — *астеросклерокортекс* — завжди формує гіфальні відростки — *придатки*. У різних видів, хазмотеції можуть мати від одного до трьох типів придатків, що відрізняються за морфологією.

У всіх без винятку хазмотеціях є *придатки першого типу*, або *базальні придатки*. Вони є простими недиференційованими міцелієподібними виростами основи перидію й слугують для прикріплення та живлення плодових тіл. *Придатки другого типу* зазвичай диференційовані (шилоподібні, гачкоподібні, спіралеподібні, багаторазово дихотомічно розгалужені тощо) й розташовані в екваторіальній або апікальній частині хазмотецію. Вони слугують для відриву зрілого плодового тіла від живильного міцелію, покращують планувальну здатність хазмотецію, а також іноді слугують для прикріплення до нового субстрату. *Придатки третього типу* завжди короткі й утворюються на апексі хазмотецію. У вологому середовищі вони можуть виділяти клейку краплю, за допомогою якої хазмотецій прилипає до субстрату, на який він був перенесений.

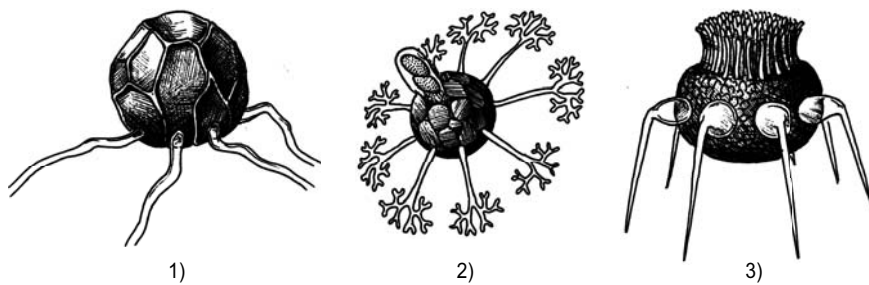


Рис. 7.31. Приклади хазмотеціях.

1) *Podosphaera*; 2) *Microsphaera*; 3) *Phyllactinia*.

Функціональну роль усіх типів придатків хазмотецію можна прослідкувати на прикладі борошнесторосяного гриба *Phyllactinia guttata*, який формує плодове тіло на нижній поверхні листя вільхи. В основі хазмотецію у цього виду формуються придатки першого типу. З їх допомогою аскокарп прикріплюється до поверхні листка й отримує необхідні для розвитку поживні речовини. В екваторіальній ділянці хазмотецію розташовані шилоподібні придатки другого типу. Після дозрівання аскоспор вони вигинаються вгору й відривають хазмотецій від живильних гіф. Відірване плодове тіло підхоплюється потоком повітря й переноситься на велику відстань. Під час польоту придатки другого типу виконують функцію парашута й допомагають хазмотецію не перекинутися.

На апексі плодового тіла розташовані короткі й сильно розгалужені придатки третього типу, покриті краплями клейкої рідини. За допомогою цих придатків після завершення польоту хазмотецій фіксується на поверхні

субстрату. Потім перидій розкривається великою екваторіальною тріщиною й перекидається сумками назовні. І лише після цього сумки починають відстрілювати аскоспори (рис. 7.32).

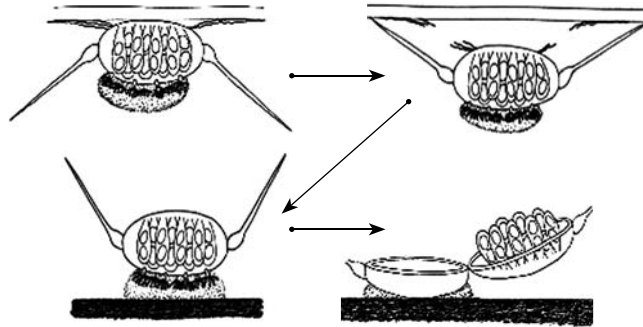


Рис. 7.32. Механізм розповсюдження спор у *Phyllactinia guttata* (за Kendrick, 2002).

**Пульверотеції** — це первинно-закрите підземне плодове тіло, що має розвинену внутрішню порожнину, вистлану аскогенними гіфами. Гіменіальний шар не оформлений, аски по мірі дозрівання заповнюють порожнину плодового тіла. Покрив пульверотеція представлений багат шаровою плектенхімою (рис. 7.33). Розповсюдження спор відбувається після того як дрібні ссавці викопають плодове тіло та поїдають його м'ясисті покриви. При цьому аскоспори вивільняються й поширюються потоками повітря.

Типовий пульверотецій характерний для «оленячих трюфелів» *Elaphomyces* (Eurotiales).

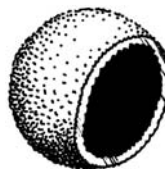
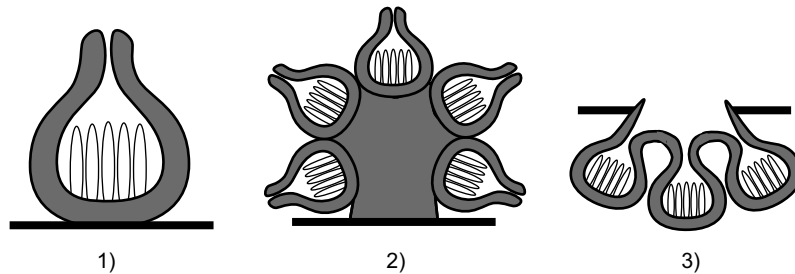


Рис. 7.33. Пульверотеції *Elaphomyces*.

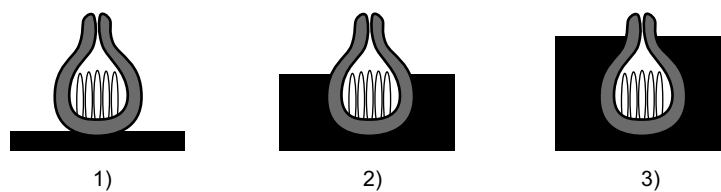
**Перитеції** — це напіввідкрите плодове тіло, що зазвичай нагадує горщик (див. рис. 7.24—28) з вузьким апікальним вивідним отвором — **остіоллю**. Іноді верхівка перитеції витягнута в довгий **хоботок** (англ. *beak*) (*Ceratocystis*, *Melanospora*). У переважній більшості випадків перитеції містять 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.



**Рис. 7.34.** Одиночні й згруповані перитеції.  
1) Одиночний перитецій; 2) перитеції, згруповані на стромі; 3) занурені перитеції зі спільним вивідним каналом.

Морфологічно перитеції дуже різноманітні. За щільністю розміщення вони поділяються (рис. 7.34) на *одиночні* (*Sordaria*) й *згруповані*. Останні, у свою чергу, можуть розташовуватися на поверхні строми (*Nectria*), або всередині субстрату, при цьому вони здатні зберігати індивідуальні остіолі (*Diatrypella*) або ж формувати один спільний *вивідний канал* (*Valsa*).

За розміщенням у субстраті перитеції поділяють (рис. 7.35) на *поверхневі* (*Nectria*, *Cosmospora*), *напівзанурені* (*Hurotyces*) та *занурені* (*Xylaria*). В останньому випадку вони можуть бути занурені безпосередньо *в субстрат* (*Cryptosphaeria*), у пухкі міцеліальні сплетіння — *субікулюм* (*Rosellinia*) або в щільну тканину, утворену переплетенням гіф — *строму* (*Xylaria*). При цьому строма може складатися тільки з гіф гриба — *еустрома* (*Huroxylon*) або ж містити залишки тканини субстрату — *псевдострома* (*Eutypa*). У деяких сумчастих грибів перитеції розвиваються на коротких ніжках, які складаються зі строго фіксованої кількості клітин, розміщених кількома шарами (*Laboulbenia*).



**Рис. 7.35.** Поверхневий (1), напівзанурений (2) та занурений перитецій (3).

Якщо ввідні отвори перитецій розташовані дещо нижче від поверхні строми, їх називають *умблікатними* (*Huroxylon*), якщо ж вони піднімаються над поверхнею строми у вигляді сосочка — *напілятними* (*Annulohuroxylon*).

Стінки перитецію можуть складатися з одного шару клітин (*Subburotyces*, *Puxidiophora*) або з кількох шарів клітин (*Neurospora*, *Diatrype*).

Строматична тканина навколо стінок перитеціїв може складатися з кількох різних за консистенцією шарів, які різною мірою беруть участь у захисті, живленні й розповсюдженні спор (рис. 7.37).

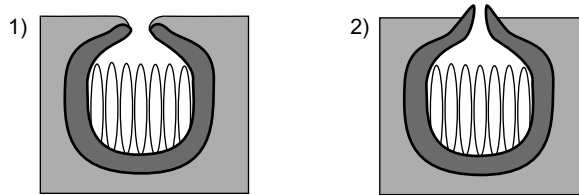


Рис. 7.36. Типи остіолей.  
1) Умблікатна; 2) папілятна

Основним критерієм, який використовують для виокремлення типів перитеціїв, є структура центру (тецію) плодового тіла. У 1951 р. цей критерій запропонував американський міколог Е. Латтрелл. Звідтоді було розроблено кілька альтернативних класифікацій типів тецію. Згідно із підходом Р. Самуельса та М. Блеквелл (2001 р.), можна виокремити 6 основних типів центру перитеціїв (рис. 7.38):

**Xylaria-тип** характеризується численними парафізами та впорядкованим розташуванням асків у гіменії. Плодові тіла мають темне забарвлення.

У межах *Xylaria*-типу існує кілька модифікацій, що їх дехто з учених пропонує розглядати як самостійні типи:

— **Diaporthe-тип** характеризується тим, що парафізи присутні на ранніх стадіях розвитку плодового тіла, але повністю зникають на час дозрівання аскоспор.

— **Sordaria-тип** відзначається тим, що парафізи наявні, але досить рідко, а аски зібрані в базальний пучок.

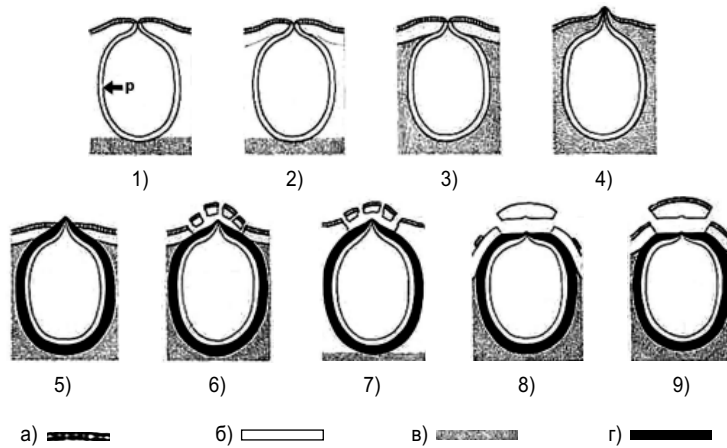
— **Eutypa-тип** характеризується тим, що парафізи наявні, але досить рідко, а аски впорядковані в гіменіальний шар. На ранніх етапах розвитку в плодкових тілах цього типу формується дуже характерна гіфальна сітка.

**Epichloë-тип** характеризується тим, що в основі перитецію формується базальний горбочок, по периферії якого розвиваються парафізи. У верхній частині перитецію формуються численні перифізоїди (апикальні парафізи). Аски зібрані в пучок, і парафізи між ними відсутні.

**Meliola-тип** характеризується широкими булавоподібними асками й численними перифізоїдами, які утворюються на бічних стінках перитецію поза зоною гіменію. Плодові тіла нестроматичні, мають темне забарвлення.

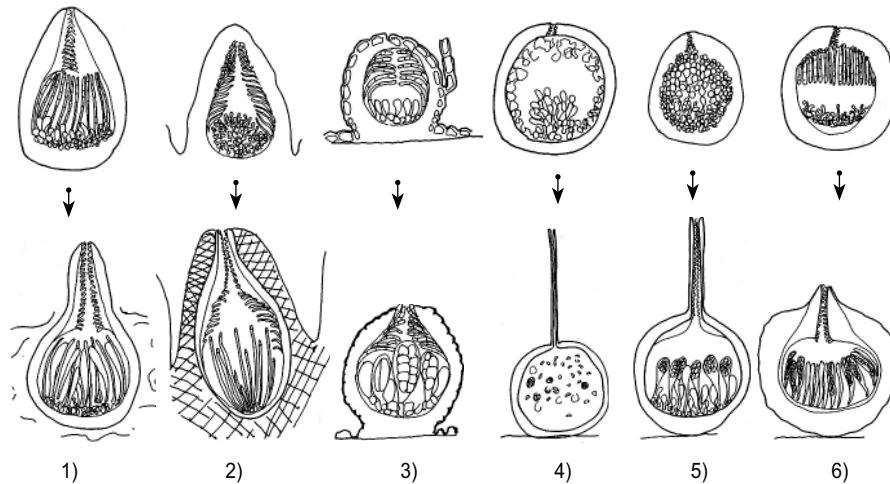
**Ophiostoma-тип** характеризується відсутністю парафіз та безладним розташуванням асків. Плодові тіла мають темне забарвлення.

**Melanospora-тип** характеризується відсутністю парафіз та впорядкованим компактним розташуванням асків у гіменії. Плодові тіла мають темне забарвлення.



**Рис. 7.37.** Різноманіття типів строматичної тканини довкола перитеціїв у різних видів роду *Hypoxylon*: 1) *H. rubiginosum*; 2) *H. fragiforme*; 3) *H. placentiforme*; 4) *H. monticulosum*; 5) *H. multiforme*; 6) *H. annulatum*; 7) *H. stygium*; 8) *H. nitens*; 9) *H. bovei*. а) зовнішній строматичний шар; б) воскоподібна строматична тканина; в) дерев'яниста строматична тканина; г) вуглиста строматична тканина; р) стінки перитецію (за Rogers, 1990).

**Nectria-тип** характеризується перифізіодами (апікальними парафізами) та впорядкованим розташуванням асків у гіменії. Плодові тіла мають світле або яскраве забарвлення.



**Рис. 7.38.** Типи центру перитеціїв (за Samuels, 2001). 1) *Xylaria*-тип; 2) *Epichloë*-тип; 3) *Meliola*-тип; 4) *Ophiostoma*-тип; 5) *Melanospora*-тип; 6) *Nectria*-тип.



**Апотецій** — це широко відкрите плодове тіло, сумки в якому розміщені широким палісадним шаром (рис. 7.39). Сумки в них унітунікатні, зазвичай циліндричні, оперкулятні або іноперкулятні. Хаметецій, як правило, представлений парафізами, які можуть мати вільні закінчення або ж формують епитецій. Розповсюдження спор з апотеціїв активне.

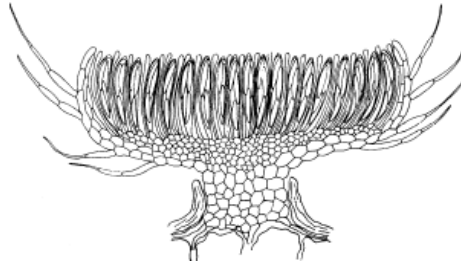


Рис. 7.39. Апотецій *Phyalina lachnibrachya* (за Мюллер, Леффлер, 1995).

Існує безліч морфологічних типів апотеціїв (рис. 7.40):

**Phacidium-тип** — апотеції прориваються з-під епідермісу, перидерми, рідше з обезкореної деревини рослини-господаря; зовні нагадують ложа, в яких замість конідиеносців з конідіями утворюються аски з аскоспорами; містять іноперкулятні аски (*Phacidium*, *Lophodermium*, *Rhytisma*, *Colpoma*).

**Mollisia-тип** — апотеції дрібні, блюдцеподібні, без ніжки або на дуже короткій ніжці, позбавлені м'якоті, містять іноперкулятні аски (*Mollisia*, *Bisporella*).

**Helotium-тип** — апотеції дрібні, цвяхоподібні (маленький сплюснений капелюшок на довгій тонкій ніжці), позбавлені м'якоті, з гладенькою або опушеною зовнішньою поверхнею, містять іноперкулятні аски (*Helotium*, *Monilinia*, *Sclerotinia*).

**Peziza-тип** — апотеції великі, соковиті, блюдцеподібні, часто з розірваними або асиметричними краями, іноді на короткій ніжці, аски розкриваються кришечкою (*Peziza*, *Aleuria*, *Otidea*, *Sarcoscypha*).

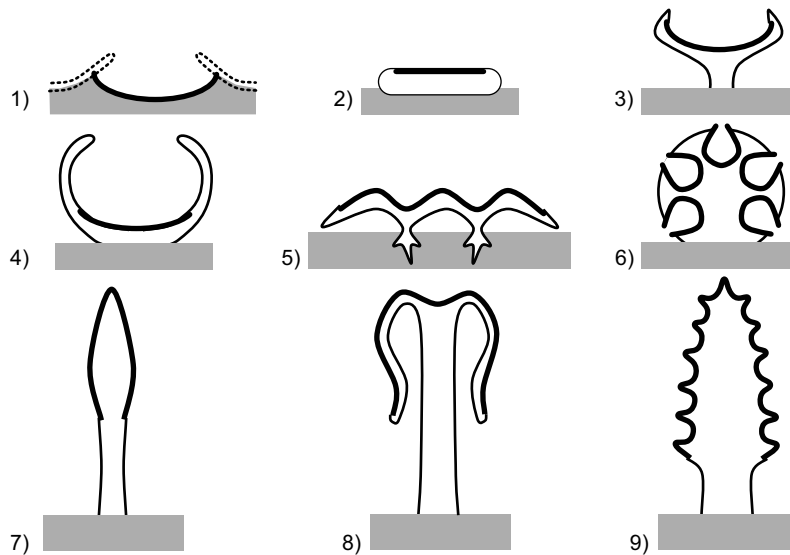
**Cyttaria-тип** — апотеції занурені в м'ясисту строму сферичної форми, містять іноперкулятні аски (*Cyttaria*).

**Rhizina-тип** — апотеції великі, соковиті, широко розпростерті по субстрату, формують на нижній поверхні численні коренеподібні вирости — ризини; аски розкриваються кришечкою (*Rhizina*).

**Geoglossum-тип** — апотеції язикоподібні, на довгій міцній ніжці, містять іноперкулятні аски (*Geoglossum*, *Microglossum*, *Trichoglossum*).

**Helvella-тип** — апотеції великі, соковиті, на довгій ніжці, спороносний диск зазвичай формує складки й має сідлоподібну форму, аски розкриваються кришечкою (*Helvella*).

**Morchella-тип** — апотеції великі, соковиті, на товстій порожнистій ніжці, спороносна поверхня формує численні складки, аски розкриваються кришечкою (*Morchella*, *Gyromitra*, *Verpa*).

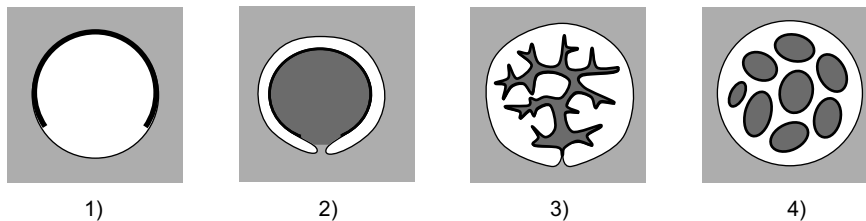


**Рис. 7.40.** Морфологічні типи апотеціїв.

1) *Phacidium*-тип; 2) *Mollisia*-тип; 3) *Helotium*-тип; 4) *Peziza*-тип; 5) *Rhizina*-тип; 6) *Cyttaria*-тип; 7) *Geoglossum*-тип; 8) *Helvella*-тип; 9) *Morchella*-тип.

**Екзотецій** — це відкрите плодове тіло сферичної форми, вся поверхня якого покрита гіменіальним шаром (7.41). Гіменій складається з асків та великих перифіз, що формують слизистий епітецій. Екзотеції формуються під землею й поширюють спори пасивно, по мірі руйнування.

Типові екзотеції виявлені у *Ruhlandiella* і *Sphaerosoma* (Peziziales).



**Рис. 7.41.** Екзотецій, птихотецій та стереотецій.

1) Схема екзотецію; 2) найпростіший птихотецій з суцільною порожниною; 3) птихотецій зі складчастою порожниною; 4) стереотецій.

**Птихотецій** — це похідне від апотецію вторинно-напіввідкрите підземне плодове тіло, що має одну або кілька внутрішніх порожнин, вистланих 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 (прикладі див. вище).

**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*-тип плодового тіла**

Плодові тіла Nelectomycetes (під *Neolecta*) не можна віднести до жодного з типів аскогіменіальних плодових тіл. Структура гіменію та розвиток аскоми 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'ястої консистенції, що сягає 7 см заввишки (рис. 7.43). 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 апотецій, плодові тіла *Neolecta* складаються з дікаріотичних гіф. На верхівках аскогенних гіф не формуються гачки. Нарешті, гіменій неолектових грибів позбавлений стерильних елементів.

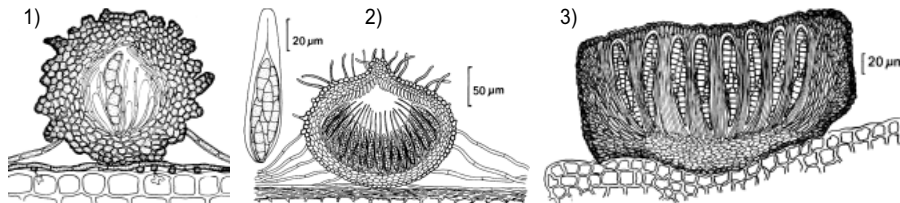


**Рис. 7.43.** Плодове тіло *Neolecta vitellina* (за Liu et al., 2006).

#### **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 *псевдоклейстотеції*

(клеїстотеціоїд), псевдоперитецій (перитеціоїд) та псевдоапотецій (апотеціоїд). Вони є асколокулярними «імітаціями» справжніх клеїстотеціїв, перитеціїв та апотеціїв і відрізняються ступенем розкриття зрілого плодового тіла, а також характером розміщення сумок (рис. 7.44).

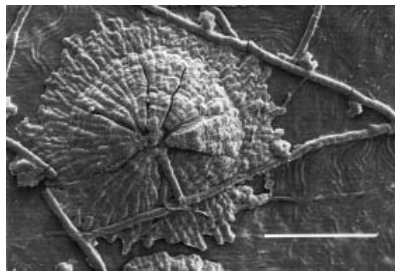


**Рис. 7.44.** Основні типи псевдотеціїв.

1) псевдоклеїстотецій *Asteridiella taxi*, Meliolales (за Мюллер, Лефлер, 1995); 2) псевдоперитецій *Stegasphaeria pavonina*, Dothideomycetes ins. sedis (за Arx, Müller, 1975); 3) псевдоапотецій *Lecanidion atratum*, Patellariales (за Arx, Müller, 1975).

Окрім названих вище, існують специфічні типи псевдотеціїв, які не мають морфологічних аналогів серед справжніх аскокарпів: *тіріотецій*, *міріотецій*, *гістеротецій* тощо.

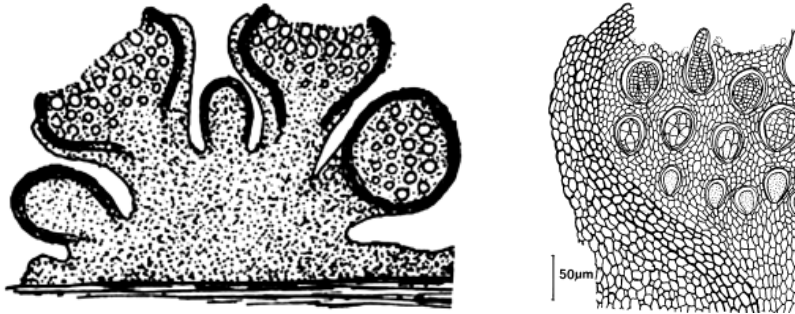
**Тіріотеції** — це поверхневі, щитоподібні плодові тіла, що зазвичай розвиваються на листі та соковитих плодах (*Asterina*, *Microthyriella*, *Schizothyrium*) (рис. 7.45). Тіріотеції, як правило, утворюються на місці щитоподібних конідіюм — пікнотиріїв (див. розділ 5.4).



**Рис. 7.45.** Тіріотецій.

1) зовнішній вигляд тіріотецію *Asterina eupomatiae*, Microthyriales (за Reynolds, Gilbert, 2005); 2) поперечний розріз через тіріотецій *Asterina veronicae*, Microthyriales (за Arx, Müller, 1975).

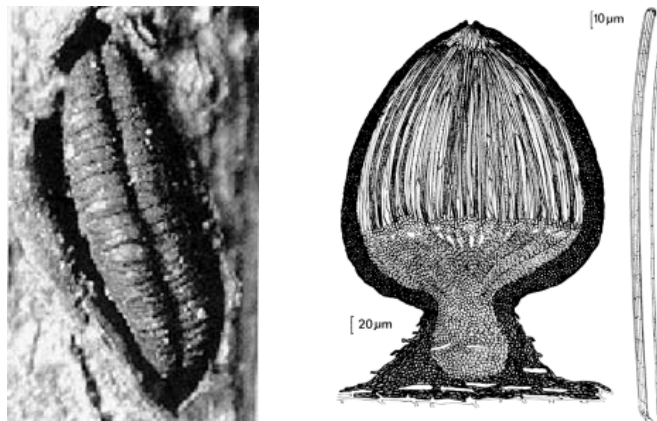
**Міріотеції** — це подушкоподібні плодові тіла з численними безладно розташованими локулами (*Myriangium*). Вони зазвичай розвиваються на необмежено зростаючих аскостроматах. Вивільнення аскоспор з міріотецію відбувається поступово, по мірі руйнування зовнішньої поверхні аскостроми (рис. 7.46).



**Рис. 7.46.** Поперечний розріз через міріотеції *Myriangium duriae*, Myriangiales (за Arx, Müller, 1975).  
1) строма з міріотеціями; 2) фрагмент апікальної частини міріотецію.

**Гістеротеції** — це щільні псевдотеції човноподібної форми, які при дозріванні розкриваються довгою поздовжньою щілиною. Типові гістеротеції за формою зазвичай нагадують губи (вигляд згори), але в деяких випадках розгалужуються й стають багатопроменивими (рис. 7.47). Хаметецій гістеротеціїв складається з клітинних псевдопарафіз, занурених у гелеподібний матрикс. Над сумками часто формується псевдоепітецій. Сумки бітунікатні, булавоподібно-циліндричні, восьмиспорові.

Гістеротеції можуть бути зануреними, напівзануреними й поверхневими; вільними або субікулярними; сидячими або на довгій ніжці. При високій вологості повітря вони широко розкриваються, а при підсиханні здатні знову закриватися.



**Рис. 7.47.** Гістеротеції.  
1) зовнішній вигляд гістеротецію *Hystreium* sp., Hysteriales, вигляд згори (за Carris, 2007); 2) поперечний розріз через гістеротецію *Lophium mythilinum*, Hysteriales (за I. Schmid, H. Schmid, 1990).

Окрім морфологічної різноманітності псевдотеціїв, для них характерна також різноманітність внутрішньої будови. У 1951 р. американський міколог Е. С. Латтрелл виділив три основні типи організації центру несправжніх плодових тіл: *Elsinoe*-тип, *Dothidea*-тип і *Pleospora*-тип.

***Elsinoe*-тип** характеризується моноаскальними локулами, які відокремлені одна від одної залишками інтераскулярної тканини. Вивільнення спор відбувається поступово в міру руйнування аскостроми (рис. 7.48).

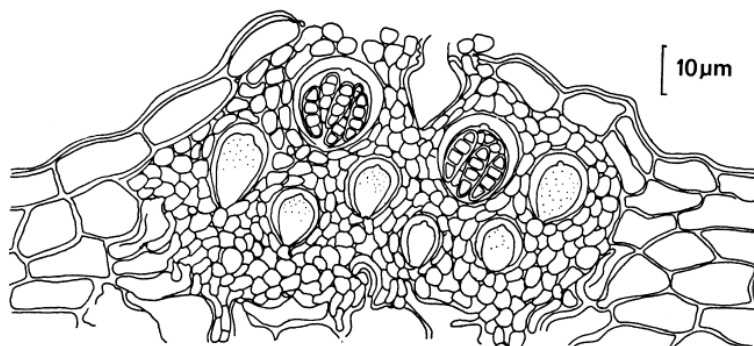


Рис. 7.48. Псевдотецій *Elsinoe canavaliae* (Myriangiales) (за Arx, Müller, 1975).

***Dothidea*-тип** характеризується формуванням в аскостромі однієї або кількох перитецієподібних локул. Аски численні, розташовані пучком. Стерильні гіфи й залишки тканини між сумками відсутні. У верхній частині локули (над сумками) зазвичай формуються перифізи (рис. 7.49).

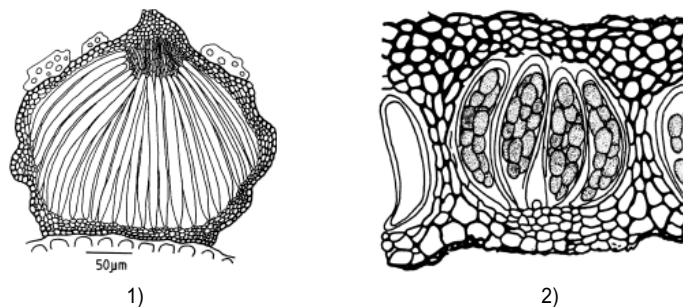
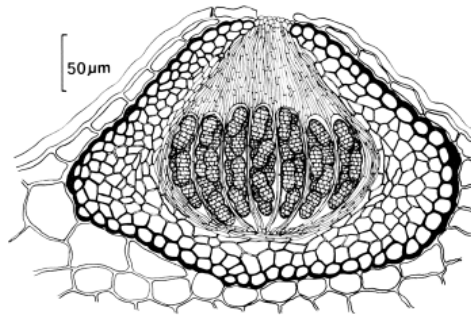


Рис. 7.49. Псевдотеції *Dothidea*-типу.

1) монолакунарний у *Dangeardiella macrospora* (Dothideales); 2) полілокулярний у *Dothidea sambuci* (Dothideales) (за Arx, Müller, 1975).

***Pleospora*-тип** характеризується формуванням в аскостромі переважно однієї перитецієподібної локули. Аски численні, розташовані пучком. Між асками в локулах є псевдопарафізи. У верхній частині локули зазвичай формуються перифізи (рис. 7.50).



**Рис. 7.50.** Псевдотецій *Pleospora*-типу в *Pleospora herbarum* (Pleosporales) (за Arx, Müller, 1975).

У подальші роки були описані додаткові типи організації центру псевдотеціїв:

***Melanomma*-тип** характеризується тим, що аскострома містить одну або кілька перитецієподібних локул. Сумки численні, розташовані пучком. Між асками в локулах є парафізоїди, оточені гелеподібною речовиною. Перифізи відсутні.

***Lecanora*-тип** характеризується тим, що псевдотеції містять численні парафізоїди, а при дозріванні їхні верхівки руйнуються й формують апотеціоїд.

***Dothiora*-тип** характеризується тим, що плодові тіла містять парафізоїди, ніколи не утворюють остіолей і відкриваються шляхом руйнування або ослизнення верхівки.

***Chaetothyrium*-тип** зустрічається в псевдотеціях різних типів (переважно в тіріотеціях), хаметецій представлений перифізоїдами.

***Pseudosphaeria*-тип** характеризується тим, що аски в локулах спочатку відокремлені один від одного парафізоїдами, але на час дозрівання аскоспор вони зникають (*Zophia rhizophyla*).

### 7.3. 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 (рис. 7.51):

— **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.

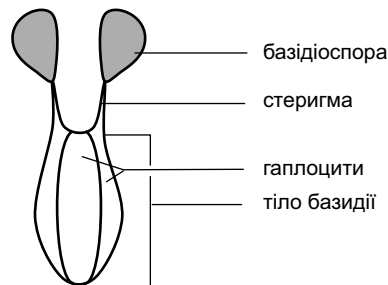


Рис. 7.51. Основні компоненти базидії.

### Базидіоспори

Базидіоспори являють собою одноклітинні або (іноді) багатоклітинні пропагули, які утворюються шляхом випинання внутрішнього шару клітинної стінки базидії через отвір на кінці стеригми (стосовно конідій такий спосіб утворення називають ентобластичним; див. розділ. 5.3). Як правило, базидіоспорам притаманна білатеральна симетрія з дорзивентральною асиметрією (див. мал. 7.1), причому їхня дорзальна поверхня опукла, а вентральна — сплюснена. 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 (англ. *plug*), відмежована з обох боків кришечкою (англ. *lid*) та шапочкою (англ. *calotte*) — лінзоподібними перегородками, утвореними внутрішнім шаром клітинної стінки (рис. 7.52.: I). Волога, що міститься в повітрі, спричинює набухання вмісту пробки, унаслідок чого частина цього матеріалу виступає за межі спори через спеціальний отвір — *punctum lacrimans* (лат. «плакуча крапка»). Як наслідок, на поверхні базидії утворюється апікулярна крапля (крапля Буллера, англ. *Buller's drop*) — 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 (рис. 7.52.: II). 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 (рис. 7.52.: III). Спора відстрілюється з початковою швидкістю 30—60 см/сек. й здатна за 2—3 мілісекунди пролетіти горизонтально 100—300  $\mu\text{m}$  (приблизно третина мінімальної відстані між пластинками в шапінкових грибів). Далі, після кількох секунд падіння, її підхоплюють потоки повітря.



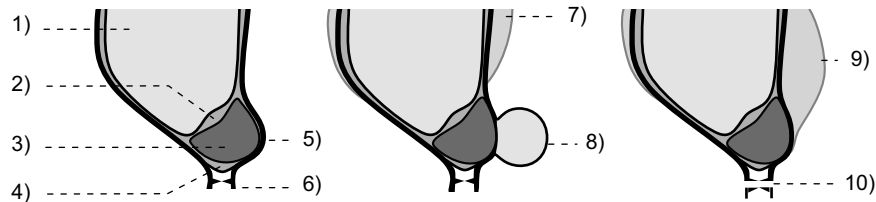


Рис. 7.52. Механізм активного відділення базидіоспори.

I — спора в період дозрівання; II — формування апікулярної краплі; III — злиття апікулярної краплі з поверхневою водною плівкою та відділення базидіоспори. 1) цитоплазма базидіоспори; 2) кришечка; 3) пробка; 4) шапочка; 5) *punctum lacrimans* на апікулярному виступі; 6) стригма; 7) апікулярна крапля; 8) водна плівка; 9) крапля, що утворюється при злитті апікулярної краплі з водною плівкою; 10) місце відділення базидіоспори.

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*.

«Архітипові» 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 *мультиспоривих* та *біспоривих* базидій.

— *Мультиспориві базидії* характеризуються збільшенням кількості базидіоспор шляхом мітотичного ділення всіх або частини гаплоїдних ядер після проходження мейозу. Як наслідок, утворюються 6-спорові (*Botryobasidium*), 8-спорові (*Sistotrema*) та 16-ти й 32-спорові (*Agaricostylbum*) базидії, а також необмежено зростаючі базидії з кількома десятками базидіоспор (*Graphiola*).

— *Біспориві базидії* характеризуються скороченням кількості базидіоспор до двох. Описано щонайменше три механізми цього процесу: 1) до кожної з двох базидіоспор потрапляє по два ядра (*Agaricus bisporus*; див. розд. 6.4); 2) до кожної з двох базидіоспор потрапляє по одному ядру, а інші два дегенерують (*Agrocybe erobia*, *Athelia epiphylla*); 3) чотири гаплоїдних ядра діляться вже в базидіолі з утворенням восьми ядер, з яких два (*Clavulina cristata*, *Craterellus cornucopioides*) або чотири попарно (*Mycena viscosa*, *M. vitilis*) потрапляють у дві базидіоспори, а решта дегенерують.

Окрім мультиспоривих та біспоривих 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* (Filobasiales), *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** — паралельні до осі генеративної гіфи й утворюються з її термінальної клітини;

— **плевробазидії** — перпендикулярні до осі генеративної гіфи й утворюються з його бічного відростка; при цьому генеративна гіфа продовжує рости й може формувати нові базидії;

— **подобазидії** — перпендикулярні до осі генеративної гіфи й утворюються з її бічного відростка; на відміну від плевробазидій, генеративна гіфа припиняє свій ріст, отже базидія, що утворюється, відрізняється від апикальної лише своєю викривленою основою.

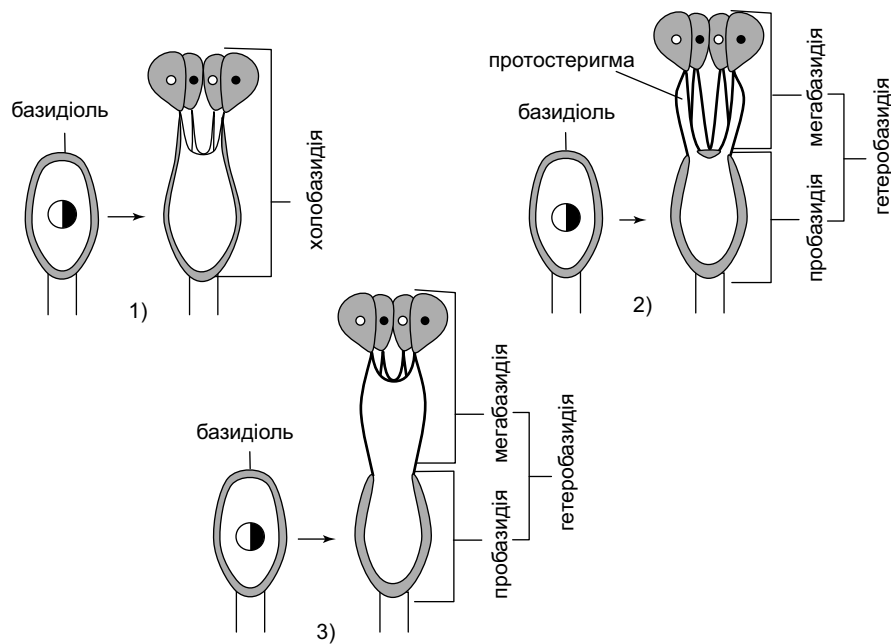
Онтогенетичною попередницею базидії є *базидіоль* — клітина дикаріотичного міцелію, в якій відбувається каріогамія й утворюється диплоїдне ядро (див. рис. 2.17). Невдовзі після утворення диплоїдне ядро підлягає мейозу, який може відбуватися як у самій базидіолі, так і в новій структурі, що проліферує із неї. Залежно від цього виокремлюють два типи базидій (рис. 7.53):

— **гомобазидії** — утворюються безпосередньо з базидіолі після проходження в ній мейозу;

— **гетеробазидії** — утворюються de novo шляхом проліферації базидіолі. Диплоїдне ядро мігрує у виріст, що утворюється, і вже в ньому підлягає мейозу.

Отже, тіло гомобазидії є, власне кажучи, дозрілою базидіоллю, тимчасом як тіло гетеробазидії складається з двох частин: колишньої базидіолі — *пробазидії*, та спороносного виросту, що утворюється з неї, — *метабазидії*. У ряді випадків замість однієї метабазидії базидіоль утворює чотири самостійні вирости — *протостеригми*, кожна з яких несе на кінці стеригму з базидіоспорою (див. мал. 7.53).

Пробазидії майже завжди мають потовщену стінку й переживають відносно короткий період спокою. У деяких грибів вони покриваються міцною захисною оболонкою, відділяються від міцелію й функціонують як пропагули. Такі пропативні пробазидії називають *телиоспорами*; вони часто бувають багатоклітинними, причому кожна з їхніх клітин здатна утворювати самостійну метабазидію.



**Рис. 7.53.** Гомо-та гетеробазидії.  
1) Гомобазидія; 2) неповна гетеробазидія з протостеригмами; 3) типова гетеробазидія.

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* — не мають септ; їхнє тіло являє собою одну клітину;
- *фрагмобазидії* — розділені септами на чотири клітини-гаплоцити.

Останнім часом набула поширення точка зору, що фрагмобазидії є більш давнім типом спороношення, ніж голобазидії. Септи виникають унаслідок мейозу диплоїдного ядра (цитокінез у більшості еукаріотів відбувається відразу ж після каріокінезу), проте не мають у базидії серйозного функціонального навантаження. Як наслідок, у ході еволюції відбувається їхня поступова редукція. Відомий ряд перехідних базидій, що мають часткову перегородку (див. нижче).

Голобазидії не слід плутати з гомобазидіями (див. вище). Схожість цих назв часто призводить до непорозумінь, тим більше, що «класичні» базидії, характерні, наприклад, для шапинкових грибів, є одночасно і гомобазидіями (утворюються безпосередньо з базидіоли), і голобазидіями (не розділені септами).

Розташування септ у тілі базидії залежить від того, в якій площині відбувається мейоз (точніше — друге ділення мейозу) диплоїдного ядра базидіоли. Якщо площина ділення паралельна до поздовжньої осі базидіоли, 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 (рис. 7.54):

— *хіастобазидії (хіастичні базидії)* — площина мейозу перпендикулярна до поздовжньої осі базидіоли, а септи паралельні до неї;

— *стихобазидії (стихичні базидії)* — площина мейозу паралельна до поздовжньої осі базидіоли, а септи перпендикулярні до неї (у фрагмобазидіях) або відсутні (у голобазидіях).

Слід зазначити, що на тілі хіастобазидій іноді можуть повторно утворюватися поперечні септи (*Exobasidium*, *Tilletia*), проте при цьому в спороутворенні бере участь тільки верхівкова клітина, яка залишається неподіленою, тому такі базидії відносять до *холо*-типу.

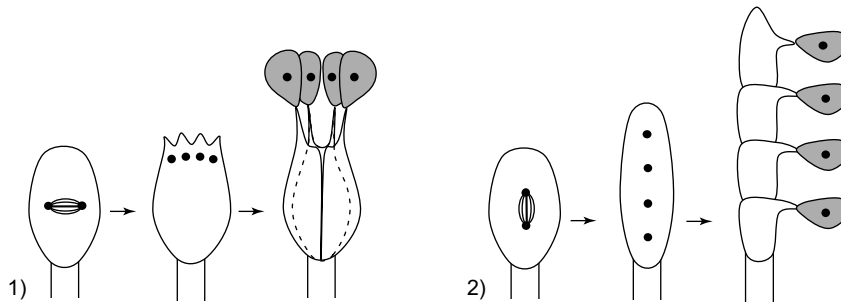


Рис. 7.54. Хіастобазидії (1) та стихобазидії (2).




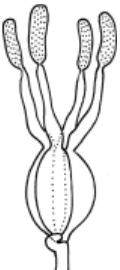



Сучасні автори (наприклад, Swann et al., 2001) указують на те, що стихобазидії є архаїчним типом спороношення. На ранніх стадіях розвитку вони нагадують аски (див. мал. 7.53: 2) і, ймовірно, утворилися від подібних до них структур, властивих спільним предкам Ascomycota та Basidiomycota. Проте екзогенне спороутворення призвело до того, що окремі спори в межах стихобазидій опинилися в нерівних умовах: верхнім із них простіше залишити плодове тіло, аніж нижнім. Для компенсації цього ефекту стихобазидії іноді набувають Г-подібної форми (*Eocronartium*), проте лише перехід до хіастобазидій забезпечив остаточне розв'язання проблеми.

Розглянуті підходи до класифікації базидій могу бути об'єднані в одну систему, згідно із якою існує сім основних типів базидій (табл. 7.1):

— *Agaricus*-тип — хіастичні гомо-голобазидії;

- *Tulasnella*-тип — хіастичні гетеро-голобазидії;
- *Tilletia*-тип — хіастичні гетеро-голобазидії з теліоспорами;
- *Tremella*-тип — хіастичні гетеро-фрагмобазидії;
- *Auricularia*-тип — стихічні гомо-фрагмобазидії;
- *Septobasidium*-тип — стихічні гетеро-фрагмобазидії;
- *Ustilago*-тип — стихічні гетеро-фрагмобазидії з теліоспорами.

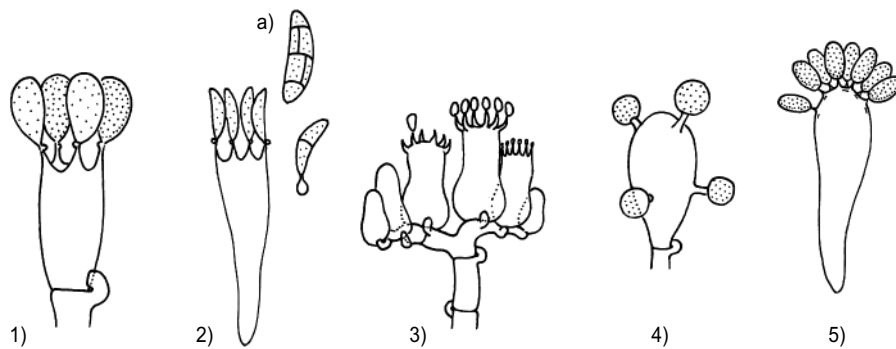
Табл. 7.1. Основні типи базидій.

	Голобазидії	Фрагмобазидії	
		Хіастобазидії	Стихобазидії
Гомобазидії	 <i>Agaricus</i> -тип	—	 <i>Auricularia</i> -тип
Гетеробазидії	 <i>Tulasnella</i> -тип	 <i>Tremella</i> -тип	 <i>Septobasidium</i> -тип
Гетеробазидії з теліоспорами	 <i>Tilletia</i> -тип	—	 <i>Ustilago</i> -тип

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. Розгляньмо найважливіші з них.

#### Варіанти базидій *Agaricus*-типу

Типові базидії *Agaricus*-типу характерні для більшості представників класу *Agaricomycetes* — шапкових грибів, трутовиків, рогатиків тощо (*Agaricus*, *Fomes*, *Clavaria*). Вони мають мішкоподібну форму, округлі в поперечному перетині середньої частини й майже чотиригранні — у перетині апекса. У кутах апікального «майданчика» розташовуються 4 стеригми, на кінцях яких в адаксіальній орієнтації розміщуються спори. Базидії, як правило, розміщені по одній на кінцях генеративних гіф (рис. 7.55: 1).



**Рис. 7.55.** Варіанти базидій *Agaricus*-типу. 1) типова (*Agaricus*); 2) абаксіальна (*Exobasidium*), а) муральна спора *Muribasidiospora*; 3) плевральні шестиспорові (*Botryobasidium*); 4) статисмоспорова з хаотичним розміщенням спор (*Tulostoma*); 5) статисмоспорова мультиспорова з апікальним розміщенням спор (*Microstroma*).

**Двоспорові базидії *Agaricus*-типу** спостерігаються в цілому ряду шапкових грибів (*Agaricomycetes*; див. вище), а також у *Brachybasidium* і *Exobasidiellum* (*Exobasidiomycetes*).

**Мультиспорові базидії *Agaricus*-типу** спостерігаються в деяких *Agaricomycetes* (див. вище), а також у *Microstroma* (*Exobasidiomycetes*). В останніх базидії є статисмоспоровими, з укороченими стеригмами (рис. 7.55: 5).

**Плевральні базидії *Agaricus*-типу** розвиваються з бічного відростка генеративної гіфи. Такі базидії спостерігаються в деяких *Agaricomycetes* (*Xenasmatella*, *Botryobasidium*) і *Tremellomycetes* (*Erytrobasidium*), причому в *Botryobasidium* вони є шестиспоровими, а в *Erytrobasidium* — двоспоровими (рис. 7.55: 3).

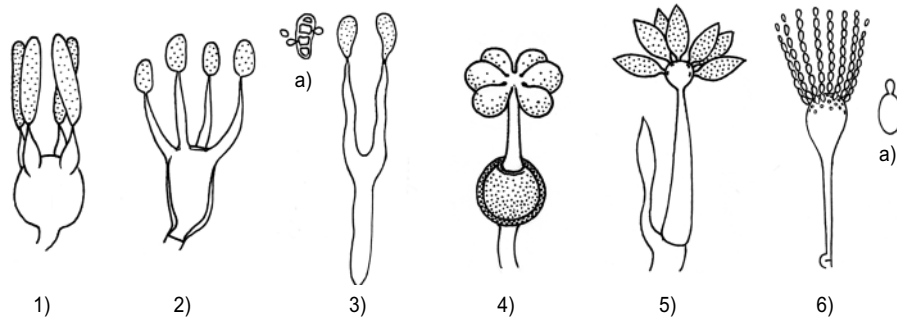
**Абаксіальні базидії *Agaricus*-типу** відзначаються орієнтацією базидіоспор, які повернені своєю опуклою частиною до осі базидії, а не назовні. Спостерігаються в представників порядку Exobasidiales класу Exobasidiomycetes (*Arcticomyces*, *Exobasidium*, *Muribasidiospora*). Додатковою ознакою базидій у цих грибів є наявність вторинних поперечних септ на тілі базидії, а також септованість базидіоспор, зокрема муральна (*Muribasidiospora*) (рис. 7.55:2).

**Статисмоспорові базидії *Agaricus*-типу** характерні для Agaricomycetes із закритими плодовими тілами — так званих гастероміцетів (*Bovista*, *Lycoperdon*, *Phallus*), а також для деяких Pucciniomycetes (*Chionosphaera*, *Pachnocybe*). У деяких гастероміцетів (*Tulostoma*) стеригми розташовані не на апікальному майданчику базидії, а хаотично, по всьому її тілу (рис. 7.55: 4).

#### **Варіанти базидій *Tulasnella*-типу**

Типові базидії *Tulasnella*-типу складаються із широкої овальної пробазидії та чотирьох протостеригм, розміщених на її апікальному майданчику. У *Tulasnella* (Agaricomycetes) протостеригми мають широку веретеноподібну форму, а в *Ceratobasidium* (Agaricomycetes) — шилоподібну, і тоді відрізнити базидію від *Agaricus*-типу можна тільки за довжиною стеригм та потовщенням стінок пробазидії (рис. 7.56:1—2).

**Двоспорові базидії *Tulasnella*-типу** (іноді їх розглядають як окремий *Dacryomyces*-тип) характерні для представників класу Dacryomycetomycetes (*Dacryomyces*, *Dacryopinax*, *Calocera*). Вони субтильні, мають вилкасту форму, причому розміри пробазидії та протостеригм приблизно однакові, а стінки пробазидії не мають додаткових потовщень (рис. 7.56:3).



**Рис. 7.56.** Варіанти базидій *Tulasnella*-типу.

1) Типова, з веретеноподібними протостеригмами (*Tulasnella*); 2) типова, із шилоподібними протостеригмами (*Ceratobasidium*); 3) двоспорова (*Dacryomyces*), а) спора після відділення — септована й така, що брунькується; 4) зі склеробазидією та повною метабазидією (*Cystofilobasidium*); 5) булавоподібна з повною метабазидією (*Filobasidium*); 6) булавоподібна з повною метабазидією та спорами, що брунькуються (*Filobasidiella*), а) спора, яка брунькується та яка утворює анаморфу *Cryptococcus*.

*Базидії Tulasnella-tunyu з повною метабазидією* (іноді їх розглядають як окремий *Cystofilobasidium*-тип) характерні для представників порядку Cystofilobasidiales класу Tremellomycetes (*Cystofilobasidium*). На відміну від типових базидій *Tulasnella*-типу, це — «повноцінні» гетеробазидії, що складаються зі *склеробазидії* — сферичної пробазидії з потовщеними стінками (вона дуже нагадує теліоспору, але не здатна до розповсюдження) та циліндричною метабазидією зі спорами на апікальному майданчику. Спор може бути 4—6; вони, як правило, зорієнтовані горизонтально, подібно до пелюсток квітки (рис. 7.56:4).

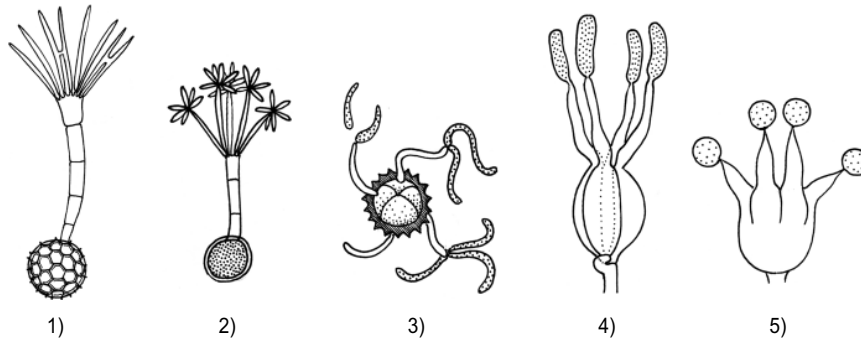
*Булавоподібні багатоспорові базидії Tulasnella-tunyu з повною метабазидією* (іноді їх розглядають як окремий *Filobasidium*-тип) спостерігаються в представників порядку Filobasidiales класу Tremellomycetes (*Filobasidium*, *Filobasidiella*). Пробазидія таких базидій має подовжену, циліндричну або веретеноподібну форму й позбавлена додаткових потовщень клітинної стінки. Метабазидія є сферичним здуттям, що нагадує ампулу конідиальних спораношень (див. розділ 5.3). На її поверхні розташовані вісім і більше базидіоспор на коротких стеригмах (рис. 7.56:5). У *Filobasidiella* базидіоспори брунькуються прямо на базидії, утворюючи довгі акропетальні ланцюжки; як наслідок, базидія зовні стає схожою на спораношення *Aspergillus* (рис. 7.56:6). Після відділення від базидії спори продовжують брунькуватися, утворюючи дріжджову «анаморфу» *Cryptococcus* (див. вище).

#### **Варіанти базидії Tilletia-tunyu**

Типові базидії *Tilletia*-типу широко розповсюджені серед сажкових грибів із класів Ustilaginomycetes (*Entyloma*, *Neovossia*, *Tilletia*) та Exobasidiomycetes (*Melanotaenium*). Вони є типовими хістобазидіями «агарикоїдної» зовнішності, проте розвиваються з пропативної пробазидії — теліоспори. Спори на таких базидіях як правило, мають веретеноподібну форму (що, можливо, сприяє їх розповсюдженню потоками ґрунтової води) й часто здатні копулювати прямо на базидії, здійснюючи таким чином *соматогамію* (див. розділ 6.2). Кількість спор варіює, але, як правило, значно перевершує чотири. Часто на базидіях (*Tilletia*), а також на базидіоспорах (*Ramphospora*) утворюються поперечні септи (рис. 7.57:1). Іноді базидіоспори здатні до брунькування, утворюючи на своєму дистальному кінці пучки вторинних спор, які тут називають *вторинними споридіями* (*Pseudodoasansia*, *Ramphospora*, мал. 7.57:2).

*Базидії Tilletia*-типу з багатоклітинними теліоспорами характерні тільки для нечисленних представників класу Enthorrhizomycetes (*Enthorrhiza*) та окремих Ustilaginomycetes (*Mycosyrinx*). У цих грибів теліоспора здійснює мейоз усередині своєї оболонки, ділячись на дві (*Mycosyrinx*) або чотири (*Enthorrhiza*) клітини. Кожна з клітин цієї «внутрішньої базидії» далі проростає назовні, утворюючи серпоподібні (*Mycosyrinx*) або тетраедричні (*Enthorrhiza*) базидіоспори. Таким чином, ці базидії є неповними гетеробазидіями, близькими до *Tulasnella*-типу, але з пропативною пробазидією (рис. 7.57:3).





**Рис. 7.57.** Варіанти базидій *Tilletia*-типу (1—3) і *Tremella*-типу (4—5).  
*Tilletia*-тип: 1) типова, з поперечними септами (*Tilletia*); 2) зі вторинними спорідіями (*Pseudodoassansia*); 3) з багатоклітинною теліоспорою (*Enthorrhiza*); *Tremella*-тип: 4) типова (*Tremella*); 5) з неповними септами (*Christiansenia*).

#### Варіанти базидій *Tremella*-типу

Типові базидії *Tremella*-типу характерні для представників класу Tremellomycetes (*Exidia*, *Pseudohydnum*, *Tremella*). Вони складаються з пробазидії, розділеної поздовжніми септами на чотири клітини, що за формою нагадують дольки апельсина, і чотирьох циліндричних протостеригм, кожна з яких утворює одну базидіоспору (рис. 7.57:4).

Базидії *Tremella*-типу з неповними септами зустрічаються в окремих представників Tremellomycetes (*Christiansenia*, *Sebacina*, *Tremellodendropsis*). Септи на їхній пробазидії не доходять до її основи й розділяють лише верхню частину клітини. Такі базидії є перехідною ланкою між *Tremella* й *Tulasnella*-типами (рис. 7.57:5).

#### Варіанти базидій *Auricularia*-типу

Типові базидії *Auricularia*-типу спостерігаються в дрижалкових грибів з порядку Auriculariales класу Agaricomycetes (*Auricularia*, *Hyrneola*), а також дрижалкоподібних представників Рucciniomycetes (*Platigloea*, *Achroomyces*). Вони мають веретеноподібну форму й розділені поперечними септами на чотири гаплоцити, кожен з яких утворює одну базидіоспору (рис. 7.8:1). У представників невеликого класу Classiculomycetes (*Classiculomyces*) такі базидії мають унікальні веретеноподібні стеригми, функціональне навантаження яких поки що не вивчене (рис. 7.58:2).

Спіралеподібні базидії *Auricularia*-типу характерні для роду *Phleogena* (Рucciniomycetes). Вони дугоподібно або спіралеподібно закручені й розташовані кільцями на генеративній гіфі, тобто є плевробазидіями (рис. 7.58:3).

Двоклітинні базидії *Auricularia*-типу відзначені в деяких Atractiellomycetes (*Stylbum* s. s.). Вони складаються з двох гаплоцитів, кожен з яких утворює по одній спорі (рис. 7.58:4).

Статисмоспорові базидії *Auricularia*-типу спостерігаються в представників класу *Atractiellomycetes* (*Atractiella*, *Phleogena* тощо). Як і інші статисмоспорові базидії, вони мають укорочені стеригми й сферичні спори (рис. 7.58:5).

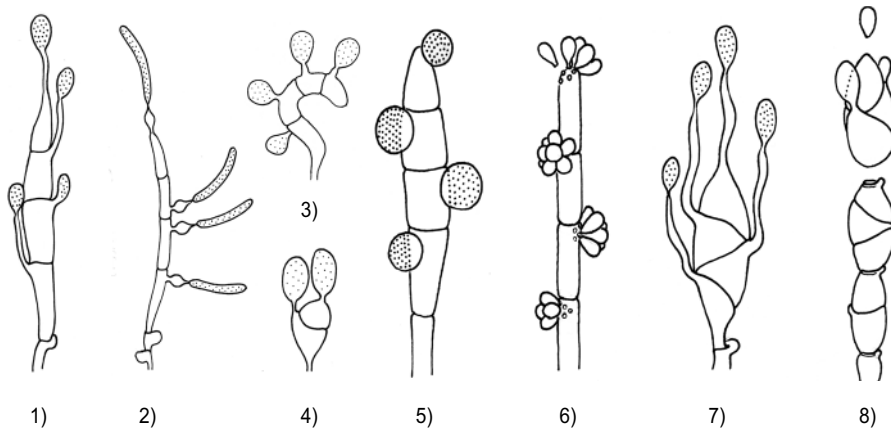


Рис. 7.58. Варіанти базидій *Auricularia*-типу.

1) типова (*Auricularia*); 2) з веретеноподібними стеригмами (*Classiculomyces*); 3) спіралеподібна (*Phleogena*); 4) двоклітинна (*Stylbum s. s.*); 5) статисмоспорова (*Atractiella*); 6) мультиспорова (*Agaricostylbum*); 7) з діагональними септами (*Patouliardina*); 8) з діагональними септами та пропaгaтивними пробазидіями (*Sirobasidium*).

Мультиспорові базидії *Auricularia*-типу спостерігаються в представників класу *Agaricostilbomycetes* (*Agaricostylbum*). Кожна базидія на певній ділянці формує «ґроно» з приблизно восьми статисмоспор, які надають їй вигляду конідиеносця з ботріобластоконідами (рис. 7.58:6).

Базидії *Auricularia*-типу з діагональними септами спостерігаються в окремих представників *Tremellomycetes* (*Patouliardina*, *Sirobasidium* тощо). Це — унікальні структури, що посідають проміжне місце між стихота хіастобазидіями: септи на них є не поздовжніми чи поперечними, а діагональними. При цьому кут між сусідніми септами майже перпендикулярний, отож разом вони утворюють на базидії щось на зразок букви Z. У всьому іншому ці базидії виглядають як типовий *Auricularia*-тип: вони веретеноподібні, на бічній поверхні утворюють стеригми зі спорами. Доведено, що ці базидії є похідними від *Tremella*-типу (рис. 7.58:7).

У представників роду *Sirobasidium* такі базидії утворюються на генеративній гіфі ланцюжками й відділяються від неї, не встигнувши утворити базидіоспор. Фактично вони виступають у ролі пропaгyл, однак, на відміну від теліоспор, не мають потовщеної спеціалізованої оболонки (рис. 7.58:8).

### Варіанти базидій *Septobasidium-muni*

*Septobasidium*-тип, можливо, є найдавнішим планом будови базидій. Він спостерігається в неіржастих Рущініоміцетес (*Jola*, *Eocronartium*, *Septobasidium*), а також у Сустобасидіоміцетес (*Cystobasidium*). Базидії цього типу складаються з еліптичної непропагативної пробазидії та веретеноподібної метабазидії, розділеної на чотири гаплоцити. У *Cystobasidium* базидіоспори здатні брунькуватися на базидії (рис. 7.59:1).

Базидії *Septobasidium*-типу з плевральною пробазидією характерні для *Helicogloea* (Рущініоміцетес). У цього гриба метабазидія формується не з вершини, а з основи пробазидії, унаслідок чого остання набуває вигляду мішкоподібного придатка, спрямованого вниз (рис. 7.59:2).

### Варіанти базидій *Ustilago-muni*

Типові базидії *Ustilago*-типу спостерігаються в багатьох *Ustilaginomycetes* (*Antracoidea*, *Farysia*, *Ustilago*), в деяких *Exobasidiomycetes* (*Tilletiaria*), в багатьох іржастих Рущініоміцетес (*Pileolaria*, *Trachyspota*, *Uromyces* тощо), а також у представників цього класу, які раніше відносили до сажкових грибів (*Ustilentiloma*, *Sphacellotheca*). Вони складаються зі сферичної товстостінної теліоспори та веретеноподібної пробазидії, розділеної на 3—4 гаплоцити. Базидіоспори можуть інтенсивно брунькуватися прямо на базидії (*Ustilago*) й навіть копулювати (*Cintractia*), відразу ж проростаючи дикаріотичним міцелієм (рис. 7.59:3).

Базидії *Ustilago*-типу з метабазидіями, що відділяються, характерні для «тичинкових сажків» — представників порядку *Microbotryales* класу Рущініоміцетес (*Microbotryum*). У цих грибів триклітинна метабазидія відділяється від теліоспори й лише після цього починає продукувати базидіоспори (рис. 7.59:4).

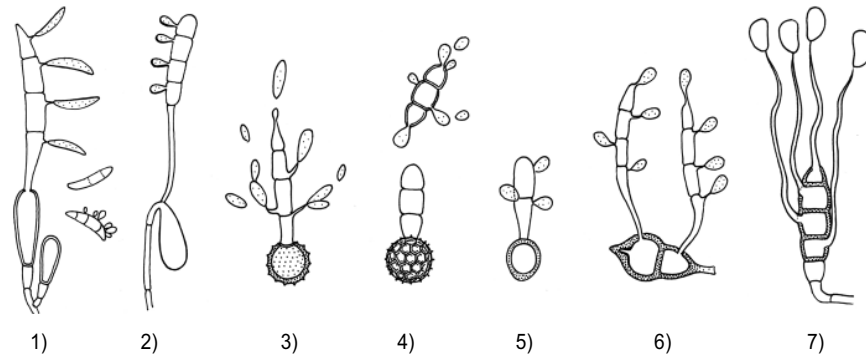


Рис. 7.59. Варіанти базидій *Septobasidium*-типу (1—2) і *Ustilago*-типу (3—7).

*Septobasidium-mun*: 1) типова (*Septobasidium*); 2) з плевральною пробазидією (*Helicogloea*);

*Ustilago-mun*: 3) типова (*Ustilago*); 4) з метабазидією, що відділяється (*Microbotryum*); 5) двоклітинна (*Antracoidea*); 6) з багатоклітинними теліоспорами (*Puccinia*); 7) з редукованою метабазидією (*Coleosporium*).

Двоклітинні базидії *Ustilago*-типу характерні для деяких *Ustilaginomycetes* (*Antracoidea*). Їхня метабазидія складається лише з двох гаплоцитів, кожен з яких утворює одну-дві базидіоспори (рис. 7.59:5).

Базидії *Ustilago*-типу з багатоклітинними теліоспорами притаманні більшості іржастих представників *Pucciniomycetes*. Великі багатоклітинні теліоспори цих грибів мають різноманітну будову й можуть складатися з двох (*Puccinia*), трьох (*Triphragmium*), чотирьох (*Ochrispora*), 5—8 (*Phragmidium*) та більше (*Xenodonchus*) клітин. Кожна з клітин теліоспори здатна утворити власну метабазидію з чотирма спорами (рис. 7.59: 6).

Базидії *Ustilago*-типу з редукованою метабазидією спостерігаються в кількох родів *Pucciniomycetes* (*Coleosporium*). У цих грибів мейоз відбувається в ході формування теліоспори, унаслідок чого під її оболонкою дозрівають гаплоцити. Далі кожен з них проростає стеригмою, що несе одну базидіоспору. Фактично тут відбувається процес переходу гетеробазидії в гомобазидію, проте без втрати пропегативної функції пробазидії (рис. 7.59:7).

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

Мейоспорангії *Acervulopsora* починають розвиток як базидії *Auricularia*-типу: пробазидія набуває веретеноподібної форми й ділиться поперечними септами на чотири гаплоцити. Проте на цьому розвиток припиняється. Гаплоцити не утворюють базидіоспор, а просто відділяються поодиноці від гіфи, розповсюджуються й проростають міцелієм. Окрім *Acervulopsora*, такий тип спорношення притаманний *Tetragoniomyces* (*Tremellomycetes*), але тут гаплоцити формуються не рядами, а в тетраедрах (рис. 7.60:1).

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 мейоспори (рис. 7.60:2).

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 базозауксичні конідієносці анаморфних грибів (рис. 7.60:3).

Мейоспорангії *Mixia* є великими конусоподібними клітинами, вся поверхня яких слугує для формування численних дрібних базидіоспор. Така

структура нагадує швидше ампулу конідиального спороношення, аніж базидію (рис. 7.60:4), і, ймовірно, являє собою альтернативний шлях еволюції базидій, який так і не отримав розвитку.

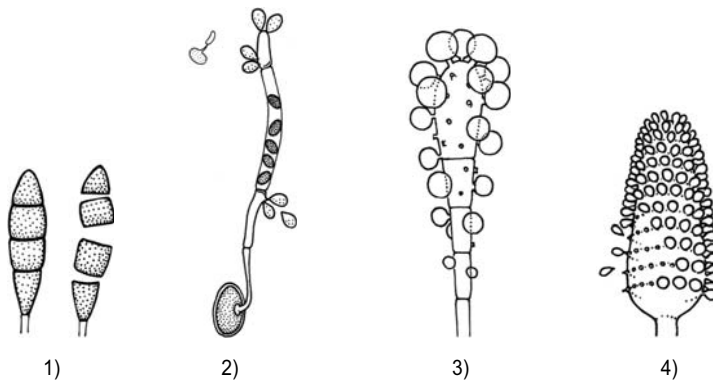


Рис. 7.60. Нетипові базидії.  
1) *Acervulopsis*; 2) *Sporidiobolus*; 3) *Graphiola*; 4) *Mixia*.

#### 7.4. 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.

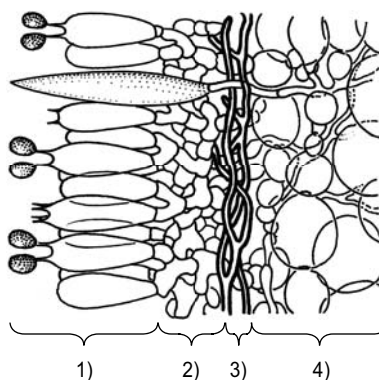


Рис. 7.61. Структура спороносної частини плодового тіла.  
1) *гіменій*; 2) *субгіменій*; 3) *гіменоподії*; 4) *трама*.

Можна виокремити до трьох таких шарів (рис. 7.61):

- *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

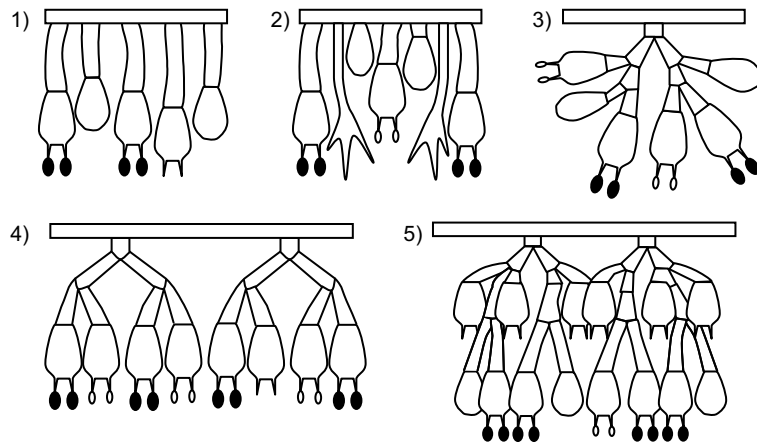
Базидії, з яких складається гіменій, майже завжди утворюють палісадний шар, тобто спрямовані до поверхні гіменофора своєю спороносною частиною. У той же час генеративні гіфи, які їх несуть, можуть бути розташовані в будь-який спосіб. Виходячи із цього, виокремлюють три основні типи гіменіїв (рис. 7.62). *Стелогіменій* (від грец. *stela* — стеблинка) — складається з нерозгалужених генеративних гіф, які несуть на своїх кінцях базидії; пробазидії формуються на поверхні гіменію (*Intextomyces*). *Катагіменій* (від грец. *cata* — прихований) 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* (від грец. *eu* — справжній) складається з розгалужених генеративних гіф, які утворюють дихотомічні гілочки — «*канделябри*» (англ. *basidial candelabra*). У свою чергу, еугіменій поділяють на три підтипи:

- *тилайогіменій* (від грец. *tilai* — тирса) — базидіальні канделябри розташовані розсипчасто й не формують щільного шару (*Botryobasidium, Ceratobasidium*);
- *лептогіменій* (від грец. *lepton* — тонкий) — базидіальні канделябри розташовані на одному рівні, базидії формують стабільний палісадний шар (*Amanita, Agaricus, Russula*);
- *ауксогіменій* (від грец. *auxon* — той, що розростається) — базидіальні канделябри розростаються, поступово збільшуючи товщину гіменію, базидії формують численні палісадні шари, які поступово наростають (*Lachnocladium, Stereum, Tomentella*).

У значної частини базидіомицетів гіменій складається виключно з базидій (різного ступеня зрілості). Проте незрідка до його складу входять не тільки репродуктивні, але й *стерильні елементи*, що виконують різні функції. Склад і будова стерильних елементів гіменію — діагностично значуща ознака, специфічна на рівні видів і родів. У систематиці Basidiomycota цей критерій набуває все більшого значення.

На жаль, термінологія, використовувана для найменування стерильних елементів гіменію, залишається суперечливою — насамперед тому,

що дослідники шапинкових та афілофорових грибів розробили різні терміни для аналогічних структур. Найбільший внесок у розробку узагальненої термінології належить М. А. Донку (1964), Р. Зінгеру (1986) та Х. Клеменсону (1997). Згідно із цими авторами, стерильні елементи поділяються на три великі групи — *цистиди*, *псевдоцистиди* та *гіфіди*.



**Рис. 7.62.** Типи гіменію.  
1) стелогіменій; 2) катагіменій; 3—5) еугіменій; 3) тилайогіменій; 4) лептогіменій; 5) ауксогіменій.

**Цистиди** — це роздуті термінальні клітини, розташовані в гіменії паралельно до базидій. Вони представлені безліччю різновидів, що відрізняються контурами, ступенем потовщення клітинної стінки, наявністю кристалічних інкрустацій, складом дейтероплазми тощо (рис. 7.63):

— **лептоцистиди** — тонкостінні, мішкоподібної форми, з прозорим вмістом (*Inocybe*, *Veospora*);

— **акантоцистиди** — тонкостінні, мішкоподібної форми, з прозорим вмістом і тонкими пальчастими виростами на поверхні (*Stereum*);

— **скопулоцистиди** — тонкостінні, волотистої форми, з численними відгалуженнями (*Cumatellopsis*, *Muscena*);

— **астроцистиди** — тонкостінні, пляшкоподібні, з прозорим вмістом і великою друзою кристалів оксалату кальцію на верхівці (*Resinicium*);

— **лагеноцистиди** — тонкостінні, пляшкоподібні, з прозорим вмістом і конусовидним відкладанням кристалів оксалату кальцію на верхівці (*Hyrhodontia*);

— **лампроцистиди** — товстостінні, переважно веретеноподібної форми, з прозорим вмістом і, як правило (але не завжди!), — з конусовидним відкладанням кристалів оксалату кальцію на верхівці (*Peniophora*, *Inocybe*, *Pluteus*); веретеноподібні лампроцистиди, верхня половина яких покрита суцільним шаром дрібних кристалів, називають *метулоїдами* (*Peniophora*);

— **ліоцистиди** — товстостінні в основі й тонкостінні на верхівці, циліндричні, з прозорим вмістом, іноді — з відкладанням кристалів оксалату кальцію на верхівці (*Tubulicrinus*);

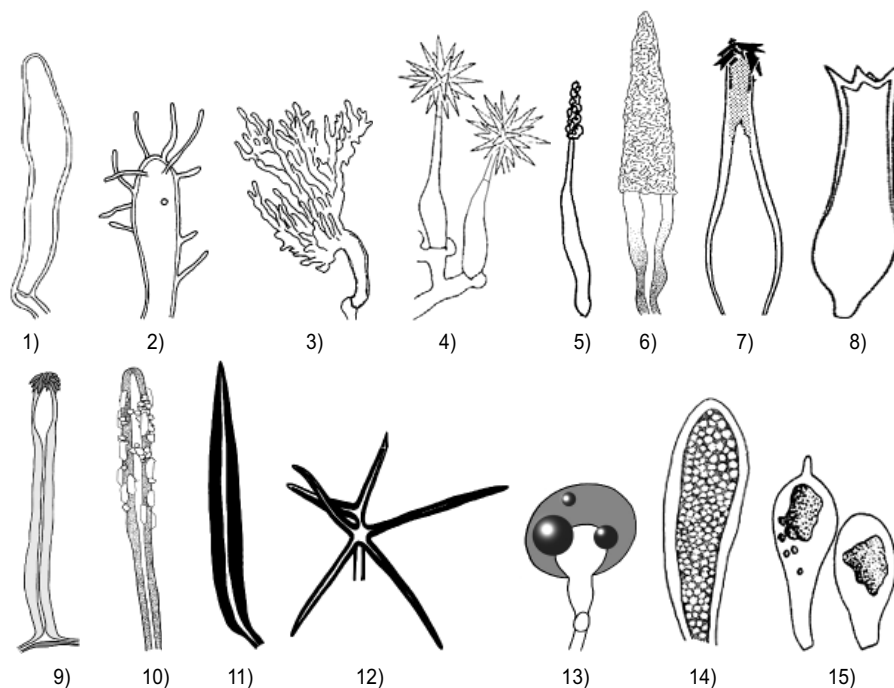
— **орнатоцистиди** — тонкостінні, шилоподібні, з прозорим вмістом і прямокутними або кільцеподібними кристалами оксалату кальцію по всій довжині (*Aegerita*, *Subulicystidium*);

— **щетинки** (англ. *setae*) — товстостінні, веретеноподібної форми, з меланізованими стінками (*Hymenochaete*, *Phellinus*, *Onnia*); іноді розгалужуються, утворюючи *астеросету* (*Echinochaete*);

— **галоцистиди** — тонкостінні, сферичної форми, з везикулярною дейтероплазмою (*Resinicium*);

— **глеоцистиди** — тонко- або товстостінні, мішкоподібної форми, містять дрібнозернисту дейтероплазму, краплі масла (*Lactarius*, *Peniophora*, *Russula*);

— **хризоцистиди** — тонкостінні, булавоподібної форми, містять крупнозернисту дейтероплазму (*Hypoholoma*, *Panaeolus*, *Pholiota*).



**Рис. 7.63.** Типи цистид.

1) лептоцистида; 2) акантоцистида; 3) скопулоцистида; 4) астроцистида; 5) лагеноцистида; 6—8) лампроцистиди: 6) *Phanerochaete* (метулоїд), 7) *Incybe*, 8) *Pluteus*; 9) ліоцистида; 10) орнатоцистида; 11) щетинка; 11) астеросета; 13) галоцистида; 14) глеоцистида; 15) хризоцистида.



Питання про функції цистид залишається спірним. Ті з них, усередині або на поверхні яких відкладаються різні речовини, ймовірно, виконують екскреторну роль. Міцелій концентрує в цистадах продукти обміну речовин і позбавляється від них при руйнуванні плодового тіла. Інші, такі як лептоцистиди, щетинки тощо, виконують опорну роль, зміцнюючи й стабілізуючи структуру гіменофора. Так, у деяких видів *Coprinus*, лептоцистиди, що розвиваються на пластинках гіменофора, набувають гігантських розмірів і досягають поверхні сусідньої пластинки, приростаючи до неї. Унаслідок присутності таких *трабекулярних* цистид відстань між пластинками фіксується, а гіменофор стає міцнішим.

Окрім розглянутої морфологічної класифікації цистид, існує ще декілька. Так, у шапінкових грибів їх поділяють на групи згідно із локалізацією на гіменофорі:

- *плевроцистиди* — розташовані на бічній поверхні пластинок;
- *хейлоцистиди* — розташовані на краю пластинок.

Структури, схожі на цистиди, іноді зустрічаються за межами гіменофію, у складі покривних та внутрішніх плектенхім. Такі «позагіменіальні» цистиди залежно від локалізації поділяють на:

- *пілеоцистиди* — розташовані в покриві шапинки;
- *каулоцистиди* — розташовані в покриві ніжки;
- *ендоцистиди* — розташовані в м'якоті плодового тіла;
- *траматичні цистиди* — залягають у трамі гіменофора.

*Псевдоцистиди* — це спеціалізовані гіфи, кінцеві ділянки яких нагадують цистиди й розташовані в гіменії паралельно до базидій. Вони не такі різноманітні, як цистиди, й поділяються всього на три типи, залежно від того, від яких гіф вони походять (рис. 7.64:1—4):

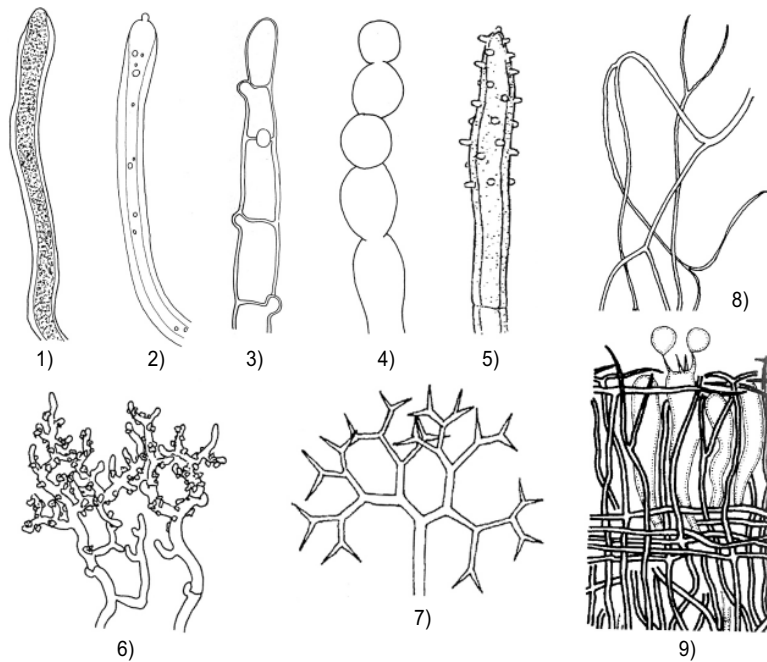
- *гетероцистиди* є похідними гетероплероїдних гіф (див. розділ 4) і містять гомогенну або зернисту дейтерплазму (*Mycena*);
- *скелетоцистиди* є похідними скелетних гіф (див. розділ 4), мають потовщені стінки (*Stereum*);
- *септоцистиди* є похідними неспеціалізованих стерильних гіф, вони мають тонкі стінки й численні септи з пряжками (*Huiphoderma*); якщо окремі клітини септоцистиди набувають кулястої форми — утворюється *моніліформна септоцистида*.

*Гіфіди* — це спеціалізовані гіфи, кінцеві ділянки яких інтенсивно розгалужуються, заповнюючи простір між базидіями. Гіфіди мають строго визначену функцію: вони захищають молоді базидії в плодових тілах з примітивно організованим гіменофором. У катагіменії (див. вище) базидії до повного дозрівання занурені в шар гіфід.

Залежно від форми виокремлюють такі типи гіфідів (рис. 7.64: 5—9):

- *акантогіфіди* мають циліндричну форму й покриті довгими пальцеподібними виростами (*Aleurodiscus*, *Stereum*); за структурою й походженням близькі до акантоцистид;
- *дендрогіфіди* неправильно деревоподібно розгалужені в апікальній частині (*Laeticorticium*);

- *дихогіфіди* дихотомічно розгалужені в апікальній частині;
- *диховолокна* (англ. *dichofibres*) дихотомічно розгалужені по всій довжині, утворюючи в гіменіальному шарі своєрідну решітку (*Scytinostroma*). Іноді до гіфід відносять також астросети (див. вище).



**Рис. 7.64.** Псевдоцистиди й гіфіди.

1) гетероцистида; 2) скелетоцистида; 3) септоцистида; 4) моніліформна септоцистида; 5) акантогіфіда; 6) дендрогіфіда; 7) дихогіфіда; 8) диховолокно; 9) диховолокна в гіменії *Scytinostroma*.

#### 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* (лат. *галузистий*) — організований за типом *textura porrecta*: складається з розгалужених гіф, які спрямовані паралельно до поверхні гіменію й утворюють перпендикулярні відгалуження, наприклад «канделябри» (*Agaricus*);

- *subhymenium permixtum* (лат. *перемішаний*) — організований за типом *textura intricata*: складається з гіф, які утворюють хаотичне переплетіння (*Tricholoma*);

— *subhymenium viscosum* (лат. *клейкий*) — організований за типом *textura oblita*: складається з більш-менш паралельних гіф з ослизненими клітинними стінками (*Mухomphalia*);

— *subhymenium cellulosum* (лат. *клітинний*) — організований за типом *textura globosa* або *angularis*: складається з гіф із короткими розширеними клітинами (*Pluteus*).

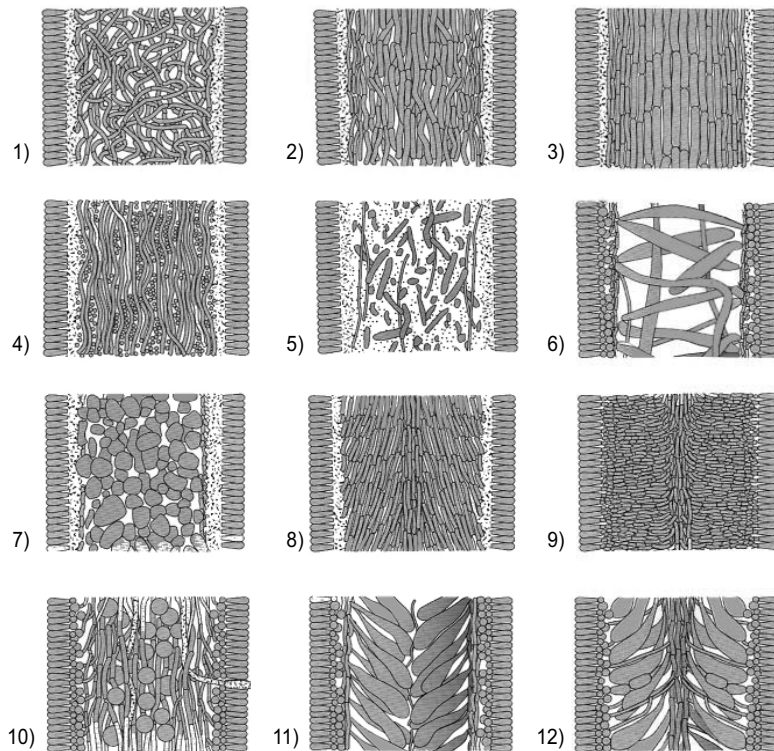
Гіменоподій, на відміну від субгіменію, не є обов'язковою частиною плодового тіла. Як уже зазначалося, він є похідним трами й відособлюється від неї в тому разі, якщо її розвиток супроводжується утворенням фізалогіф, сфероцист тощо. У цьому випадку периферичний шар трами, що не зазнає спеціалізації,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

### Трама

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 (утворення *фізалогіф*, *акрофізалід*, *сфероцист*, *слизотвірних гіф*; див. розділ 4). Сьогодні виокремлюють 12 морфологічних типів трами (рис. 7.65).

**Неправильна** (англ. *irregular*) трама складається з вільного переплетіння тонких гіф, які ростуть у всіх напрямках (*Marasmius*, *Omphalina*, *Pleurotus*); **здуто-неправильна** (англ. *physalo-irregular*) — складається з вільного переплетіння тонких і роздутих гіф, занурених у слизистий матрикс (*Xerula*); **субрегулярна** (англ. *subregular*) — складається з вільного переплетіння тонких гіф, що ростуть в основному паралельно до поверхні гіменію (*Gymnopilus*); **двонаправлена** або **бідірекціональна** (англ. *bidirectional*) — складається зі звивистих тонких гіф, що ростуть паралельно до поверхні гіменію у двох взаємно перпендикулярних площинах (*Clitocybe*, *Lyophyllum*, *Panellus*); **правильна** або **регулярна** (англ. *regular*) — складається з прямих тонких гіф, що ростуть паралельно до поверхні гіменію (*Agaricus*, *Collybia*, *Cortinarius*, *Entoloma*, *Tricholoma*); **пахіподіальна** (англ. *rachipodial*) — складається з прямих тонких гіф, у середній частині трами розташованих паралельно до поверхні гіменію, а на периферії — перпендикулярно (*Chrysomphalina*, *Gerroneta*); **дивергентна** (англ. *divergent*) — складається з прямих тонких гіф, що розташовані під гострим кутом до поверхні гіменію й ростуть у напрямку до периферії (*Boletus*, *Hygrophorus*); **білатеральна** (англ. *bilateral*) — аналогічна до попередньої, тільки в периферичній частині гіфи утворюють роздуті ділянки — **акрофізаліди** (*Amanita*, *Limacella*); **трабекулярна** (англ. *trabecular*) — складається з фізалогіф, що утворюють пухку сітку й спрямовані в основному перпендикулярно до поверхні гіменію (*Leucoagaricus*, *Macrolepiota*); **змішана** (англ. *intermixed*) — складається із суміші тонких гіф зі **сфероцистами** (*Russula*) або **склерогіфами** (*Abortiporus*, *Polyporus*); **субцелюлярна** (англ. *subcellular*) — складається переважно з роздутих елементів — **сфероцист**

(*Mycena*); *інверсна* (англ. *inverse*) — на відміну від усіх інших, розвивається від периферії до центру, в центральній частині представлена *акрофізалидами* (*Pluteus, Volvariella*).



**Рис. 7.65.** Типи трами (за Clémenton).

1) Неправильна; 2) субрегулярна; 3) правильна; 4) двонаправлена; 5) здуто-неправильна; 6) трабекулярна; 7) субцелюлярна; 8) дивергентна; 9) пахіподіальна; 10) змішана; 11) інверсна; 12) білатеральна.

### Гіменофор

Спороносна поверхня плодового тіла — *гіменофор* — у переважної 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. Мікелі 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 докладності. Ми розглянемо типи гіменофора за Х. Клеменсоном (2004) (рис. 7.66):

— *гладенький* — поверхня рівна або злегка хвиляста (*Coniophora*, *Clavaria*, *Micronella*, *Vuilleminia*);

— *горбкуватий*, або *гранулоїдний*, — поверхня покрита горбками, вузликами, напівсферичними та булавоподібними виростами (*Huiphoderma*);

— *гребінчастий*, або *ірікоїдний*, — поверхня покрита латерально сплосченими зубцями та гребенями (*Irpex*);

— *звивистий*, або *меруліоїдний*, — поверхня складається зі звивистих складок (*Merulius*, *Phlebia*, *Serpula*);

— *зубчастий*, або *одонціоїдний*, — поверхня покрита короткими конічними зубцями, що іноді зливаються в групи (*Odontia*);

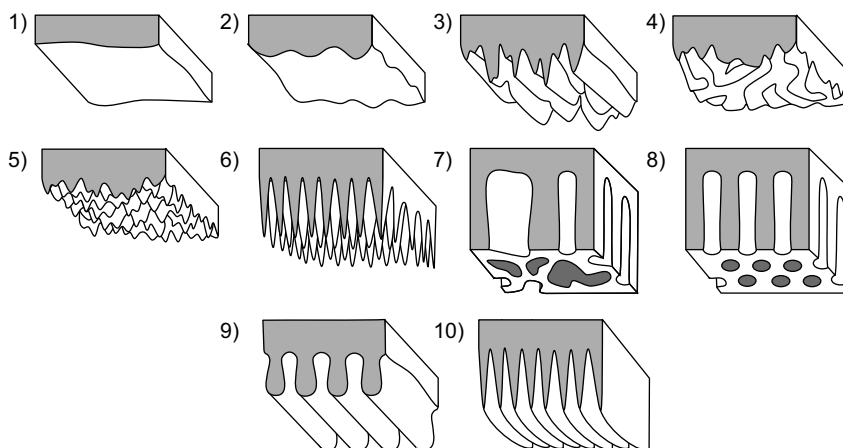
— *голчастий*, або *гідноїдний*, — поверхня складається з довгих конічних шипів (*Auriscalpium*, *Hudnum*, *Sarcodon*);

— *лабіринтоподібний*, або *дедалеїдний*, — поверхня складається зі звивистих комірок, які утворюють щось на зразок лабіринту (*Daedalea*);

— *трубчастий* — поверхня покрита циліндричними *порами*, що несуть базидії на своїй внутрішній поверхні (*Boletus*, *Fomes*, *Trametes*);

— *складчастий*, або *кантарелоїдний*, — поверхня складається з більш-менш паралельних складок, що іноді дихотомічно розгалужуються (*Cantharellus*);

— *пластинчастий* — поверхня складається з плоских пластинок, що несуть базидії на своїх бічних поверхнях (*Agaricus*, *Pleurotus*, *Russula*).



**Рис. 7.66.** Основні типи гіменофора.

1) Гладенький; 2) горбкуватий; 3) гребінчастий; 4) звивистий; 5) зубчастий; 6) голчастий; 7) лабіринтоподібний; 8) трубчастий; 9) складчастий; 10) пластинчастий.

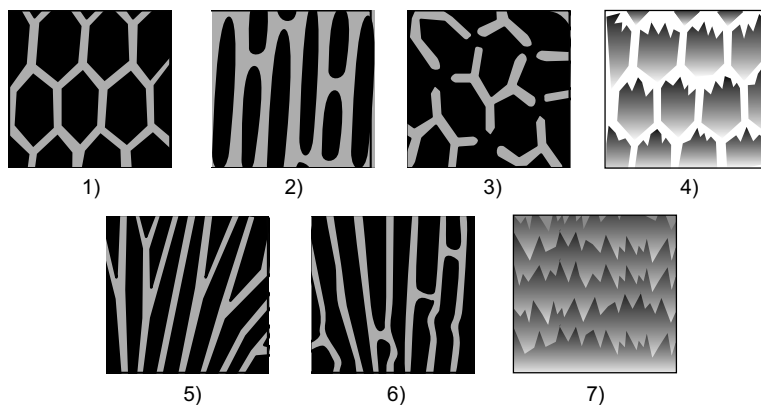
Найбільш високоорганізованими й поширеними у вищих гіменомицетів є два типи гіменофора — трубчастий та пластинчастий. Кожен із них має цілу низку варіантів. До різновидів трубчастого гіменофора можна віднести (рис. 7.67: 1—4):

— *комірчатий гіменофор* — пори призматичні, у перетині — полігональні, гіменофор нагадує бджолині стільники (*Polyporus*);

— *гіменофор з витягнутими порами* — пори латерально витягнуті, гіменофор виглядає майже як пластинчастий (*Gloeophyllum*);

— *гіменофор з розщепленими порами* — пори поздовжньо розтріскуються, унаслідок чого зрілий гіменофор складається з неправильних зубчастих уламків пор і нагадує голчастий або лабіринтоподібний (*Antrodia*);

— *гіменофор із зубчастими порами* — пори в ділянці устячка утворюють короткі зубці (*Climacodon*).



**Рис. 7.67.** Різновиди трубчастого (1—4) та пластинчастого (5—7) гіменофора. 1) Комірчатий гіменофор; 2) гіменофор з витягнутими порами; 3) гіменофор з розщепленими порами; 4) гіменофор із зубчастими порами; 5) гіменофор з розгалуженими пластинками; 6) гіменофор з анастомозуючими пластинками; 7) гіменофор з зубчастими пластинками.

Пластинчастий гіменофор також різноманітний за своєю будовою. Пластинки, з яких він складається, можуть мати однакову довжину або, окрім великих, трапляються короткі *вставні пластинки*, що заповнюють простір між основними. До різновидів пластинчастого гіменофора також відносять (рис. 7.67: 5—7):

— *гіменофор із розгалуженими пластинками* — пластинки дихотомічно розгалужуються в напрямку від центру до периферії плодового тіла (*Hygrophoropsis*);

— *гіменофор з анастомозованими пластинками* — пластинки утворюють короткі поперечні перемички, що мають таку саму висоту, як і пластинки (*Paxillus*), або набагато коротші (*Muscena*);

— *гіменофор з зубчастими пластинками* — край пластинки утворює зубці й нагадує полотно пилки (*Lentinus*).

## Глеба

Глеба — спороносна частина закритих плодових тіл (див. нижче), 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.

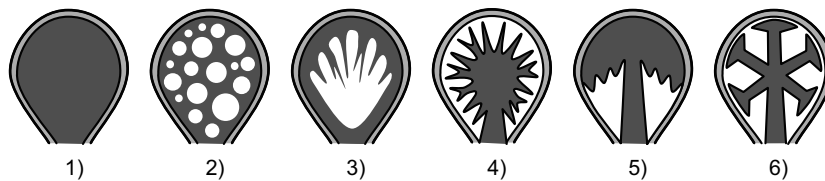


Рис. 7.68. Типи глеби.

- 1) Гомогенна; 2) лакунарна; 3) аулеатна; 4) коралоїдна; 5) одношарпінкова; 6) багатшарпінкова.

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 (рис. 7.68):

- **гомогенна** — базидії утворюються в міцеліальному сплетінні і не утворюють гіменіального шару (*Scleroderma*, *Tulostoma*);
- **лакунарна** — базидії утворюються на внутрішній поверхні численних порожнин — **лакун** (*Cyathus*, *Melanogaster*);
- **аулеатна** — базидії утворюються на поверхні єдиної внутрішньої порожнини, яка утворює численні відростки, що ростуть у напрямку до центру (*Hymenogaster*);
- **коралоїдна** — базидії утворюються на поверхні єдиної внутрішньої порожнини, яка утворює численні радіальні відростки (*Bovista*, *Lycoperdon*);
- **одношарпінкова** — базидії утворюються на нижній поверхні куполоподібної шапинки, що формується під покривом плодового тіла (*Endoptychum*, *Galeropsis*);
- **багатшарпінкова** — базидії утворюються на поверхні численних сплоснених «шапинок» різної форми, розташованих на спільній основі або поєднаних одна з одною в сітку (*Clathrus*).

## Різноманіття базидіом

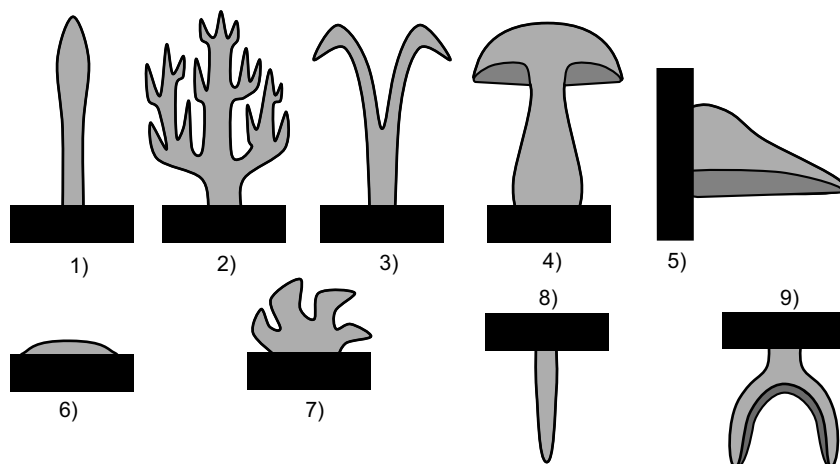
**Базидіоми (базидіокарпи, карпофори)** — це плодові тіла, що утворюють базидіоспори. Вони, більше за усі інші структури грибного походження знайомі кожній людині й водночас є найскладнішими та найбільш різноманітними органами грибів.

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* — однібічні 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:

— *гіменіоїдні* — утворюють спори на своїй поверхні; гриби з такими плодовими тілами називають *гіменоміцетами*;

— *гастероїдні* — утворюють спори всередині замкнутих порожнин; гриби з такими плодовими тілами називають *гастероміцетами*.



**Рис. 7.69.** Типи гіменіоїдних базидіом (поперечний перетин).

1) клаваріоїдний; 2) рамаріоїдний (рогатик); 3) кантарелоїдний (ворончик); 4) агарикоїдний (шарпінковий гриб); 5) димідіатний (трутовик); 6) кортиціоїдний; 7) тремелоїдний (дрижалка); 8) мукронелоїдний; 9) цифелоїдний.

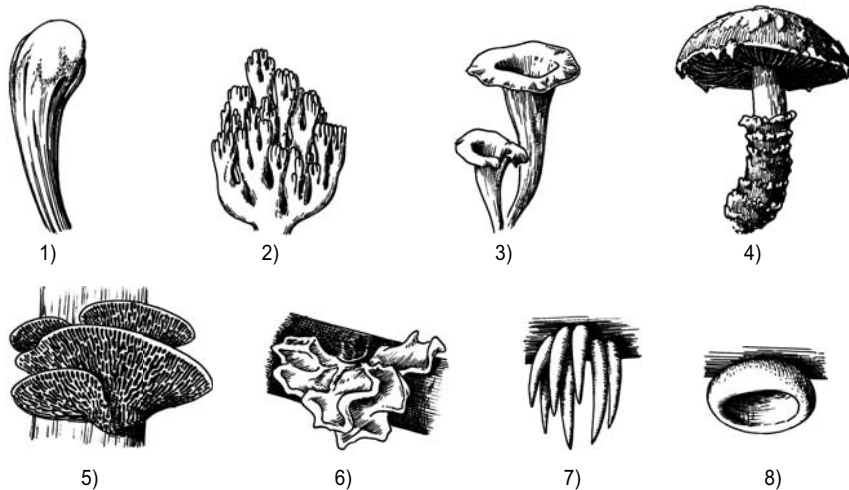
Проте ця дихотомія має швидше дидактичний, аніж науковий, характер, оскільки обидві групи занадто гетерогенні, а їхні назви не сповна відображають їхню суть (наприклад, у багатьох гастероїдних базидіомах розвивається справжній гіменій). Утім, використання цих термінів допомагає впорядкуванню існуючого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

Гіменіоїдні базидіоми поділяють щонайменше на 9 типів (рис. 7.69, 7.70):

— *клаваріоїдний* — базидіоми шилоподібні, веретеноподібні або булавоподібні, їхній ріст спрямований угору (*Clavaria*, *Clavariadelphus*, *Typhula*);



- **рамаріоїдний** — базидіоми деревоподібні, інтенсивно розгалужуються, їхній ріст спрямований угору (*Clavicornia*, *Clavulina*, *Ramaria*); гриби з клаваріоїдними та рамаріоїдними базидіомами називають *рогатиками*;
- **кантарелоїдний** — базидіоми лійкоподібні, складаються з циліндричної ніжки, яка плавно переходить у зворотно-конусоподібне розширення, їхній ріст спрямований угору (*Cantharellus*, *Craterellus*); типові гриби з такими базидіомами називають *вороночниками*;
- **агарикоїдний** — базидіоми зонтикоподібні, складаються із циліндричної ніжки та горизонтально розпростертої шапинки, їхній ріст спрямований угору; гриби з такими базидіомами називають *шапинковими* (*Agaricus*, *Boletus*, *Russula*);



**Рис. 7.70.** Приклади гіменоїдних базидіом.

- 1) Клаваріоїдна базидіома *Clavariadelphus*; 2) рамаріоїдна базидіома *Ramaria*; 3) кантарелоїдна базидіома *Craterellus*; 4) агарикоїдна базидіома *Stropharia*; 5) димідіатна базидіома *Daedalea*; 6) тремелоїдна базидіома *Tremella*; 7) мікронелоїдна базидіома *Mucronella*; 8) цифелоїдна базидіома *Flagelloscypha*.

- **димідіатний** — базидіоми віялоподібні, язикоподібні, копитоподібні, їхній ріст спрямований горизонтально від ділянки прикріплення до субстрату; гриби з такими базидіомами називають *трутовиками* (*Fomes*, *Phellinus*, *Polyporus*);

- **тремелоїдний** — базидіоми складаються з лопатей або пластин неправильної форми, зібраних на спільній основі, їхній ріст спрямований вертикально; гриби з такими базидіомами, що мають, як правило, желеподібну консистенцію, називають *дрижалками* (*Auricularia*, *Exidia*, *Tremella*);

- **кортиціоїдний** — базидіоми розпростерті по поверхні субстрату, їхній ріст спрямований горизонтально (*Peniophora*, *Stereum*, *Vuilleminia*);

— *мукронелоїдний* — базидіоми шилоподібні або веретеноподібні, їх ріст спрямований донизу (*Mucronella*);

— *цифелоїдний* — базидіоми блюдцеподібні або келихоподібні, їхній ріст спрямований донизу (*Flagelloscypha*, *Merismoides*, *Stigmatolemma*).

Усі типи плодівих тіл, окрім шапінкових, традиційно називають *афілофороїдними*, а гриби з такими плодівими тілами — *афілофоровими* (від грец. *a* — без, *phylon* — пластинка, *phoro* — нести, тобто «ті, що не несуть пластинок»). Цей термін має суто історичне значення, проте досі широко використовується й окреслює одну з галузей спеціалізації мікологів.

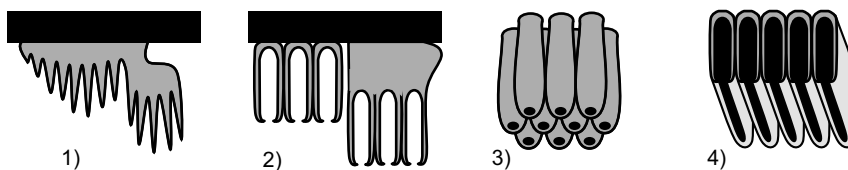


Рис. 7.71. Типи строматокарпів.

1) Мукронелоїдний (геріціоїдний): поперечний перетин; 2) поліцифелоїдний: поперечний перетин; 3) цифелоїдний: загальний вигляд фістуліноідного плодоношення; 4) цифелоїдний: загальний вигляд схизофілоїдного плодоношення.

Гіменіоїдні базидіоми в переважній більшості випадків є великими самостійними структурами, які розвиваються поодиночці або групами, але не об'єднуються, на зразок багатьох аскокарпів, в *стромі*. Проте відомі випадки, коли дрібні однотипні базидіоми утворюють щільні зростки, які мають спільну основу й «імітують» єдине плодове тіло. Такі «базидіальні аналоги стром» Х. Клеменсон (1997) запропонував називати *строматокарпами* (рис. 7.71, 7.72).

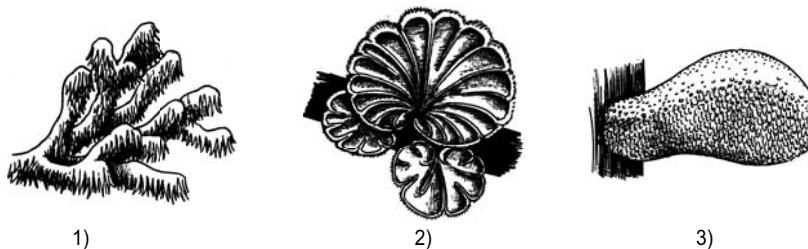


Рис. 7.72. Приклади строматокарпів.

1) Мукронелоїдний строматокарп (*Hericium*); 2) цифелоїдний строматокарп (*Schizophyllum*); 3) цифелоїдний строматокарп (*Fistulina*).

У строматокарпи найчастіше об'єднуються мукронелоїдні та цифелоїдні базидіоми. *Мукронелоїдні строматокарпи* (їх іноді розглядають як окремих *геріціоїдний* тип плодівих тіл) мають вигляд подушкоподібних або корало-

подібних виростів, покритих «щітками» окремих шилоподібних плодових тіл (*Heritium*). Цифелоїдні строматокарпи (їх іноді розглядають як окремий поліцифелоїдний тип плодових тіл) бувають двох типів. У тому разі, коли окремі плодові тіла зберігають свою подовжену чашоподібну форму, утворюється фістуліноїдний строматокарп, що нагадує димідіатне плодове тіло з трубчастим гіменофором, який має вільні, незрошені, трубочки (*Fistulina*). Якщо ж цифелоїдні плодові тіла горизонтально розтягуються, набуваючи щілиноподібної форми, то утворюється схизофілоїдний строматокарп, який нагадує димідіатне плодове тіло з пластинчастим гіменофором (*Schizophyllum*).

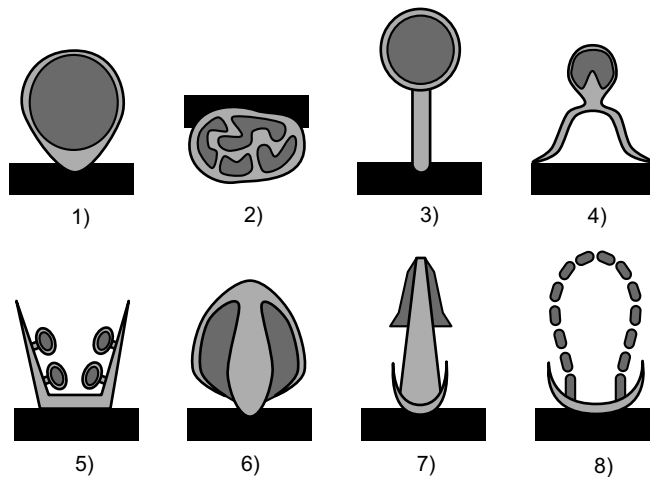


Рис. 7.73. Типи гастероїдних базидіом (поперечний перетин).

1) Сферичний епігейний (дошовик); 2) сферичний гіпогейний (базидіальний трюфель); 3) стебельчастий; 4) зірчастий; 5) нідуляріоїдний (гніздівка); 6) секотіоїдний; 7) фалоїдний (вискочень); 8) клатроїдний (решіточник).

Не меншою є й різноманітність гастероїдних базидіом. Їх поділяють на 7 основних типів (рис. 7.73, 7.74):

— **сферичний епігейний** — базидіоми сферичні або короткобулавоподібні, розвиваються на поверхні субстрату; гриби з такими базидіомами називають *дошовиками* (*Bovista*, *Lycoperdon*, *Scleroderma*);

— **сферичний гіпогейний** — базидіоми сферичні або бульбоподібні, розвиваються в товщі субстрату (під землею); гриби з такими базидіомами називають *базидіальними трюфелями* (*Hymenogaster*, *Melanogaster*, *Rhizopodon*);

— **стебельчастий**, або **головчастий**, — базидіоми складаються із циліндричної ніжки та сферичної спороносною частини (*Battarea*, *Pizolithus*, *Tulostoma*);

— **зірчастий** — базидіоми складаються зі сферичної спороносною частини та зірчасто розтрісканої основи, що іноді піднімається у вигляді склепіння (*Astraeus*, *Geastrum*, *Myriostoma*);

— *нідуляриоїдний* — базидіюми чашоподібні, містять кілька спороносних тіл *перидіолій*; гриби з такими базидіюмами називають *гніздівками* (*Crucibulum, Cyathus, Nidularia*);

— *секотіюїдний* — базидіюми близькі до агарикоїдних, складаються із циліндричної ніжки та конусоподібної спороносної частини, яка від початку замкнута, а потім поздовжньо розтріскується (*Galeropsis, Endoptychum, Secotium*).

— *фалоїдний* — базидіюми складаються із циліндричної ніжки та конічної спороносної частини на її вершині; остання іноді розділена на лопаті або комірки; гриби з такими базидіюмами називають *вискочнями* (*Lysurus, Mutinus, Phallus*);

— *клатроїдний* — базидіюми мають вигляд порожнистої сітчастої сфери, що іноді розтріскується на окремі лопаті; гриби з такими базидіюмами називають *решітчастиками* (*Clathrus, Colus, Pleodictylon*);

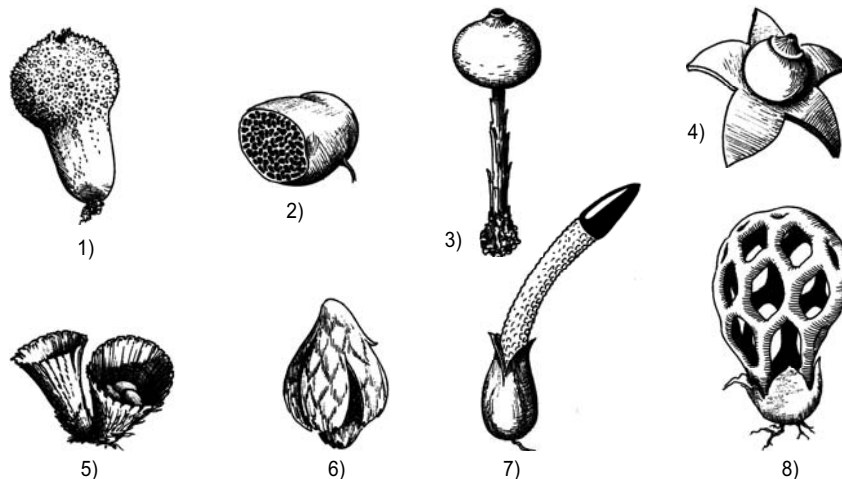


Рис. 7.74. Приклади гастероїдних базидіюм.

1) Сферична епігейна базидіюма *Lycoperdon*; 2) сферична гіпогейна базидіюма *Rhizopodon*; 3) стебельчата базидіюма *Tulostoma*; 4) зірчаста базидіюма *Geastrum*; 5) нідуляриоїдна базидіюма *Cyathus*; 6) секотіюїдна базидіюма *Endoptychum*; 7) фалоїдна базидіюма *Mutinus*; 8) клатроїдна базидіюма *Clathrus*.

Розглянуті вище гіменіюїдні та гастероїдні базидіюми характерні для представників підвідділу Agaricomycotina. У решти базидіальних грибів, Russiniomycotina та Ustilagomycotina, плодові тіла часто відсутні й базидії розвиваються безпосередньо на міцелії (Uredinales, Exobasidiales, Tilletiales). Втім, і в цих групах є представники, що утворюють базидіюми. Серед них є як типово гіменіюїдні — кортиціюїдні (*Septobasidium*), клаваріюїдні (*Eocronartium*), тремелоїдні (*Gymnosporangium*), так і своєрідні плодоношення, які важко віднести до гіменіюїдного та гастероїдного

типу. При цьому, незалежно від морфології, базидіями Pucciniomycotina та Ustilagomycotina можуть мати у своєму складі теліоспори, які часто становлять основну масу плодового тіла.

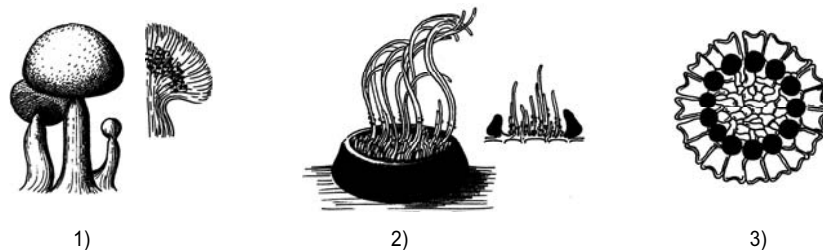


**Рис. 7.75.** Специфічні типи базидієм Pucciniomycotina та Ustilagomycotina (поперечний перетин).  
1) стильбоїдний; 2) купулоїдний; 3) гломерулоїдний.

До специфічних типів базидієм Pucciniomycotina та Ustilagomycotina можна віднести (рис. 7.75, 7.76):

— **стильбоїдні базидіями** — нагадують синнеми. Вони являють собою пучки генеративних гіф, що несуть на верхівці спороносну голівку з базидіями. Останні утворюються або на поверхні базидіями (*Atractiella*, *Agaricostylbum*), або під пухким покривом (*Phleogena*);

— **купулоїдні базидіями** — нагадують купули або апотеції. Вони мають форму блюдця, на дні якого формуються базидії, а краї утворені міцним стерильним ексципулом (*Graphiola*);



**Рис. 7.76.** Приклади базидієм Pucciniomycotina та Ustilagomycotina.  
1) стильбоїдна базидіома *Phleogena*; 2) купулоїдна базидіома *Graphiola*;  
3) гломерулоїдна базидіома *Pseudodoassansia*

— **гломерулоїдні базидіями**, або **гломерули**, — являють собою плодові тіла різної форми, утворені зрощеними теліоспорами й (іноді) стерильними клітинами. Форма гломерул різна: гроноподібні (*Urocystis*), сферичні (*Glomosporium*), пластинчасті (*Narasimhania*), стовпчасті (*Cronartium*) тощо. Гломерули навряд чи можна однозначно віднести до базидієм, оскільки вони не мають тканинної будови й, відповідно, не є органами, проте спеціалізація клітин і розвиток перидію (*Doassansia*) та серцевини (*Tracia*) або обох цих компонентів одночасно (*Doassansiosis*, *Nanfheldtiomyces*) зближує їх зі справжніми плодовими тілами.

## СПИСОК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Костіков І.Ю., Джаган В.В., Демченко Е.М., Бойко О.А., Бойко В.Р., Романенко П.О. Ботаніка. Водорості та гриби. — К: Арістей. — 2006. — С.225-442.
2. Кусякин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. — СПб: Наука. 1997.— Т.2.— 381 с.
3. Мюллер Э., Леффлер В. Микология. — М.: Мир. — 1992. — 406 с.
4. Adl S.M., Simpson A.B., Farmer M.A., Andersen R.A., Anderson O.R. et al. The New Higher Level Classification of Eukaryotes with Emphasis on the Taxonomy of Protists // J. Eukaryot. Microbiol. — 2005. — 52(5). — P.399–451.
5. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the fungi. 8th ed. / D.L. Hawksworth, P.M. Kirk, B.C. Sutton, D.N. Pegler — Cambridge: Univ. Press, 1995. — 616 p.
6. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the fungi. 9th ed. / P.M. Kirk, P.F. Cannon, J.C. David, J.A. Stalpers — Egham: CABI Bioscience; Utrecht: Centraalbureau voor Schimmelcultures, 2001. — 624 p.
7. Arx von J.A., Myller E. A re-evaluation of the bitunicate ascomycetes with keys to families and genera // Studies in Mycology. — 1975. — Vol. 9. — 159 p.
8. Carlile M.J., Watkinson S.C., Gooday G.W. The Fungi, 2nd Edition. — Academic Press, 2001. — 588 p.
9. Carmichael J. V., Kendrick W. B., Connors I. L., Sigler L. Genera of Hyphomycetes. — Edmonton. Alberta: University of Alberta Press, 1980. — 386p.
10. Clümenzon H. Cytology and plectology of the Hymenomyces // Bibliotheca Mycologica (Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung). — 2004. — Band 199. — 488 p.
11. Deacon J.W. Fungal biology, 4-th edition. — Edinburgh: Blackwell Publishing Ltd. — 2006. — 380 p.
12. Ellis M.B., Ellis J.P. Microfungi on land plants. An Identification Handbook. — New York: Macmillan Company, 1985.— 818 p.
13. Ellis M.B., Ellis J.P. Microfungi on Miscellaneous Substrates. An Identification Handbook. — Richmond Publishing, 1998. — 868 p.
14. Fungal genetics. Principles and practice / ed. C.J. Bos. — CRC Press, 1996. — 456 p.
15. Gov N.A.R., Gadd G.M. The growing fungus. — Chapman & Hall, 1995. — 502 p.
16. Handbook of Applied Mycology. — Ed. by D.K. Arora, B. Rai, K.G. Mukerji, G.R. Knudsen. — 1991. — Vol. 1. (Soil and Plants). — 721 p.

17. Handbook of Applied Mycology. — Ed. by D.K. Arora, L. Ajello and K.G. Mukerji. — 1991. — Vol. 2. — 732 p.
18. *Hibbett D.S., Binder M., Bischoff J.F.* et al. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi // *Mycological Research*. — 2007. — Vol. 111, N 5. — P. 509-547.
19. *Kiffer E., Morelet M.* The Deuteromycetes (mitosporic fungi): classification and generic keys. — USA: Science publishers Inc. — 2000. — 300 p.
20. *Reijnders A.F.M., Stalpers J.A.* The development of the hymenophoral trama in the Aphyllophorales and the Agaricales // *Studies in Mycology*. — 1992. — Vol. 34. — 109 p.
21. *Ryvarden L., Gilbertson R.L.* European Polypores. Part. 1. Abortiporus – Lindtneria. Oslo: Fungiflora, 1993. P. 1–387.
22. *Seifert K.A.* Synnematos Hyphomycetes // *Mem. New York Bot. Gard.* — 1990. — Vol. 59. P. 109-154.
23. *Seifert K. A.* A monograph of Stilbella and some allied hyphomycetes // *Stud. Mycol.* — 1985. — N27 — P.1-238.
24. *Schmid I., Schmid H.* Ascomyceten im bild. Vol. 1. — IHW-Verlag: Tafel, 1990. —1-50.
25. *Schmid I., Schmid H.* Ascomyceten im bild. Vol. 2. — IHW-Verlag: Tafel, 1991. —51-100.
26. The Mycota (A comprehensive Treatise on Fungi as Experimental Systems for Basis and Applied Research). — 2001. — Vol VII (Systematics and evolution).- Part A. and B.- 362+258p.
27. *Vizzini A.* Il regno dei funghi: breve prospetto tassonomico // *Bolletino del gruppo micologico G. Bresadola*. — 2004. — T. 47, N 3. — S. 47-57.
28. *Webster J., Weber R.* Introduction to Fungi. — 3rd edition. — Edinburgh: Cambridge University Press, 2007. — 863 p.

## ЗМІСТ

<b>ВСТУП</b> .....	3
<b>РОЗДІЛ 1</b> Історія мікології .....	7
<b>РОЗДІЛ 2</b> Організація тіла та життєвий цикл .....	38
2.1. Вегетативне тіло грибів.....	38
<i>Моноцентричний талом</i> .....	39
<i>Поліцентричний талом</i> .....	42
<i>Біполярний (рипідіоїдний) талом</i> .....	42
<i>Мицелій</i> .....	42
<i>Дріжджовий талом</i> .....	43
2.2. Метаморфози вегетативного тіла .....	45
<i>Пристосування до колонізації субстрату</i> .....	45
<i>Пристосування до паразитизму</i> .....	46
<i>Пристосування до хижацтва</i> .....	48
<i>Пристосування до мутуалістичного симбіозу</i> ... 50	
<i>Пристосування до переживання</i> <i>несприятливих умов</i> .....	51
<i>Пристосування до рекомбінації</i> .....	52
<i>Пристосування до розповсюдження</i> .....	55
2.3. Тканини й органи грибів .....	58
<i>Вегетативні органи</i> .....	59
<i>Органи прикріплення й мінерального живлення</i> . 59	
<i>Органи фотосинтезу</i> .....	60
<i>Органи азотофіксації</i> .....	61
<i>Органи газообміну</i> .....	61
<i>Органи переживання несприятливих умов</i> .....	61
<i>Репродуктивні органи</i> .....	63
2.4. Життєвий цикл грибів .....	65
<b>РОЗДІЛ 3</b> Цитологія грибів .....	70
3.1. Ядро .....	71
<i>Кількість ядер та плідність</i> .....	71
<i>Ядерця</i> .....	71
<i>Типи мітозу</i> .....	71
<i>Особливості організації геному у грибів</i> .....	73
<i>Органели, асоційовані з ядром</i> .....	74
3.2. Мембранні органели .....	75
<i>Мітохондрії та їх похідні</i> .....	75
<i>Рудиментарні пластиди</i> .....	76
<i>Ендоплазматичний ретикулум</i> <i>та його похідні</i> .....	77
<i>Апарат Гольджі</i> .....	79
<i>Секреторні пухирці</i> .....	79
<i>Пероксисоми</i> .....	80
<i>Вакуолі</i> .....	80



3.3. Немембранні органели .....	80
3.4. Цитоскелет .....	82
3.5. Джгутиковий апарат .....	84
3.6. Клітинні покриви .....	87
<i>Полісахариди внутрішнього шару</i>	
<i>клітинної стінки .....</i>	88
<i>Полісахариди зовнішнього шару</i>	
<i>клітинної стінки .....</i>	90
<i>Міnorні полісахариди клітинної стінки .....</i>	90
<i>Білки клітинної стінки .....</i>	91
<i>Вторинні компоненти клітинної стінки .....</i>	92
3.7. Ріст гіф .....	94
3.8. Септи та поровий апарат .....	97
<b>РОЗДІЛ 4 Плектологія .....</b>	<b>103</b>
4.1. Типи плектенхім .....	103
<i>Топографія плектенхім .....</i>	103
<i>Морфологія плектенхім .....</i>	104
4.2. Спеціалізація гіф та гіфальні системи .....	108
<b>РОЗДІЛ 5 Нестатеве розмноження грибів .....</b>	<b>114</b>
5.1. Розмноження за допомогою зооспор .....	114
5.2. Розмноження за допомогою апланоспор .....	116
5.3. Розмноження за допомогою конідій .....	121
<i>Онтогенетична класифікація .....</i>	123
5.4. Органи нестатевого розмноження .....	133
<b>Розділ 6 Статеве розмноження .....</b>	<b>144</b>
6.1. Типи генетичної рекомбінації .....	144
6.2. Морфологія статевого процесу .....	146
<i>Алогамія .....</i>	146
<i>Основні типи алогамії .....</i>	147
<i>Проміжні типи алогамії .....</i>	148
<i>Автогамія .....</i>	148
<i>Апоміксис .....</i>	150
6.3. Явища статевої диференціації .....	151
<i>Типи статі .....</i>	151
<i>Типи статевої диференціації .....</i>	151
6.4. Гетероталізм і гомоталізм .....	154
<i>Гетероталізм і походження багатостатевості .....</i>	154
<i>Гомоталізм і псевдогомоталізм .....</i>	156

<b>РОЗДІЛ 7</b>	<b>Пострекомбінативна репродукція: аски, базидії та плодові тіла</b>	<b>158</b>
7.1.	<b>Аски</b>	<b>158</b>
	<i>Аскогенез у голосумчастих грибів</i>	159
	<i>Аскогенез у плодосумчастих грибів</i>	163
	<i>Аскоспорогенез</i>	166
	<i>Класифікація асків</i>	168
7.2.	<b>Аскоми</b>	<b>174</b>
	<i>Основні структурні елементи аскоми</i>	174
	<i>Онтогенез аском</i>	175
	<i>Типи хаметецію</i>	177
	<i>Різноманіття аскогіменіальних плодових тіл</i>	179
	<i>Neolecta-тип плодового тіла</i>	188
	<i>Різноманітність асколокулярних плодових тіл</i>	188
7.3.	<b>Базидії</b>	<b>192</b>
	<i>Базидіоспори</i>	193
	<i>Класифікація базидій</i>	195
7.4.	<b>Базидіоми</b>	<b>206</b>
	<i>Анатомія базидіом</i>	206
	<i>Гіменій</i>	207
	<i>Субгіменій та гіменоподій</i>	211
	<i>Трама</i>	212
	<i>Гіменофор</i>	213
	<i>Глеба</i>	216
	<i>Різноманіття базидіом</i>	216
	<b>Список рекомендованої літератури</b>	<b>223</b>

Навчальне видання  
ЛЕОНТЬЄВ Дмитро Вікторович  
АКУЛОВ Олександр Юрійович  
Загальна мікологія

Відповідальний за випуск *Н. М. Коваль*  
Технічний редактор *Д. В. Грицай*  
Коректор *І. Г. Конополенко*

Підписано до друку 22.08.2007. формат 60×90/16.  
Папір друкарський. Гарнітура шкільна. Ум. друк. арк. 14.  
Тираж 3000 прим. ТОВ «Видавнича група “Основа”».  
Свідоцтво ДК № 1179 від 27.12.2002 р.  
61001 м. Харків, вул. Плеханівська, 66.  
Тел. (057) 717-99-30.  
e-mail: office@osnova.com.ua