

**Костіков І.Ю., Джаган В.В., Демченко Е.М., Бойко О.А., Бойко В.Р., Романенко П.О.**

# **Ботаніка**

## **Водорості та гриби**

**Навчальний посібник**

**(під редакцією І.Ю.Костікова та В.В.Джаган)**

**Київ - 2004**

## Зміст

Передмова

Вступ

Місце водоростей та грибів у системі органічного світу

Розділ 1. Водорості

Основні систематичні ознаки водоростей різних відділів

Біохімічні ознаки

Цитологічні ознаки

Морфологічна різноманітність

Розмноження

Життєві цикли

Прокаріотичні водорості

Відділ Синьозелені водорості – Cyanophyta

Водорості дискокрисмати

Відділ Евгленофітові водорості – Euglenophyta

Водорості тубулокрисмати

*Амебо-флагеляти*

Відділ Хлораракхіофітові водорості – Chlorarachniophyta

*Страменоїли. Група відділів хромофітових водоростей*

Відділ Рафідофітові водорості – Raphidophyta

Відділ Золотисті водорості – Chrysophyta

Відділ Евстигматофітові водорості – Eustigmatophyta

Відділ Жовтозелені водорості – Xanthophyta

Відділ Бурі водорості – Phaeophyta

Відділ Діатомові водорості – Bacillariophyta

Відділ Диктіохофітові водорості – Dictyochophyta

*Альвеоляти*

Відділ Динофітові водорості – Dinophyta

Водорості платикрисмати

Відділ Гаптофітові водорості – Haptophyta

Відділ Криптофітові водорості – Cryptophyta

Відділ Глаукоцистофітові водорості – Glaucocystophyta

Відділ Червоні водорості – Rhodophyta

Відділ Зелені водорості – Chlorophyta

Розділ 2. Гриби

Основні систематичні ознаки грибів різних відділів

Біохімічні ознаки

Фізіологічні ознаки, пов'язані з живленням

Цитологічні ознаки

Морфологія вегетативного тіла

Розмноження

Життєві цикли

Еколого-трофічні групи грибів

Гриби дискокрисмати

Відділ Акразіомікотові слизовики – Acrasiomycota

Гриби тубулокрисмати

*Амебо-флагеляти*

Відділ Міксомікотові слизовики – Mucromycota

*Страменоїли. Група відділів псевдогрибів*

Відділ Оомікотові гриби – Oomycota

Відділ Лабіринтуломікотові гриби – Labyrinthulomycota

Відділ Гіфохітриомікотові гриби – Hyphochytriomycota

Гриби платикристати

Відділ Плазмодіофромікотові слизовики – Plasmodiophoromycota

*Справжні гриби*

Відділ Хітридіомікотові гриби – Chytridiomycota

Відділ Зигомікотові гриби – Zygomycota

Відділ Аскомікотові гриби – Ascomycota

Відділ Базидіомікотові – Basidiomycota

Анаморфні гриби, або "Deuteromycetes"

Ліхенізовані гриби, або лишайники

Показчик латинських назв

## Передмова

Підручники та навчальні посібники з систематики водоростей та грибів для студентів університетів за напрямом підготовки "біологія" в Україні та країнах СНД не видавались майже чверть сторіччя. За цей час альгологія та мікологія пережили дві революції, пов'язані з широким впровадженням у 70-80-х роках у практику систематичних досліджень методів порівняльної цитології, та у 90-х роках – методів молекулярної таксономії. Це докорінно змінило уявлення про систему прокариот та нижчих еукариот, та про місце у цій системі водоростей, грибоподібних організмів та грибів. У методичному забезпеченні нормативного курсу ботаніка за розділами, що стосуються цих груп організмів, утворився інформаційний вакуум.

Даний посібник спрямований на часткове розв'язання цієї проблеми, але не претендує на повноту викладу нормативних частин альгології та мікології. Він має забезпечити лише необхідну інформаційну підтримку процедурним формам навчальної роботи – лабораторному практикуму та учбовій практиці, і лише у тій частині, що стосується об'єктної підготовки студента з основ альгології та мікології. Крім того, посібник містить програмний матеріал, який на біологічному факультеті Київського національного університету студенти мають опрацьовувати самостійно.

Автори щіро вдячні всім викладачам, науковцям та студентам, які надали консультативну допомогу, висловили критичні зауваження та побажання. Особлива подяка О.В.Рибчинському, А.А.Кривенді та О.\*.Івасенко за технічну допомогу при оформленні тексту рукопису та ілюстрацій.

## Вступ

З античних часів, згідно з поглядами давньогрецького філософа та натураліста Арістотеля (384-322 р. до н.е.), світ живих істот стали розділяти на тваринний та рослинний. "Батьком" науки про рослинний світ – ботаніки – прийнято вважати учня Арістотеля – Теофраста (370-285 р. до н.е.), який написав дві перші фундаментальні ботанічні праці – "Причини рослин" у шести книгах та дев'ятитомну працю "Дослідження рослин". Теофраст також ввів у наукову літературу термін "mucos" – гриб, від якого далі пішла назва одного з розділів ботаніки – **мікології** (від грецьк. mucos – гриб та logos – наука), тобто науки про гриби.

Перші наукові описи макроскопічних водоростей були виконані давньоримським натуралістом Плінієм Старшим (23-70 р.р.) у фундаментальній 37-й томній праці "Природня історія". З цією роботою пов'язують появу у науковій літературі латинського терміну "algae" – водорість, від якого пізніше виникла назва розділу ботаніки, що вивчає водорості – **альгології**.

У середині XIX ст. водорості та гриби об'єднують під назвою "нижчі рослини". Всі інші рослини, починаючи від мохоподібних і закінчуючи покритонасінними, відносять до "вищих рослин". Ознаками нижчих рослин, на відміну від вищих, є відсутність провідної системи та диференціації тіла на листо-стеблові органи, а також одноклітинний план будови жіночих статевих органів. Відповідно, до вищих включають ті рослини, у яких є провідна система, тіло диференційоване на листо-стеблові органи, а жіночі статеві органи багатоклітинні.

Слід відзначити, що поділ рослин на нижчі та вищі відображує уявлення середини XIX ст. на місце водоростей та грибів у системі органічного світу. У XX та XXI ст. надзвичайний прогрес у філогенії органічного світу позбавив поділ рослин на "нижчі" та "вищі" наукового змісту, і перетворив терміни "нижчі рослини" та "вищі рослини" лише на історичні назви певних груп об'єктів.

За самими обережними оцінками сьогодні на нашій планеті зареєстровано біля 1.8 млн. видів живих організмів. З них біля 450 тис. видів – це рослини (з них біля 60 тис. видів представлені водоростями), біля 100 тис. – гриби, біля 1.2 млн. – тварини (з них біля 1 млн. – комахи).

Це різноманіття виникло внаслідок тривалого процесу еволюції, в результаті якого одні види давали початок іншим, деякі зникали. Види, що утворилися від спільного предка, зберігають чимало рис схожості. Чим віддаленішим є історичний зв'язок між видами, тим суттєвішими є відміни між ними. Таким чином, всі види, що населяють нашу планету, пов'язані між собою родинними зв'язками, тобто утворюють природну систему. Дослідженням цієї системи і спробами відтворити її, відобразити послідовність еволюційних подій на планеті, займається систематика.

Природна система має як наукове, так і прикладне значення. Наукова цінність системи полягає в тому, що при її побудові необхідним є синтез та узагальнення знань з усіх галузей біології – біохімії, біофізики, генетики, молекулярної біології, цитології, екології. Таким чином, у системі в концентрованому вигляді представлені здобутки сучасної біології в цілому. Прикладне значення системи полягає в її прогностичності. Знання ступеня спорідненості об'єктів дозволяє за методом аналогій прогнозувати властивості інших об'єктів.

Систематика (синонім – таксономія) оперує двома основними поняттями: таксонами та таксономічними ознаками. Таксон – це група дискретних об'єктів, пов'язаних між собою ознаками певного ступеня схожості, завдяки чому таксони ієрархічно класифікуються і можуть бути віднесені до певної таксономічної категорії. Таксономічна категорія, на відміну від таксону, є поняттям логічним, і характеризує ранг, до якого може бути віднесений певний таксон на основі комплексу встановлених таксономічних ознак. Основними таксономічними категоріями в ботаніці є надцарство, царство, відділ, клас, порядок, родина, рід та вид. Крім основних таксономічних категорій існують також допоміжні, наприклад, підвідділ, підклас, підпорядок, підродина.

Кожний таксон, у відповідності з тим, до якої таксономічної категорії він належить, має власну унікальну назву. Порядок надання таксонам правильних та законних назв регламентується міжнародними правилами, обов'язковими для будь-якого біолога – Міжнародними кодексами номенклатури. Існує три таких кодекси – Міжнародний кодекс ботанічної номенклатури (МКБН), Міжнародний кодекс зоологічної номенклатури (МКЗН) та міжнародний кодекс мікробіологічної номенклатури (МКМН). Назви таксонів водоростей, вищих рослин та грибів регламентуються МКБН.

Згідно з МКБН, правильною науковою назвою таксону є латинська назва. Причому для таксонів рангу від відділу до родини встановлюються спеціальні закінчення, які вказують, до якої таксономічної категорії належить даний таксон. Спеціальні закінчення таксонів рангу відділів та класів у водоростей, вищих рослин та грибів відмінні; закінчення порядків та родин однакові (табл. 1). Родова назва представляє собою іменник без спеціального закінчення, написаний з великої літери. Видова назва є біноміальною, тобто складається з двох слів, з яких перше є назвою роду, а друге – видовим епітетом. Правила написання назв царств та надцарств окремо в МКБН не оговорені.

Таблиця 1

## Спеціальні закінчення таксонів, що належать до основних таксономічних категорій

Таксономічна категорія	Водорості	Вищі рослини	Гриби	Приклади таксонів
Відділ	-phyta	-phyta	-mycota	Chlorophyta – зелені водорості Magnoliophyta – покритонасінні Basidiomycota – базидіальні гриби
Клас	-phyceae	-opsida	-mycetes	Trebouxiophyceae – трібуксієфіцієві Magnoliopsida – дводольні Basidiomycetes – базидіоміцетові
Порядок	-ales	-ales	-ales	Chlorellales – хлорелляльні Fagales – букоцвітні Agaricales – агарикальні гриби
Родина	-aceae	-aceae	-aceae	Chlorellaceae – хлорелові Fagaceae – букові Russulaceae – сиріжкові
Рід	іменник однини без спеціального закінчення			Chorella – хлорела Quercus – дуб Russula – сиріжка
Вид	біномен з назви роду та видового епітету без спеціальних закінчень			Chlorella vulgaris – хлорела звичайна Quercus robur – дуб черешчатий Russula emetica – сиріжка блювотна

## Місце водоростей та грибів у системі органічного світу

За фенотипічними системами, органічний світ поділяється на два надцарства – Prokarya – прокаріоти, та Eukarya – еукаріоти. До прокаріот відносяться всі бактерії та один з відділів нижчих рослин – синьозелені водорості. Всі інші організми – тварини, гриби та рослини, належать до еукаріот.

Відміни між прокаріотами та еукаріотами на геномному рівні полягають у тому, що прокаріотична клітина є системою, яка містить лише один геном, зосереджений у нуклеоїді, тобто є моногеномною. Еукаріотична клітина є системою з кількома (двома, трьома або навіть чотирма) неспорідненими геномами, тобто є полігеномною. Геноми еукаріотичної клітини представлені: а) ядерним геномом, зосередженим у ядрі і представленим ядерною ДНК; б) мітохондріальним геномом, зосередженим у мітохондрії і представленим мітохондріальною ДНК; в) пластидним (хлоропластним) геномом, що розташовується у пластиді, і представлений хлоропластною ДНК (генофором); г) геномом нуклеоморфу, який виявлений лише у кількох відділах водоростей у надзвичайно цікавій ядроподібній структурі, розташованій між оболонкою пластиди та особливою клітинною системою – хлоропластною ендоплазматичною сіткою. В нуклеоморфі виявлена власна, нуклеоморфна ДНК. Двогеномні клітини, в яких представлено ядерний та мітохондріальний геноми, характерні для грибів та тварин; тригеномні – з ядерним, мітохондріальним та пластидним геномами – для майже всіх еукаріотичних рослин; чотиригеномні – з ядерним, мітохондріальним, пластидним та нуклеоморфними геномами, виявлені у хлорарахніофітових та криптофітових водоростей, а також у деяких видів з відділу Dinophyta.

Клітини прокаріот та еукаріот на фенотипічному рівні схожі за наявністю ДНК та білок-синтезуючого апарату, представленого рибосомами; за наявністю клітинних мембран, зокрема – зовнішньої мембрани, яка називається плазмалемою; ферментних комплексів, що забезпечують процеси реплікації, транскрипції, трансляції та синтезу АТФ. До складу клітин прокаріот та еукаріот входять білки, жири, вуглеводи, нуклеїнові кислоти, мінеральні речовини та вода.

Відміни у будові клітин прокаріот та еукаріот пов'язані, в першу чергу, з тим, що ДНК прокаріот не має хромосомної організації і не пов'язана з білками – гістонами; гени організовані у групи, які називають оперонами, ДНК нуклеоїду прикріплюється до плазмалеми і процес поділу нуклеоїду зумовлений не роботою веретена, а роботою плазмалеми. Рибосоми у прокаріот менші та легші, ніж рибосоми цитоплазми еукаріот (умовна вага прокаріотичних рибосом становить 70S, тоді як еукаріотичних – 80S). Прокаріоти не здатні до фаго- та піноцитозу, не мають морфологічно оформленого ядра, мітохондрій, пластид, ендоплазматичної сітки, комплексу Гольджі, лізосом, пероксисом, а також органел, що побудовані з мікротрубочок – джгутиків, базальних тіл джгутиків, клітинного центру з центріолями, джгутикових коренів, веретена поділу. У прокаріот відсутні мітоз, мейоз, статевий процес, а обмін генетичною інформацією здійснюється парасексуально – шляхом трансформацій та кон'югацій. Прокаріотичні клітини за розмірами значно менші, ніж еукаріотичні – їх середній діаметр становить біля 0.5-2 мкм, тоді як у еукаріот – 5-20 мкм.

За палеонтологічними даними, прокаріоти на нашій планеті виникли біля 3.2 млрд. років тому, тоді як еукаріоти є набагато молодшими – їх вік складає лише біля 1.6 млрд. років. Сьогодні в межах надцарства прокаріот відомо біля 40 тис. видів, тоді як у надцарстві еукаріот – понад 1.7 млн. видів.

У XIX ст. та першій половині XX ст. переважна більшість біологів обминала питання походження еукаріот, вважаючи, що вони виникли внаслідок дарвінівської еволюції, проте перехідні форми вимерли. Гіпотеза, що описувала походження еукаріот за таким сценарієм,

отримала назву **автогенетичної гіпотези**.

Згідно з цією гіпотезою, евкаріотична клітина утворилась з прокаріотичної внаслідок розвитку плазмалею системи інвагінацій, які надалі замкнулись навколо ділянок плазмалеми з ферментами дихального ланцюга, фотосинтетичними пігментами, нуклеоїда, відповідно утворивши мітохондрії, пластиди та ядро. Розвиток системи інвагінацій мембран призвів також до виникнення ендоплазматичної сітки, комплексу Гольджі, лізосом та ін. Проте автогенетична гіпотеза не змогла пояснити чимало фактів. Наприклад, чому мітохондрії та хлоропласти містять власну ДНК і розмножуються поділом, чому в мітохондріях та хлоропластах наявні легкі прокаріотичні рибосоми, чому поровий апарат мітохондрій та пластид подібний до порового апарату прокаріот, і відрізняється від порового апарату плазмалеми евкаріот, як виник мітоз та з'явилися мікротрубочки, та ін.

Наприкінці ХІХ ст. видатний ботанік та фізіолог рослин М.С. Цвет, на основі спостережень поділу хлоропласту та ядерця у зеленої водорості *Spirogyra* висловив припущення, що клітини рослин можливо представляють собою симбіотичний утвір з клітини-господаря та бактеріальних внутрішньоклітинних симбіонтів, які відомі як хлоропласти та ядерця. Це припущення у 20-40-х роках ХХ ст. було детально розроблено, в першу чергу, К.С. Мережковським у так звану **ендосимбіотичну гіпотезу** походження евкаріотичної клітини. Проте ідеї К.С. Мережковського не знайшли підтримки у широкого загалу біологів. Гіпотезу ендосимбіотичного походження евкаріот називали вражаючим витвором людської фантазії", "луна-парком", "непристойною темою у колі освічених біологів". У 60-х роках гіпотеза ендосимбіотичного походження евкаріотичної клітини була заново сформульована американською дослідницею Л. Маргеліс.

Згідно з гіпотезою Мережковського-Маргеліс, евкаріотична клітина виникла внаслідок кількох ендосимбіозів: гіпотетична прокаріотична анаеробна клітина, здатна до фагоцитозу, захопила, проте не перетравила, а зберегла в цитоплазмі, аеробну гетеротрофну бактерію, яка трансформувалась в мітохондрію. Далі клітина-господар, що містила мітохондрію, вступила в симбіоз з рухливою спірохетоподібною гетеротрофною бактерією, яка дала початок джгутику. Після цього внаслідок автогенетичного процесу, пов'язаного з утворенням глибоких інвагінацій плазмалеми, навколо нуклеоїду клітини-господаря утворилось ядро. Далі базальні тіла джгутиків трансформувались в центри організації веретена поділу, внаслідок чого виник спочатку мітоз, а потім його модифікація – мейоз, разом із статевим процесом. Виникла перша гетеротрофна евкаріотична клітина. Нащадки цієї клітини, еволюція яких пішла по шляху вдосконалення фагоцитозу, дали початок тваринам. Ті ж нащадки, які еволюціонували в напрямку удосконалення осмотрофного живлення, дали початок грибам. Симбіоз гетеротрофної евкаріотичної клітини з синьозеленою водорістю призвів до появи рослин, оскільки симбіотична синьозелена водорість надалі трансформувалась у пластиду.

Численні перевірки ендосимбіотичної гіпотези, виконані з широким використанням електронної мікроскопії, мікрохімічних та молекулярно-генетичних методів, з одного боку, підтвердили гіпотезу ендосимбіотичного походження мітохондрій та пластид, з іншого – автогенетичну гіпотезу походження ядра та більшості одномембранних клітинних органел.

Таким чином, на початку ХХІ ст. теорія походження евкаріот сформувалась на основі синтезу обох гіпотез – як автогенетичної, так і ендосимбіотичної, і отримала назву **синтетичної гіпотези** походження евкаріот.

Сьогодні вважають, що першим кроком на шляху виникнення евкаріот було утворення у гіпотетичного прокаріотичного прашура численних внутрішніх інвагінацій плазмалеми, які, з одного боку, замкнули прокаріотичний нуклеоїд у двомембранну оболонку (тобто утворили морфологічно оформлене ядро), а з іншого – призвели до утворення ендоплазматичної сітки та похідного від неї комплексу Гольджі, а також травних вакуолей та їх похідних – лізосом (рис. 1).

Рис. 1. Виникнення евкаріот та їх дивергенція згідно з синтетичною гіпотезою. Суцільними



стрілками позначені напрямки еволюції клітини, штриховими стрілками – ендосимбіози, штрих-пунктирною стрілкою – горизонтальний перенос гену, що кодує тубулін, внаслідок чого виникли мікротрубочкові клітинні системи. I – автогенетичне утворення ядра та одномембранних евкаріотичних органел; II – виникнення мікротрубочкових систем, джгутикового апарату, мітозу, мейозу, статевого процесу; III – ендосимбіоз, внаслідок якого виникли мітохондрії з дископодібними кристами; IV – виникнення платикристал та тубулокристал; V – ендосимбіоз, внаслідок якого виникла первинна пластида; VI – велика радіація евкаріот та виникнення в межах платикристал рослин, грибів та тварин, а в межах тубулокристал – амебо-флагелат, альвеолят та страменофілів.

На другому етапі, внаслідок горизонтального переносу гену, що кодує білок тубулін від спірохетоподібних бактерій, примітивні евкаріоти набули здатності до синтезу тубулінових мікротрубочок<sup>1</sup>. В результаті у евкаріот з'явився цитоскелет, джгутики з базальним тілами, веретено поділу, мітоз. Базальні тіла джгутиків надалі у частини представників трансформувалися у клітинний центр, а порушення нормального мітозу (зокрема, скорочення інтерфази) призвели до виникнення мейозу і пов'язаного з ним статевого процесу. Група первинно безмітохондріальних евкаріот сьогодні розглядається як перше, найпримітивніше царство евкаріот – *Nucleochondria* (домітохондріальні, або гіпохондріати). Всі гіпохондріати є одноклітинними гетеротрофами з тваринною стратегією живлення.

На третьому етапі евкаріотична клітина утворила симбіотичний комплекс з прокаріотичною клітиною, схожою із сучасними альфа-протеобактеріями. Ця прокаріотична клітина надалі трансформувалась у мітохондрію. За результатами як цитологічних, так і молекулярних досліджень, найдавнішими мітохондріальними евкаріотами вважаються ті, які мають мітохондрії з особливими дископодібними кристами. Група мітохондріальних евкаріот з дископодібними кристами прийнята як таксон рангу царства – *Discicristates* (дискокристати). В основі царства дискокристал знаходяться первинно гетеротрофні організми.

На четвертому етапі евкаріоти розділилися на дві великі групи. Одна з цих груп має мітохондрії з трубчастими кристами, і складає царство *Tubulocristates* (тубулокристати, трубчастокристні), друга – мітохондрії з переважно пластинчастими кристами, і приймається як царство *Platycristates* (платикристати, платівчастокристні). Подібно до дискокристал, в основі філ тубуло- та платикристал знаходяться первинно гетеротрофні організми із тваринною стратегією живлення.

На п'ятому етапі в евкаріотичному світі з'явилися перші рослини. За молекулярними та цитологічними даними, ця подія пов'язана з симбіозом гетеротрофної евкаріоти-платикристати з фотоавтотрофним прокаріотом – синьозеленою водорістю. Як наслідок цього симбіозу утворилась пластида, оточена двома мембранами, яка отримала назву первинно симбіотичної пластиди. Подальша дивергенція організмів з первинно симбіотичними пластидами обумовила виникнення у межах філи платикристал групи фотоавтотрофних відділів, які склали підцарство *Plantae* – рослини. Дивергенція гетеротрофних платикристал за типами живлення зумовила виникнення з одного боку, відділів з осмотрофним живленням – підцарства *Fungi* (гриби), з іншого – таксонів з фаготрофним живленням, що склали підцарство *Animalia* – тварини.

Велика радіація тубулокристал відбувалась майже паралельно з платикристатами, проте була пов'язана не стільки з еволюцією за типами живлення, скільки з еволюцією клітинних покривів та джгутикового апарату. В основі тубулокристал залишились амебоїдні організми, які складають підцарство *Ameboflagellates* (амебо-флогеляти). Дві більш продвинуті філи представляють, з одного боку, таксони зі специфічними, альвеольованими покривами – *Alveolates* (альвеоляти), та з іншого – зі специфічними субмікроскопічними тричленими

<sup>1</sup> Сьогодні у біологів немає одностайної думки стосовно того, який комплекс органел виник раніш – ядерний чи мікротрубочковий. По цьому питанню існують дві альтернативні гіпотези – про первинність ядра і вторинність мікротрубочкової системи, і навпаки.

волосками на поверхні клітин або джгутиків (т.зв. ретронемами) – Stramenopiles (страменофіли).

**Первинні та вторинні ендосимбіози.** Ендосимбіози, при яких в еукаріотичну клітину-господаря включався прокаріотичний симбіонт, що надалі трансформувалася в клітинну органелу, називають первинними. На основі молекулярно-таксономічних досліджень наприкінці ХХ ст. було встановлено, що в світі еукаріот первинні симбіози відбулися лише двічі. При першому ендосимбіозі прокаріотична бактерія, схожа з альфа-протеобактеріями, вступила в симбіоз з фаготрофним джгутиконосцем з царства гіпохондріат і трансформувалася у мітохондрію з трьома типами крист – дископодібними, трубчастими та пластинчастими. Подальша морфологічна еволюція мітохондрії відбувалася поступово, майже паралельно з клітиною-господарем. Так, у тубулокристат дископодібні кристи були редуковані, а збереглися трубчасті та інколи разом з ними – пластинчасті кристи. У платикристат були втрачені як дископодібні, так і трубчасті кристи, а збереглися лише пластинчасті (за винятком відділу Harptophyta).

Другий первинний ендосимбіоз відбувся між прокаріотичним оксигенним фотоавтотрофом – синьозеленою водорістю, та гетеротрофним організмом з царства платикристат. Як наслідок, виникла перша еукаріотична клітина, здатна до оксигенного фотосинтезу – так звана "протовадорість", тобто утворились еукаріотичні рослини. У "протовадорості" пластида була вкрита двома мембранами, з яких внутрішня являла собою мембрану прокаріотичного ендосимбіонту – синьозеленої водорості, а зовнішня була похідною від плазмалеми клітини-господаря, і ймовірно представляла собою видозмінену мембрану травної вакуолі, в яку потрапив ендосимбіонт.

"Протовадорість" дала початок трьом паралельним гілкам рослин з первинно симбіотичними пластидами – глаукоцистофітовим водоростям (Glaucocystophyta), червоним водоростям (Rhodophyta) та зеленим водоростям (Chlorophyta). Всі ці три відділи зберігають пластиди, що оточені лише двома мембранною оболонкою. Глаукоцистофітові водорості зберігають цікаву атавістичну ознаку – між зовнішньою та внутрішньою мембраною пластиди розташовується шар муреїну – речовини, характерної для клітинних оболонок більшості еубактерій, і, зокрема, синьозелених водоростей. Відділ глаукоцистофітових є сліпою гілкою еволюції рослин.

Пластиди червоних водоростей – родопласти – також зберігають деякі яскраві ознаки спорідненості із синьозеленими водоростями, зокрема, особливі так звані фікобілінові пігменти. Пластиди зелених водоростей – хлоропласти – зберігають найменше фенотипічних рис схожості із прокаріотичним ендосимбіонтом. Від зелених водоростей беруть початок вищі рослини, причому всі вони зберігають первинно симбіотичні хлоропласти.

Червоні та зелені водорості неодноразово ставали ендосимбіонтами гетеротрофних еукаріот з різних царств – дискокристат, тубулокристат та платикристат. Симбіози, що відбувалися за сценарієм "еукаріотичний господар + еукаріотичний ендосимбіонт" називають вторинними.

Внаслідок вторинних ендосимбіозів виникла велика група відділів водоростей із вторинно симбіотичними пластидами. Вторинно симбіотичні пластиди, на відміну від первинно симбіотичних, одягнені переважно чотирма мембранами, з яких внутрішня мембрана є залишком плазмалеми синьозеленої водорості (первинного ендосимбіонту), друга мембрана – видозміненою мембраною травної вакуолі господаря первинного ендосимбіонту (червоної або зеленої водорості), який є водночас вторинним ендосимбіонтом, третя мембрана – власне плазмалемою вторинного ендосимбіонту, четверта, зовнішня мембрана – плазмалемою господаря вторинного ендосимбіонту.

Цитоплазма, яка знаходиться у проміжку між другою та третьою мембраною, так званий перипластидний простір, є редукованою цитоплазмою вторинного ендосимбіонту, і у деяких випадках зберігає 80S рибосоми та редуковану ендоплазматичну сітку. Зовнішні (третю та четверту) мембрани вторинно симбіотичних пластид називають хлоропластною ендоплазматичною сіткою.

Проте особливо цікавим є той факт, що у двох відділах водоростей із вторинно симбіотичними пластидами – хлораракніофітових (*Chlorarachniophyta*) та криптофітових (*Cryptophyta*) – у перипластидному просторі зберігається навіть редуковане ядро вторинного ендосимбіонта – нуклеоморф. Нуклеоморф оточений двомембранною оболонкою і містить ДНК, яка по наявним у нуклеоморфі генам у хлораракніофітових споріднена з ядерною ДНК зелених водоростей, а у криптофітових – з ядерною ДНК червоних водоростей.

У деяких водоростей, зокрема, у еугленофітових, вторинно симбіотичні пластиди вкриті не чотирма, а лише трьома мембранами. Вважається, що у цих водоростей одна з зовнішніх мембран пластиди була вторинно втрачена.

Відомі випадки, коли пластиди (як первинно, так і вторинно симбіотичні) редукувалися, і тоді виникали вторинно гетеротрофні таксони. Зокрема, доведена вторинна редукція пластид у тварин з типу *Apicomplexa*, пращурами яких були фотоавтотрофні динофітові водорості (*Dinophyta*).

Є також дані, які дозволяють припустити, що оомікотові гриби (*Oomycota*) утворились внаслідок вторинного переходу до гетеротрофного типу живлення від однієї з груп водоростей-тубулокрістат.

Крім того, вторинно гетеротрофні таксони низьких та середніх рангів (від видів до порядків і навіть класів) відомі майже в кожному відділі водоростей, а також серед вищих рослин.

Поширення пластид через вторинні ендосимбіози обумовило виникнення значної кількості відділів водоростей. Наприклад, якщо водорості з первинно симбіотичними пластидами представлені лише трьома відділами (*Glaucocystophyta*, *Rhodophyta*, *Chlorophyta*), то водорості зі вторинно симбіотичними пластидами належать до 12 відділів. Серед них два відділи зберігають нуклеоморф (*Chlorarachniophyta*, *Cryptophyta*), 8 відділів мають чотиримембранні вторинно симбіотичні пластиди без нуклеоморфу, що походять від червоних водоростей (*Raphidophyta*, *Chrysophyta*, *Eustigmatophyta*, *Xanthophyta*, *Phaeophyta*, *Vacillariophyta*, *Dictyochophyta*, *Haptophyta*). Еугленофітові водорості мають тримембранні пластиди, пращурами яких є зелені водорості. У *Dinophyta* пластиди утворювались неодноразово, як внаслідок симбіозів з зеленими водоростями, так і навіть внаслідок третинних симбіозів зі вторинно симбіотичними фотоавтотрофами.

Внаслідок розглянутих процесів та подій, організми, відомі під традиційною назвою "нижчі рослини", потрапили у найрізноманітніші філи органічного світу. Сьогодні біологи виділяють до 30 відділів нижчих рослин, з яких ми наводимо 24. До нижчих рослин з філогенетичної точки зору слід віднести також один тип тварин (*Apicomplexa*), який вторинно походить від водоростей внаслідок редукції пластиди, проте зберігає пластидний геном.

Згідно зі схемою, що відображає напрямки еволюції клітин-господарів (рис. 2), водорості та гриби належать до двох надцарств: *Procaruota* (1 відділ) та *Eucaryota* (23 відділи).

Рис. 2. Місце водоростей та грибів у системі органічного світу. Номерами позначені відділи та групи відділів, які прийнято вважати нижчими рослинами.

Серед нижчих рослин 15 відділів включають фотоавтотрофних представників, тобто представляють водорості. З них один відділ – *Cyanophyta* – належить до прокаріот, три відділи – *Glaucocystophyta*, *Rhodophyta*, *Chlorophyta* – до водоростей з первинно симбіотичними пластидами, решту представляють 11 відділів із вторинно симбіотичними пластидами.

Виключно гетеротрофні нижчі рослини об'єднуються у 10 відділів, з яких до семи відділів (*Oomycota*, *Labyrinthulomycota*, *Hyphochytriomycota*, *Chytridiomycota*, *Zygomycota*, *Ascomycota*, *Basidiomycota*) входять переважно осмотрофи, тобто організми, яких традиційно називають грибами. Проте відділи оомікотових, лабіринтуломікотових та

гіфохітриомікотових з царства Тубулокрістат лише віддалено споріднені з чотирма іншими відділами, що належать до Платикрістат. Тому Oomycota, Labyrinthulomycota та Rhizophytriumycota сьогодні називають грибоподібними організмами, на відміну від справжніх грибів – Chytridiomycota, Zygomycota, Ascomycota та Basidiomycota.

Три інших відділи спороутворюючих гетеротрофів (Acrasiomycota, Мухомycota, Plasmodiophoromycota) включають організми, у яких переважає фаготрофне живлення, тобто тваринна стратегія життя. Такі фаготрофні спорові нижчі рослини називають слизовиками.

Нижче наведено систематичне положення відділів нижчих рослин у системі органічного світу та стисла характеристика кожного з відділів.

### **Надцарство Прокаріоти – Prokarya**

#### **Царство Еубактерії – Eubacteria**

1. Cyanophyta – синьозелені водорості.

Прокаріотичні фотоавтотрофні рослини.

### **Надцарство Евкаріоти – Eucarya**

#### **Царство Дискостати – Discicristates**

Представники царства характеризуються наявністю різноманітних крист, серед яких обов'язково представлені кристи дископодібної форми. Поділ ядра представлений закритим ортомітозом.

2. Acrasiomycota – акразіомікотові слизовики.

Евкаріотичні первинно гетеротрофні твариноподібні дискостати, у яких клітини голі, а вегетативне тіло представлено амебоїдами, здатними об'єднуватися у псевдоплазмодії.

3. Euglenophyta – еугленофітові водорості.

Евкаріотичні первинно гетеротрофні, фотоавтотрофні та вторинно гетеротрофні дискостати, що мають клітинний покрив, представлений пелікулою. Фотоавтотрофні представники мають вторинно симбіотичні пластиди хлорофітного типу.

#### **Царство Тубулокрістати – Tubulocristates**

Представники царства характеризуються наявністю трубчастих, перешнурованих при основі мітохондріальних крист. Всі фотоавтотрофні представники мають пластиди виключно вторинно симбіотичного типу.

#### Підцарство Амебо-флагелляти – Amoeboflagellatae

Об'єднує організми, у яких клітини голі, і в життєвому циклі представлені лише амебоїдні або монадні стадії (причому амебоїдна стадія, як правило, переважає). Джгутикові стадії позбавлені тричленних мастигонем – ретронем.

4. Mucromycota – слизовики.

Евкаріотичні первинно гетеротрофні твариноподібні тубулокрістати, у яких клітини голі, а вегетативне тіло представлено амебоїдом у вигляді багатоядерного плазмодію.

5. Chlorarachniophyta – хлорарахніофітові водорості.

Евкаріотичні фотоавтотрофні тубулокрістати, у яких клітини голі, а вегетативне тіло представлено амебоїдами, здатними об'єднуватися у плазмодії. Пластиди вторинно симбіотичні, хлорофітного типу, з нуклеоморфом.

#### Підцарство Страменопіли – Stramenopiles

Об'єднує організми з різноманітними типами покривів (оболонками, панцирами, плазмалею з додатковими захисними структурами). Головна ознака – наявність у клітини

(переважно – на поверхні джгутиків) особливих тричленних мастигонем – ретронем, утворення яких починається між мембранами або ядерної оболонки, або хлоропластної ендоплазматичної сітки.

#### *Група відділів хромофітових водоростей*

Об'єднує всіх фотоавтотрофних страменопілів. Група монофілітична за всіма геномами – ядерним, мітохондріальним, пластидним. Для всіх відділів спільною ознакою є наявність вторинно симбіотичних пластид родофітного типу. Представники всіх відділів хромофітових водоростей мають хлорофіли а та с, чотиримембранні хлоропласти, в яких дві зовнішні мембрани утворюють хлоропластну ендоплазматичну сітку, ретронями утворюються між мембранами як ядерної оболонки, так і хлоропластної ендоплазматичної сітки. Відміни між відділами пов'язані, в першу чергу, з будовою клітинних покривів, наявністю фукоксантину, продуктами асиміляції, будовою фоторецепторного апарату, особливостями організації цитоскелету, а також з типами морфологічної структури тіла.

#### 6. Rhaphidophyta – рафідофітові водорості.

Евкаріотичні фотоавтотрофні тубулокрисати, у яких клітини голі (проте не амебоїдні). Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу. Джгутикові стадії мають ретронями. Продукт асиміляції – олія. Характерні особливості – наявність глотки та супрануклеарного апарату, представленого особливою видозміною комплексу Гольджі, а також відсутність стигми та структурного зв'язку між ядерною оболонкою та хлоропластною ендоплазматичною сіткою. Всі представники мають виключно монадний тип структури тіла.

#### 7. Chrysophyta – золотисті водорості.

Евкаріотичні фотоавтотрофні та вторинно гетеротрофні тубулокрисати, у яких клітини голі (з кремнеземовими лусочками або без них) або вкриті пектиновою оболонкою. Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу. Джгутикові стадії мають ретронями. Продукт асиміляції – хризоламінарин. Характерна особливість – наявність у життєвому циклі стадії ендогенних кремнеземових цист.

#### 8. Eustigmatophyta – евстигматофітові водорості.

Евкаріотичні фотоавтотрофні тубулокрисати, у яких клітини вкриті пектиновою оболонкою. Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу. Джгутикові стадії мають ретронями. Продукт асиміляції – хризоламінарин. Характерна особливість – наявність у монадних стадій унікального фоторецепторного апарату, розташованого у цитоплазмі біля основи джгутиків. Всі представники мають виключно кокоїдний тип структури тіла.

#### 9. Xanthophyta – жовтозелені водорості.

Евкаріотичні фотоавтотрофні тубулокрисати, у яких клітини вкриті пектиновою або целюлозно-пектиновою оболонкою. Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу. Джгутикові стадії мають ретронями. Продукт асиміляції – хризоламінарин. Характерна особливість – відсутність жовтого ксантофілу фукоксантину.

#### 10. Phaeophyta – бурі водорості.

Евкаріотичні фотоавтотрофні тубулокрисати, у яких клітини вкриті целюлозно-пектиновою оболонкою, до складу якої входять альгінати. Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу. Джгутикові стадії мають ретронями. Продукт асиміляції – ламінарин. Характерна особливість – виключно багатоклітинна будова таломів.

#### 11. Bacillariophyta – діатомові водорості.

Евкаріотичні фотоавтотрофні тубулокрисати, у яких клітини вкриті кремнеземовим панциром. Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу. Монадні стадії нерухомі,

джгутики мають ретронями. Продукт асиміляції – хризоламінарин. Характерна особливість – виключно одноклітинна будова тіла.

12. *Dictyochophyta* – диктіохофітові водорості.

Евкаріотичні фотоавтотрофні та вторинно гетеротрофні тубулокрисмати, у яких клітини голі (частина представників має внутрішній кремнеземовий скелет). Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу. Монадні стадії мають ретронями. Продукт асиміляції – хризоламінарин. Характерна особливість – асоційованість базальних тіл джгутиків безпосередньо з ядерною мембраною, без участі джгутикових коренів.

*Група відділів псевдогрибів*

Об'єднує гетеротрофних страменофілів, які живляться осмотрофним шляхом. Представники відділів, які належать до псевдогрибів, мають джгутикові стадії, представлені зооспорами з двома або одним джгутиком. На поверхні локомоторного джгутика розташовуються ретронями, які утворюються між мембранами ядерної оболонки. Відділи псевдогрибів відрізняються, в першу чергу, за будовою джгутикового апарату, за типами вегетативного тіла, за наявністю ектоплазматичного ретикулума, а також способами розмноження, в першу чергу – статевого. Вважається, що псевдогриби ймовірно є вторинними гетеротрофами і походять від хромофітових водоростей, які втратили фотосинтетичний апарат.

13. *Oomycota* – оомікотові гриби.

Евкаріотичні (ймовірно – вторинно гетеротрофні) осмотрофні страменофіли, у яких клітини вкриті целюлозно-глюкановою оболонкою, а вегетативне тіло представлене багатоядерним розгалуженим неклітинним міцелієм. Монадні стадії дводжгутикові.

14. *Labyrinthulomycota* – лабіринтуломікотові гриби.

Евкаріотичні (ймовірно – вторинно гетеротрофні) осмотрофні страменофіли, у яких голі клітини вкриті мікроскопічними лусочками. Вегетативне тіло представлене поодинокими або з'єднаними у псевдоплазмодії клітинами з ектоплазматичною сіткою, яку утворюють спеціальні органели – ботросоми. Монадні стадії дводжгутикові.

15. *Phycomycota* – фікомікотові гриби.

Евкаріотичні (ймовірно – вторинно гетеротрофні) осмотрофні страменофіли, у яких клітини у дорослому стані повністю або частково вкриті целюлозно-хітиновою оболонкою, а вегетативне тіло представлене поодинокими багатоядерними клітинами або ризоміцелієм. Монадні стадії однострутикові.

*Підцарство Альвеоляти – Alveolatae*

Об'єднує організми, у яких клітини мають особливі – альвеольовані – покриви, в утворенні яких значну роль відіграють мікротрубочки. Для альвеолят характерні різні варіанти ядерного апарату, які помітно відрізняються від типової схеми будови ядра евкаріот. Ретронями у альвеолят відсутні.

16. *Dinophyta* – динофітові водорості.

Евкаріотичні первинно гетеротрофні, фотоавтотрофні та вторинно гетеротрофні тубулокрисмати, у яких клітини вкриті особливим типом покривів – альвеольованою амфієсмою. Пластиди вторинно симбіотичні і досить різноманітні – хлорофітного та родофітного типів. У примітивних представників ядро типово евкаріотичне, у еволюційно продвинутих представляє особливий варіант ядерного апарату – динокаріон.

Додаток: тип *Apicomplexa* – апікокомплекси.

Евкаріотичні вторинно гетеротрофні облігатні паразити, які втратили мітохондрії, проте зберігають редуковані пластиди та пластидний геном.

### **Царство Платикристати – *Platycristates***

Представники царства характеризуються наявністю пластинчастих (інколи – також трубчастих) неперешнурованих при основі мітохондріальних крист.

17. *Plasmodiophoromycota* – плазмодіофоромікотові слизовики.

Евкаріотичні первинно гетеротрофні твариноподібні платикристати, вегетативне тіло яких представлено голим амебоїдом. Облігатні внутрішньоклітинні паразити вищих рослин.

#### Підцарство Рослини – *Plantae*

18. *Harptophyta* – гаптофітові водорості.

Евкаріотичні фотоавтотрофні та вторинно гетеротрофні платикристати, що мають мітохондрії з трубчастими кристами (проте не перешнурованими при основі), клітинний покрив, представлений плазмалеомою, що з зовнішнього боку вкрита субмікроскопічними органо-мінеральними лусочками, а з внутрішнього підстелена оперезуючою цистерною ендоплазматичної сітки. Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу.

19. *Cryptophyta* – криптофітові водорості.

Евкаріотичні фотоавтотрофні та вторинно гетеротрофні платикристати, що мають клітинний покрив, представлений перипластом. Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу, з нуклеоморфом.

20. *Glaucocystophyta* – глаукоцистофітові водорості.

Евкаріотичні фотоавтотрофні платикристати, що мають амфієсноподібний клітинний покрив. Пластиди первинно симбіотичні, глаукоцистофітного типу (ціанели), між зовнішньою та внутрішньою мембранами хлоропластної оболонки зберігається шар муреїну. Продукт асиміляції – крохмаль, що відкладається у цитоплазмі.

21. *Rhodophyta* – червоні водорості.

Евкаріотичні фотоавтотрофні платикристати, клітини яких вкриті целюлозно-пектиновою оболонкою з фікоколоїдами. Пластиди первинно симбіотичні, родофітного типу (родопласти), з поодинокими тилакоїдами. Продукт асиміляції – багрянковий крохмаль, що відкладається у цитоплазмі. Специфічна ознака – повна відсутність джгутикових стадій.

22. *Chlorophyta* – зелені водорості.

Евкаріотичні фотоавтотрофні платикристати, вкриті плазмалеомою або клітинною оболонкою. Пластиди первинно симбіотичні, хлорофітного типу (хлоропласти). Продукт асиміляції – крохмаль, що відкладається у хлоропласті.

#### Підцарство Гриби – *Fungi*

Евкаріотичні первинно гетеротрофні платикристати, що живляться осмотрофно, розмножуються за допомогою спор. Вегетативне тіло та / або спори мають клітинні покриви, до складу яких входять хітин та глюкани.

23. *Chytridiomycota* – хітридіомікотові гриби.

Гриби, у яких вегетативне тіло представлено амебоїдом, ризоміцелієм або нерозгалуженим неклітинним міцелієм. Специфічна ознака – наявність монадних репродуктивних клітин. Ці клітини мають один задній гладкий батогоподібний джгутик.

24. *Zygomycota* – зигомікотові гриби.

Гриби, у яких вегетативне тіло представлене розгалуженим неклітинним або клітинним міцелієм. Вегетативні клітини гаплоїдні. Статевий процес – зигогамія. Статеве спороношення – спорангій зі спорангіоспорами. Монадні стадії повністю відсутні.

#### 25. Ascomycota – аскомікотові гриби.

Гриби, у яких вегетативне тіло представлене розгалуженим клітинним міцелієм (зрідка – міцелієм, що брунькується). Вегетативні клітини гаплоїдні або дикаріонтичні, причому гаплоїдна стадія за тривалістю переважає. Статевий процес – гаметангіогамія. Статеве спороношення – аск з аскоспорами. Монадні стадії повністю відсутні.

#### 26. Basidiomycota – базидіомікотові гриби.

Гриби, у яких вегетативне тіло представлене розгалуженим клітинним міцелієм. Вегетативні клітини гаплоїдні або дикаріонтичні, причому дикаріонтична стадія за тривалістю переважає. Статевий процес – соматогамія. Статеве спороношення – базидія з базидіоспорами. Монадні стадії повністю відсутні.

Розвиток комплексу пристосувань, пов'язаний із вдосконаленням певної стратегії живлення – фотоавтотрофної або гетеротрофної – обумовив існування у світі так званих "нижчих рослин" численних проявів конвергентної морфологічної та біохімічної схожості організмів з філогенетично віддалених груп. Це є однією з головних причин, що зумовили подальше подання матеріалу із збереженням традиційного поділу нижчих рослин на дві частини: водорості та гриби (включаючи грибоподібні організми та слизовики). В межах кожної з цих частин збережено систематичний порядок викладення матеріалу.



## Частина 1. Водорості

Філогенетично гетерогенна група фотоавтотрофних організмів, у яких відсутні провідна система та диференціація на листо-стеблові органи, жіночі статеві органи, коли вони наявні, одноклітинні. На цитологічному рівні відрізняються від грибів, грибоподібних організмів та слизовиків наявністю фотосинтетичного апарату, який представлений тилакоїдами з вбудованими в них молекулами хлорофілу, на біохімічному – здатністю здійснювати оксигенний фотосинтез. Проте, в межах більшості відділів водоростей відомі представники, які вторинно втратили здатність до фотосинтезу, а серед еугленофітових та динофітових – навіть первинно гетеротрофні організми.

Водорості поширені в усіх типах біотопів – морях, континентальних водоймах, ґрунтах, на надземних субстратах, на поверхні снігу та льоду. Відомі також водорості – симбіонти грибів, тварин та рослин, а також їх паразити (хоча паразитизм для водоростей в цілому нетиповий).

Серед водоростей сьогодні описано біля 60 тис. видів (проте очікуване різноманіття за оцінками різних авторів знаходиться у межах 500 тис. – 10 млн. видів), які об'єднують у 15 відділів. Один з цих відділів – *Cyanophyta* – належить до прокариот, решта – до еукариот.

### Основні систематичні ознаки водоростей різних відділів

#### Біохімічні ознаки

До комплексу біохімічних ознак на рівні відділів входять, в першу чергу, дві групи ознак: склад пігментів та склад запасних поживних речовин (продуктів асиміляції).

**Пігменти** за хімічною природою, розчинністю та функціями поділяють на три основні групи – хлорофіли, фікобіліни та каротиноїди.

Хлорофіли мають зелене забарвлення, добре розчиняються у полярних розчинниках, виконують функцію уловлення світла, і є головною речовиною, що забезпечує світлову стадію фотосинтезу. У хімічному відношенні хлорофіли являють собою магнієві тетрапіроли. У водоростей відомі три типи хлорофілів: *a*, *b*, *c* (останній – з двома формами – *c*<sub>1</sub> та *c*<sub>2</sub>).

Різні хлорофіли мають дещо відмінні спектри поглинання. Так, хлорофіл *a* в ацетонових екстрактах найбільш інтенсивно поглинає світло як у синій, так і в червоній областях спектру (довжина хвилі у зоні максимуму поглинання становить 430 та 660 нм, відповідно). У хлорофілу *b* максимум поглинання припадає на синю частину спектру (435 нм), втричі менший пік спостерігається в червоній області (643 нм). Хлорофіл *c* також найінтенсивніше поглинає сині промені; додатковий максимум припадає на червону область.

В клітині може бути наявний або тільки хлорофіл *a*, або комбінація двох хлорофілів, з яких основний – це хлорофіл *a*, додатковий – *b* або *c* (табл. 2).

Друга група пігментів – фікобіліни – дещо нагадують хлорофіли, оскільки теж являють собою тетрапіроли. Проте, на відміну від хлорофілів, фікобіліни є лінійними тетрапіролами, які не містять магнію, а натомість з'єднуються ковалентними зв'язками з білками. Фікобіліни належать до пігментів, що добре розчиняються у воді.

Виділяють три основні групи фікобілінів – це червоний фікоеритрин, та сині – фікоціанін та алофікоціанін.

Третя група пігментів – каротиноїди – мають жовте, червоне або буре забарвлення і являють собою ізопреноїдні полієнові пігменти. До каротиноїдів належать каротини та їх окислені похідні – ксантофіли.

У водоростей виявлено чотири типи каротинів –  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ,  $\epsilon$ . Каротини розчиняються у неполярних розчинниках. Найбільш поширеним є  $\beta$ -каротин, який наявний майже в усіх відділах водоростей. Інші типи каротинів зустрічаються лише у певних макротахсонах, через що склад каротинів використовується як одна з додаткових ознак на рівні відділу.

Ксантофіли є водорозчинними пігментами, які поділяють на три основні групи: а) ксантофіли лютеїнового ряду (лютеїн, віолаксантин, неоксантин, зеаксантин, антраксантин);

б) ксантофіли діатоксантинового ряду (діатоксантин, діадіноксантин, діноксантин, фукоксантин); в) специфічні, переважно мінорні, ксантофіли.

Склад та кількість хлорофілів, каротиноїдів та фікобілінів зумовлюють забарвлення водоростевих клітин у певний колір.

**Продукти асиміляції.** Як кінцевий продукт фотосинтезу у водоростей утворюються вуглеводи, які накопичуються в клітинах як основні резервні поживні речовини. У водоростей запасуються полісахариди двох основних груп: по-перше, крохмаль- та глікоген-подібні полісахариди, що являють собою  $\alpha$ - 1,4 - глюкози (тваринний глікоген, рослинний крохмаль, крохмаль синьозелених водоростей, багрянковий крохмаль); по-друге, хризоламінарин-подібні полісахариди:  $\beta$ - 1,3 - глюкози, до яких належать хризоламінарин, ламінарин та парамілон.

Продукти асиміляції у водоростей різних відділів різні (табл. 3), і накопичуються або в цитоплазмі (у більшості відділів), або в перипластичному просторі (криптофітові водорості), або в пластиді (зелені водорості та вищі рослини).

Виявити певний продукт асиміляції найпростішим шляхом можна за допомогою цитохімічних забарвлень. Зокрема, з розчином йоду в йодистому калії крохмаль забарвлюється в темно-синій колір, крохмаль синьозелених водоростей буріє, багрянковий крохмаль червоніє; парамілон розпізнається за реакцією з їдким калієм або їдким натрієм – під дією лугів парамілон дуже набрякає. Ламінарин та хризоламінарин з йодом та лугами специфічних забарвлень або набрякання не дають.

Крім полісахаридів, клітини майже всіх водоростей при старінні здатні накопичувати олію. В деяких відділах (зокрема, у синьозелених водоростей) можуть запасатися також азот- та фосфоровмісні сполуки: ціанофіцин (полімер амінокислот аргініну та аспарагіну) та поліфосфатні тіла, відповідно.

## Основні пігменти водоростей різних відділів

	Cyanophyta	Euglenophyta	Chlorarachniophyta	Raphidophyta	Chrysophyta	Xanthophyta	Eustigmatophyta	Phaeophyta	Bacillariophyta	Dictyochophyta	Dinophyta	Haptophyta	Cryptophyta	Glaucocystophyta	Rhodophyta	Chlorophyta	Вищі рослини
<b>Хлорофіли</b>																	
хлорофіл <i>a</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
хлорофіл <i>b</i>	±	*	*								±					*	*
хлорофіл <i>c</i>				+	*	*		*	*	*	*	*	*			±	
<b>Фікобілінові пігменти</b>																	
фікоціанін	*												*	*	*		
алофікоціанін	*													*	*		
фікоеритрин	*												*	*	*		
<b>Каротиноїди</b>																	
<b>каротини</b>																	
α-каротин					*						*	*	+		+	+	+
β-каротин	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
γ-каротин		*														+	+
ε-каротин					*			*	*				*				
<b>ксантофіли лютеїнового ряду:</b>	*	*	+	+	+	+	*	*	+	+			+	*	*	*	*
лютеїн			+							+					+	*	*
зеаксантин	*	±		+	+		±	±					+	*	*	+	+
віолаксантин			+	+	+		*	*							±	*	*
неоксантин		*	+	+	+	+	+	+	+							*	*
антраксантин				+	+	+	+	+							±	+	+
<b>ксантофіли діатоксантинового ряду:</b>		+		*	*	*		*	*	*	*	*					
діатоксантин		±		+	*			+	*	+	*	*					
діадіноксантин		+		*	+	*		+	*	+	*	*					
діноксантин				+							±	+					
фукоксантин				*	*			*	*	*	±	*					
<b>ксантофіли специфічні:</b>																	
ехіненон	*	±							+		±	+				±	+
кантаксантин	*						+		+		±	+					
осцилоксантин	+																
міксоксантинофіл	+																
криптоксантин	+	±			+	±	±						+	+	+	±	
астаксантин		±															
вошеріоксантин				+		*	+										
гетероксантин				+		*											
алоксантин													*				
крококсантин													+				
монадоксантин													+				
тараксантин															+		
сифонеїн																±	
сифоноксантин																±	

Примітка. Зірочкою (\*) позначено переважаючі пігменти, знаком (+) – додаткові пігменти, представлені у відносно малих кількостях; знаком (±) – пігменти, що зустрічаються лише у окремих представників.

Таблиця 3

## Основні продукти асиміляції водоростей різних відділів

	Cyanophyta	Euglenophyta	Chlorarachniophyta	Raphidophyta	Chrysoophyta	Xanthophyta	Eustigmatophyta	Phaeophyta	Bacillariophyta	Dictyochophyta	Dinophyta	Haptophyta	Cryptophyta	Glaucocystophyta	Rhodophyta	Chlorophyta	Вищі рослини
глікоген															±		
крохмаль											*		*	*		*	*
крохмаль синьозелених водоростей	*																
багрянковий крохмаль															*		
хризоламідарин				*	*	*	*		*	*		*					
ламідарин								*									
парамілон		*	*									±					

Примітка. Зірочкою (\*) позначено основні продукти асиміляції; знаком (±) – асиміляти, що зустрічаються лише у окремих представників.

### Цитологічні ознаки

До комплексу цитологічних ознак на рівні відділів належать чотири групи ознак: а) ознаки, що відображують спорідненість таксонів за клітиною-господарем, тобто характеризують особливості нуклеоцитоплазми (в першу чергу, покрити, ядерний апарат); б) система мікротрубочкових органел (в першу чергу, джгутиковий апарат та веретено поділу); в) фотосинтетичний апарат; г) мітохондріальний апарат.

**Клітинні покрити.** Клітини водоростей, подібно до інших організмів, складаються з протопласта, який оточений фосфоліпідною мембраною – плазмалею. Клітини, що вкриті лише плазмалею, називають голими. Проте частіше протопласт, крім плазмалеми, оточений ще й певним типом клітинного покрити. Клітинні покрити водоростей можуть бути внутрішніми або зовнішніми.

Внутрішні покрити утворюють каркас клітини, що розташовується під плазмалею. Каркас може бути утворений стрічками або платівками білків, сплющеною цистерною ендоплазматичної сітки, сплющеними мембранними пухирцями. Деякі типи каркасних елементів підстилаються також цитоскелетними мікротрубочками. Зовнішні покрити розташовуються виключно над плазмалею, поза межами протопласту. Ці покрити за хімічним складом поділяють на органічні – клітинні оболонки<sup>2</sup>, та мінеральні – панцири та скелети.

Внутрішні покрити характерні для вегетативних клітин еугленофітових, динофітових, криптофітових, гаптофітових та глаукоцистофітових водоростей. У еугленофітових плазмалема з внутрішнього боку підстелена білковими стрічками і називається целікулою. Покрит криптофітових – перипласт – утворений прямокутними білковими платівками, що розташовуються з внутрішнього боку плазмалеми і прикріплюються до неї за допомогою особливих білкових штифтів; у багатьох видів криптофітових над внутрішніми платівками з

<sup>2</sup> Особливий тип органічних покриттів – несправжня тека – наявний у деяких зелених водоростей з класу прازیнофіцевих. Морфологічно цей покрит нагадує оболонку, але утворюється внаслідок злиття на поверхні плазмалеми субмікроскопічних органічних лусочок.

зовнішнього боку плазмалеми знаходяться також і зовнішні білкові платівки або зовнішні субмікроскопічні лусочки.

У гаптофітових водоростей плазмалема з внутрішнього боку підстиляється велетенською сплющеною цистерною ендоплазматичної сітки, а на поверхні плазмалеми відкладаються целюлозні лусочки або гранули, які у деяких видів просякаються вапном і перетворюються на т.зв. коколіти.

У динофітових водоростей плазмалема підстелена сплющеними мембранними пухирцями, всередині яких може розташовуватись тонка органічна платівка. Цей тип покривів називають амфієсмою. Дуже схожі з амфієсмою покриви глаукоцистофітових – тут плазмалема також підстиляється мембранними пухирцями, що містять всередині платівку, але на відміну від динофітових, під пухирцями розташовуються також цитоскелетні мікротрубочки. Покриви глаукоцистофітових називають амфієсмоподібною пелікулою.

Зовнішні покриви поділяють на оболонки, панцири та зовнішні скелети. Каркасну частину оболонок утворюють переважно полісахариди, які полімеризуються у ферментних комплексах на поверхні плазмалеми. В оболонках усіх типів у значних кількостях виявляється пектин, часто – целюлоза або геміцелюлоза, у окремих відділів – специфічні каркасні речовини – муреїн, альгінова кислота та її солі, фікоколоїди, спорополенін, лігнін, хітин.

Пектини, альгінати, та фікоколоїди виконують функцію клею, що з'єднує інші речовини клітинних оболонок; крім того, пектини здатні легко гідролізуватися і у такий спосіб формувати зовнішній слиз. Целюлоза та геміцелюлоза утворюють мікрофібрили, що виконують переважно каркасні функції. Хімічно стійкий муреїн, крім того, ще й захищає протопласт від дії несприятливих хімічних чинників. Спорополенін та лігнін зустрічаються як додаткові компоненти в оболонках зелених водоростей та вищих рослин і підвищують механічну стійкість оболонок. Хітин здатний утворювати різноманітні зовнішні вирости клітинних оболонок – шипи, шипики, щетинки, роги.

У відповідності з хімічною природою головної каркасної речовини оболонки поділяють на муреїнові (у синьозелених водоростей), пектинові (у золотистих, евстигматофітових, жовтозелених водоростей), целюлозні та целюлозно-пектинові (зелені та деякі динофітові водорості), целюлозно-пектинові з альгінатами (бурі водорості), целюлозно-пектинові з фікоколоїдами (червоні водорості).

Мінеральні зовнішні покриви, основу яких складає кремнезем, характерні для діатомових та диктіохофітових водоростей. У діатомових водоростей кремнезем утворює панцир у вигляді двостулкової коробки. У диктіохофітових водоростей кремнезем формує систему зовнішніх трубок, що з'єднуються між собою у вигляді кошика. Кремнеземовий кошик вкритий шаром слизу і називається кремнеземовим скелетом.

**За ядерним апаратом** водорості поділяються на дві групи: прокаріотичні та еукаріотичні. Ядерний апарат прокаріотичних водоростей представлений однією молекулою ДНК, що замкнена у кільце, прикріплена до плазмалеми і не оточена ядерною оболонкою. Ця ДНК, яку називають нуклеоїдом, не пов'язана з білками-гістонами, і є аналогом однієї хромосоми.

Ядерний апарат еукаріотичних водоростей представлений ядром, яке включає ядерну оболонку, хромосоми, ядерце. Головний компонент ядра – це ядерна ДНК, яка має хромосомну організацію – вона пов'язана з білками-гістонами, і утворює мікрофібрили хроматину.

Ядерний апарат класифікують за різними ознаками: за вмістом гістонів, за наявністю морфологічно оформлених хромосом у інтерфазному ядрі, за здатністю ядерця до поділу, за особливостями організації зовнішньої мембрани ядерної оболонки, за поведінкою ядерної оболонки під час мітозу, та ін.

За вмістом гістонів ядра водоростей поділяють на типово еукаріотичні та динокаріотичні. У абсолютної більшості водоростей співвідношення "ядерна ДНК :

гістони" становить приблизно 1 : 1. Проте, у більшості динофітових водоростей вміст гістонів дуже низький, і співвідношення "ядерна ДНК : гістони" становить в середньому 1 : 0.04. Ядра з таким низьким вмістом гістонів називають динокаріонами. Цікаво, що до 90-х років ХХ ст. в ядрах такого типу гістони виявити не вдавалось, і цей тип ядра вважали перехідним між ядерним апаратом прокаріот та справжнім еукаріотичним ядром, що відображено у застарілій назві такого ядра – мезокаріотне.

За наявності морфологічно оформлених інтерфазних хромосом ядра поділяють на типово еукаріотичні (притаманні більшості еукаріот) та ті, у яких хромосоми перебувають у надспіралізованому стані протягом всього клітинного циклу, включаючи інтерфазу. Останній тип ядер характерний для відділів Euglenophyta, Dinophyta та Cryptophyta.

Ядерця зазвичай спостерігаються в інтерфазному ядрі і зникають перед початком мітозу або мейозу. Проте, у еугленофітових водоростей ядерце перед початком поділу ядра ділиться, і дочірні ядерця надалі стають центрами організації мікротрубочок веретена поділу. Таке ядерце називають ендосоною. Здатність ядерця до поділу виявлена також у частини зелених водоростей, що належать до порядку зигнематальних.

Ядерна оболонка. Зовнішня мембрана ядра в деяких відділах (гаптофітові, червоні водорості) може утворювати випини у бік цитоплазми, які морфологічно схожі з каналами ендоплазматичної сітки – т.зв. перинуклеарний ендоплазматичний ретикулум. Інколи канали перинуклеарного ретикулуму переходять у канали ендоплазматичної сітки.

У більшості водоростей з вторинно симбіотичними пластидами зовнішня мембрана ядра переходить у зовнішню, четверту мембрану оболонки хлоропласту – хлоропластну ендоплазматичну сітку. В цьому випадку ядро та пластида утворюють єдине структурне ціле.

За поведінкою ядерної оболонки під час мітозу останній поділяють на відкритий, закритий та напіввідкритий. У більшості еукаріот ядерна оболонка у профазі руйнується, і хромосоми під час поділу розміщуються безпосередньо у цитоплазмі. Мітоз з таким типом поведінки ядерної оболонки називають відкритим. Проте, у частини водоростей оболонка при поділі ядра залишається інтактною. Тоді мітоз називають закритим. У деяких водоростей оболонка при поділі ядра руйнується лише на полюсах ядра, і через отвори в ядро проходять мікротрубочки веретена поділу. Мітоз з частковим руйнуванням ядерної оболонки називають напіввідкритим.

**Інші нуклеоцитоплазматичні органели та структури.** Ендоплазматична сітка (ендоплазматичний ретикулум) у водоростей різних відділів не має принципових відмінностей. Деякі особливі модифікації цієї структури відмічені у гаптофітових, у яких периферичні канали ендоплазматичної сітки утворюють велику сплюснену цистерну, що підстилає плазмалему, і, таким чином, є одним з компонентів клітинного покриву та особливої джгутикоподібної структури – гаптонемі. Ендоплазматична сітка здатна переходити у канали перинуклеарного ретикулуму, а також структурно поєднуватися з комплексом Гольджі.

У всіх еукаріотичних водоростей в клітинах наявний один або кілька комплексів Гольджі, зазвичай розташованих поблизу ядра. У рафідофітових водоростей комплекс Гольджі дуже великий, тісно прилягає до ядерної оболонки, може бути помітним в оптичний мікроскоп і отримав назву супрануклеарного апарату.

У водоростей, здатних до фаготрофного типу живлення, в цитоплазмі можуть спостерігатися травні вакуолі. Травні вакуолі особливо характерні для первинно гетеротрофних водоростей з відділів Euglenophyta та Dinophyta, а також для деяких хлорархніофітових, рафідофітових, золотистих та криптофітових водоростей, здатних до міксотрофного або облігатно гетеротрофного живлення.

До одномембранних нуклеоцитоплазматичних органел належать також лізосоми. Подібно до травних вакуолей, лізосоми містять комплекс гідролітичних ферментів і приймають участь у процесах внутрішньоклітинного травлення.

Майже в усіх відділах водоростей виявлені представники, що містять одномембранні

пухирці з електронно-щільним вмістом, що отримали назву мікротільця, або пероксисоми. Встановлено, що пероксисоми містять фермент пероксидазу, що розкладає перекис водню на кисень та воду, і, таким чином, відіграє важливу роль у світловій фазі фотосинтезу.

У водоростей, вкритих клітинними оболонками, у цитоплазмі часто можна спостерігати вакуолі з клітинним соком. Ці вакуолі відмежовуються від цитоплазми звичайною фосфоліпідною мембраною, яку називають тонопласт. Вакуолі з клітинним соком містять воду, органічні кислоти та амінокислоти, мінеральні речовини, і відіграють важливу роль у регуляції осмотичного тиску в клітині та акумулюють ряд продуктів метаболізму клітини. Вакуолі з клітинним соком особливо характерні для багатоклітинних водоростей з відділів бурих, червоних та зелених, а також для деяких одноклітинних, зокрема – діатомових водоростей.

У більшості прісноводних водоростей-джгутиконосців, а також у деяких нерухомих представників, осморегуляторну функцію виконують скоротливі (пульсуючі) вакуолі, які виводять назовні надлишкову воду, що постійно надходить у клітину. Скоротливі вакуолі у більшості водоростей парні, розташовуються на передньому кінці клітини, і виплескують зайву воду безпосередньо в оточуюче середовище. У евгленофітових та рафідофітових водоростей скоротливі вакуолі численні, розміщуються на дні глотки; по мірі заповнення водою дрібні вакуолі зливаються в одну велику, що виплескує свій вміст у глотку. Далі вода виводиться назовні через глотковий канал. У динофітових водоростей функції скоротливих вакуолей виконують системи великих розгалужених інвагінацій плазмалеми, що отримали назву пузуд. Пузули не здатні до пульсації, відкриваються назовні вузьким каналом. Вода, що надходить в пузули з клітини, виводиться через канал назовні пасивно.

**Система мікротрубочкових органел та структур.** Головним структурним елементом цієї системи є мікротрубочки, що побудовані із субодиниць білку тубуліну. Мікротрубочки мають здатність подовжуватись за рахунок приєднання молекул альфа- та бета-тубуліну, або розбиратися шляхом відщеплення цих мономерів. Як наслідок, мікротрубочкові системи в клітині є утворами вельми динамічними. Мікротрубочки є основою джгутикового апарату та його похідних – центріолей, з мікротрубочок утворюються нитки веретена поділу, мікротрубочки також складають каркас цитоскелету.

**Джгутиковий апарат.** У водоростей, подібно до інших евкаріот, джгутиковий апарат включає джгутики, їх базальні тіла та систему джгутикових коренів. Джгутик утворений зовнішнім випином плазмалеми, в якому розташовуються дев'ять периферичних пар мікротрубочок та дві поодинокі центральні мікротрубочки. Таке розміщення мікротрубочок описується формулою "9+2", а сама мікротрубочкова частина джгутика називається аксонемою. Будова джгутикової аксонеми за типом "9+2" вважається універсальною для всіх евкаріот. Проте, у водоростей відомі деякі модифікації цього плану будови. Зокрема, у чоловічих гамет діатомових водоростей відсутня центральна пара мікротрубочок (формула "9+0"), а у багатьох динофітових водоростей периферична частина аксонеми містить не дуплети, а триплети мікротрубочок.

Поверхня джгутика може бути гладенькою або нести на собі субмікроскопічні волоски – мастигонеми, чи субмікроскопічні лусочки. Якщо мастигонеми на джгутіку розташовані по всій поверхні, то такий джгутик називають пірчастим, якщо вони розташовуються однобічно – гребінчастим. Мастигонеми у водоростей досить різноманітні, та у загальному вигляді поділяються на прості, двочленні та тричленні. Прості та двочленні мастигонеми синтезуються переважно на плазмалемі джгутика та/або в пухирцях комплексу Гольджі. Тричленні мастигонеми – ретронеми, утворюються внаслідок багатоступінчатого процесу синтезу та збірки окремих частин, в яких приймають участь ядерна оболонка, хлоропластна ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі та плазмалема.

При основі джгутика знаходиться перехідна зона, за якою розташовується базальне тіло джгутика. В перехідній зоні центральні мікротрубочки зникають, і у представників різних відділів можуть з'являтися додаткові структури – спіралі (у Chrysophyta, Eustigmatophyta,

Xanthophyta, Dictyochophyta), диски (Dinophyta, Cryptophyta), перехідні кільця (Dinophyta, Haptophyta), зірчаста структура (Chlorophyta). Будова перехідної зони джгутика вважається важливою таксономічною ознакою на рівні відділу.

Базальні тіла джгутиків утворені периферичними мікротрубочками аксонемі, де до кожного дуплету додається ще одна мікротрубочка (формула "3(9) + 0"). Відхилення від цього плану будови мають лише базальні тіла чоловічих гамет діатомових водоростей, у яких базальні тіла складаються не з дев'яти триплетів, а з дев'яти дуплетів мікротрубочок.

До базальних тіл приєднані джгутикові корені, за допомогою яких джгутики закріплюються у клітині, та які поєднують із джгутиковим апаратом інші органели. До системи джгутикових коренів входять мікротрубочкові та мікрофібрилярні корені. Мікрофібрилярні корені побудовані переважно або з білку актину (такі корені під електронним мікроскопом виглядають гладенькими), або зі скоротливого білку центрину (такі корені виглядають як поперечно-смугасті). Центринові поперечно-смугасті корені часто з'єднують базальні тіла джгутиків з ядром, і в цьому випадку називаються ризопластами.

Типи кореневих систем джгутиків у водоростей дуже різноманітні. Відміни між різними типами систем полягають у кількості та співвідношеннях мікротубулярних та мікрофібрилярних коренів, у кількості мікротрубочок, що входять до складу мікротубулярних коренів, у наявності на джгутикових коренях додаткових структур (наприклад, т.зв. багаточарової структури), в розташуванні коренів (зокрема, в тому, з якими органелами асоціюється нижня частина кожного кореня).

У частини водоростей із джгутиковим апаратом пов'язані фоторецепторні системи. Зокрема, у евгленофітових, золотистих, евстигматофітових, жовтозелених та бурих водоростей функції фоторецептора виконує потовщення при основі джгутика – парабазальне тіло, до складу якого входять фоторецепторні флавін-подібні речовини. У криптофітових та зелених водоростей функції фоторецептора виконує ділянка однієї з мембран пластиди, у деяких динофітових та гаптофітових – ущільнена ділянка цитоплазми, а у деяких динофітових – складна цитоплазматична вічкоподібна структура – оцелоїд.

З фоторецептором може бути зкоординована стигма (вічко), що виконує функції ширми, за допомогою якої клітина визначає напрям падіння світла на фоторецептор. Стигма забарвлена у червоний колір, і може розташовуватися або в цитоплазмі (евгленофітові, евстигматофітові, динофітові водорості), або у пластиді (золотисті, жовтозелені, деякі динофітові, гаптофітові, криптофітові та зелені водорості).

У клітин, що мають джгутики, мікротрубочкові корені складають основу внутрішнього скелету клітини – цитоскелету. До цитоскелету, крім мікротрубочкових коренів та цитоплазматичних поодиноких мікротрубочок, належать тонкі стрічки актину (т.зв. мікрофіламенти) та короткі з'єднувальні білкові стрічки (т.зв. проміжні філаменти). Комплекс із мікротубулярних коренів, цитоплазматичних мікротрубочок, актинових мікрофіламентів та проміжних філаментів утворює всередині клітини складну та динамічну внутрішню сітку, за допомогою якої клітина з усіма органелами виступає як єдине структурне ціле.

Органелами, які походять від базальних тіл джгутиків, є центріолі. Центріолі виявлені у представників відділів Chrysophyta, Xanthophyta, Phaeophyta та Chlorophyta. Центріолі виступають центрами організації мікротрубочок веретена поділу. Будова центріолей повторює план будови базальних тіл джгутиків – центріолі складаються з дев'яти триплетів мікротрубочок, що розташовуються колом. Спорідненість центріолей з базальними тілами джгутиків підтверджується тим, що у багатьох водоростей, що позбавлені центріолей, проте мають джгутики, саме базальні тіла виконують функцію центру організації мікротрубочок веретена поділу (наприклад, у Euglenophyta, Raphidophyta, Eustigmatophyta, Glaucocystophyta, деякі Chlorophyta).

У ряду відділів водоростей центрами організації мікротрубочок веретена можуть виступати відмінні від базальних тіл та центріолей досить специфічні структури, у складі яких мікротрубочки взагалі не виявлені: полярні платівки (діатомові водорості), полярні



кільця (червоні водорості), кіноплазматична сфера – ущільнена цитоплазма, що оточена діктіосомами та ендоплазматичною сіткою (динофітові), цистерни ендоплазматичної сітки та ризопласти (гаптофітові, криптофітові, деякі зелені водорості).

**Мітохондріальний апарат** у еукаріотичних водоростей виглядає досить одноманітним: мітохондрії відмежовуються від цитоплазми двомембранною оболонкою; внутрішня мембрана утворює інвагінації – кристи, на яких розташовуються ферменти та переносники електронів, що забезпечують дихання, в результаті якого відбувається синтез переважної кількості АТФ.

Мітохондрії мають власну мітохондріальну ДНК, яка організована за принципом прокаріотичного нуклеоїду: вона замкнена в кільце, не пов'язана з гістонами, гени організовані в оперони. Проте на відміну від геному прокаріот, мітохондріальний геном дуже редукований і містить в середньому 15-80 тис. пар нуклеотидних основ замість 1.5-4 млн. пар у прокаріот. Мітохондрії мають власний білок-синтезуючий апарат, представлений прокаріотичними 70S рибосомами. Подібно до прокаріот, мітохондрії розмножуються поділом надвоє.

Різноманітність мітохондріального апарату проявляється, в першу чергу, за морфологією мітохондріальних крист. Так, у еугленофітових в мітохондріях наявні три типи крист – пластинчасті, трубчасті та дисковидні. У глаукоцистофітових, зелених, червоних та криптофітових водоростей – лише пластинчасті кристи, в інших відділах в мітохондріях переважають кристи трубчастої форми.

**Фотосинтетичний апарат** у еукаріотичних водоростей представлений пластидами, що містять хлорофіл – хлоропластами. Хлоропласти, подібно до мітохондрій, являють собою ендосимбіотичні органели з власним хлоропластним геномом та білок-синтезуючим апаратом. Від цитоплазми хлоропласт відмежовується дво-, три- або чотиримембранною оболонкою. Кількість мембран оболонки певним чином відображає походження даної пластиди (первинно симбіотичне або вторинно симбіотичне).

Первинно симбіотичні пластиди мають двомембранну оболонку. Мембрани оболонки мають субмікроскопічні пори прокаріотичного типу, до складу яких входять особливі мембранні білки – порини. На зовнішньому боці мембрани порини утворюють три канали, які на внутрішньому боці зливаються в єдиний канал мембранної поринової пори. Такі пори виявлені також в оболонці мітохондрій та в плазмалемі прокаріот.

Під хлоропластною оболонкою розташовуються сплюснені інвагінації внутрішньої мембрани – тилакоїди. В мембрани тилакоїдів вбудовані молекули хлорофілів, а також додаткових фотосинтетичних пігментів: каротинів, ксантофілів, у деяких водоростей – також фікобілінів. Через це тилакоїди вважаються елементарним структурним фотосинтетичним елементом пластиди. Тилакоїди можуть розміщуватися поодинокі, або об'єднуватись у групи. Такі групи тилакоїдів називають ламелами. Якщо до складу ламели входить багато тилакоїдів, розташованих один над одним, і такі стопки тилакоїдів пов'язуються між собою за допомогою поодиноких тилакоїдів, то утворюється грana. Тилакоїди можуть бути поодинокими (наприклад, у червоних водоростей), утворювати ламели з двох або трьох тилакоїдів (у переважної більшості відділів), чи групуватися у грани (у частини зелених водоростей). Тип організації тилакоїдів є однією з таксономічних ознак на рівні відділу.

У хлоропластах багатьох водоростей можна спостерігати особливу структуру – піреноїд. Піреноїд являє собою білкове тіло, що утворене ферментом рибульозо-дифосфат карбоксилазою (RUBISCO). Робота цього ферменту контролює початкові етапи темної фази фотосинтезу. Піреноїд може бути облямований крохмалем, і тоді добре помітним в оптичний мікроскоп. Проте у більшості водоростей піреноїд голий, і для його спостереження необхідно проводити спеціальні цитохімічні забарвлення або використовувати методи електронної мікроскопії.

Подібно до мітохондрій, в хлоропласті є власний геном, представлений хлоропластною

ДНК, що організована за прокариотичним типом, зокрема, гени групуються в оперони, ДНК не пов'язана з гістонами. Хлоропластна ДНК – генофор – може бути розташована компактно, або представлена кількома фрагментами, розсіяними по всьому матриксу пластиди. Хлоропластна ДНК більша від мітохондріальної, проте менша від ДНК нуклеоїду прокариот, її розмір коливається в межах 100-300 тис. пар нуклеотидних основ. У матриксі хлоропласту є власний білок-синтезуючий апарат, представлений прокариотичними 70S рибосомами.

Первинно симбіотичні пластиди наявні у трьох відділів водоростей: Glaucocystophyta, Rhodophyta, Chlorophyta. Спільними ознаками первинно симбіотичних пластид є наявність лише двох мембран у складі оболонки хлоропласту. Проте, у глаукоцистофітових водоростей між зовнішньою та внутрішньою мембранами зберігається шар муреїну, що являє собою залишок клітинної оболонки прокариотичної водорості-ендосимбіонту. У червоних та зелених водоростей муреїну в оболонках пластид немає. Для відділу Rhodophyta характерні пластиди з поодинокими розміщеними тилакоїдами, що не утворюють ламел і мають на поверхні фікобілісоми, утворені фікобіліновими пігментами. Хлоропласти зелених водоростей фікобілісом не мають, тилакоїди зібрані в ламели, які у багатьох представників утворюють грани, що морфологічно схожі з гранами вищих рослин.

Вторинно симбіотичні пластиди притаманні всім іншим відділам еукариотичних водоростей. Ці пластиди утворились внаслідок ендосимбіозу еукариотичної гетеротрофної клітини-господаря з еукариотичною водорістю з відділу Rhodophyta або Chlorophyta, що мала первинно симбіотичну пластиду. Відповідно, вторинно симбіотичні пластиди за походженням поділяють на вторинно симбіотичні родопласти та вторинно симбіотичні хлоропласти.

Всі відомі на сьогодні вторинно симбіотичні родопласти оточені чотирма мембранами, з яких дві внутрішні є мембранами оболонки хлоропласту ендосимбіотичної червоної водорості. Третя мембрана представляє собою видозмінену плазмалему ендосимбіонта, а четверта – залишок мембрани травної вакуолі клітини-господаря, який захопив червону водорість, проте не перетравив її. Простір між другою та третьою мембранами називають перипластидним. Він являє собою залишок цитоплазми червоної водорості. У перипластидному просторі часто виявляються еукариотичні 80S рибосоми, в ньому у представників деяких відділів можуть відкладатися продукти асиміляції. Третю та четверту мембрани називають хлоропластною ендоплазматичною сіткою. Зовнішня мембрана хлоропластної ендоплазматичної сітки, як правило, переходить у зовнішню мембрану ядра.

У криптофітових водоростей в перипластидному просторі зберігається редуковане ядро червоної водорості – ендосимбіонта, яке називається нуклеоморф. Нуклеоморф оточений двома мембранами, причому зовнішня мембрана має пори, морфологічно подібні до ядерних пор. В нуклеоморфі виявлена ДНК, яка за молекулярними даними представляє біля десяти генів, споріднених з аналогічними ядерними генами Rhodophyta. Тилакоїди у криптофітових водоростей зібрані парами (утворюють двотилакоїдні ламели).

У інших водоростей із вторинно симбіотичними родопластами – всіх хромофітових водоростей (Raphidophyta, Chrysophyta, Eustigmatophyta, Xanthophyta, Phaeophyta, Bacillariophyta, Dictyochophyta), гаптофітових та деяких динофітових – нуклеоморф відсутній, ламели утворені трійками тилакоїдів, фікобілінові пігменти відсутні.

Вторинно симбіотичні хлоропласти притаманні водоростям з Euglenophyta, Characniophyta та деяким представникам Dinophyta.

У хлорарахніофітових водоростей хлоропласт вкритий чотирма мембранами, з яких дві зовнішні утворюють хлоропластну ендоплазматичну сітку. В перипластидному просторі наявні еукариотичні 80S рибосоми та нуклеоморф. Подібно до криптофітових, він відмежований від перипластидного простору двомембранною оболонкою і містить ДНК, яка за молекулярними даними представляє дуже редукований ядерний геном зелених водоростей. Тилакоїди групуються в ламели по два або по три.

Два типи вторинно симбіотичних хлоропластів виявлено у динофітових водоростей. Вторинно симбіотичні хлоропласти першого типу нагадують пластиди хлорарахніофітових,

оскільки теж вкриті чотирма мембранами і в перипластидному просторі зберігають нуклеоморф. Вторинно симбіотичні хлоропласти другого типу не мають нуклеоморфу, і вкриті лише трьома мембранами. Тримембранні вторинно симбіотичні хлоропласти без нуклеоморфу характерні також для всіх фотоавтотрофних еугленофітових водоростей.

Таким чином, пластиди у водоростей значно різноманітніші, ніж у вищих рослин. Тип та особливості ультратонкої будови пластид є важливими таксономічними ознаками на рівні відділу, і характеризують походження цієї органели.

### Морфологічна різноманітність

У надзвичайному ступені різноманітність водоростей проявляється в їх зовнішньому вигляді. Водорості можуть бути дуже дрібними і помітними тільки під мікроскопом (деякі – лише при використанні електронного мікроскопу), а можуть мати великі (і навіть – велетенські) розміри, що вимірюються десятками метрів. Тіла водоростей можуть мати просту будову і бути представлені поодинокими клітинами, або мати складне розчленування на тканини та органи. Частина водоростей здатна до активного руху, і цим нагадує тварин, інші до активного руху не здатні і ведуть прикріпленій, суто рослинний спосіб життя або ширяють у товщі водної маси, пасивно мігруючи за течіями. Таломі водоростей можуть складатися з однопідрних клітин, або клітини можуть містити велику кількість ядер і сягати таких розмірів, при яких їх вже добре розрізняє неозброєне око.

Різнманітність морфології водоростей відображає основні напрямки еволюції їх тіла, причому генеральний напрям пов'язаний із вдосконаленням справжньої рослинної стратегії життя – збільшенням фотосинтезуючої поверхні, переходом до прикріпленого способу існування, збільшенням розмірів для захисту від виїдання і т.п. Морфологічна еволюція за генеральним напрямом в схожих умовах середовища обумовлювала конвергентний розвиток тіла у водоростей філогенетично віддалених груп. Наприклад, магістральний напрям, пов'язаний зі збільшенням фотосинтезуючої поверхні та захистом від хижаків, обумовив виникнення багатоклітинності як у прокаріотичних, так і у еукаріотичних водоростей. Явище конвергентної еволюції тіла водоростей отримало назву морфологічного паралелізму.

Певні плани будови водоростей, які відображають основні етапи морфологічної еволюції, називають типами морфологічної структури тіла, або скорочено – типами морфологічної структури. У водоростей виділяють 8 типів морфологічних структур, з яких три представлені у одноклітинних форм (монадний, гемімонадний, кокоїдний), три – у багатоклітинних однопідрних водоростей (нитчастий, гетеротрихальний, тканинний), два – у багатоядерних, або т.зв. неклітинних водоростей (сифональний та сифонокладальний). Поняття про типи морфологічної структури застосовують лише по відношенню до еукаріотичних водоростей.

Еволюція тіла у одноклітинних еукаріотичних фотоавтотрофів відбувалась у напрямку втрати рухливості і переходу до нерухомого, рослинного способу існування.

Найпростішим типом структури вважають **монадний** тип. Головною ознакою монадного типу структури є наявність рухливих джгутиків. Монадні водорості однопідрні і, як правило, мають також стигму та пульсуючі вакуолі.

Водорості **гемімонадного** типу є нерухомими, проте зберігають деякі ознаки, притаманні монадним організмам – або стигму, або пульсуючі вакуолі, або джгутики, що нездатні до активного руху – псевдоцилії.

У водоростей з **кокоїдним** типом структури повністю відсутні будь-які ознаки монадної будови. Кокоїдні форми є одноклітинними, нерухомими, не мають стигми, джгутиків та пульсуючих вакуолей, і, таким чином, представляють одноклітинні організми з типово рослинною стратегією життя.

Монадні, гемімонадні та кокоїдні водорості можуть бути представлені поодинокими клітинами, або можуть об'єднуватись у колонії. Найчастіше колонії формуються за рахунок утримання водоростевих клітин разом за допомогою спільного слизу. Кількість клітин у колонії може змінюватись в процесі росту колонії, або лишатися незмінною протягом всього

часу існування колонії, незалежно від її віку. Колонії, в яких кількість клітин залишається постійною, а збільшення розмірів відбувається лише завдяки росту кожної індивідуальної клітини, називають **ценобіями**.

У багатоклітинних водоростей морфологічна еволюція тіла була пов'язана з поступовою диференціацією окремих частин талому за функціями.

Так, у водоростей з **нитчастим** (трихальним) типом структури талом зазвичай має вигляд нитки з послідовно розміщених одна за одною одноядерних клітин. Клітини у нитчастих водоростей функціонально та морфологічно однакові. Винятком можуть бути лише базальна та апікальна клітини: перша інколи видозмінюється у прикріплювальну клітину, що може утворювати підшову, друга – витягуватись у волосок з частково редукованими хлоропластами. Нитки у представників з нитчастим типом структури найчастіше нерозгалужені (т.зв. прості), рідше можуть галузитися, проте всі гілки виконують однакові функції і за морфологією між собою не відрізняються.

Ознакою **гетеротрихального** типу структури є наявність диференціації ниток за функціями. У найпростішому варіанті нитки диференціюються на сланкі, що виконують функції прикріплення до субстрату, та висхідні, клітини яких виконують функції фотосинтезу та розмноження. Висхідні нитки, в свою чергу, можуть бути диференційованими на опірні, у яких клітини мають товсті оболонки і редуковані хлоропласти, та асимілятори, що утворені переважно дрібними клітинами з масивними хлоропластами. У деяких водоростей окремі гілки асиміляторів видозмінюються у захисні корові нитки, або утворюють волоски чи паренхіматозні диски. Відомі випадки, коли клітини функціонально однакових ниток гетеротрихальних таломів зростаються між собою, утворюючи несправжні тканини. Утворення таломів з несправжніх тканин – псевдопаренхіматозних таломів – особливо характерне для багатьох червоних водоростей.

**Тканинна** структура утворюється внаслідок процесів функціональної диференціації груп клітин, що утворюються від спеціалізованих твірних клітин. У водоростей твірними є переважно клітини кори або так званої меристодерми, в той час, як у вищих рослин – меристематичні клітини. Водоростеві таломи тканинного типу структури можуть бути простими або складними. Прості таломи утворені лише двома типами тканин – корою та серцевиною, складні таломи можуть містити до чотирьох типів тканин – меристодерму, кору, проміжну тканину, серцевину. Таломи з тканинним типом структури досить широко представлені у відділі бурих водоростей, а також у деяких червоних водоростей.

Таломи, що утворені багатоядерними клітинами, називають таломами неклітинної будови. Термін "неклітинна будова" з'явився у ХІХ ст., тоді, коли були відкриті перші багатоядерні водорості. В цей час вже були сформульовані основні положення клітинної теорії, і, зокрема, положення про одноядерність елементарної структурної одиниці живого – клітини. Протиріччя цього теоретичного положення результатам фактичних спостережень стало причиною введення поняття "неклітинна будова", хоча і у випадку неклітинної будови елементарною одиницею залишалась клітина. З початку ХХ ст. і по теперішній час термін "неклітинна будова" використовують для позначення особливого – багатоядерного – плану будови клітин. У водоростей відомо два типи неклітинних структур тіла – сифональний та сифонокладальний.

У водоростей **сифонального** типу структури весь талом являє собою одну багатоядерну клітину, часто досить великих розмірів. У багатьох водоростей сифональні таломи можуть мати досить складну диференціацію, зокрема, утворювати прикріплювальні структури, що нагадують ризоїди та висхідні асиміляторні частини (наприклад, у жовтозеленої водорості *Vaucheria*, у зеленої водорості *Bryopsis*). Проте такі частини не відокремлюються одна від одної поперечними перегородками, і, таким чином, навіть такі складно диференційовані таломи все ж таки являють собою лише одну велетенську багатоядерну клітину.

Таломи **сифонокладального** типу структури є багатоклітинними, причому кожна клітина є багатоядерною. Сифонокладальні таломи утворюються внаслідок особливого типу

поділу – сегрегативного, при якому поділ ядра (каріокінез) випереджає поділ цитоплазми (цитокінез). Часто сифонокладальні таломі мають складну функціональну диференціацію, наприклад – на сланку та висхідну частини, на ризоїди та опірні багатоядерні нитки і т.п.

У систематиці водоростей для різних відділів типи морфологічної структури використовуються як важлива таксономічна ознака на рівні родин та порядків, а в деяких випадках – навіть класів. Різні типи морфологічних структур в різних філах виникали неодноразово, причому у більшості відділів водоростей вихідним типом морфологічної структури був монадний тип.

### **Розмноження водоростей**

Розмноження у водоростей може відбуватися нестатевим або статевим шляхом. При нестатевому розмноженні дочірні особини успадковують геном, ідентичний до геному материнського організму, за винятком випадків, коли мають місце генні або хромосомні мутації. При статевому розмноженні геноми дочірніх організмів відрізняються від батьківських, оскільки утворенню дочірнього покоління зазвичай передують процеси обміну генетичною інформацією між різними особинами внаслідок кросинговеру, що відбувається після статевого процесу.

Статевий процес та пов'язані з ним кросинговер і мейоз обумовлюють рекомбінантну мінливість і сприяють зростанню рівня генетичної гетерогенності популяцій. Рівень рекомбінантної мінливості може зростати також внаслідок обміну частинами геномів при парасексуальних процесах (наприклад, під час кон'югації або трансформації у прокаріот), проте парасексуальні процеси безпосередньо не пов'язані з відтворенням дочірніх особин і тому до способів розмноження не відносяться.

**Нестатеве розмноження** у водоростей поділяється на два основних типи: а) вегетативне, що здійснюється шляхом поділу вегетативних клітин або фрагментами вегетативного тіла; б) розмноження за допомогою спеціалізованих клітин – спор, яке інколи називають справжнім нестатевим розмноженням або споруляцією.

*Вегетативне розмноження.* У одноклітинних водоростей вегетативне розмноження відбувається переважно поділом клітини надвоє. У багатоклітинних та колоніальних представників вегетативне розмноження частіше пов'язане з фрагментацією таломів та колоній. Фрагментацію можуть спричинювати механічні чинники (наприклад, вітро-хвильові удари, течія), або фрагментація може відбуватися внаслідок відмирання частин таломів чи колоній (наприклад, відмирання окремих інтеркалярних клітин в багатоклітинних трихомах синьозелених водоростей часто обумовлює розпад трихоми на репродуктивні фрагменти – гормогонії). У небагатьох водоростей вегетативне розмноження може здійснюватись за допомогою спеціалізованих ділянок тіла – вивідкових бруньок (бура водорість *Sphacellaria*) або вивідкових бульбочок (зелені водорості з порядку Charales). Особливим варіантом вегетативного розмноження є розмноження за допомогою акінет. Акінети являють собою клітини, що утворюються із звичайних вегетативних клітин при погіршенні умов існування. Акінети мають потовщену клітинну оболонку, містять багато запасних поживних речовин і, на відміну від нормальних вегетативних клітин, за несприятливих умов здатні переходити у стан анабіозу або криптобіозу, завдяки цьому переживати несприятливі періоди. При покращенні умов вегетації акінети проростають у нові вегетативні особини.

*Нестатеве розмноження шляхом споруляції* здійснюється спеціалізованими клітинами – спорами, які утворюються в спорангіях. Спорангії у водоростей одноклітинні, кількість спор в одному спорангії може коливатися від однієї (наприклад, у зеленої нитчастої водорості *Oedogonium*) до кількох десятків або навіть сотень (у багатьох бурих водоростей).

У відповідності зі здатністю до активного руху спори поділяють на рухливі із джгутиками – зооспори, нерухомі з клітинними покривами – гемізооспори, апланоспори та автоспори, та малорухливі амебоїдні, що позбавлені джгутиків – моноспори, біспори та тетраспори.

Зооспори завжди мають джгутики, і часто – вічко та пульсуючі вакуолі. Зооспори можуть бути голими або вкритими клітинними покривами.

Гемізооспори джгутиків не мають, проте зберігають ознаки монадної організації – стигму, пульсуючі вакуолі, базальні тіла джгутиків. Зазвичай гемізооспори спостерігаються у амфібіальних водоростей, які у водному середовищі утворюють зооспори, проте у позаводному припиняють процес формування джгутиків на стадії їх базальних тіл.

Апланоспори також джгутиків не мають, їх початкові стадії розвитку нагадують ранні стадії процесу утворення зооспор, зокрема, в протопластах майбутніх апланоспор утворюються базальні тіла. Проте на кінцевих стадіях розвитку, незалежно від наявності у середовищі води, базальні тіла або зникають, або мігрують вглиб клітини і перетворюються на центріолі. Інколи у апланоспор можна спостерігати пульсуючі вакуолі, проте стигми у них не розвиваються. Зазвичай зрілі апланоспори не повторюють морфології материнських клітин.

Автоспори в своєму розвитку не проходять навіть початкових стадій зооспороутворення. У автоспор відсутні джгутики, їх базальні тіла, стигми, пульсуючі вакуолі. Морфологічно автоспори схожі з материнськими клітинами, і відрізняються від них лише меншими розмірами.

Апланоспори та автоспори, крім функції розмноження, часто здатні виконувати й функцію перенесення несприятливих умов існування.

Амебоїдні безджгутикові спори – *моноспори*, *біспори*, *тетраспори* – відомі у червоних та деяких бурих водоростей. Клітина такої спори являє собою голий протопласт, одягнений лише плазмалею і здатний до повільного амебоїдного руху. Утворенню цих спор у переважній більшості випадків передують мейоз, через що моно-, бі- та тетраспори мають гаплоїдний набір хромосом. Назви цих спор відображають те, у якій кількості утворюються спори у спорангії – по одній (моноспори), по дві (біспори) чи по чотири (тетраспори).

За типом поділу ядра в клітині-спорангії (мітотичний чи мейотичний), спори часто також поділяють на *мітоспори* та *мейоспори*.

**Статеве розмноження** відбувається внаслідок статевих процесів, який створює умови для кросинговеру, що, в свою чергу, забезпечує певний рівень генетичної гетерогенності популяції на основі рекомбінантної мінливості. Статеві процеси у водоростей поділяють на дві основні групи – соматогамні та гаметога́мні.

При соматогамних статевих процесах зливаються дві вегетативні (інакше – соматичні) клітини. Якщо такі клітини представлені монадними клітинами, позбавленими клітинних покривів, то цей тип соматогамії називають хологамією.

Якщо копуляція відбувається між вегетативними клітинами, які мають клітинні покриви, то цей тип соматогамії називають кон'югацією. При кон'югації клітини, що мають копулювати, зближуються та вкриваються спільним слизом. Далі кожна клітина утворює копуляційний відросток в напрямку до іншої. Коли копуляційні відростки стикаються один з одним, оболонка між ними розчиняється і утворюється кон'югаційний канал, по якому ядро з однієї клітини переходить в іншу. Далі ядра зливаються і утворюється зигота.

При гаметога́мнії копуляція відбувається між спеціалізованими клітинами статевих процесів – гаметами, які утворюються в статевих органах – гаметангіях. У відповідності з морфологією гамет виділяють три основні типи гаметога́мнії: ізогамію, гетерогамію та оогамію.

Ізогамією називають такий статевий процес, при якому копулюють дві монадні гамети, які морфологічно виглядають однаковими. Проте фізіологічно та на ультратонкому рівні гамети розрізняються: одна з гамет, що при копуляції приймає ядро іншої гамети, вважається жіночою і позначається знаком "+". Друга гамета, ядро якої при копуляції мігрує у цитоплазму жіночої гамети, вважається чоловічою і позначається знаком "-".

При гетерогамії (синонім – анізогамії) копулюють дві монадні гамети, які відрізняються за розмірами та ступенем рухливості. Чоловіча гамета дрібна, рухається дуже

швидко. Жіноча гамета має більші розміри ніж чоловіча, і її рухливість обмежена.

Оогамія – це статевий процес, при якому копуляція відбувається між великою, нерухомою та позбавленою джгутиків жіночою гаметою – яйцеклітиною, та дрібною чоловічою гаметою. Чоловічі гамети, що мають джгутики і здатні до активного руху, називають сперматозоїдами. Якщо ж чоловіча гамета позбавлена джгутиків і є нерухомою, то її називають спермацієм. Гаметангії, в яких утворюються яйцеклітини, називають оогоніями, а сперматозоїди чи спермації – антеридіями. У водоростей оогонії та антеридії, на відміну від гаметангіїв вищих рослин, є одноклітинними (винятками є лише деякі зелені водорості з класу харофіцієвих).

Крім основних типів гаметогамії (тобто ізогамії, гетерогамії та оогамії), у водоростей відомо кілька додаткових специфічних типів статевого процесу. Наприклад, у діатомових водоростей дуже поширеним типом статевого процесу є автогамія. При автогамії диплоїдне ядро клітини редуційно ділиться, далі з чотирьох дочірніх гаплоїдних ядер два дегенерують, а два інших зливаються і дають початок диплоїдному ядру зиготи. Таким чином, при автогамії гамети не утворюються, а статевий процес відбувається без статевого партнера.

Інший специфічний варіант статевого процесу – атактогамія, яка спостерігається у деяких зелених вольвокальних водоростей (наприклад, у роду *Chlorogonium*). Тут в гаметангіях представників навіть однієї популяції утворюються монадні гамети різних розмірів, і копулюють як морфологічно однакові, так і морфологічно відмінні гамети. Причому гамета, що приймає ядро від іншої (тобто фізіологічно жіноча гамета), може за розмірами дорівнювати чоловічій, бути більшою від неї, або меншою.

У водоростей, що мають ізогамні статеві процеси, розрізняють види гомоталічні та гетероталічні. У гомоталічних видів як "+", так і "-" гамети утворюються на одному таломі, і здатні копулювати між собою, тобто такі види є фізіологічно двостатевими. У гетероталічних видів "+" та "-" гамети розвиваються на різних таломах, і тому гетероталічні представники фізіологічно є роздільностатевими (одностатевими).

Водорості, що мають статеві процеси гетеро- та оогамного типу поділяють також на однодомні та дводомні. У однодомних водоростей антеридії та оогонії розміщуються на одному таломі, тобто такі види є і фізіологічно, і морфологічно двостатевими. У дводомних видів жіночі та чоловічі статеві органи утворюються на різних таломах, тобто має місце фізіологічна та морфологічна роздільностатевість (одностатевість).

Після злиття цитоплазм вегетативних клітин чи гамет, що приймали участь у статевому процесі (т.зв. плазмогамії) зазвичай відбувається злиття ядер – каріогамія, і утворюється диплоїдне ядро зиготи. Проте з цього правила у водоростей відомі й виключення. Наприклад, у багатьох золотистих водоростей після плазмогамії ядра одразу не зливаються, і, як наслідок, утворюється клітина, що містить два генетично відмінні ядра – дикаріон. Така дикаріонтична клітина надалі перетворюється на дикаріонтичну зиготичну цисту, що переходить у стан спокою. Каріогамія і утворення власне зиготи відбувається лише по закінченні періоду спокою.

## Життєві цикли водоростей

Зміни життєвих форм, які відбуваються з індивідом на протязі його онтогенезу складають життєвий цикл. Життєвий цикл охоплює всі стадії розвитку індивіду між однаковими життєвими формами (наприклад, від зиготи до зиготи, або від гамети до гамети, від спорофіту до спорофіту).

**Типи життєвих циклів.** Звичайно розрізняють два основні типи життєвих циклів: життєві цикли водоростей, позбавлених статевого процесу, та життєві цикли водоростей, які мають статевий процес. Водорості, які позбавлені статевого процесу, називають агамними, а їх життєві цикли – цикломорфозом. У водоростей, що мають статевий процес (т.зв. еугамні водорості), звичайно розрізняють три основні типи життєвого циклу – гаплофазний, диплофазний та гаплодиплофазний.

*Життєві цикли еугамних водоростей.* У життєвих циклах водоростей із статевим процесом обов'язково присутні принаймні три стадії: вегетативна стадія, гамети (або вегетативні клітини, що виконують їх функцію), зигота. Назву життєвим циклом дають, в першу чергу, за наборами хромосом (плоїдністю) вегетативних стадій розвитку. Якщо вегетативна стадія має гаплоїдний набір хромосом, життєвий цикл називають гаплофазним, диплоїдний набір – диплофазним. Якщо ж в життєвому циклі чергуються вегетативні стадії як з гаплоїдним, так і з диплоїдним набором хромосом, то життєвий цикл розглядається як гаплодиплофазний. Послідовність змін плоїдності протягом життєвого циклу називають змінною ядерних фаз.

Під вегетативними стадіями (поколіннями) розуміють ті стадії, протягом яких водорості активно вегетують та утворюють репродуктивні клітини. Під репродуктивними клітинами розуміють спеціалізовані клітини як нестатевого, так і статевого розмноження – спори та гамети. Залежно від типу розмноження (нестатеве або статеве) серед вегетативних стадій розрізняють спорофіт – покоління, що утворює спори, гаметофіт – покоління, що утворює гамети, та гаметоспорофіт – покоління, яке здатне утворювати як гамети, так і спори.

У життєвому циклі може бути присутнє тільки одне покоління (наприклад, тільки гаметофіт або тільки гаметоспорофіт), або різні покоління нерегулярно чи регулярно змінюються одне одним (наприклад, спорофіт змінюється гаметофітом, а гаметофіт, в свою чергу, спорофітом). Залежно від цього розрізняють життєві цикли без зміни поколінь, з неправильним чергуванням поколінь та з правильним чергуванням поколінь. Якщо при чергуванні поколінь різні покоління морфологічно подібні (наприклад, гаметофіт зовні не відрізняється від спорофіту), то таке чергування поколінь називають ізоморфним, у протилежному випадку (наприклад, коли спорофіт макроскопічний, а гаметофіт мікроскопічний) чергування поколінь називають гетероморфним.

Види, у яких одна й та ж сама особина здатна продукувати гамети обох статевих знаків, називають двостатевими (однодомними), а ті, у яких чоловічі та жіночі гамети утворюються на різних особинах – роздільностатевими (двodomними). Коли чоловіча та жіноча рослини помітно відрізняються за зовнішнім виглядом, то таке явище називають статевим диморфізмом.

Плоїдність поколінь, і, відповідно, тип життєвого циклу за чергуванням ядерних фаз, визначається тим, на якій стадії життєвого циклу відбувається мейотичний (редукційний) поділ. При мейозі кількість хромосом зменшується вдвічі. Таким чином, всі стадії розвитку протягом відрізка життєвого циклу від мейозу до статевого процесу будуть мати гаплоїдний набір хромосом, а всі стадії після статевого процесу до мейозу – диплоїдний набір.

**Типи мейозу та зміна ядерних фаз.** Мейоз (редукційний поділ) може відбуватися на одній з трьох стадій життєвого циклу: 1) на стадії проростання зиготи – т.зв. зиготична редукція, 2) на стадії утворення гамет (гаметична редукція), 3) при утворенні спор (спорична редукція) (рис. 3). Крім того, відомі випадки, коли мейоз відбувається у вегетативних (соматичних) клітинах (соматична редукція).

Рис. 3. Можливі типи мейозу (редукційного поділу) та умовні позначення основних стадій життєвого циклу

При зиготичній редукції вегетативне покоління завжди буде гаплоїдним, відповідно, життєвий цикл буде гаплофазним. Звичайно перед мейозом зигота проходить період спокою, протягом якого відбувається підготовка до редукційного поділу (рис. 4: А, Б).

Рис. 4. Типи життєвих циклів у водоростей за зміною ядерних фаз та чергуванням поколінь: А, Б – гаплофазний цикл із зиготичною редукцією (А – без чергування поколінь, Б – з чергуванням поколінь); В, Г – диплофазний цикл з гаметичною редукцією (В – без чергування поколінь, Г – з чергуванням поколінь); Д, Е – гаплодиплофазний цикл зі



споричною редукцією (Д – з чергуванням двох поколінь – спорофіту та гаметофіту, Е – з чергуванням трьох поколінь – гаметофіту, спорофіту та карпоспорофіту). Позначення:  $n$  – гаплоїдний набір хромосом,  $2n$  – диплоїдний набір хромосом, KS – карпоспорофіт, ksp – карпоспори, ПС – період спокою. Інші позначення подані згідно до рис. 3.

При *гаметичній* редукції вегетативне покоління завжди буде диплоїдним, відповідно, життєвий цикл – диплофазним. В цих випадках зигота проростає, як правило, без періоду спокою. Таким чином, наявність періоду спокою дозволяє встановити тип мейозу, і тим самим визначити життєвий цикл (рис. 4: В, Г).

При *споричній* редукції диплоїдна зигота проростає без періоду спокою у диплоїдний спорофіт. На спорофіті утворюються спорангії, в яких відбувається мейоз і далі формуються гаплоїдні спори. Спори проростають у гаплоїдний гаметофіт, що продукує гамети. Після копуляції гамет утворюється диплоїдна зигота і цикл замикається. Оскільки при споричній редукції спорофіт є диплоїдним, а гаметофіт – гаплоїдним, життєвий цикл буде диплогаплофазним (рис. 4: Д, Е).

Таким чином, тип редукції визначає тип життєвого циклу за *ядерними фазами* вегетативних поколінь: гаплофазний, диплофазний, диплогаплофазний.

**Різноманітність життєвих циклів.** Різноманітність типів статевого розмноження, редукційного поділу, чергувань поколінь, обумовлюють велику різноманітність життєвих циклів у водоростей.

Так, у деяких відділів водоростей (зокрема, Rhaphidophyta, Eustigmatophyta, Dictyochophyta, Glaucocystophyta) статевого розмноження не виявлено, і життєвий цикл являє собою цикломорфоз, хоча часом і досить складний.

Серед еугамних форм у кількох відділів життєвий цикл проходить без чергування поколінь, з фіксованим типом редукції кількості хромосом. Так, у еугамних Euglenophyta, Xanthophyta, Chrysophyta редукція зиготична і життєвий цикл гаплофазний. У Bacillariophyta життєвий цикл завжди диплофазний, з гаметичною редукцією і особливою стадією, що отримала назву аукоспори.

У Dinophyta цікавою особливістю є те, що зигота навіть у одного й того ж виду може проростати як з редукційним поділом, так і без нього, тобто тип редукції жорстко не фіксований, на відміну від представників інших відділів.

Складні цикли з чергуванням двох поколінь зустрічаються лише у чотирьох відділах водоростей – Phaerophyta, Harpophyta, Chlorophyta та примітивних Rhodophyta. Цікаво, що всі ці відділи (за винятком Harpophyta), містять багато складних за морфологічною будовою видів. У продвинутих в еволюційному відношенні червоних водоростей з класу Флоридей у життєвому циклі чергуються три покоління – спорофіт, гаметофіт та карпоспорофіт (рис.4:6).

## Прокаріотичні водорості

Серед прокаріот організми, здатні до оксигенного фотосинтезу, представлені лише відділом синьозелених водоростей. Цей відділ, разом із бактеріями-грацилікутами, фірмакутами та моллікутами, входить до царства справжніх бактерій.

### Відділ Синьозелені водорості – *Cyanophyta*

Синьозелені водорості (*Cyanophyta*), або ціанобактерії об'єднують всі прокаріотичні фотоавтотрофні рослини, і нараховують біля 2000 видів. Синьозелені водорості є однією з найдавніших груп на планеті. Вважають, що *Cyanophyta* виникли біля 3.5-3.8 млрд. років тому.

**Біохімічні особливості.** Синьозелені водорості забарвлені переважно у блакитно-зелений колір, в екстремальних умовах частіше мають забарвлення з різними відтінками червоного кольору. Зеленого відтінку клітинам надає хлорофіл "а". Червоний або блакитний колір обумовлені наявністю значної кількості фікобілінових пігментів – фікоціаніну, алофікоціаніну (сині пігменти) та фікоеритрину (червоний пігмент). Каротиноїди представлені лише  $\beta$ -каротином, ксантофілами лютеїнового циклу (лютеїном та зеаксантином) та специфічними ксантофілами синьозелених водоростей – переважно осцилоксантином, міксоксантином, афаніцином та афанізофілом.

До *Cyanophyta* належить також невелика, проте цікава група зелених прокаріотичних водоростей, відкрита у 1976 р. – т.зв. прохлорофітові водорості. Ці водорості, крім хлорофілу "а", мають також хлорофіл "b" або хлорофіл-подібний пігмент (дивініл-хлорофіл а-подібний Mg-порфірин), інколи також  $\alpha$ -каротин.

Майже у всіх *Cyanophyta* основним продуктом асиміляції є глікогеноподібний полісахарид – крохмаль синьозелених водоростей. Крім вуглеводів, більшість синьозелених водоростей запасає також ціанофіцин та волютин.

**Цитологічні особливості.** Клітини *Cyanophyta* мають типову прокаріотичну будову: вони позбавлені морфологічно оформленого ядра, мітохондрій, хлоропластів, ендоплазматичної сітки, комплексу Гольджі, лізосом. У *Cyanophyta* відсутні будь-які структури, побудовані з мікротрубочок – джгутики, їх базальні тіла, мікротубулярні елементи цитоскелету, центріолі, веретено поділу. Синьозелені водорості не здатні до мітозу, мейозу та типового для еукаріот статевого процесу.

Клітинні покриви у *Cyanophyta* – це двохшарова клітинна оболонка. Внутрішній шар утворений пептидогліканом – муреїном. Зовнішній шар побудований переважно з пектинових речовин та мікрофібрил, до складу яких входять скоротливі білки. Останні обумовлюють здатність багатьох синьозелених водоростей до активного ковзаючого або обертального руху. Назовні від клітинної оболонки у більшості видів виділяються пектинові речовини, що утворюють колоніальний слиз або слизові піхви.

Справжнього ядра немає, а його функції виконує нуклеоїд. ДНК нуклеоїду не пов'язана з білками-гістонами, не має хромосомної організації, хоча і розглядається як аналог однієї хромосоми. Звичайно основна маса нуклеоїду зосереджується у центрі клітини, через що цю зону цитоплазми називають нуклеоплазмою або центроплазмою.

Фотосинтетичний апарат представлений тилакоїдами, що є похідними інвагінацій, але не відокремлюються від цитоплазми двомембранною оболонкою. Таким чином, фотосинтетичний апарат не організований у вигляді пластид. Тилакоїди розташовуються поодинокі, у периферичному шарі цитоплазми. В оптичний мікроскоп зона розташування тилакоїдів виглядає інтенсивно забарвленою, через що її називають хроматоплазмою. На поверхні тилакоїдів є особливі структури – фікобілісоми, що складаються з фікобілінових пігментів.

До елементів фотосинтетичного апарату у Cyanophyta опосередковано відносять також поліедральні тіла, які є попередниками піреноїду еукаріотичних водоростей.

Включення представлені дрібними гранулами крохмалю синьозелених водоростей, великими ціанофіциновими та поліфосфатними гранулами. У деяких (переважно – планктонних) видів у цитоплазмі є газові вакуолі. При сприятливих умовах вони заповнюються газом, і зменшують питому вагу клітини. При несприятливих умовах газ дифундує, газові вакуолі зменшуються в об'ємі та злипаються (колапсують), питома вага клітини збільшується і водорість осідає на дно, де "очікує" покращення умов для фотосинтезу.

**Фізіологічні особливості.** Cyanophyta мають принаймні одну важливу фізіологічно-біохімічну особливість, яку можна розглядати як фізіологічний атавізм: це здатність здійснювати фіксацію атмосферного азоту.

При азотфіксації молекулярний азот відновлюється до сполук амонію, і в цій формі включається в основні шляхи клітинного метаболізму. Процес азотфіксації каталізується нітрогеназним ферментним комплексом, який повністю інгібується молекулярним киснем. Тому азотфіксація здійснюється лише в анаеробному середовищі. Проте серед багатоклітинних Cyanophyta є чимало видів, що фіксують атмосферний азот також у присутності кисню. У цієї групи нітрогеназний комплекс локалізований в особливих клітинах – гетероцистах, які мають кілька пристосувань, що запобігають проникненню вільного кисню у клітину, і тим самим на фоні аеробного зовнішнього середовища створюють у цитоплазмі клітини-гетероцисти анаеробні умови.

**Будова талому.** Синьозелені водорості бувають як одно-, так і багатоклітинними, поодинокими або в різноманітних колоніях, де індивіди утримуються разом найчастіше за допомогою колоніального слизу.

Обов'язковим елементом тіла багатоклітинних водоростей є трихом – сукупність фізіологічно пов'язаних клітин. Зв'язок відбувається за допомогою плазмодесм, що проходять через пори поперечних перегородок клітин. Назовні від трихому можуть знаходитись структуровані слизові утвори – піхви. Трихом разом із піхвою називають ниткою. У видів, позбавлених піхв, трихом і нитка є синонімічними поняттями.

Трихоми можуть бути нерозгалуженими та розгалуженими. Клітини нерозгалужених трихомів діляться лише в одній площині. Якщо клітини здатні до поділу у кількох площинах, трихоми галузяться. Цей тип галуження називають справжнім. Коли ж галузяться нитки, а самі трихоми лишаються нерозгалуженими, то галуження вважають несправжнім.

У синьозелених водоростей розрізняють три основні типи клітин: а) вегетативні клітини, що здійснюють фотосинтез та здатні до поділу; б) гетероцисти – спеціалізовані клітини, що виконують функцію фіксації атмосферного азоту в аеробних умовах; в) акінети – спочиваючі клітини, за допомогою яких водорості переносять несприятливі умови. Вегетативні клітини властиві всім Cyanophyta, гетероцисти та акінети – лише частині багатоклітинних представників. Трихоми, що складаються лише з вегетативних клітин, називають гомоцитними, а ті, що складаються з вегетативних клітин, гетероцист та акінет – гетероцитними.

**Поділ клітин та розмноження.** В основі процесів розмноження у всіх синьозелених водоростей лежить клітинний поділ. При клітинному поділі спочатку плазмалема, а за нею – і муреїновий шар клітинної оболонки доцентрово врастають у протопласт, розділяючи клітину на дві (зрідка – більше) рівні або нерівні частини. Клітинний поділ у синьозелених водоростей може бути повним або неповним.

При повному поділі плазмалема та клітинна перегородка повністю відокремлюють дочірні клітини одна від одної. При цьому пори та плазмодесми не утворюються, і кожна

дочірня клітина представляє собою фізіологічно самостійний індивід. Повний поділ властивий одноклітинним *Cyanophyta*.

При неповному поділі поперечна перегородка не повністю розділяє дочірні клітини, і вони лишаються з'єднаними плазмодесмами, що проходять через пори в поперечній клітинній перегородці. Внаслідок такого поділу утворюються багатоклітинні ниткоподібні трихоми. Короткі рухливі фрагменти трихомів, що складаються з 2-50 клітин, називають гормогоніями, нерухомі – гормоцитами. Гормогонії та гормоцити є спеціалізованими репродуктивними структурами багатоклітинних *Cyanophyta*.

Колоніальні одно- та багатоклітинні синьозелені водорості здатні розмножуватись також шляхом фрагментації колоній.

**Система відділу.** Відділ включає лише один клас – *Cyanophyceae*, що за типом поділу клітин, типами трихомів та їх здатністю до справжнього галузнення поділяється на чотири порядки – *Chroococcales*, *Oscillatoriales*, *Nostocales* та *Stigonematales*.

### **Порядок Хроококальні – *Chroococcales***

Включає всі одноклітинні синьозелені водорості. Поділ клітин повний. Хроококальні водорості можуть бути представлені поодинокими клітинами або утворювати різноманітні колонії. Характерними представниками порядку є роди *Microcystis*, *Merismopedia* та *Gloeocapsa*.

**Рід мікроцистіс – *Microcystis* (рис. 5).** Мікроскопічна прісноводна водорість, що складається з великої кількості поодиноких клітин, розташованих у слизових колоніях неправильної форми. Колоніальний слиз м'який, і тоді невиразний, або досить щільний, і в цьому випадку добре помітний у оптичний мікроскоп навіть без спеціального забарвлення. Кожна клітина має сферичну форму (за винятком тих, що перебувають у стані поділу). Розмноження відбувається фрагментацією колоній та поділом клітин навпіл. Площини поділу клітин не фіксовані – клітини можуть ділитися у будь-якому напрямку. Це зумовлює неправильну та різноманітну форму колоній.

Найвідомішим представником роду є *Microcystis aeruginosa* – мікроцистіс синювато-зелений. Під мікроскопом клітини *M. aeruginosa* здаються майже чорними через наявність в них великої кількості газових вакуолей. Колонії у цього виду від кулястих до ниткоподібних та неправильних, можуть бути суцільними або містити отвори, набуваючи в останньому випадку вигляду сітки.

*M. aeruginosa* є небезпечним збудником "цвітіння" води у стоячих та повільно текучих прісних водоймах, особливо у рівнинних водосховищах. В процесі життєдіяльності водорість виділяє токсини з групи гепатотоксинів (зокрема – мікроцистіни), що класифікуються як фактор швидкої смерті. Розвитку "цвітіння" сприяють підвищена температура води, високий вміст біогенних елементів (азоту, фосфору, калію), відсутність перемішування водної товщі.

Рис. 5. *Microcystis*: А – загальний вигляд колонії; Б – вегетативні клітини при великому збільшенні. 1 – перфорації; 2 – колоніальний слиз; 3 – вегетативні клітини; 4 – газові вакуолі

**Рід мерисмопедія – *Merismopedia* (рис. 6: А).** Ця колоніальна водорість має клітини, що діляться почергово у двох площинах, причому площина кожного наступного поділу проходить перпендикулярно до площини попереднього. Клітини утримуються разом колоніальним слизом; як наслідок, колонії мають вигляд прямокутних одношарових платівок, у яких клітини розміщуються правильними взаємно перпендикулярними рядами. Мерисмопедія мешкає у планктоні прісних водойм та приморських солоних озер.

**Рід глеокапса – *Gloeocapsa* (рис. 6: Б).** Клітини глеокапси більш-менш сферичні, діляться у трьох взаємно перпендикулярних площинах, здатні до швидкого багаторазового поділу і утворюють характерні слизові колонії, що складаються з системи вкладених один в одного слизових міхурів. Види роду зустрічаються в біотопах всіх типів (морські та континентальні води, ґрунти), проте найчастіше оселяються на зрошуваних бризками скелях, стінах водоспадів, вологому камінні.

Рис 6. Хроококальні водорості: А – *Merismopedia*; Б – *Gloeocapsa*

### **Порядок Осциляторіальні – Oscillatoriales**

Об'єднує багатоклітинні гомоцитні водорості, що мають нерозгалужені трихоми. Поділ клітин неповний, і відбувається у площині, перпендикулярній до поздовжньої вісі трихоми. Розмноження здійснюється гормогоніями або гормоцитами. Типовим представником є рід *Oscillatoria*.

**Рід осциляторія – *Oscillatoria* (рис. 7).** Водорість мікроскопічна, має прямі або дещо викривлені чи злегка спіралевидні нерозгалужені довгі трихоми однакової ширини. Інколи трихоми знаходяться у слизових піхвах. Завдяки наявності в оболонці розміщених під кутом скоротливих мікрофібрил трихоми здатні до повільного обертального (осциляторного) руху, від якого походить назва роду. Кожний трихом складається з багатьох коротких циліндричних або дисковидних клітин, однакових за формою та функціями. Винятком є лише верхівкові клітини, які за формою можуть бути дещо відмінні – наприклад, мати ковпачковидно-потовщену оболонку – каліптру. Внутрішній вміст клітин гомогенний або зернистий, іноді з газовими вакуолями. Зернисті включення – ціанофіцинові гранули – розташовуються біля поперечних перегородок, і добре помітні в оптичний мікроскоп.

Ріст водорості відбувається завдяки неповному поділу клітин, який проходить у площині, перпендикулярній поздовжній вісі трихоми. Розмноження здійснюється внаслідок розпаду трихомів на малоклітинні фрагменти – гормогонії та гормоцити. Гормогонії, подібно до трихомів, здатні до активного ковзаючого руху. Гормоцити нерухомі.

Види роду широко розповсюджені в стоячих та повільнотекучих прісних континентальних водоймах, морях і ґрунтах. При масовому розвитку ці водорості утворюють синьо-зелені плівки та шкуринки, які вільно плавають або обростають різні субстрати. Деякі морські види здатні викликати токсичні "цвітіння" води.

Рис.7. *Oscillatoria*: загальний вигляд частини трихоми. 1 – вегетативні клітини; 2 – ціанофіцинові зерна; 3 – відмерла клітина (некрида)

Рід артроспіра – *Arthrospira* (рис. 8) нагадує осциляторію, від якої відрізняється трихомами, скрученими у вигляді правильної широкої спіралі. Два види цього роду, які зустрічаються у тропіках та субтропіках, у прісних водоймах з високим вмістом карбонатів (*A. platensis*, *A. maxima*), введені у промислову культуру і вирощуються у багатьох країнах як харчові водорості, джерело біодобавок (зокрема вітамінів та гормону тироксин Т4) та фармакологічна сировина для виготовлення препаратів радіопротекторної дії.

Рис. 8. Трихом *Arthrospira platensis*, яка є об'єктом промислового культивування

### **Порядок Ностокальні – Nostocales**

Об'єднує багатоклітинні гетероцитні водорості з нерозгалуженими трихомами. Як і у *Oscillatoriales*, поділ клітин є неповним і відбувається у площині, перпендикулярній поздовжній вісі трихоми, а розмноження здійснюється гормогоніями або гормоцитами.

Ностокальні водорості поширені у морях, континентальних водоймах, у ґрунтах, і завдяки здатності до фіксації атмосферного азоту в аеробних умовах відіграють надзвичайно

важливу роль у планетарному кругообігу азоту. Деякі види ностокальних є небезпечними збудниками "цвітіння" води.

Примітивніші ностокальні водорості (наприклад, *Gloeotrichia*) мають асиметричні нитки, еволюційно продвинуті – симетричні (*Aphanizomenon*, *Anabaena*, *Nostoc*).

**Рід глеотрихія – *Gloeotrichia* (рис. 9).** Водорість утворює масивні слизові колонії, що складаються з нерозгалужених асиметричних ниток. При основі трихому знаходиться базальна гетероциста, за нею (у зрілих індивідів) – видовжена акінета, далі – вегетативні клітини. Останні біля гетероцисти широкі та короткі, при наближенні до верхівки звужуються та витягуються у довжину, і на самій верхівці закінчуються довгим безбарвним волоском. *Gloeotrichia* мешкає переважно у прісних стоячих водоймах. На початку розвитку колонії прикріплені до підводних субстратів (переважно до стебел та листків вищих водних рослин), згодом відриваються від них і вільно плавають на поверхні води. У деяких країнах Азії місцеві жителі збирають колонії глеотрихії та вживають у їжу.

Рис. 9. *Gloeotrichia*: А – зовнішній вигляд колонії; Б – розташування ниток у колоніальному слизу; В – фрагмент колонії з групою ниток; Г – окрема нитка. 1 – гетероциста; 2 – пробка; 3 – акінета; 4 – слизова піхва; 5 – вегетативні клітини; 6 – волосок

**Рід афанізоменон – *Aphanizomenon* (рис. 10).** Трихоми *Aphanizomenon* з'єднуються у шкуринки, що плавають у товщі води. Кожний трихом дещо звужується до верхівок і закінчується безбарвними витягнутими клітинами. Центральна частина трихому утворена вегетативними клітинами, між якими розташовуються поодинокі інтеркалярні гетероцисти та акінети. Клітини виповнені численними газовими вакуолями. Всі види роду є небезпечними збудниками токсичного "цвітіння" води. Так, у водосховищах Дніпровського каскаду приблизно 20% випадків "цвітіння" зумовлює афанізомен цвітіння води (*A. flos-aquae*). Окремі форми цього виду також спричиняють "цвітіння" води в Азовському морі (починаючи з середини 90-х років ХХ ст. це "цвітіння" спостерігається регулярно).

Рис. 10. *Aphanizomenon flos-aquae*: А – зовнішній вигляд колонії; Б – фрагмент центральної частини колонії з акінетами; В – центральна частина трихому; Г – верхівка трихому з безбарвними видовженими термінальними клітинами. 1 – акінета; 2 – гетероциста

**Рід анабена – *Anabaena* (рис. 11).** Це мікроскопічна багатоклітинна водорість, що має поодинокі прямі або різноманітно зігнуті симетричні нерозгалужені трихоми однакової ширини. Трихоми оточені м'якими, погано помітними слизовими піхвами, складаються з вегетативних клітин та розміщених між ними гетероцист та акінет. Вегетативні клітини темні від газових вакуолей. Гетероцисти товстостінні, безбарвні, з гомогенним вмістом. Кожна гетероциста має пробки, які замикають пори в поперечних перегородках, і в оптичному мікроскопі мають вигляд блискучих зерняток. Поодинокі або розміщені ланцюжками акінети виникають із вегетативних клітин внаслідок потовщення їх оболонок і накопичення запасних поживних речовин. Акінети зберігають хлорофіл, їх вміст звичайно зернистий, що обумовлено у більшості випадків наявністю гранул ціанофіцину.

Поділ клітин у анабени неповний. Розмноження здійснюється гормогоніями або гормоцитами.

Види роду *Anabaena* широко розповсюджені в планктоні прісних і солонуватих, стоячих або повільнотекучих водойм, нерідко розвиваються у ґрунтах та на їх поверхні. Деякі види роду влітку часто викликають токсичне "цвітіння" води. До таких небезпечних збудників належать *A. scheremetievi* – анабена Шереметьєвої, *A. spiroides* – а. спіралевидна та *A. flos-aquae* – а. цвітіння води.

Рис. 11. *Anabaena*: загальний вигляд нитки. 1 – вегетативні клітини з газовими вакуолями; 2 – гетероциста; 3 – пробка; 4 – акінета

**Рід носток – *Nostoc* (рис. 12).** Здебільшого водорості з макроскопічними слизовими колоніями (розміри останніх у окремих видів можуть сягати кількох сантиметрів). Колонії за консистенцією м'які або тверді, за формою – різноманітні. У колоніальному слизу знаходяться викривлені, переплетені та досить часто згорнуті у щільну спіраль симетричні трихоми. Вегетативні клітини біля поперечних перегородок зазвичай дуже перетягнуті, не містять газових вакуолей. Між вегетативними клітинами розміщуються гетероцисти. Акінети за розміром та формою лише злегка відрізняються від вегетативних клітин, і часто з'єднані в ланцюжки. Водорості розмножуються гормогоніями, акінетами, брунькуванням та фрагментацією колоній.

Представники роду досить широко розповсюджені в прісних водоймах і на ґрунті. Серед них відомі азотфіксуючі та їстівні види. Найзвичайнішими видами роду є *N. linckia* – носток Лінка, *N. pruniforme* – н. сливовидний та *N. commune* – н. звичайний.

Рис. 12. *Nostoc*: А – зріз через колонію; Б – загальний вигляд колонії на субстраті. 1 – нитки; 2 – перидерм; 3 – колоніальний слиз; 4 – гетероциста; 5 – вегетативні клітини

### **Порядок Стигонематальні – Stigonematales**

Об'єднує гетероцитні водорості з розгалуженими трихомами. Представники порядку, що морфологічно не відрізняються від сучасних, відомі з кембрію (570-500 млн. років). Клітини стигонематальних здатні до поділу у кількох площинах, внаслідок чого трихоми утворюють справжні гілки, а іноді – навіть паренхіматозні структури, що нагадують справжні тканини. Мешкають стигонематальні переважно у тропічних та субтропічних регіонах. На території України з цього порядку досить часто зустрічається лише рід *Stigonema* (рис. 13).

Рис. 13. *Stigonema intermedia*: зовнішній вигляд зрілої розгалуженої нитки

## Водорості – дискокрисмати

Представники царства дискокрисмат (*Discicristates*) мають еукаріотичну будову і характеризуються наявністю різноманітних крист, серед яких обов'язково представлені кристи дископодібної форми. Поділ ядра представлений закритим ортомітозом. Водорості в межах цього царства представлені одним відділом – *Euglenophyta*.

### Відділ Евгленофітові водорості – *Euglenophyta*

До евгленофітових водоростей належать еукаріотичні первинно гетеротрофні, фотоавтотрофні та вторинно гетеротрофні дискокрисмати, що мають клітинний покрив, представлений пелікулою. Фотоавтотрофні представники мають вторинно симбіотичні пластиди хлорофітного типу.

Відділ нараховує біля 1000 видів мікроскопічних водоростей, поширених переважно у прісних континентальних водоймах. Окремі представники ведуть паразитичний спосіб життя. За винятком роду *Colacium*, всі евгленофітові є монадними одноклітинними організмами. За палеоальгологічними даними, найдавніші викопні рештки *Euglenophyta* датуються віком біля 65 млн. років (кайнозой, третинний період).

**Біохімічні особливості.** Гетеротрофні евгленофітові водорості безбарвні. Для забарвлених представників характерна наявність хлорофілів а та b,  $\beta$ - та  $\gamma$ -каротинів. Основні ксантофіли – неоксантин та діадіноксантин. Оскільки хлорофіли не маскуються ксантофілами, хлоропласти фотоавтотрофних евгленофітів забарвлені у зелений колір.

Основний продукт асиміляції – парамілон. Він накопичується завжди поза межами хлоропласту у вигляді дрібних гранул або великих, добре помітних парамілій. Парамілон може відкладатись також на виступаючих за межі хлоропласту поверхнях піреноїдів. Додатковим асимілятом у *Euglenophyta* є олія.

**Цитологічні особливості.** Клітини евгленофітових водоростей поодинокі, на передньому кінці мають глотку, що складається з каналу та резервуару. Біля стінок резервуару розташовуються кілька пульсуючих вакуолей, що поступово заповнюються водою та зливаються в одну велику вакуоль, яка виплескує свій вміст у резервуар. З dna глотки підіймаються два джгутики.

У частини гетеротрофних евгленофітових водоростей у цитоплазмі в районі глотки є органели для захоплення їжі – паличкоподібна органела або сифон. У цьому випадку часточки їжі, що потрапляють у глотку, захоплюються і перетравлюються у травних вакуолях. Неперетравлені рештки виштовхуються назовні на задньому кінці клітини.

Клітинні покриви представлені пелікулою. Вона утворена плазмалеомою, під якою розташовуються поздовжні або спіральні вигнуті білкові стрічки. У зоні стикання сусідніх стрічок утворюються виступи, які надають поверхні клітин характерну поздовжню або спіральну посмугованість. Пелікула звичайно еластична, тому клітини здатні в процесі руху змінювати свою форму, наприклад, витягуватись або стискатись. Клітини, які не зберігають у процесі руху постійну форму, називають метаболічними. У видів з неметаболічними клітинами пелікула має жорстку конструкцію.

У деяких евгленофітових водоростей монадні клітини розміщуються всередині будиночків, які утворені слизивими тяжами, просякнутими солями марганцю та заліза.

Ядро досить велике і добре помітне без спеціальних забарвлень. Хромосоми завжди знаходяться у конденсованому стані. В центрі ядра розташовується велике ядрце, здатне до самостійного поділу – ендосома. Ядерна оболонка при поділі ядра лишається інтактною, справжнє веретено не утворюється, центріолі відсутні, а їх функції виконують базальні тіла джгутиків та ендосома.



Пластиди еугленофітових водоростей вкриті тримембранною оболонкою і представляють вторинно симбіотичні хлоропласти. Тилакоїди групуються переважно по три. Інколи в хлоропластах спостерігаються голі напівзанурені піреноїди.

Мітохондрії. Звичайно клітина еугленофітових водоростей має одну, досить велику розгалужену мітохондрію – т.зв. мітохондріон. Будова мітохондріону еугленофітів унікальна серед водоростей, оскільки внутрішня мембрана утворює кристи специфічної дископодібної форми.

Джгутиковий апарат. Клітини мають переважно два джгутики нерівної довжини, що підіймаються зі дна глотки, при цьому один із джгутиків дуже короткий і не виходить за межі глотки; верхній кінець такого джгутика з'єднується з аксонемою довшого джгутика. Такі джгутики називають роздвоєними при основі. Інколи джгутики за довжиною майже однакові. У деяких еугленофітових один із джгутиків редукований, і від нього залишається тільки базальне тіло.

Аксонема джгутиків вкриті мастигонемами двох типів: короткими, розташованими по спіралі, та довгими, розміщеними гребінчасто. При основі одного з джгутиків (рідше – обох) знаходиться потовщення – парафлагелярне тіло, що виконує фоторецепторні функції. Біля парафлагелярного тіла у багатьох *Euglenophyta* розміщується стигма. Вона виконує функцію ширми, яка регулює кількість світла, що потрапляє на фоторецептор – парафлагелярне тіло.

У деяких видів джгутики відсутні, хоча зберігаються їх базальні тіла. Такі клітини рухаються червеподібно, за рахунок метаболічних вигинів клітини.

**Розмноження та життєві цикли.** Розмноження еугленофітових водоростей відбувається шляхом поділу клітини навпіл у рухливому або нерухомому стані. У трьох видів (*Scytomonas subtilis*, *Phacus pyrum*, *Euglena sp.*) описаний хологамний та автогамний статевий процес із зиготичною редукцією. Проте, в цілому статеве розмноження для *Euglenophyta* не характерне.

Життєві цикли еугленофітових водоростей досить прості, здебільшого вони представлені цикломорфозом. Найчастіше цикломорфоз еугленофітів полягає у зміні монадного та пальмелевидного станів. Пальмелевидний стан спостерігається звичайно у несприятливих умовах.

**Особливості живлення.** Живлення різних представників *Euglenophyta* може відбуватись за рахунок фотосинтезу та осмотрофного або голозойного споживання органічних речовин. Фотоавтотрофні види здатні рости на мінеральних поживних середовищах, проте найкращий ріст спостерігається при додаванні у середовище органічних сполук. У темряві на органічних середовищах клітини деяких видів можуть втрачати хлорофіл, накопичувати феофітин, зберігаючи при цьому здатність до росту та розмноження. В знебарвлених клітинах замість хлоропластів спостерігаються лейкопласти. При перенесенні таких культур на світло клітини відновлюють хлорофіл, і лейкопласти перетворюються на хлоропласти. Знебарвлені культури можна отримати і в умовах освітлення – дією антибіотиків, екстремальних температур, ультрафіолетовим опромінюванням.

Паразитичні безбарвні водорості з порядку *Euglenamorphales* при перенесенні на штучні мінеральні середовища на світлі синтезують хлорофіл і переходять на фотоавтотрофне живлення.

Вільноіснуючі безбарвні *Euglenophyta* є облигатними гетеротрофами. Серед цієї групи частина видів живиться лише осмотрофно, за морфологією нагадує знебарвлених фотоавтотрофних представників. Друга частина видів живиться осмотрофно та голозойно, не має морфологічних "двійників" серед забарвлених форм, у багатьох є паличкоподібна органела або сифон.

**Система відділу.** Відділ включає один клас – Euglenophyceae, та три порядки – Euglenales, Peranematales, Euglenamorphales. В основу поділу на порядки покладено тип живлення та ступінь спорідненості безбарвних форм із забарвленими.

### **Порядок Перанематальні – Peranematales**

Включає лише безбарвні види, які живляться осмотрофно та голозойно і позбавлені забарвлених аналогів; багато представників мають пристосування для активного захоплення їжі – паличкоподібну органелу або сифон. До порядку входять види як з одним нероздвоєним при основі джгутиком, так і з двома гетеродинамічними джгутиками. Типовий представник порядку – рід *Peranema*.

**Рід перанема – *Peranema* (рис. 14).** Водорість безбарвна, живиться осмотрофно та голозойно, має дуже метаболічні клітини злегка дорзовентральної будови. На передньому кінці клітини розташовується глотка, канал якої відкривається субапикально, на черевному боці. З дна глотки піднімаються два джгутики, кожний з яких розташовується у власній короткій борозенці. Один джгутик направлений вперед і є рушійним, другий загинається у напрямку заднього кінця клітини і виконує функції керма. До глотки прилягає паличкоподібна органела, яка обумовлює здатність водорості до голозойного живлення і утворення травних вакуолей.

Перанему можна знайти у водоймах, забруднених органічною речовиною – наприклад, у відстійниках очисних споруд, в полісапробній зоні озер, а також в прибережному мулі річок та ставків.

Рис. 14. *Peranema*: 1 – глотка; 2 – паличкоподібна органела; 3 – джгутики; 4 – ядро з ендосоною; 5 – включення парамілону

### **Порядок Евгленальні – Euglenales**

Об'єднує всіх забарвлених представників та безбарвні види, які вторинно втратили хлоропласти. Останні живляться осмотрофно і за морфологією нагадують забарвлені форми. Основними родами є *Euglena*, *Trachelomonas*, *Phacus*.

**Рід евглена – *Euglena* (рис. 15).** Об'єднує вільноіснуючі прісноводні водорості з монадним типом структури. Клітини евглени витягнуті у довжину, в різному ступені метаболічні, мають найрізноманітнішу форму: веретеновидну, циліндричну, еліпсоїдну, стрічковидну та ін. На передньому кінці клітини знаходиться глотковий канал, який переходить у великий резервуар. На черевному боці резервуару розташовується кілька скоротливих вакуолей. У місці переходу резервуара у глотковий канал, на спинному боці, знаходиться жовто-гаряче вічко. З дна глотки підіймаються два джгутики, з яких довгий виходить назовні, короткий у каналі зростається з довгим і не виходить за межі клітини.

На пелікулі у багатьох видів добре помітна спіральна посмугованість, зрідка – поздовжні штрихи або ряди виступаючих горбків. Під пелікулою інколи можна розрізнити слизисті тільця, які у вигляді пухирців або вузьких веретенець розташовуються рядами або розсіяно.

Хлоропласти різноманітної форми та розміру, від декількох великих платівок до багаточисленних дрібних дисків, зазвичай мають піреноїди з двох шкаралупок. Зустрічаються також види з голими та внутрішніми піреноїдами. Парамілон в клітинах відкладається у вигляді або численних дрібних зерняток, або небагатьох великих кільцевидних парамілій. Ядро велике, помітне без спеціального забарвлення, з великою ендосоною посередині.

Розмноження відбувається поздовжнім поділом у рухливому стані, джгутик при цьому скидається. При несприятливих умовах клітини округлюються, втрачають джгутик, і,

виділяючи слиз, переходять у пальмелеподібний стан. В цьому стані водорість може продовжувати розмножуватись поділом надвоє. Життєвий цикл – цикломорфоз.

Рід об'єднує понад 150 видів водоростей, які існують переважно у невеликих прісних (часто гумінізованих) водоймах, зрідка – на вологому ґрунті або у спріснених ділянках морів. Деякі види евглен за сприятливих умов можуть викликати нетоксичні зелені або червоні "цвітіння" води.

На території України найбільш поширеними видами цього роду є *E. viridis* – евглена зелена, *E. acus* – е. гольчата та *E. spirogyra* – е. спірогірна.

Рис. 15. *Euglena*: загальний вигляд клітини. 1 – глотка; 2 – вічко; 3 – хлоропласти з піреноїдами; 4 – ядро з ендосоною; 5 – джгутик

**Рід трахеломонас – *Trachelomonas* (рис. 16).** Включає вільноплаваючі одноклітинні організми з метаболічними клітинами, які знаходяться в міцних будиночках, які утворені слизовими тяжами, просякнутими мінеральними солями. На верхівці будиночки мають отвір, через який назовні виходить один джгутик. Будиночки частини видів навколо джгутикового отвору утворюють виріст – комірець. Стінки будиночків звичайно бурого кольору, гладкі або орнаментовані порами, ямками, малими або великими виростами – сосочками, гранулами, шипами, зморшками. Задній кінець будиночка заокруглений або звужений, іноді з довгим та вузьким порожнистим відростком. Деякі види утворюють навколо будиночка додаткову слизову обгортку.

У цитоплазмі клітини розташовуються від двох до багатьох хлоропластів з піреноїдами або без них, червоне вічко, дрібні або великі парамілонові зерна. Деякі види вторинно втратили хлорофіл і є безбарвними гетеротрофами, але зберігають лейкопласт.

Розмноження водоростей відбувається поздовжнім поділом монади всередині будиночка. Далі одна з дочірніх клітин виходить назовні крізь джгутиковий отвір і будує собі новий будиночок. Друга клітина отримує у спадок материнський будиночок. У молодих індивідуумів будиночки безбарвні.

Рід належить до найбільш розповсюджених на території України. Його представники зустрічаються переважно у невеликих водоймах із стоячою водою або слабкою течією, ефемерних водоймах, болотах, озерах, ставках та ін. Часто трахеломонас масово розмножується, і тоді вода набуває бурого кольору з різними відтінками.

Найчастіше зустрічаються *T. volvocina* – трахеломонас вольвоксовий, *T. intermedia* – т. проміжний, *T. hispida* – т. дрібнощетинистий та *T. armata* – т. озброєний.

Рис. 16. *Trachelomonas*: загальний вигляд клітини. 1 – джгутик; 2 – комірець; 3 – будиночок; 4 – шипи; 5 – ядро; 6 – ендосома; 7 – монада; 8 – хлоропласти; 9 – зерна парамілону

**Рід факус – *Phacus* (рис. 17)** має забарвлені та сильно стиснуті з боків клітини, які зазвичай на задньому кінці закінчуються безбарвним прямим або зігнутим відростком. Клітини мають щільну пелікулу з косими або поздовжніми смугами, переважно численні дисковидні пристінні хлоропласти без піреноїдів, одну-дві великі парамілії і багато маленьких парамілонових зерняток, розсіяних по цитоплазмі. Водорості мешкають переважно в невеликих водоймах, забруднених органічними речовинами.

Рис. 17. *Phacus*: 1 – глотка; 2 – хлоропласти; 3 – хвостовий відросток; 4 – парамілія

### **Порядок Евгленоморфальні – *Euglenamorphales***

Порядок включає види, що паразитують на тваринах і мешкають в кишечниках олігохет, нематод, копепод, амфібій, на зябрах риб. В тілі тварини-господаря ці водорості безбарвні і позбавлені джгутиків. При вилученні з тіла тварини-господаря та перенесенні на світло, клітини евгленоморфальних водоростей відрощують джгутики, синтезують хлорофіл

та набувають зеленого забарвлення. Типовим представником цього порядку є рід евгленаморфа – *Euglenomorpha*.

## Водорості – тубулокристати

Представники царства тубулокристат (Tubulocristates) характеризуються наявністю трубчастих, перешнурованих при основі мітохондріальних крист. Всі фотоавтотрофні представники мають пластиди виключно вторинно симбіотичного типу. В межах цього царства водорості розподілені між трьома підцарствами – Амебо-флагелятами, Страменопілами та Альвеолятами.

### *Амебо-флагеляти*

Підцарство амебо-флагеляти (Amoeboflagellatae) об'єднує організми, у яких клітини голі, і в життєвому циклі представлені лише амебоїдні або монадні стадії (причому амебоїдна стадія, як правило, переважає). Джгутикові стадії позбавлені тричленних мастигонем – ретронем. У цьому підцарстві до водоростей належить відділ Chlorarachniophyta.

### Відділ Хлорарахніофітові водорості – Chlorarachniophyta

Евкаріотичні фотоавтотрофні тубулокристати, у яких клітини голі, а вегетативне тіло представлене амебоїдами, здатними об'єднуватися у плазмодії. Пластиди вторинно симбіотичні, хлорофітного типу, з нуклеоморфом. Відділ включає чотири роди з шістьма видами.

**Біохімічні особливості.** Хлоропласти хлорарахніофітових забарвлені у зелений колір і містять хлорофіли а та b, які не маскуються додатковими пігментами. Продукт асиміляції – парамілон.

**Цитологічні особливості.** Клітини хлорарахніофітових амебоїдні, утворюють велику кількість тонких розгалужених ризоподій, за допомогою яких клітини з'єднуються у сітчасті колонії, які інколи називають плазмодієм. Кількість клітин у колонії коливається в ід кількох до 150. Кожна клітина колонії здатна до активного руху за допомогою псевдоподій.

Покриви представлені лише плазмалеєю. Під плазмалеєю знаходяться дифузно розміщені трихоцисти.

Клітини хлорарахніофітових одноядерні. Ядро має евкаріотну будову, хромосомну організацію, ядерна ДНК зв'язана з гістонами.

У клітині міститься кілька пристінних дископодібних хлоропластів, вкритих чотиримембранною оболонкою. Дві внутрішні мембрани є власними мембранами хлоропласту, дві зовнішні мембрани утворюють хлоропластний ендоплазматичний ретикулум. Між власними хлоропластними мембранами та мембранами хлоропластного ендоплазматичного ретикулуму є перипластидний простір, у якому знаходиться унікальна ДНК-вмісна структура – нуклеоморф, відмежований від перипластидного простору власною двомембранною оболонкою.

Тилакоїди в хлоропласті зібрані переважно по два або по три. В стромі хлоропласту також міститься великий, виступаючий за межі хлоропласту піреноїд. Навколо піреноїду, але завжди за межами пластиди, накопичується парамілон.

Мітохондріальний апарат представлений розгалуженим мітохондріоном з трубчастими кристами.

Джгутикові стадії у хлорарахніофітів представлені зооспорами з одним субапикальним, спіралью закрученим навколо клітини джгутиком, спрямованим назад. Аксонема джгутика несе прості, дуже тонкі пірчасто розміщені мастигонями. Стигма завжди відсутня.

**Розмноження та життєвий цикл.** Розмноження відбувається поділом клітин надвое або за допомогою зооспор. За несприятливих умов амебоїдні клітини можуть набувати сферичної форми, вкриватися оболонкою і переходити у кокоїдний стан.

У *Chlorarachniophyta* спостерігалось статеве розмноження, проте його особливості, місце проходження мейозу та зміна ядерних фаз лишаються нез'ясованими.

**Система відділу.** Всі відомі хлорарахніофітові належать до класу *Chlorarachniophyceae*, порядку *Chlorarachniales*. Типовим представником є рід хлорарахніон – *Chlorarachnion* (рис. 18), що мешкає у морському мулі.

Рис. 18. *Chlorarachnion*: А – колонія; Б – окрема амебоїдна клітина; В – зооспора; Г – кокоїдна стадія

### **Страменопіли. Група відділів хромофітових водоростей**

Підцарство страменопілів (*Stramenopiles*) включає організми з різноманітними типами покривів (оболонками, панцирами, плазмалеомою з додатковими захисними структурами). Головна ознака – наявність у клітини (переважно – на поверхні джгутиків) особливих тричленних мастигонем – ретронем, утворення яких починається або між мембранами ядерної оболонки, або між мембранами хлоропластної ендоплазматичної сітки.

Водорості в межах цього підцарству утворюють компактну монофілітичну групу відділів, відомих під загальною назвою хромофітових водоростей. Ця група включає сім відділів – *Raphidophyta*, *Chrysophyta*, *Eustigmatophyta*, *Xanthophyta*, *Phaeophyta*, *Bacillariophyta* та *Dictyochophyta*.

Об'єднує всіх фотоавтотрофних страменопілів. Група монофілітична за всіма геномами – ядерним, мітохондріальним, пластидним. Для всіх відділів спільною ознакою є наявність вторинно симбіотичних пластид родофітного типу. Представники всіх відділів хромофітових водоростей мають хлорофіли а та с, чотиримембранні хлоропласти, в яких дві зовнішні мембрани утворюють хлоропластну ендоплазматичну сітку, ретронемі утворюються як між мембранами ядерної оболонки, так і між мембранами хлоропластної ендоплазматичної сітки. Відміни між відділами пов'язані, в першу чергу, з будовою клітинних покривів, наявністю фукоксантину, продуктами асиміляції, будовою фоторецепторного апарату, особливостями організації цитоскелету, а також з типами морфологічної структури тіла.

#### **Відділ Рафідофітові водорості – *Raphidophyta***

Евкаріотичні фотоавтотрофні тубулокрисмати, у яких клітини голі (проте не амебоїдні). Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу. Джгутикові стадії мають ретронемі. Продукт асиміляції – олія. Характерні особливості – наявність глотки та супрануклеарного апарату, представленого особливою видозміною комплексу Гольджі, а також відсутність стигми та структурного зв'язку між ядерною оболонкою та хлоропластною ендоплазматичною сіткою.

У цьому відділі сьогодні відомо близько 50 видів з 10 родів, усі представники є виключно одноклітинними монадними водоростями, що мешкають у прісних континентальних водоймах та у морях.

Рафідофітові належать до небезпечних водоростей, оскільки у них виявлено три нейротоксини, гемолітичні та гемаглютинуючі токсини. Навіть при малій кількості клітин (3-

10 тис.кл./мл) рафідофітові порушують координацію руху у риб, спричинюють їх аномальну поведінку, і протягом 50-80 хвилин призводять до їх загибелі.

**Біохімічні особливості.** Рафідофітовим притаманні хлорофіли а та с,  $\beta$ -каротин, ксантофіли лютеїнового ряду – віолаксантин, лютеїн. Крім того, у прісноводних рафідофітових присутні діадиноксантин, диноксантин, гетероксантин, вошеріоксантин, а у морських форм – фукоксантин. Через це хлоропласти у прісноводних видів забарвлені звичайно у зелений або жовто-зелений колір, а у морських – у жовтий або жовто-коричневий.

Продуктом асиміляції є олія, що накопичується в цитоплазмі. В окремих випадках дрібні поодинокі краплини олії виявляються також у стромі хлоропласта.

**Цитологічні особливості.** Клітини рафідофітових досить великі (30-100 мкм), звичайно дорзовентральної будови, з трикутною глоткою, двома гетероконтними та гетероморфними джгутиками, вузькою поздовжньою борозенкою, що розташовується на вентральному боці клітини.

Клітинні покриви представлені плазмалеєю, під якою можуть знаходитись слизові тільця або/та трихоцисти.

Ядро одне, велике, з одним або кількома ядерцями. Над ядерною оболонкою у вигляді широкого ковпачка розташовується т.зв. супрануклеарний апарат – система з кількох комплексів Гольджі, які щільно притиснуті до ядерної оболонки. Мітоз закритий, веретено є внутрішньоядерним. Функції центріолей виконують базальні тіла джгутиків.

Хлоропласти дрібні, численні, розташовані на периферії клітини. Кожний хлоропласт вкритий чотиримембранною оболонкою. Між двома зовнішніми та двома внутрішніми мембранами хлоропласта є перипластидний простір з перипластидним ретикулюмом. Тилакоїди групуються по три у кілька ламел. Хлоропластна ДНК – генофор – замкнена у кільце і знаходиться поблизу хлоропластної оболонки.

Мітохондрії розгалужені, утворюють мітохондріон. Мітохондріальні профілі на зрізах мають трубчасті кристи.

На передньому кінці клітини або трохи збоку розташовуються два джгутики нерівної довжини. Довший джгутик пірчастий, локомоторний, на кінці спірально закручений, вкритий ретронемами. Короткий джгутик гладенький, звичайно виконує функцію керма і лежить у поздовжній черевній борозенці. Парабазальні потовщення на джгутиках та вічко у рафідофітових не виявлені. Перехідна зона джгутика не має спіралеподібної структури.

Вакуолярний апарат представлений однією великою та кількома дрібними скоротливими вакуолями, що виштовхують свій вміст у глотку.

**Типи морфологічних структур тіла.** Всі рафідофітові водорості мають монадний тип структури тіла. Клітини злегка метаболічні, переважно дорзовентральні або стиснуті з боків, з поздовжньою борозенкою, від якої у безбарвних форм можуть відходити ризоподії.

**Розмноження та життєві цикли.** Розмноження відбувається поділом клітини у поздовжньому напрямку у рухливому стані. Зооспори та статеве розмноження у *Raphidophyta* не відомі. Життєвий цикл простий, представлений цикломорфозом.

**Особливості живлення.** Переважна більшість рафідофітових – фотоавтотрофи. Проте деякі представники відділу позбавлені хлоропластів і є облігатними гетеротрофами. Живлення гетеротрофних видів відбувається осмотрофним шляхом. Зустрічаються також види, здатні до голозойного живлення. Вони захоплюють їжу (бактерії, частки детриту, інші водорості) ризоподіями; травлення відбувається у травних вакуолях.

**Система відділу.** Всі Raphidophyta належать до одного класу – Raphidophyceae. Прісноводні рафідофітові складають порядок Raphidiales (=Vacuolariales), морські – Chattonellales. Представники Chattonellales у флорі України поки що не виявлені.

### **Порядок Рафідіальні – Raphidiales**

Найпоширенішими родами порядку є *Goniostomum* та *Vacuolaria*.

**Рід гоніостомум – *Goniostomum* (рис. 19)** є одним з найбільш характерних родів рафідофітових водоростей. Клітини гоніостомуму мають досить великі розміри – до 100 мкм, і тому є зручними об'єктами для мікроскопічних досліджень.

Водорість монадна, представлена поодинокими клітинами. Клітини сплюснені, дещо метаболічні, мають обернено-яйцеподібну форму, вкриті лише плазмалею, під якою розташовуються паличкоподібні еджективні органели – трихоцисти. На передньому кінці клітини знаходиться велика трикутна глотка, що відкривається назовні вивідним каналом. Біля каналу починається довга поздовжня борозенка. З невеличкої заглибини на початку борозенки виходять два джгутики нерівної довжини. Довший джгутик направлений вперед і є локомоторним, коротший розташовується у борозенці і виконує функцію керма. Електронно-мікроскопічні дослідження показали, що довгий джгутик несе на поверхні пірчасто-розташовані тричленні волоски – ретроніми, тобто має типову страменонопільну будову. Вакуолярний апарат складається з численних дрібних пульсуючих вакуолей, що наповнюють водою одну велику вакуолю. Остання при скороченні виплескує свій вміст у глотку.

Під плазмалею розташовується велика кількість дрібних пристінних хлоропластів, забарвлених у жовто-зелений колір. Під хлоропластами, ближче до переднього кінця клітини, добре помітно велике ядро з ядрцем. Між ядром та дном глотки можна спостерігати невеличку лінзоподібну структуру – супрануклеарний апарат. Електронно-мікроскопічні дослідження показали, що супрануклеарний апарат – це два великих комплекси Гольджі, майже притиснуті до поверхні ядерної оболонки.

Розмножується гоніостомум поділом клітин навпіл у рухливому стані. Цитокінезу передують мітотичний поділ ядра, який відбувається у напрямку, перпендикулярному до поздовжньої вісі клітини. Цікаво, що центріолі у *Goniostomum*, як і у інших рафідофітових водоростей, відсутні, а центрами організації веретена поділу є базальні тіла джгутиків. Мітоз закритий і тому на живому матеріалі можна спостерігати всі стадії каріокінезу у динаміці.

По закінченні поділу ядра на передньому кінці клітини утворюється борозна, яка швидко розділяє материнську клітину на дві дочірні. Статевий процес, цисти та пальмели у *Goniostomum* не виявлені. Таким чином, життєвий цикл представлений найпростішим варіантом цикломорфозу.

На прикладі гоніостомуму цікаво спостерігати рух клітини та роботу еджективних структур – трихоцист. За допомогою переднього джгутика клітина рухається повільно, злегка обертаючись навколо поздовжньої вісі. Але при контакті з будь-якою перепоною відстрілює у її напрямку з кількох трихоцист пружні слизові нитки. Це викликає реактивне стрибкоподібне переміщення гоніостомуму у напрямку від перепони.

Види роду *Goniostomum* є типовими мешканцями сфагнових боліт.

Рис. 19. *Goniostomum*: 1 – глотка; 2 – вакуоля; 3 – супрануклеарний апарат; 4 – ядро; 5 – хлоропласти; 6 – трихоцисти

**Рід вакуолярія – *Vacuolaria*** – досить схожий з гоніостомумом. Проте, у вакуолярії замість трихоцист під плазмалею знаходяться дрібні сферичні слизові тільця, які при подразненні виділяють слиз. Вакуолярія здатна переходити у пальмелевидний стан, а при дуже несприятливих умовах утворювати цисти, що вкриті товстою шаруватою слизовою



оболонкою. Таким чином, цикломорфоз у вакуолярії є складнішим, ніж у гоніостомума, і включає три стани – вегетативний монадний, пальмелевидний та цисти.

### Відділ Золотисті водорості – Chrysophyta

Евкаріотичні фотоавтотрофні та вторинно гетеротрофні тубулокрисмати, у яких клітини голі (з кремнеземовими лусочками або без них) або вкриті пектиновою оболонкою. Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу. Джгутикові стадії мають ретронемі. Продукт асиміляції – хризоламінарин. Характерна особливість – наявність у життєвому циклі стадії ендогенних кремнеземових цист.

Chrysophyta вважається відносно молодим відділом хромофітових водоростей. Найдавніші викопні рештки датуються віком біля 240 млн. років (тріасовий період мезозою). Сучасну флору Chrysophyta представляють біля 1000 видів, які виникли у палеогені та неогені. Золотисті водорості мешкають переважно у прісних водоймах, і є в основному монадними організмами.

**Біохімічні особливості.** Для Chrysophyta характерні хлорофіли а та с,  $\beta$ -каротин, дві групи ксантофілів: по-перше, ксантофіли діатоксантинового ряду (фукоксантин, діатоксантин, діадиноксантин, диноксантин), по-друге, лютеїнового ряду (лютеїн, неоксантин, зеаксантин, антераксантин, віолаксантин). Зелені хлорофіли та жовті ксантофіли (особливо – фукоксантин) надають хлоропластам Chrysophyta яскраво-золотистого відтінку.

Основним продуктом асиміляції є хризоламінарин, додатковими – олія та волютин. Хризоламінарин накопичується у спеціальних одномембранних вакуолях, що розташовуються на задньому кінці клітини.

**Цитологічні особливості.** Клітини у Chrysophyta або голі (у монадних та амебоїдних представників), або вкриті целюлозною чи целюлозно-пектиновою оболонкою (у гемімонадних, кокоїдних та нитчастих форм). Голі клітини можуть бути одягнені лише плазмалеомою або мати на поверхні кремнеземові лусочки. Деякі голі клітини знаходяться всередині будиночка з органічних речовин. Зрідка під плазмалеомою знаходяться еджективні структури – дискоболоцисти. У багатьох колоніальних водоростей під плазмалеомою є дрібні сферичні слизіві тільця. При подразненні клітини вони "вистрілюють" назовні, утворюючи навколо клітини слизову капсулу.

Ядро евкаріотичне, вкрите двомембранною оболонкою, зовнішня мембрана якої безпосередньо переходить у зовнішню мембрану хлоропластної ендоплазматичної сітки. Мітоз відкритий. Справжні центріолі відсутні. Центрами організації веретена поділу є поперечно-смугасті джгутикові корені – ризоласти.

Пластиди у Chrysophyta звичайно поодинокі, розташовуються на периферії клітини, вкриті чотирма мембранами. Дві внутрішні утворені мембранами власне хлоропласту, а дві зовнішні є мембранами хлоропластної ендоплазматичної сітки. Між другою та третьою мембранами є перипластидний простір. Зовнішня мембрана хлоропластної ендоплазматичної сітки відіграє суттєву роль у процесах формування ретронем та поверхневих кремнеземових лусочок. Тилакоїди у стромі хлоропласту зібрані по три, на периферії хлоропласту розташовується оперезуюча тритилакоїдна ламела. Інколи у стромі хлоропласту містяться також голі піреноїди та стигма.

Мітохондріальний апарат представлений розгалуженим мітохондріоном з трубчастими кристами.

Монадні клітини мають два джгутики нерівної довжини. Довгий джгутик локомоторний, вкритий численними ретронемами, короткий – гладкий або вкритий простими мастигонемами. У багатьох Chrysophyta короткий джгутик редукований і від нього лишається тільки базальне тіло. Перехідна зона кожного джгутика містить спіралеподібну структуру. При основі базального тіла короткого джгутика знаходиться потовщення –

парабазальне тіло, яке виконує функцію фоторецептора і положення якого скоординовано з положенням стигми.

Джгутикові корені золотистих водоростей складаються з одного поперечно-смугастого кореня – ризопласту, та чотирьох мікротубулярних коренів. Ризопласт зв'язує базальні тіла з ядром і побудований зі скоротливого білку центрину. Біля основи джгутиків також розташовується одна-дві скоротливі вакуолі.

**Типи морфологічних структур тіла.** Серед Chrysophyta переважають одноклітинні водорості з монадною та амебоїдною будовою, рідше зустрічаються гемімонадні, кокоїдні та нитчасті представники. Одноклітинні водорості нерідко утворюють колонії та ценобії, багатоклітинні мають вигляд розгалужених або нерозгалужених ниток чи паренхіматозних платівок.

**Розмноження та життєві цикли.** Розмножуються Chrysophyta переважно нестатевим та зрідка – статевим шляхами. Нестатеве розмноження відбувається поділом клітини надвоє у рухливому стані та зооспорами. Крім того, багатоядерні амебоїдні форми (т.зв. плазмодіальні водорості) можуть розпадатися на багато одноподібних амебоїдів, кожний з яких в процесі росту та за рахунок мітозів утворює новий плазмодій. Багатоклітинні представники здатні до фрагментації та нестатевого розмноження за допомогою зооспор. Деякі гемімонадні, кокоїдні та нитчасті Chrysophyta розмножуються також за допомогою апланоспор.

Статевий процес зустрічається зрідка і представлений переважно хологамією, причому клітини під час копуляції з'єднуються задніми кінцями. Спостерігалися також автогамний, ізо- та гетерогамний статеві процеси. Еугамні золотисті водорості мають гаплофазний життєвий цикл з зиготичною редукцією та з особливою стадією двоядерних зиготичних цист.

Характерною особливістю хризофітових є здатність клітин при несприятливих умовах утворювати спочиваючі ендогенні кремнеземові цисти – статоспори. Вони мають сферичну або еліпсоїдну форму, їх поверхня може бути інкрустована щетинками, шипиками, ребрами. На верхівці цисти знаходиться великий отвір, закритий полісахаридною пробкою; вона звичайно не має кремнезему або містить його лише у слідових кількостях. При проростанні цисти пробка руйнується, протопласт через отвір виходить назовні і розвивається у нову вегетативну клітину.

**Система відділу.** За наявністю на поверхні клітин кремнеземових лусочок відділ поділяють на два класи – Chrysophyceae та Synurophyceae.

### **Клас Хризофіцієві – Chrysophyceae**

Об'єднує одноклітинні та багатоклітинні водорості з усіма характерними для відділу типами морфологічних структур – монадним (включаючи амебоїдний та плазмодіальний), гемімонадним, кокоїдним та нитчастим. Ознакою класу є відсутність здатності утворювати кремнеземові лусочки на поверхні плазмалеми. Клас об'єднує переважно прісноводні водорості. У відповідності з морфологічною будовою хризофіцієві поділяються на чотири порядки, серед яких провідним є порядок Ochromonadales.

### **Порядок Охромонадальні – Ochromonadales**

До порядку входять одноклітинні, колоніальні та ценобіальні види, які мають типову монадну будову. Поширені вони переважно в планктоні чистих прісних водойм. Провідними родами порядку є *Ochromonas*, *Chromulina*, *Dinobryon*.

**Рід охромонас – *Ochromonas* (рис. 20: А).** Характеризується наявністю голих, злегка метаболічних поодиноких монадних клітин з двома нерівними джгутиками та одним жовтим

хлоропластом. *Ochromonas* найчастіше зустрічається взимку, у планктоні водойм, у сфагнових болотах. Охромонас вважають найбільш примітивною золотистою водорістю. Цікаво, що деякі види роду здатні утворювати короткі псевдоподії, і, таким чином, живитися не тільки фотоавтотрофно, але й голозойно.

**Рід хромуліна – *Chromulina* (рис. 20: Б, В).** Водорість одноклітинна. Клітини вкриті плазмалею, округлі або веретеновидні, здатні змінювати форму і інколи утворювати псевдоподії. В оптичному мікроскопі помітний лише один джгутик. Другий джгутик дуже короткий, знаходиться в кишенькоподібному утворі клітини. Клітина містить один або два хлоропласти. В цитоплазмі помітно краплини олії, а в задній частині клітини – грудочку хризоламінаріну. Водорість розмножується поздовжнім поділом в рухливому стані. Хромуліни поширені як в прісних водоймах, так і в морях. На поверхні невеликих лісових озер та калюж часто можна спостерігати матово-золотисту плівку, яка утворена величезною кількістю цист хромуліни (до 40 000 на 1 мм<sup>2</sup> поверхні).

**Рід дінобрій – *Dinobryon* (рис. 20: Г, Д).** Більшість видів цього роду утворюють вільноплаваючі колонії, які утворені з'єднаними між собою будиночками водорості. Деякі будиночки (переважно у нижній частині колонії) порожні; в будиночках, що розташовані на верхівці колонії, знаходяться монадні клітини. Окремий будиночок виглядає як лійка зі сліпо замкненою звуженою основою та розширеною відкритою верхівкою. Клітина прикріплюється до основи будиночка скоротливою базальною ніжкою, на розширеному передньому кінці має два джгутики різної довжини. В передній частині клітини знаходяться 1-2 пульсуючі вакуолі. Продукт асиміляції – хризоламінарін – відкладається в задній частині клітини у вигляді однієї великої або декількох дрібних грудочок.

Органічні речовини будиночка – целюлозні мікрофібрили з домішками амінокислот – синтезуються у комплексі Гольджі, далі транспортуються на поверхню плазмалеми і там полімеризуються. При розмноженні протопласт материнської клітини ділиться, утворюючи дві голі дочірні клітини. Вони виходять з будиночка, осідають на його край біля отвору і далі будують власні будиночки. Внаслідок цього звичайно утворюються деревоподібні дихотомічно розгалужені колонії.

Види роду є типовими мешканцями планктону прісних водойм (найчастіше – озер) і зустрічаються протягом всього року.

Рис. 20. Охромонадальні водорості: А – *Ochromonas*; Б, В – *Chromulina*: Б – вегетативна клітина, В – циста; Г, Д – *Dinobryon*: Г – загальний вигляд колонії, Д – вегетативні клітини після поділу

### **Клас Синурофіцієві – *Synurophyceae***

Об'єднує одноклітинні, переважно монадні водорості, плазмалема яких вкрита спіралью розташованими кремнеземовими лусочками. Звичайно ці лусочки добре помітні в оптичний мікроскоп. Кожна лусочка складається з платівки та з'єднаної з нею щетинки. Платівка перфорована дрібними порами, має потовщений край та інколи – дрібні шипики та бородавки. Щетинка приєднана до нижнього краю платівки, і має вигляд порожнистої трубки.

Клас включає один порядок – *Synurales*. Найвідомішими представниками класу є роди *Mallomonas* та *Synura*.

**Рід маломонас – *Mallomonas* (рис. 21: А).** Характеризується поодинокими вільноплаваючими клітинами, які мають лише один джгутик. На поверхні плазмалеми розташовуються численні черепитчасто розміщені кремнеземові лусочки з довгими щетинками. Цисти також мають шар лусочок, звичайно з довгими шипами. Види цього роду

можна часто зустріти у лісових озерах з високим вмістом гумінових речовин, особливо у холодну пору року. *Mallomonas* є найбагатшим у видовому відношенні родом класу.

**Рід синура – *Synura* (рис. 21: Б – Г).** Водорості цього роду утворюють сферичні колонії без слизової обгортки, які містять багато клітин, з'єднаних задніми кінцями. Кожна клітина має два джгутики нерівної довжини. Плазмалема вкрита типовими для *Synurophyceae* кремнеземовими лусочками, кожна з яких складається з платівки та короткої щетинки. У протопласті знаходиться ядро, два хлоропласти у вигляді золотисто-жовтих платівок, розташованих по краях клітини, пульсуючі вакуолі, краплини лейкозину та олії. Стигми немає. Клітини в постійно діляться, тому кількість їх у колонії весь час збільшується. Нові колонії утворюються шляхом фрагментації великих старих колоній.

У деяких видів (зокрема, *S. petersenii*) виявлено та детально досліджено статеве розмноження. Тип статевого процесу – хологамія. Вегетативні клітини, що виконують функції жіночих гамет, виділяють атрактивний гормон. Під його дією клітини, що виконують функції чоловічих гамет, залишають колонію, підпливають до жіночої клітини та зливаються з нею. Як наслідок, утворюється зиготична дикаріонтична циста. Її подальший розвиток відбувається за звичайною для золотистих водоростей схемою.

Відомі випадки масового розмноження сінури в штучних водоймах, зокрема в резервуарах для питної води, внаслідок чого вода набуває неприємного запаху риб'ячого жиру.

Рис. 21. Синурофіцієві водорості. А – *Mallomonas*; Б-Г: *Synura*: Б – колонія, В – різноманітність лусочок, Г – одна лусочка при вигляді у трьох площинах

### Відділ Евстигматофітові водорості – *Eustigmatophyta*

Евкаріотичні фотоавтотрофні тубулокрістати, у яких клітини вкриті пектиновою оболонкою. Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу. Джгутикові стадії мають ретронемі. Продукт асиміляції – хризоламінарин. Характерна особливість – наявність у монадних стадій унікального фоторецепторного апарату, який розташований у цитоплазмі біля основи джгутиків.

Відділ нараховує біля 30 видів одноклітинних, виключно кокоїдних організмів, поширених переважно у ґрунтах та морському планктоні.

**Біохімічні особливості.** Евстигматофітові характеризуються наявністю хлорофілу а, β-каротину, ксантофілів лютеїнового ряду, серед яких переважає віолаксантин; інші ксантофіли цієї групи – лютеїн, неоксантин, зеаксантин, антраксантин – зустрічаються у слідових кількостях. Зі специфічних ксантофілів у евстигматофітових виявлено вошеріюксантин. Зелені хлорофіли та жовтий віолаксантин надають хлоропластам евстигматофітових водоростей жовтувато-зеленого забарвлення.

Продукти асиміляції евстигматофітових – це хризоламінарин та олія, а також полісахарид нез'ясованої природи, що відкладається у цитоплазмі навколо піреноїду та вакуолях.

**Цитологічні особливості.** Клітинні покриви представлені пектиновою оболонкою. Оболонка може бути гладенькою або орнаментованою і нести потовщення, шипики, бородавки.

Ядерний апарат подібний до золотистих водоростей: ядро евкаріотичне, вкрито двомембранною оболонкою. У вегетативних клітин зовнішня мембрана ядра безпосередньо переходить у зовнішню мембрану хлоропластної ендоплазматичної сітки. Мітоз, на відміну від золотистих водоростей, закритий – ядерна оболонка лишається інтактною. Справжні центріолі відсутні, у монадних клітин їх функцію виконують базальні тіла джгутиків.

Хлоропласти звичайно поодинокі, переважно розсічені або лопатеві, розташовуються на периферії клітини, вкриті чотиримембранними оболонками. Дві зовнішні мембрани утворюють хлоропластну ендоплазматичну сітку. Між другою та третьою мембранами є перипластидний простір.

Тилакоїди у стромі хлоропласту зібрані по три, оперезуюча ламела відсутня. У вегетативних клітинах звичайно є піреноїд. Він виступаючий, кутастий, і не пронизаний тилакоїдами. За межами хлоропласту, навколо піреноїду, відкладаються тонкі платівки асиміляту нез'ясованої природи.

Мітохондрії мають трубчасті кристи.

Джгутикові стадії представлені зооспорами з двома джгутиками нерівної довжини – довгим пірчастим локомоторним, що несе два ряди численних ретронем, та коротким гладеньким. Досить часто короткий джгутик редукований і від нього лишається тільки базальне тіло. Перехідна зона джгутиків містить спіралеподібну структуру.

При основі базального тіла пірчастого джгутика знаходиться парабазальне тіло. Його положення зкоординовано з положенням стигми. Остання лежить поза межами хлоропласту і складається з різних за розмірами пігментованих ліпідних глобул, що не оточені плазматичною мембраною. Найбільша глобула огортає з одного боку парабазальне тіло, за нею розташовуються дрібніші глобули. У потовщенні парабазального тіла виявлено електронно-щільну платівкоподібну структуру, яка і є справжнім фоторецептором. Спеціальні дослідження показали, що стигма у евстигматофітових виконує не функцію ширми, як це спостерігається у більшості водоростей, а навпаки, фокусує світлові промені на платівкоподібну структуру парабазального тіла. Саме за унікальною будовою та функцією стигми відділ отримав свою назву – евстигматофітові.

**Типи морфологічної структури тіла.** Всі відомі евстигматофітові водорості мають тільки кокоїдний тип структури. Більшість видів має поодинокі клітини, деякі представники утворюють колонії.

**Розмноження та життєві цикли.** Розмножуються евстигматофітові тільки за допомогою зооспор та апланоспор. Статеве розмноження не виявлено. Життєві цикли представлені цикломорфозами. Спочиваючі стадії типу цист або акінет у *Eustigmatophyta* не відомі.

**Система відділу.** Відділ включає один клас – *Eustigmatophyceae*, та один порядок – *Eustigmatales*. Характерним представником відділу є рід *Eustigmatos*.

**Рід евстигматос – *Eustigmatos* (рис. 22)** широко представлений у різних типах ґрунтів всіх регіонів, за винятком тропічних та субтропічних. Найпоширеніший вид – *Eustigmatos magnus* – легко можна виділити у культуру з лісових, лучних або степових ґрунтів. Вегетативні клітини сферичні, поодинокі, мають великий дво- або трилопатевий хлоропласт, звичайно з добре помітним кутастим піреноїдом, який раніше називали білковим кристалом. Розмноження у ґрунті та в культурах на агаризованому середовищі відбувається апланоспорами, що утворюються у материнській клітині по 2-4. У водних культурах водорість здатна утворювати одноджгутикові зооспори з досить великою, добре помітною червоною стигмою, що знаходиться біля основи джгутика і не пов'язана з хлоропластом.

Рис. 22. Евстигматофітові водорості: А – схема будови стигми у зооспори; Б – зооспора та вегетативні клітини *Eustigmatos magnus*

**Відділ Жовтозелені водорості – *Xanthophyta***

Евкаріотичні фотоавтотрофні тубулокрістати, у яких клітини вкриті пектиновою або целюлозно-пектиновою оболонкою. Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу. Джгутикові стадії мають ретроні. Продукт асиміляції – хризоламінарин. Характерна особливість – відсутність жовтого ксантофілу фукоксантину.

Відділ нараховує біля 600 видів одноклітинних, багатоклітинних та неклітинних сифональних водоростей, що мешкають у прісних континентальних водоймах, ґрунтах та в аерофітоні. Достовірні викопні рештки відомі з тріасових відкладів мезозою (біля 240 млн. років тому), ймовірні – з кам'яновугільного періоду (300-340 млн. років тому), тобто виникнення жовтозелених водоростей у часі приблизно співпадає з часом появи перших рештків голонасінних рослин. Більшість жовтозелених водоростей – організми мікроскопічні, поширені майже виключно у прісних водоймах та ґрунтах.

**Біохімічні особливості.** Жовтозелені водорості мають хлорофіли а та с,  $\beta$ -каротин. Переважаючими каротиноїдами є ксантофіли діатоксантинового ряду – діатоксантин та діадіноксантин. У значно менших кількостях у жовтозелених водоростей виявлені специфічні ксантофіли гетероксантин та вошеріоксантин, а також ксантофіли лютеїнового ряду, зокрема неоксантин. Хлоропласти жовтозелених водоростей забарвлені у жовтувато-зелений колір без коричневих відтінків.

Продукт асиміляції – хризоламінарин, що завжди відкладається позапластидно, і тому хлоропласти жовтозелених водоростей при оптичній мікроскопії виглядають гладкими та шовковистими, без ознак гранульованості. При старінні у клітинах може накопичуватися олія.

**Цитологічні особливості.** Клітинні покриви у жовтозелених водоростей представлені пектиновою або целюлозно-пектиновою оболонкою. Клітинна оболонка може бути гладенькою або орнаментованою, суцільною або складатися з двох половинок, що насуваються одна на одну. У видів роду *Vaucheria* оболонка, крім пектину, містить також мікрофібрили целюлози.

Особливістю ядра є те, що зовнішня мембрана ядерної оболонки переходить у зовнішню мембрану хлоропластної ендоплазматичної сітки. Мітоз закритий, центрами організації веретена є центріолі. Зазвичай, на полюсах ядра що ділиться, біля центріолей, розташовується комплекс Гольджі. У зооспор, після завершення періоду активного руху, при першому поділі ядра функції центріолей виконують базальні тіла джгутиків.

Кількість хлоропластів у клітині жовтозелених водоростей варіює у широких межах – від одного-десяти у кокоїдних та нитчастих форм до кількох тисяч у сифональних представників. Хлоропласти переважно займають пристінне положення. Хлоропластна оболонка має чотири мембрани, дві зовнішні мембрани утворюють хлоропластну ендоплазматичну сітку, яка переходить у ядерну оболонку. Між зовнішніми та внутрішніми мембранами хлоропласта є перипластидний простір. Тилакоїди групуються по три у кілька ламел і зазвичай мають оперезуючу ламелу. Інколи у пластиді є голий піреноїд, що не пронизаний тилакоїдами. Хлоропластна ДНК – генофор – розташовується компактно на полюсах пластиди.

У зооспор багатьох жовтозелених водоростей у хлоропласті наявна також стигма, яка розташовується поблизу парабазального тіла короткого джгутика.

Мітохондрії поодинокі або численні, їх профілі на зрізах мають трубчасті кристи.

Монадні стадії у жовтозелених водоростей представлені зооспорами та гаметами, на передньому кінці клітини або трохи збоку мають два джгутики нерівної довжини. Довший джгутик пірчастий, вкритий ретроніями. Короткий джгутик гладенький, звичайно виконує функцію керма. При основі короткий джгутик має потовщення – парабазальне тіло, яке виконує функції фоторецептора. Стигма у *Xanthophyta* розташовується в хлоропласті, і виконує функцію ширми, яка з одного боку затіняє фоторецептор. Короткий джгутик може

бути редукованим, проте його базальне тіло зберігається. Перехідна зона джгутика містить спіралеподібну структуру.

Відхилення від типового плану будови мають зооспори сифональної водорості *Vaucheria*. Вони великі, багатоядерні; вся поверхня зооспори рівномірно вкрита парами майже однакових за довжиною гладеньких джгутиків. Вважають, що такі сифональні багатоджгутикові зооспори є наслідком злиття у спорангії багатьох молодих дводжгутикових зооспор. Таку об'єднану зооспору називають синзооспорою.

Вакуолярний апарат представлений вакуолями з клітинним соком, що відмежовуються від цитоплазми мембраною – тонопластом. У монадних стадій – зооспор та гамет – біля базальних тіл джгутиків, як правило, розташовуються дві скоротливі вакуолі.

**Типи морфологічних структур тіла.** Більшість жовтозелених водоростей є кокоїдними, нитчастими, гетеротрихальними або сифональними організмами.

**Розмноження та життєві цикли.** Жовтозелені водорості, за винятком одного роду, розмножуються лише нестатевим шляхом: поділом клітин надвоє, фрагментацією таломів або колоній, апланоспорами, зооспорами або за допомогою акінет.

Статевий процес представлений лише оогамією і напевне відомий тільки у видів *Vaucheria*. У цієї водорості життєвий цикл диплофазний, з гаметичною редукцією і без зміни поколінь.

**Система відділу.** Відділ включає один клас – Xanthophyceae, та чотири порядки – Vaucheriales, Botrydiales, Mischococcales та Tribonematales. Поділ на порядки проводиться за типами морфологічної структури тіла, наявністю синзооспор та статевих процесів, особливостями будови оболонок.

#### **Порядок Вошеріальні – Vaucheriales**

Об'єднує види з сифональним типом структури, що мають ниткоподібні таломі з необмеженим ростом та суцільні целюлозно-пектинові оболонки. Нестатеве розмноження відбувається за допомогою синзооспор. Всі представники порядку можуть розмножуватись статевим шляхом, статевий процес – оогамія. Сперматозоїди мають два джгутики майже рівної довжини, поверхня яких позбавлена ретронем. Порядок містить лише один рід – *Vaucheria*, до якого входить біля 60 видів. Види роду мешкають на вологому ґрунті та у солонуватих і прісних водоймах.

**Рід вошерія – *Vaucheria* (рис. 23).** Таломі вошерії мають вигляд довгих сланких розгалужених трубок, які позбавлені поперечних перегородок і здатні до необмеженого росту. До ґрунту трубки прикріплюються за допомогою коротких розгалужених ризоїдів. У центральній частині трубок розташовується вакуоль з клітинним соком, між нею та оболонкою – цитоплазма. Безпосередньо під клітинною оболонкою знаходиться велика кількість дрібних дископодібних хлоропластів, між хлоропластами та вакуолею – численні дрібні ядра.

При нестатевому розмноженні деякі верхівкові ділянки талому відокремлюються поперечними перегородками і перетворюються на зооспорангії. В кожному зооспорангії утворюється лише одна гола синзооспора, вкрита парами майже рівних джгутиків. Під базальними тілами кожної пари джгутиків розташовується одне ядро. Після дозрівання синзооспори оболонка спорангію розривається, синзооспора звільняється; після деякого періоду активного руху вона осідає на субстрат і проростає у новий трубчастий сифональний талом.

Статеві органи – антеридії та оогонії – утворюються на одному й тому ж (в однодомних) або на різних (у дводомних) таломі як бічні інтеркалярні вирости. Вони, як і

зооспорангії, відокремлюються від основної частини талому поперечною перегородкою. Після утворення перегородки у гаметангіях відбувається мейоз.

Оогонії вошерії яйцеподібні; в кожному оогонії утворюється по одній яйцеклітині. Антеридії мають вигляд трубчастих гачків. В кожному антеридії утворюється велика кількість сперматозоїдів. Цікаво, що чоловічі гамети, на відміну від синзооспор, мають два латеральні джгутики чітко нерівної довжини, причому довший джгутик несе ретронемі. Загалом будова сперматозоїдів вошерії дуже схожа з будовою сперматозоїдів бурих водоростей.

При статевому процесі сперматозоїди через розрив оболонки антеридія виходять у зовнішнє середовище, підпливають до оогонію. Далі один зі сперматозоїдів через тріщину в оболонці оогонію проникає до яйцеклітини і запліднює її. Зигота одягається товстою оболонкою і переходить в стан спокою. По завершенні періоду спокою зигота проростає у новий трубчастий сифональний талом.

Рис. 23. *Vaucheria*: А – загальний вигляд талому; Б – вихід синзооспори; В – фрагмент талому зі статевими органами. 1 – ризоїди; 2 – зооспорангій; 3 – синзооспора; 4 – антеридій; 5 – оогоній

### Порядок Ботридіальні – Botrydiales

Об'єднує сифональні водорості з обмеженим ростом та суцільною пектиною оболонкою. Таломи ботридіальних можуть мати різноманітну, але не ниткоподібну форму. Зооспори дводжгутикові, гетероконтні, довший джгутик несе ретронемі. Інколи короткий джгутик редукований. Характерними представниками порядку є роди *Botrydium* та *Botrydiopsis*.

**Рід ботридій – *Botrydium* (рис. 24: А).** Види цього роду пристосовані до життя на вологому ґрунті. Талом представлений однією багатоядерною клітиною і має вигляд системи дихотомічно розгалужених безбарвних ризоїдів, за допомогою яких водорість закріплюється у ґрунті, та розширеної забарвленої надземної частини, діаметр якої досягає 1-2 мм. В надземній частині під оболонкою знаходяться численні дрібні дископодібні хлоропласти, під якими розташовується багато ядер. При наявності крапельно-рідкої вологи водорість розмножується дводжгутиковими зооспорами. За посушливих умов протопласт стискається, втягується в ризоїдальну частину і розпадається на одно- або багатоядерні апланоспори. Апланоспори вкриваються міцною, часто – товстою шаруватою оболонкою, і переходять у стан криптобіозу. При настанні сприятливих умов одноядерні апланоспори проростають безпосередньо у нові таломі, а багатоядерні апланоспори перетворюються на зооспорангії з дводжгутиковими зооспорами.

**Рід ботридіопсис – *Botrydiopsis* (рис. 24: Б).** У представників цього роду вегетативні клітини сферичні, можуть досягати 0.1 мм у діаметрі. У периферичному шарі цитоплазми розташовується багато дрібних пристінних дископодібних хлоропластів, під ними – до кількох десятків дрібних ядер. Центр клітини зайнятий вакуолею з клітинним соком. При наявності крапельно-рідкої вологи водорість розмножується за допомогою численних зооспор. При відсутності води замість зооспор утворюються одноядерні апланоспори. Види цього роду мешкають переважно у ґрунтах лісових та тундрових фітоценозів, а також у полярних та високогірних пустелях.

Рис. 24. Ботридіальні водорості: А – зовнішній вигляд талому *Botrydium*; Б – *Botrydiopsis* (вегетативна клітина, зооспорангій та вихід зооспор)

### Порядок Місхококальні – Mischococcales



Об'єднує однопідрядні водорості з суцільними пектиновими оболонками. Примітивніші міскококальні мають кокоїдну будову, складніші – гетеротрихальну. Найпоширенішими родами порядку є *Characiopsis* та *Heterococcus*.

**Рід харациопсис – *Characiopsis* (рис. 25: А).** Види роду населяють переважно перифітонні угруповання прісних водойм. Клітини цих водоростей полярні, прикріплюються до підводних субстратів за допомогою коротких чи довгих ніжок, що утворені клітинною оболонкою. Розмноження відбувається переважно за допомогою зооспор, які утворюються в материнській клітині по 2-4. Потрапивши на придатний субстрат, вони виробляють ніжку і перетворюються на вегетативну клітину.

**Рід гетерокок – *Heterococcus* (рис. 25: Б).** В порядку *Mischococcales* існують види, що здатні розмножуватись не лише спорами, але й шляхом вегетативного поділу клітин. Поява у частини міскококальних водоростей вегетативного поділу обумовила виникнення в межах порядку численної групи видів з гетеротрихальним типом структури, серед яких найпоширенішими є види роду *Heterococcus*. Представники цього роду мешкають майже виключно в наземних умовах: переважно у ґрунтах, рідше – на корі дерев та вологих скелях, і є характерним компонентом альгофлори гірських ґрунтів.

Рис. 25. Міскококальні водорості: А – *Characiopsis*; Б – *Heterococcus*

### **Порядок Трибонематальні – *Tribonematales***

Об'єднує водорості, що мають двостулкові клітинні оболонки. У межах порядку представлені одноклітинні та нитчасті організми. Найвідомішим представником порядку є рід *Tribonema*.

**Рід трибонема – *Tribonema* (рис. 26).** Таломи водорості мають вигляд простих нерозгалужених ниток, які на верхівках закінчуються "вилочками". Види роду поширені в прісних водоймах. Нитки трибонеми спочатку прикріплюються до субстрату за допомогою базальної клітини. Після її відмирання нитки спливають на поверхню, переплітаються і утворюють м'яке світло-зелене жабуриння. Оболонка клітин трибонеми складається з двох однакових половинок, які краями накладаються одна на одну. При фрагментації нитки на верхівках дочірніх ниток залишаються характерні Н-подібні закінчення. Клітини трибонеми однопідрядні, з коритоподібними або дископодібними хлоропластами.

Крім фрагментації, водорість розмножується зооспорами та апланоспорами, несприятливі умови переносить у стані акінет. Зооспори у цього роду можуть утворюватись різними шляхами: з вегетативних клітин ниток, з апланоспор та з акінет.

Рис. 26. *Tribonema*: А – молода нитка, прикріплена до субстрату; Б – зрілі вегетативні нитки; В – зооспора. 1 – Н-подібне закінчення; 2 – хлоропласти

### **Відділ Бурі водорості – *Phaeophyta***

Евкаріотичні фотоавтотрофні тубулокрістати, у яких клітини вкриті целюлозно-пектиновою оболонкою, до складу якої входять альгінати. Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу. Джгутикові стадії мають ретронемі. Продукт асиміляції – ламінарин.

Відділ нараховує біля 260 родів, представлених приблизно 2000 видів. Всі представники цього відділу є багатоклітинними, переважно – макроскопічними водоростями, і поширені майже виключно в морях. Найдавніші достовірні викопні рештки бурих водоростей мають вік біля 400 млн. років, а їх вірогідні рештки – біля 570 млн. років.

**Біохімічні особливості.** Бурі водорості мають хлорофіли а та с,  $\beta$ - та  $\epsilon$ -каротини, та дві основні групи ксантофілів: по-перше, ксантофіли жовтої пігментної групи – фукоксантин, діатоксантин, діадіноксантин, та, по-друге, ксантофіли лютеїнового ряду – віолаксантин, зеаксантин, антраксантин, неоксантин. Фукоксантин та віолаксантин накопичуються у великій кількості і маскують хлорофіли, надаючи хлоропластам яскраво-жовтого або бурого забарвлення.

Основними продуктами асиміляції є полісахарид ламінарин та олія, рідше – багатоатомні спирти (наприклад, манніт). Всі продукти асиміляції відкладаються поза межами хлоропластів.

**Цитологічні особливості.** Клітинні покриви представлені двошаровими оболонками. Зовнішній шар складається з пектинових речовин та розчинних солей альгінової кислоти (переважно – альгінату натрію). Внутрішній шар має фібрилярну структуру, і його основою є мікрофібрили целюлози та нерозчинний альгінат кальцію.

Ядро типово евкаріотичне. Як і у переважної більшості водоростей-страменофітів, зовнішня мембрана ядерної оболонки переходить у хлоропластну ендоплазматичну сітку. Біля ядерної оболонки розташовуються кілька комплексів Гольджі та дві центріолі. Останні при каріокінезі стають центрами організації мікротрубочок веретена поділу. Мітоз напівзакритий. При утворенні зооспор, на заключних стадіях цитокінезу у деяких видів центріолі мігрують до поверхні дочірніх клітин і перетворюються на базальні тіла джгутиків.

Хлоропласти бурих водоростей дрібні, численні, вкриті чотирма мембранами, з яких дві зовнішні утворюють хлоропластну ендоплазматичну сітку, що переходить у ядерну оболонку, а дві внутрішні є власне оболонкою хлоропласту. Між зовнішніми та внутрішніми мембранами є перипластидний простір. Тилакоїди розміщуються переважно по три, на периферії знаходиться оперезуюча ламела. У багатьох бурих водоростей у хлоропласті є піреноїд. Хлоропластна ДНК організована у кільцеподібно замкнений нуклеоїд, що розташовується під оперезуючою ламелою. У монадних клітин в стромі хлоропласту розташовується також стигма. Її положення зкоординовано із положенням парабазального тіла, розташованого при основі гладенького джгутика.

Мітохондріальний апарат представлений розгалуженим мітохондріоном, внутрішня мембрана якого утворює трубчасті кристи.

**Джгутикові стадії** представлені зооспорами та гаметами, що мають два джгутики нерівної довжини, розташовані на черевному боці клітини. Довший джгутик пірчастий і вкритий ретронемами. Коротший джгутик гладенький. У сперматозоїдів бурих водоростей на передньому кінці клітини є складчаста структура – хоботок, за допомогою якого відбувається дихання та пошук яйцеклітини.

**Типи морфологічних структур та будова талому.** В межах відділу представлено нитчастий, гетеротрихальний та справжній тканинний типи структур тіла. Всі бурі водорості, за винятком деяких видів роду *Sargassum*, ведуть прикріпленний спосіб життя. Органами прикріплення є ризоїди або дископодібні підосви.

Таломі нитчастих представників переважно утворені системою однорядних розгалужених ниток. Гетеротрихальні водорості мають вигляд досить товстих шнурів. Такі шнури мають або одноосову, або багатоосову будову.

Різноманітна форма таломів характерна для водоростей з тканинною будовою. У найпростішому випадку такий талом складається лише з двох типів тканин – кори та серцевини. Кора утворена дрібними забарвленими клітинами, що виконують функцію фотосинтезу та з яких утворюються органи розмноження. Серцевина складається з великих, переважно безбарвних клітин, що виконують провідну та запасуючу функції.

У складніших випадках талом утворений більшою кількістю тканин: меристодермою, корою, проміжною тканиною та серцевиною. Меристодерма – це поверхнева тканина, що виконує захисну та репродуктивну функції. Клітини меристодерми звичайно дрібні, і здатні

до активного поділу. Кора утворена більшими за розміром клітинами з добре розвиненими хлоропластами. Основною функцією кори є здійснення процесу фотосинтезу. У клітинах проміжної тканини накопичуються продукти асиміляції. Самі клітини великі, звичайно з редукованими хлоропластами. Серцевина утворена ситовидними трубками та трубчастими нитками.

Ріст таломів бурих водоростей відбувається кількома шляхами: за рахунок поділу клітин середньої частини талому (інтеркалярний ріст), групи верхівкових клітин (апикальної меристеми), лише однієї великої верхівкової клітини або трихоталічно – шляхом поділу групи клітин, що розташовуються субапикально – між верхівковими волосками та основною частиною "простого" тканинного талому. Тип наростання талому є однією з систематичних ознак на рівні порядків.

**Розмноження та життєві цикли.** Розмножуються бурі водорості нестатевим та статевим шляхами. Нестатеве розмноження може відбуватися фрагментацією таломів, вивідковими бруньками, зооспорами та тетраспорами.

Нестатеве розмноження за допомогою зооспор властиве переважній більшості бурих водоростей. Зооспорангії бурих водоростей можуть бути одногніздні або багатогніздні. Одногніздний спорангій являє собою збільшену за розмірами клітину, вміст якої після серії поділів ядра розпадається на велику кількість зооспор. Перший поділ ядра звичайно редуційний, і тому зооспори, що утворюються в одногніздних спорангіях мають гаплоїдний набір хромосом. Багатогніздні спорангії утворюються з великої клітини, в якій перед формуванням спор протопласт розділяється тонкими клітинними перегородками на багато одноядерних камер (гнізд). У кожному гнізді утворюється одна зооспора.

Статевий процес – ізо- або оогамія, дуже рідка зустрічається гетерогамія. Гаметангії бурих водоростей багатогніздні (за винятком представників *Fucales*). У нитчастих форм гаметангії утворюються на особливих бічних гілках, у гетеротрихальних – з клітин асиміляторних ниток, у тканинних – з кори або меристодерми.

У бурих водоростей життєвий цикл гаплодиплофазний з чергуванням поколінь (ізоморфним або гетероморфним) або диплофазний без зміни поколінь.

При гаплодиплофазному циклі на диплоїдному спорофіті в одногніздних спорангіях відбувається мейоз, і утворюються гаплоїдні зооспори. Вони проростають у гаплоїдні гаметофіти. Після копуляції зигота без періоду спокою розвивається у новий спорофіт. Якщо чергування поколінь гетероморфне, то гаметофіти, як правило, мікроскопічні, а спорофіти макроскопічні.

Представники з диплофазним життєвим циклом не мають зооспор, мейоз відбувається при утворенні гамет, а статевий процес переважно оогамний. Оогонії та антеридії утворюються на спеціальних плодущих гілочках (рецептакулах) в напівзамкнутих порожнинах – скафідіях. Далі сперматозоїди, що утворились в антеридіях чоловічих скафідіїв, виходять назовні. В жіночих скафідіях оболонки оогоніїв розриваються, яйцеклітини потрапляють у порожнину скафідія, і виділяють атрактанти, які приваблюють сперматозоїди. Після запліднення зигота без періоду спокою проростає, не виходячи за межі скафідія.

**Система відділу.** Відділ включає лише один клас – *Phaeophyceae* та вісім порядків<sup>3</sup>. Поділ на порядки проводиться за такими ознаками, як наявність та будова піреноїду,

<sup>3</sup> Систему відділу подано за: L.D.Druehl, C.Mayes, I.H.Tan, G.W.Saunders. Molecular and morphological phylogenesis of kelp and associated brown algae. In: Origin of Algae and their Plastids (ed.D.Bhattacharya). Springer-Verl., Wien – New York, 1997: 221-236; A.Peters, M.Clayton. Molecular and morphological investigation of three brown algal genera with stellate plastids: evidence for Scytothamnales ord. nov. (Phaeophyceae). – *Phycologia* (1998), 37: 106-113; F.Rousseau, B. de Reviere. Circumscription of the order Ectocarpales (Phaeophyceae): bibliographic synthesis and molecular evidence. – *Cryptogamie, Algol.* (1999), 20 (1): 5-18; F.Rousseau, B. de Reviere. Phylogenetic relationships within the Fucales (Phaeophyceae) based on combined partial SSU+LSU rDNA sequence data. –

особливості розмноження, наявність зооспор, тип статевого процесу, життєвий цикл. Нижче розглядаються два порядки – *Laminariales* та *Fucales*.

### **Порядок Ламінаріальні – *Laminariales***

Об'єднує водорості, спорофіти яких мають вигляд нерозгалужених шнурів або крупних пластин складної тканинної будови. Як правило, у серцевині є елементи провідної системи. Ріст таломів інтеркалярний. Зміна поколінь гетероморфна, правильна, статевий процес – оогамія. Гаметофіти мікроскопічні, звичайно у вигляді коротких однорядних розгалужених ниток.

Ламінаріальні водорості є досить важливими у практичному відношенні, оскільки саме до них належить переважна більшість бурих водоростей, які використовуються людиною.

Найбільш відомий представник порядку – *Laminaria*, або морська капуста.

**Рід ламінарія, або морська капуста – *Laminaria* (рис. 27, 28).** Дорослі спорофіти ламінарії сягають 3-4 м завдовжки і складаються з пластини, "стебла" та розгалуженої системи ризоїдів, за допомогою яких водорість прикріплюється до підводних кам'янистих субстратів. На межі переходу пластини у "стебло" розташовуються меристемні клітини, за рахунок поділу яких відбувається інтеркалярний ріст талому.

Меристема ламінарій активна у холодні пори року, і ріст спорофіту відбувається з січня по квітень-травень у помірних широтах, з лютого по червень-серпень у високих широтах. Поділ клітин меристеми індукується короткою тривалістю світлової фази доби. Це явище отримало назву фотоперіодичного відгуку. У напрямку до верхівки талому інтеркалярна меристема відчленовує клітини, що надалі диференціюються у тканини пластини, у протилежному напрямку – клітини тканин "стебла". Наприкінці вегетаційного сезону пластини звичайно відмирає, і знову відростає у наступному році. "Стебло" та ризоїди у ламінарії є багаторічними.

Нестатеве розмноження відбувається за допомогою зооспор. Зооспорангії одногнізні, утворюються восени щільними групами (сорусами) з клітин кори стебла. Соруси забарвлені у темніший колір, порівняно із стерильною частиною пластини. У кожному спорангії після редуційного поділу утворюється 32 дводжгутикові зооспори. Зооспори вибухоподібно виштовхуються з пластини у зовнішнє середовище у слизовому міхурі, який утворений переважно альгіновою кислотою. Потім слизовий міхур розчиняється і зооспори переходять у стан активного руху. Через кілька хвилин вони осідають на субстрат і втрачають джгутики. Половина зооспор з одного спорангію проростає у чоловічі, а половина – у жіночі гаметофіти.

Чоловічі гаметофіти складаються з кількох десятків клітин, що утворюють коротку, рясно розгалужену нитку. Термінальні клітини бічних гілочок нитки перетворюються на антеридії, в кожному з яких утворюється по одному сперматозоїду.

Жіночі гаметофіти складаються лише з кількох клітин. Будь-яка клітина гаметофіту може розвинути в оогоній. В ньому утворюється одна яйцеклітина, яка через розрив оболонки оогонію виходить назовні і виділяє феромон ламоксирен, що приваблює сперматозоїди. Після копуляції утворюється зигота, яка без періоду спокою починає проростати у новий спорофіт.

Ламінарія – відома їстівна водорість. До середини 70-х років ХХ ст. її збирали за допомогою драг та спеціальних тралів. Наразі більшість ламінарії, яка використовується людиною, є об'єктом аквакультури і вирощується на спеціальних морських фермах.

Рис. 27. Деякі види роду *Laminaria*: А – *Laminaria saccharina*; Б – *L. digitata*; В – *L. hyperborea*

Рис. 28. *Laminaria*: А – поперечний зріз пластини; Б – сорус зооспорангіїв на поверхні меристодерми; В – схема життєвого циклу. 1 – меристодерма; 2 – кора; 3 – проміжна тканина; 4 – серцевина; 5 – зооспорангій; 6 – захисні видовжені клітини – парафізи

**Рід макроцистис – *Macrocystis*.** Вздовж узбережжя Америки домінантом багатьох морських фітоценозів є близький до ламінарії рід *Macrocystis*. Довжина таломів цієї водорості складає до 60 м. Довге тонке стебло під кутом підіймається зі дна до поверхні і несе подвійний ряд довгих (до 1-2 м) "листових" пластин. При основі кожної пластини знаходиться повітряний міхур.

### Порядок Фукусові – *Fucales*

Представники порядку мають складну тканинну будову, переважно оогамний (як виняток – гетерогамний) статевий процес, диплофазний життєвий цикл без зміни поколінь. У фукальних статеві органи утворюються в особливих порожнинах кори та проміжної тканини, що отримали назву скафідіїв або концептакулів. Нестатевий розмноження у представників порядку немає. Фукальні водорості поширені як у холодних, так і у теплих морях, і звичайно є домінантами фітоценозів літоралі.

Характерні представники порядку – роди *Fucus*, *Sargassum*, *Cystoseira*.

**Рід фукус – *Fucus* (рис. 29).** У холодних північних морях (наприклад, Білому, Баренцевому, Охотському) дно, що оголюється під час відпливів, часто вкрите суцільним килимом таломів *Fucus*. Його таломи великі (30-70 см заввишки), складаються з дископодібної прикріплювальної підошви, циліндричного стебельця та дихотомічно розгалужених пластин, що розширюються до верхівки. Стебельце у пластинах переходить у центральне ребро. Фотосинтез здійснюють переважно клітини пластин. Стебельце та центральне ребро виконують опірну та провідну функції. Поблизу верхівки у більшості видів роду є добре помітні здуття, виповнені повітрям – повітряні міхури. Завдяки їм водорість знаходиться у воді у вертикальному положенні.

Ріст таломів відбувається внаслідок поділу апікальної клітини, що відчленовує від себе клітини субапікальної меристеми. Останні надалі дають початок всім іншим тканинам.

Статеві органи розвиваються на особливих плодущих гілочках – рецептакулах. Ці гілочки, порівняно зі стерильною частиною пластин, потовщені та мають шерехату поверхню. Шерехатість обумовлена наявністю в рецептакулах великих (до 1-3 мм у діаметрі) порожнин – скафідіїв, в яких розвиваються жіночі та чоловічі статеві органи.

Скафідії виповнені слизом, їх внутрішня поверхня вкрита шаром вистилаючих клітин, що дають початок коротким стерильним ниткам, та ініціальним репродуктивним клітинам, з яких утворюються антеридії та оогонії. Скафідії у фукуса двостатеві або роздільностатеві.

Коли ініціальна репродуктивна клітина починає розвиватися у статевий орган, її ядро мейотично ділиться. Далі гаплоїдні клітини діляться мітотично і диференціюються або в оогонії, або в антеридії. Оогонії еліпсоїдні, мають коротку одноклітинну ніжку та вісім яйцеклітин. Антеридії утворюються з верхівкових клітин коротких, рясно розгалужених антеридіальних ниток, що являють собою видозмінені парафізи. У кожному антеридії утворюється 64 дводжгутикових сперматозоїди.

Перед заплідненням антеридії та оогонії через отвір скафідія звичайно виштовхуються слизом у зовнішнє середовище. Далі оболонки антеридіїв та оогоніїв розпливаються, звільняючи гамети. Яйцеклітини виділяють феромон фукосератин, завдяки якому навколо кожної яйцеклітини швидко концентрується велика кількість сперматозоїдів. Після запліднення зигота без періоду спокою починає проростати у новий талом.

Процес розвитку антеридіїв та оогоніїв у представників *Fucales* різні автори інтерпретують по різному. Так, за класичними поглядами (Kylin, 1940; Fritsch, 1945) статеві органи у цих водоростей утворюються внаслідок звичайної гаметичної редукції

спеціалізованих клітин талому, і тому життєвий цикл є диплофазним та відбувається без зміни поколінь. На думку інших дослідників (Strasburger, 1906; van den Hoek, Mann, Jahns, 1995), ініціальні клітини, з яких утворюються статеві органи, є гомологами одногнізних спорангіїв, а самі оогонії та антеридіальні нитки – мікроскопічними гаплоїдними гаметофітами. Тому життєвий цикл фукальних гаплодиплофазний, зі споричною редукцією та правильною гетероморфною зміною поколінь. Цікаву гіпотезу висловив Ю.Е.Петров (1986). На його думку, весь шар вистилаючих клітин скафідіїв є видозміненим диплоїдним гаметофітом, і тому життєвий цикл слід розглядати як диплофазний, з гаметиною редукцією та гетероморфним чергуванням поколінь.<sup>4</sup>

Рис. 29. *Fucus*: А – загальний вигляд талому; Б – розріз через жіночий скафідій; В – розріз через чоловічий скафідій. 1 – рецептакул зі скафідіями; 2 – повітряні міхури; 3 – підшва; 4 – центральне ребро; 5 – парафізи; 6 – оогонії

**Рід цистозейра – *Cystoseira* (рис. 30).** У Чорному морі, на глибинах 1-4 м, морські "луки" утворюють види роду *Cystoseira* (переважно *C.barbata* та *C.crinita*). Вони складають основу ланки продуцентів у бентосних фітоценозах літоралі. Таломи *Cystoseira* мають вигляд кущиків з більш-менш циліндричними рясно розгалуженими висхідними гілками та короткими стеблами. Взимку та восени на верхівках гілок утворюються ланцюжки невеличких повітряних міхурів. Невеличкі рецептакули також розташовуються апікально.

Рис. 30. *Cystoseira*: А, Б – *Cystoseira barbata*: А – фрагмент талому; Б – верхівка талому зі скафідіями; В – *Cystoseira crinita* (верхівка талому зі скафідіями)

**Рід саргас – *Sargassum*.** У літоральній зоні Атлантичного та Тихоокеанського узбереж домінуючою водорістю є *Sargassum*. Окремі види цього роду, що мешкають у відкритих акваторіях Атлантики, на відміну від інших бурих водоростей, здатні розмножуватися у неприкріпленому стані і утворюють т.зв. Саргасове море. Таломи *Sargassum* кущисті, і диференційовані на підшву, стебло та основні гілки. Рецептакули та повітряні міхури у саргасу розвиваються на коротких гілочках, у пазухах основних гілок.

### Відділ Діатомові водорості – *Bacillariophyta*

Евкаріотичні фотоавтотрофні тубулокрістати, у яких клітини вкриті кремнеземовим панциром. Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу. Монадні стадії переважно нерухомі, джгутики мають ретроніми. Продукт асиміляції – хризоламінарин.

Відділ налічує більше 20 тис. видів. Діатомові водорості виникли порівняно недавно – біля 130 млн. років тому, у крейдяний період фанерозою, майже одночасно з квітковими рослинами. У теперішній час діатомові перебувають у стані біологічного прогресу і є домінуючою групою у морських та прісноводних біотопах. Всі діатомові водорості – це кокоїдні одноклітинні або колоніальні організми, розміри яких коливаються в діапазоні 4-2000 мкм при середніх значеннях 20-50 мкм.

**Біохімічні особливості.** Фотосинтетичні пігменти представлені хлорофілами а та с, β- та ε- каротинами. З ксантофілів переважає жовтий пігмент фукоксантин, який обумовлює коричневе забарвлення пластид; у менших кількостях представлені діатоксантин, діадіноксантин та неоксантин.

Основним продуктом асиміляції є хризоламінарин, додатковими – олія та волютин. Продукти асиміляції відкладаються або безпосередньо у цитоплазмі, або у вакуолях.

<sup>4</sup>Розгляд аргументів "за" та "проти" кожної з цих гіпотез може бути темою окремого семінарського заняття. Детальніше див.: Петров Ю.Е. Эволюция циклов развития у водорослей (Комаровские чтения, XXXV). – Л., Наука, 1986. – 61 с.

**Цитологічні особливості.** Клітинні покриви представлені кремнеземовим панциром, що розташовується назовні від плазмалеми. Панцир у всіх діатомових водоростей утворений двома половинами: більшою – епітекою, та меншою – гіпотекою. Кожна половина панциру складається зі стулки та пояскового обідка. Краї стулки зігнуті під більш-менш прямим кутом, і утворюють зону, яка називається загином стулки. З краєм стулки у цій зоні одним боком щільно з'єднуються поясковий обідок. Поясковий обідок епітеки щільно насувається на поясковий обідок гіпотеки, завдяки цьому панцир має вигляд коробки (гіпотеки), яка накрита кришкою (епітекою). Зона перекривання пояскових обідків епітеки та гіпотеки називається пояском (рис. 31). Панцир має досить складну структуру, специфічну для кожного роду та виду діатомових водоростей.

Рис. 31. Схема будови панцира діатомових водоростей. А – основні структурні елементи панцира; Б, В – вигляд панцира у різних площинах (Б – зі стулки; В – з пояска). 1 – епітека; 2 – гіпотека; 3 – стулка епітеки – епівальва; 4 – стулка гіпотеки – гіповальва; 5, 6 – пояскові обідки (5 – епіцингулюм, 6 – гіпоцингулюм)

Форма панциру у діатомових водоростей досить різноманітна, і характеризується, в першу чергу, типом симетрії стулки. Якщо через стулку можна провести багато вісей симетрії, таку стулку називають радіально-симетричною, або актиноморфною. Коли ж через стулку можна провести лише дві, одну або жодної осі симетрії, стулку називають зигоморфною. Зигоморфні стулки бувають симетричними як у поздовжньому, так і поперечному напрямку (бісиметричні), симетричними лише по одній осі – або поздовжній, або поперечній (моносиметричні стулки), дзеркально симетричними (S-подібними) або асиметричними. При вигляді з пояска панцири діатомових зазвичай (але не завжди) більш-менш прямокутні.

Стулка має гомогенні ділянки, які називають гіаліновими, систему перфорацій, через яку відбувається взаємодія протопласту із зовнішнім середовищем (ареоли, шви і т.п.), систему внутрішніх та зовнішніх виростів та потовщень панциру (ребра, вирости і т.п.). Великі гіалінові ділянки називаються полями. Якщо поле розташовується в центрі стулки, його називають центральним. Поле, яке проходить від одного полюсу стулки до протилежного, називають осьовим.

Найбільш поширеним типом перфорацій є ареоли. При оптичній мікроскопії ареоли мають вигляд дрібних крапок. Якщо такі крапки розташовуються щільними правильними рядами, то система крапок набуває вигляду штриха. У значній кількості діатомових водоростей стулка має систему потовщених ділянок, що надають поверхні стулки вигляду пральної дошки. Такі потовщення називають ребрами. При вигляді зі стулки ребра дещо нагадують штрихи, проте відмінність ребер від перфорацій стає добре помітною при розгляді панциру з пояска. Крім ребер, стулка може мати і інші потовщення, наприклад: трубчасті вирости з опорами – фултопортули, двогубі вирости – римопортули, короткі шипи та довгі щетинки і т.п.

У водоростей з зигоморфним панциром досить часто наявний шов. У шві циркулює цитоплазма, і завдяки шву діатомові водорості здатні до активного ковзаючого руху. Шви поділяють на щілиноподібні та каналоподібні.

Щілиноподібний шов в оптичний мікроскоп має вигляд чіткої лінії, яка починається на полюсах клітини, проходить по осьовому полю і переривається у центральній частині стулки – у зоні центрального поля. Ділянка шва від полюса до центрального поля називається гілкою шва. В товщі стулки в зоні центрального поля кожна гілка шва закінчується вертикальним каналом. Канали обох гілок, в свою чергу, з'єднуються одним горизонтальним каналом. Вся ця система з двох вертикальних та одного з'єднувального горизонтального каналу розташовується у потовщенні стулки, яке називається центральним вузликом. На полюсах зовнішня щілина шва розширюється, утворюючи полярну щілину.

Потовщення стулки, в якому розташовується полярна щілина, називається полярним вузликом.

Каналоподібний шов має вигляд суцільної лінії, що не перериваючись проходить від одного полюсу клітини до іншого. Шов цього типу складається з вузької зовнішньої щілини та трубчастого каналу, який є аналогом внутрішньої щілини щілиноподібного шва. Трубчастий канал відкривається у порожнину клітини добре помітними отворами – фібулами.

Поясковий обідок кожної половини панциру може бути простим або складним. Простий обідок складається лише з однієї замкненої у кільце стрічки. Складні обідки зустрічаються у значно меншій кількості видів. Вони утворені кількома послідовно вкладеними одна в одну кільцеподібними стрічками. Кільце, яке безпосередньо прилягає до стулки, називають стулковим кільцем, або вальвокопулою. Кільце, яке з'єднується з вальвокопулою та всі наступні послідовно приєднані кільця пояскового обідка, називають вставними обідками. Вставні обідки половин панциру, за допомогою яких епітека з'єднується з гіпотекою, називають з'єднувальними. У деяких діатомових водоростей поясковий обідок може розростатися в порожнину клітини, утворюючи розташовану паралельно до стулки неповну перегородку – септу.

До внутрішнього боку панцира щільно притиснута плазмалема.

Чимало видів діатомових водоростей здатні виділяти слиз. За допомогою слизу водорості утворюють слизові трубки, різноманітні слизові ніжки, з'єднуються у колонії. У водоростей, які мають шов, слиз відіграє надзвичайну роль у процесі активного ковзаючого руху клітини.

Ядро одне, розташовується в центрі клітини. Як і у інших водоростей-страменофітів, воно структурно зв'язане з оболонкою хлоропластів, оскільки зовнішня мембрана ядра переходить у зовнішню мембрану хлоропластної ендоплазматичної сітки. Біля поверхні ядра, як правило, розташовується 1-2 комплекси Гольджі. Мітоз у діатомових водоростей відкритий, центріолі відсутні. Замість них функції центру організації мікротрубочок виконують особливі полярні диски.

Фотосинтетичний апарат представлений вторинно симбіотичними пластидами родофітного типу. Хлоропласти переважно займають пристінне положення, їх кількість і форма специфічні для різних родів. Хлоропластна оболонка має чотири мембрани, з яких дві зовнішні утворюють хлоропластну ендоплазматичну сітку, що переходить у ядерну оболонку. Між зовнішніми та внутрішніми мембранами хлоропласту є перипластидний простір.

Тилакоїди по три зібрані у ламели; безпосередньо під оболонкою хлоропласту розташовується оперезуюча ламела. Досить часто в хлоропласті є голий піреноїд, який, на відміну від багатьох інших водоростей-страменофітів, може бути пронизаний парами тилакоїдів. На полюсах пластид компактно розташовується замкнена у кільце хлоропластна ДНК.

Мітохондрій зазвичай кілька. Вони розміщуються у периферичній частині клітин і мають лише трубчасті кристи.

Вакуолярний апарат включає 4 типи вакуолей: з клітинним соком, волютином, хризоламінарином та олією.

Монадні стадії представлені виключно голими одноджгутиковими сперматозоїдами, і відомі лише у кількох родів діатомових водоростей. Джгутик вкритий ретронемами, що утворюються в хлоропластному ендоплазматичному ретикулумі та міжмембранному просторі ядерної оболонки. Аксонема нетипова, оскільки представлена лише дев'ятьма дублетами периферичних мікротрубочок, а дві центральні мікротрубочки відсутні (формула 9+0). Є відміни і в будові базального тіла – замість триплетів воно утворено дублетами мікротрубочок і притиснуто до ядерної мембрани.



**Типи морфологічних структур тіла.** Діатомові водорості мають виключно кокоїдний тип морфологічної структури тіла, хоча в деяких випадках ниткоподібні колонії діатомей можуть бути помилково ідентифіковані як нитчасті форми.

**Розмноження та життєві цикли.** Представники відділу розмножуються вегетативним поділом клітин надвоє та статевим шляхом. Всі діатомей мають єдиний тип життєвого циклу – диплофазний цикл з гаметичною редукцією, без зміни поколінь та зі специфічною ростовою стадією – ауксоспорою.

*Вегетативний поділ* надвоє є основним типом розмноження і притаманний всім видам діатомових. Перед поділом клітина набрякає. Внаслідок цього починається розсування епітеки та гіпотеки. Далі діляться хлоропласти, відбувається мітоз. Після мітозу кожна дочірня клітина отримує одну половину материнського панциру, і далі буде другу половину. Материнська половина завжди стає епітекою дочірньої клітини.

Таким чином, внаслідок вегетативного поділу надвоє, клітина, що отримала у спадок материнську епітеку, зберігає розміри материнської клітини. У другій клітині половина панциру, що у материнській клітині була гіпотекою, стає епітекою. Оскільки кремнезем не здатний розтягуватись, то в принципі розміри клітин у популяції мали б швидко зменшуватись. Проте, в дійсності такого не відбувається, оскільки у діатомових водоростей існують певні механізми підтримання сталих розмірів. Серед них до провідних належать механізми відтворення оптимальних розмірів через стадію ауккоспори, переважно внаслідок статевого процесу.

Ауккоспора (або спора, що росте) – це особлива клітина, яка здатна до росту. Клітина, яка перетворюється на ауккоспору, скидає панцир, і починає швидко збільшуватись у розмірах. По закінченні процесу росту протопласт ауккоспори утворює епітеку та гіпотеку, формуючи т.зв. ініціальну клітину, розміри якої зазвичай наближуються до максимально можливих для даного виду. Хоча ауккоспори можуть утворюватись внаслідок різних процесів (наприклад, при досягненні клітинами мінімально можливих розмірів або при пошкодженнях панциру), проте найчастіше вони виникають після статевого процесу – з зиготи, що проростає.

При статевому процесі дві клітини вкриваються спільним слизом, протопласти збільшуються у розмірах і розсувають половинки панцирів. Подальший розвиток у різних видів відбувається різними шляхами, зумовлюючи прояв певного типу статевого процесу. Проте, спільним в усіх випадках є те, що ядра кожної з клітин від одного до кількох разів діляться, причому один з поділів обов'язково є редукційним.

У водоростей з актиноморфними стулками найчастіше зустрічається оогамний статевий процес. У водоростей з зигоморфними стулками найбільш поширеними типами статевого процесу є ізо- та гетерогамія. Внаслідок ізогамії утворюються дві зиготи, а гетерогамії – або дві, або одна.

Особливим способом статевого процесу у діатомей є автогамія. У такому процесі бере участь лише одна клітина. Її ядро редукційно ділиться, далі два гаплоїдних ядра дегенерують, а два інших зливаються, відновлюючи диплоїдне ядро і утворюючи зиготу, що перетворюється на ауккоспору.

Спочиваючі стадії представлені двостулковими кремнеземовими цистами. Утворення цисти починається з поділу протопласту клітини. Далі материнський панцир скидається, кожний дочірній протопласт вкривається двома опуклими стулками, при цьому пояскові обідки не розвиваються. Стулка, яка утворилась першою, несе на поверхні різноманітні потовщення (гребні, шипи, шипики). Друга стулка залишається гладенькою.

**Система відділу.** Поділ на класи проводиться, в першу чергу, за типом симетрії стулок (актиноморфні чи зигоморфні) та наявністю шва. З цим комплексом ознак корелює чимало ознак, пов'язаних з будовою протопласту та особливостями статевого процесу. Відділ поділяють на три класи – *Coscinodiscophyceae*, *Fragilariophyceae* та *Bacillariophyceae*.

### **Клас Косцинодискофіцієві, або Центричні – Coscinodiscophyceae (Centrophyceae)**

Об'єднує водорості з актиноморфними стулками, які завжди позбавлені шва. У більшості випадків стулки косцинодискофіцієвих круглі, радіально-симметричні, через що представників класу часто називають центричними діатомеями. Лише у центричних діатомей виявлено оогамні статеві процеси та рухливі сперматозоїди. Представники цього класу мешкають переважно у планктоні морів та прісних водойм. В класі виділяють 22 порядки, серед яких у прісних водоймах найпоширенішими є представники Melosirales.

### **Порядок Мелозиральні – Melosirales**

Об'єднує водорості з актиноморфними стулками, у яких немає виростів із підпорками – фултопортул, ареоли закриті кремнеземовою платівкою з зовнішнього боку і переважно не утворюють чітких правильних штрихів. Пластиди у мелозиральних численні, дрібні, лопатеві, розміщуються у периферичному шарі цитоплазми. Типовий представник порядку – *Melosira*.

**Рід мелозіра – *Melosira* (рис. 32).** Водорість надзвичайно характерна для планктонних угруповань прісних водойм. Колонії мають вигляд нерозгалужених ниток, які складаються з циліндричних клітин, з'єднаних між собою за допомогою слизових валиків, шипів або зубців. Панцири мелозіри мають високі загини стулки та складні пояскові обідки, через що в препаратах клітини лежать переважно з пояска. Стулки панцира завжди круглі, вкриті дрібними ареолами, які часто утворюють радіальні ряди. На стулці розташовується кілька двогубих виростів – римопортул, інколи – кільце дрібних шипів. Через римопортули виділяється слиз, за допомогою якого дочірні клітини після поділу залишаються з'єднаними стулками, утворюючи пари клітин. Ці пари, залишаючись разом, обумовлюють формування типових для цієї водорості ниткоподібних колоній. На великому збільшенні в клітинах добре помітні невеликі дисковидні або лопатеві хлоропласти, які розміщуються біля бічних країв стулки.

У *Melosira* досить детально досліджено статевий процес, який представлений оогамією. На початку статевого процесу в одній з клітин відбувається мейоз. При цьому після першого поділу (мейоз 1) одне з ядер дегенерує, і не переходить у фазу мейозу 2. Друге, життєздатне ядро, ділиться, і знов одне з ядер дегенерує. При поділах у фазах мейоз 1 та 2 цитокінез не відбувається. Таким чином, у жіночому гаметангії утворюється одна яйцеклітина.

В клітині, що виконує функцію чоловічого гаметангії, протопласт набрякає, обумовлюючи скидання панциру. Далі на поверхні протопласту з'являються чотири джгутики, відбувається мейоз і утворюється чотирядерна гола сперматогенна клітина, що зберігає всі чотири джгутики. Далі одночасно від сперматогенної клітини відбруньковуються чотири одноджгутикові одноядерні сперматозоїди. Брунькування відбувається таким чином, що в гамети не потрапляють пластиди: вони залишаються в центрі сперматогенної клітини, утворюючи т.зв. залишкову клітину, що позбавлена ядра і незабаром руйнується. Далі сперматозоїди запліднюють яйцеклітину, яка перетворюється на ауксоспору.

Види роду мелозіра широко представлені в планктоні ставків, озер, річок, заплавлених водойм. Серед представників роду є також і літорально-бентосні організми, деякі види здатні розвиватись на зрошуваних скелях.

Рис. 32. *Melosira*: А – загальний вигляд колонії з пояска; Б – вигляд зі стулки. 1 – хлоропласти

### **Клас Фрагілярієфіцієві, або Безшовні – Fragilariophyceae**

Об'єднує водорості з зигоморфними стулками, які позбавлені швів, але мають осьове поле. На стулці фрагілярієфіцієвих, як правило, розташовується один двогубий виріст –

римопортула, який вважається попередником шва. В межах цього класу, на відміну від *Coscinodiscophyceae*, повністю відсутні джгутикові стадії. В класі виділяють 12 порядків. Типовим є порядок *Fragilariales*.

### **Порядок Фрагіляріальні – *Fragilariales***

Характерними ознаками порядку є наявність на полюсі стулки однієї римопортули, розміщеної під кутом до поздовжньої осі; вставні обідки відсутні або наявні, проте в останньому випадку позбавлені септ. Клітини містять від двох великих до багатьох дрібних хлоропластів, розміщених переважно в периферичному шарі цитоплазми, під стулкою. Більшість представників цього порядку утворює колонії, за формою яких роди цих водоростей можна розпізнавати навіть без виготовлення постійних препаратів панцирів. До найбільш поширених у континентальних водоймах родів належать *Fragilaria*, *Asterionella*, *Diatoma*.

**Рід фрагілярія – *Fragilaria* (рис. 33: А, Б).** Клітини водорості здебільшого утворюють колонії у вигляді стрічок, в яких панцири з'єднуються стулками. При вигляді з пояса окремих панцир має видовжено-прямокутну форму; зі стулки панцир видовжений, білатерально-симетричний, на полюсах більш-менш дзьобоподібний. У постійних препаратах, виготовлених з очищених від цитоплазми панцирів, на стулці добре розрізняються осьове поле та чергово розміщені штрихи. Види роду є переважно мешканцями перифітонних та бентосних угруповань прісних водойм.

**Рід астеріонела – *Asterionella* (рис. 33: В, Г).** За будовою панциру вельми схожа з фрагілярією прісноводна планктонна водорість *Asterionella*, яка, проте, добре відрізняється за будовою колоній. В них клітини з'єднані у зірчасті колонії за допомогою слизу та дрібних шипиків, розташованих на полюсі стулки.

**Рід діатома – *Diatoma* (рис. 33: Д, Е).** У живому стані представники цього роду розрізняються за наявністю зигзагоподібних колоній. В них з'єднання клітин також здійснюється за допомогою слизу та полярних шипиків на стулці. Крім того, яскравою ознакою є наявність на внутрішньому боці стулки грубих поперечних ребер, які надають клітині характерної поперечної посмугованості. Діатому можна часто зустріти у планктонних та бентосних угрупованнях прісних водойм.

Рис. 33. Фрагілярієфіцієві діатомові водорості: А, Б – *Fragilaria vaucheriae*: А – окрема клітина, Б – колонія; В, Г – *Asterionella formosa*: В – окрема клітина, Г – фрагмент колонії; Д, Е – *Diatoma vulgare*: Д – окрема клітина, Е – колонія. 1 – штрихи; 2 – хлоропласт; 3 – ребра

### **Клас Бациларієфіцієві, або Шовні – *Bacillariophyceae***

До цього класу включені водорості з зигморфними стулками, у яких на одній або на обох стулках є шов. У водоростей з *Bacillariophyceae* джгутикові стадії повністю відсутні, статеві процеси представлені ізо-, гетеро- та автогамією.

Згідно з сучасними поглядами на еволюцію діатомових водоростей, шов утворився з римопортули, що поступово видовжувалась. Шов є структурою, з якою пов'язана здатність бациларієфіцієвих водоростей до активного ковзаючого руху. Поява такої здатності розглядається як крупний ароморфоз. Тому ознаки, пов'язані зі швом (зокрема, його тип, кількість, положення на стулці, ступінь розвитку і т.д.) покладені в основу поділу *Bacillariophyceae* на порядки.

*Bacillariophyceae* поділяють на десять порядків, з яких нижче розглядаються п'ять – *Symbellales*, *Achnanthes*, *Naviculales*, *Bacillariales* та *Surirellales*.

### **Порядок Цимбеляльні – *Symbellales***

Об'єднує види, у яких на одній зі стулок є розвинений щілиноподібний шов, за допомогою якого клітини можуть активно рухатись. На протилежній стулці також є шов, який у деяких видів недорозвинений (наприклад, *Rhoicosphenia*), у інших – розвинений повністю (*Gomphonema*, *Symbella*). Стулки у цимбеляльних водоростей асиметричні принаймні по відношенню до однієї з осей.

Види з *Symbellales* населяють переважно бентос та перифітон прісних водойм.

**Рід ройкосфенія – *Rhoicosphenia* (рис. 34: А, Б).** Водорість часто трапляється в обростаннях вищих водних рослин. Її клітини симетричні зі стулки лише по відношенню до поздовжньої осі, і мають булавоподібну форму. З пояска панцир клиноподібний й вигнутий, прикріплюється до субстрату довгою слизовою ніжкою. Цей слиз секретується через відкриті пори, розташовані на звуженому кінці стулки. Шов повністю розвинений лише на одній стулці, на іншій він розвинений лише біля полюсів. Хлоропласт у ройкосфенії один, чотирилопатекий; лопаті починаються від притиснутого до пояска піреноїда.

Рис. 34. Щілиношовні діатомові водорості: А, Б – *Rhoicosphenia abbreviata*: А – вигляд зі стулки; Б – вигляд з пояска; В, Г – *Gomphonema truncatum*: В – вигляд зі стулки, Г – живі клітини, вигляд з пояска; Д, Е – *Symbella tumida*: Д – вигляд зі стулки, Е – живі клітини на слизових ніжках; Є, Ж – *Planothidium lanceolata*: Є – шовна стулка, Ж – безшовна стулка; З, І – *Cocconeis placentula*: З – шовна стулка, І – безшовна стулка; Ї – *Navicula tripunctata*. 1 – щілиноподібний шов; 2 – стигма; 3 – слизова ніжка; 4 – рострум; 5 – хлоропласт

**Рід гомфонема – *Gomphonema* (рис. 34: В, Г).** За обрисами клітин види цього роду дещо нагадують попередній рід – стулки в них булавоподібні, з пояска клітини клиноподібні, але, на відміну від ройкосфенії, не вигнуті. Шов у гомфонемі добре розвинений на обох стулках. Водорості мешкають переважно у перифітоні, і прикріплюються до підводних субстратів слизовими ніжками, що утворюються завдяки секретії слизу через систему субмікроскопічних пор, розташованих на полюсі звуженого боку стулки.

**Рід цимбела – *Symbella* (рис. 34: Д, Е).** Види роду *Symbella* нагадують півмісяці, що знаходяться на верхівках розгалужених слизових ніжок. Стулки цимбели симетричні щодо поперечної осі, і тому розглядаються як дорзовентральні. На вигнутому боці клітини розташовується хлоропласт із піреноїдом. Майже посередині стулки проходить шов, полярні щілини якого відігнуті на дорзальний бік. В оптичному мікроскопі на постійних препаратах біля центрального вузлика можна спостерігати одну-кілька крапок, що представляють особливий тип перфорацій – стигми. Представників цього роду можна знайти майже в будь-якій прісній водоймі, переважно в обростаннях вищих водних рослин.

### **Порядок Ахнанталні – *Achnanthes***

Найяскравішою особливістю представників порядку є наявність щілиноподібного шва лише на одній зі стулок – або на епітеці, або на гіпотетці. Розташування шва лише на одній стулці пов'язано з пристосуванням цих водоростей до перифітонного способу життя. Клітини ахнанталних водоростей поодинокі, розташовуються на поверхні субстратів, притискаючись до них стулкою зі швом. До найпоширеніших представників порядку належать роди *Planothidium* та *Cocconeis*.

**Рід планотидій – *Planothidium* (рис. 34: Є, Ж).** Види цього роду масово розвиваються у перифітонних та бентосних угрупованнях прісних водойм. Панцири мають бісиметричні стулки, з яких шовна стулка увігнута, а безшовна – опукла. За рахунок секретії слизу полярною щілиною, клітини утворюють ніжку, якою під час вегетації прикріплюються до субстрату. Пластида у представників роду одна, розташовується вздовж одного з боків

стулки. На постійних препаратах планотидій легко розпізнається за підковоподібною структурою – рострумом – біля центрального поля безшовної стулки.

**Рід коконейс – *Cocconeis* (рис. 34: 3, 1).** У прісних водоймах цей рід є найхарактернішим домінантом обростань вищих водних рослин та зелених водоростей-макрофітів. Стулки коконейсу широкоеліпсоїдні, пояскові обідки низькі. Клітини *Cocconeis* не утворюють слизових ніжок, а міцно притискаються до субстрату тією стулкою, на якій розміщений шов. Кожна клітина містить один лопатевий пристінний хлоропласт у вигляді літери "С", з одним або кількома дрібними видовженими голими піреноїдами.

### **Порядок Навікуляльні – Naviculales**

Водорості цього порядку мають розвинені щілиноподібні шви на обох стулках. Самі стулки або бісиметричні, або S-подібні (дзеркально симетричні). Представники *Naviculales* поширені майже в усіх типах морських та прісноводних угруповань. Характерними прикладами навікуляльних водоростей є роди *Navicula* та *Pinnularia*.

**Рід навікула – *Navicula* (рис. 34: 1).** Види одного з найчисленніших родів порядку – *Navicula* – мають досить просту будову: стулки за обрисами ланцетоподібні, і нагадують човник. По середині осьового поля проходить прямий щілиноподібний шов. На поверхні стулок розташовуються паралельні, радіальні або конвергентні штрихи, утворені правильними рядами ареол. Центральне поле відносно невелике, і не доходить до країв стулки. При вигляді з пояска клітини видовжено-прямокутні. Пояскові обідки прості, і не мають вставних обідків. Хлоропластів два, вони пластинчасті, розташовуються вздовж пояскових обідків на різних боках стулки і містять по одному паличкоподібному піреноїду.

**Рід пінулярія – *Pinnularia* (рис. 35).** Стулки видів роду *Pinnularia* мають форму, наближену до видовжено-еліпсоїдної. Шов у пінулярії дещо хвилястий. З внутрішнього боку стулки панцир має систему грубих потовщень – ребер, які дещо нагадують поверхню пральної дошки, і в оптичний мікроскоп можуть бути помилково прийняті за штрихи. Між ребрами панцир перфорований рядами дрібних ареол. При вигляді з пояска панцир правильно-прямокутний, причому в цій позиції добре помітно, що ребра є саме системою внутрішніх потовщень стулки, а не її перфорацій.

Хлоропластів два, стрічковидні, розташовуються вздовж поясків з протилежних боків стулки і мають дуже порізані краї. У деяких видів протилежні стрічки хлоропласту під гіповальною з'єднуються невеликим містком, завдяки чому хлоропласт набуває H-подібної форми. В центральній частині кожної стрічки у багатьох видів розташовується по одному голому еліпсоїдному піреноїду. Оскільки панцири у видів цього роду переважно великі, клітини не здатні утримуватись у товщі води, через що мешкають або у бентосних, або у перифітонних угрупованнях прісних водойм.

Рис. 35. *Pinnularia*: А – вигляд зі стулки; Б – вигляд з пояска. 1 – щілиноподібний шов; 2 – **кінцевий вузлик**, 3 – центральний вузлик; 4 – ребро; 5 – осьове поле; 6 – епітека; 7 – гіпотека

### **Порядок Бациляріальні – Bacillariales**

До порядку включено водорості, на стулках яких розташовується по одному відносно прямому каналовидному шву. Шов бациляріальних складається з вузької зовнішньої щілини, яка сполучається з каналом, розміщеним у внутрішньому потовщенні стулки – кілі. Канал відкривається у порожнину панцира великими отворами – кільовими точками. Цей канал є гомологом внутрішньої щілини шва щілиношовних діатомей. Водорості з *Bacillariales* поширені у водоймах всіх типів та у багатьох ґрунтах. Характерним представником порядку є рід *Nitzschia*.

**Рід ніцшия – *Nitzschia* (рис. 36: А).** Водорість має бісиметричні або S-подібні стулки, які переважно досить витягнуті у довжину. Каналовидний шов зміщений до краю стулки, причому шов епітеки розташовується на протилежному боці від гіпотеки. Зазвичай види цього роду мають дві пластинчасті цілісні або злегка розсічені пластиди, розміщені по різні боки від поперечної площини клітини. За видовим багатством рід *Nitzschia* є одним з найчисленніших у відділі. Види з вузькими та дрібними панцирами поширені переважно у планктоні, а з великими та грубими – у бентосі та перифітоні континентальних водойм та морів.

Рис. 36. Каналошовні діатомові водорості: А – *Nitzschia palea*; Б – *Surirella brebissonii*; В – *Cymatopleura solea*. 1 – кільові точки, 2 – осьове поле; 3 – крило

### **Порядок Суриреляльні – Surirellales**

У представників цього порядку на кожній стулці розташовано по два каналовидних шва. Вони розміщуються у зовнішніх складках біля загину стулки, які називають крилами. Стулки суриреляльних мають складні системи ребер, що підсилюють крила. Між ребрами на стулці знаходяться системи ареол. Оскільки панцири представників порядку великі та важкі, ці водорості населяють переважно бентосні угруповання. Характерними представниками порядку є роди *Surirella* та *Cymatopleura*.

**Рід сурірела – *Surirella* (рис. 36: Б)** має еліпсоїдні або яйцеподібні стулки з добре розвиненими крилами, в яких знаходяться каналовидні шви. На поверхні стулки розташовуються грубі поперечні ребра, що закінчуються на крилах. Клітина має два великих пластинчастих хлоропласти, які розташовуються на периферії клітини таким чином, що один з них притиснутий до епітеки, другий – до гіпотеки. Види роду населяють як моря, так і прісні водойми.

**Рід циматоплевра – *Cymatopleura* (рис. 36: В).** Панцир цієї водорості при вигляді зі стулки перетягнутий і дещо нагадує гітару. Поверхня стулок хвиляста, а крила досить вузькі. Хлоропласт у цієї водорості один, складається з двох пластин, що притиснуті до епі- та гіпотеки, відповідно, і на одному з полюсів з'єднані між собою тонким містком. Види роду населяють прісні водойми, переважно з лужною реакцією середовища.

### **Відділ Диктіохофітові водорості – Dictyochophyta**

Евкаріотичні фотоавтотрофні та вторинно гетеротрофні тубулокрістати, у яких клітини голі, часто з внутрішнім кремнеземовим скелетом (силікофлагеляти). Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу. Монадні стадії мають ретроніми. Продукт асиміляції – хризоламінарин. Характерна особливість – асоційованість базальних тіл джгутиків безпосередньо з ядерною мембраною, без участі джутикових коренів.

Відділ об'єднує біля 40 видів мікроскопічних одноклітинних водоростей з монадною або амебоїдною будовою. Відома також значна кількість викопних диктіохофітових. Найдавніші представники мають вік біля 120 млн. років. Поширені диктіохофітові переважно у планктоні морів та прісних водойм.

**Біохімічні особливості.** Представники відділу характеризуються наявністю хлорофілів а та с, які маскуються додатковими пігментами, в першу чергу – фукоксантином. Через це хлоропласти диктіохофітів забарвлені у жовтий або світло-коричневий колір. З інших ксантофілів виявлено діатоксантин, діадіноксантин, лютеїн. З каротинів знайдено лише β-каротин. Запасними поживними речовинами є олія та хризоламінарин.

**Цитологічні особливості.** Клітинні покрити представлені плазмалевою, над якою може знаходитись кремнеземовий скелет, одягнений слизовою капсулою.

Диктіохофітові водорості одноядерні. Ядро еукаріотичного типу, відмежоване від цитоплазми двомембранною оболонкою, з одним або кількома ядерцями. З апікального боку до ядерної оболонки прикріплюються два базальних тіла джгутиків. До ядерної оболонки також безпосередньо прилягає комплекс Гольджі. Крім того, у диктіохофітових наявні особливі цитоплазматичні мікротрубочкові структури, які відходять від поверхні ядра і утворюють у цитоплазмі додаткові опірні елементи, а у амебоїдних форм заходять у ризоподії і беруть участь у їх русі.

На ультратонких зрізах мітохондріальні профілі мають трубчасті кристи.

У здатних до фотосинтезу представників клітина звичайно містить кілька пристінних хлоропластів. Кожний хлоропласт вкритий чотиримембранною оболонкою. Дві внутрішні мембрани є власними мембранами хлоропласту, дві зовнішні мембрани утворюють хлоропластний ендоплазматичний ретикулум. Під хлоропластною оболонкою розташовується оперезуючий тилакоїд, далі кілька тритилакоїдних ламел.

Монадні стадії дводжгутикові. Джгутики гетероконтні, гетероморфні та гетеродинамічні. Інколи короткий джгутик редукований і від нього зберігається лише базальне тіло. Довгий джгутик несе два ряди ретронем. Унікальною особливістю джгутикового апарату є повна відсутність мікротрубочкових джгутикових коренів та прикріплення базальних тіл джгутиків безпосередньо до ядерної мембрани.

**Розмноження** відбувається вегетативним поділом клітин надвоє та зооспорами. Зооспори голі, позбавлені кремнеземового скелету, і мають два гетероконтні та гетеродинамічні джгутики, що виходять з апікальної заглибини.

**Система відділу.** Відділ включає два класи – Dictyochophyceae та Pedinellophyceae. У Dictyochophyceae кремнеземовий скелет є, у Pedinellophyceae він відсутній.

#### **Клас Диктіохофіцієві, або Силікофлагеляти – Dictyochophyceae**

В межах класу представлено лише один порядок – Dictyochales. Типовим родом є *Dictyocha*.

**Рід диктіоха – *Dictyocha* (рис. 37).** Водорість одноджгутикова, з протопластом, диференційованим на дві зони – периферичну та центральну перинуклеарну. У периферичній частині, назовні від плазмалеми, розміщується кремнеземовий скелет. Він має вигляд кошика, який утворений з'єднаними між собою порожнистими кремнеземовими трубкам. Периферична зона складається з численних радіально розміщених тяжів цитоплазми, які анастомозують між собою та розширюються на верхівці. В цих розширеннях розташовуються хлоропласти та мітохондрії. У перинуклеарній зоні міститься ядро, комплекси Гольджі, від центральної зони відходить джгутик, інколи – псевдоподія, яку називають щупальцем.

Диктіоха надзвичайно широко розповсюджена у морях та океанах високих широт. Однією з яскравих екологічних особливостей є її холодолюбність. Температурний оптимум вегетації для представників цього роду знаходиться у діапазоні 5-12°C.

Рис. 37. *Dictyocha*: А – зовнішній вигляд клітини; Б – кремнеземовий скелет (вигляд збоку). 1 – трубка кремнеземового скелету; 2 – слизова капсула; 3 – хлоропласти; 4 – джгутик

#### **Клас Педінелофіцієві – Pedinellophyceae**

Об'єднує монадні одноджгутикові водорості, які позбавлені кремнеземового скелету. Зазвичай на передньому кінці клітина здатна утворювати псевдоподії, а на задньому – стебельце, яке у частини видів здатне скорочуватись. Протопласт не диференційований на

периферичну та перинуклеарну зони. Типовим родом є педінела – *Pedinella* (рис. 38), яка зустрічається у прісних водоймах, зокрема в озерах.

Рис. 38. *Pedinella*: зовнішній вигляд клітин. 1 – джгутик; 2 – хлоропласт; 3 – псевдоподії; 4 – скоротливе стебельце

### **Альвеоляти**

Підцарство альвеолят (*Alveolatae*) об'єднує організми з альвеольованими клітинними покривами, в утворенні яких значну роль відіграють мікротрубочки. Для альвеолят характерні різні варіанти ядерного апарату, які помітно відрізняються від типової схеми будови ядра еукаріот. Ретронери у альвеолят відсутні. До підцарства належать динофітові водорості, апікомплекси та інфузорії.

### **Відділ Динофітові водорості – *Dinophyta***

Еукаріотичні первинно гетеротрофні, фотоавтотрофні та вторинно гетеротрофні тубулокрисати, в яких клітини вкриті особливим типом покривів – альвеольованою амфієсмою. Пластиди вторинно симбіотичні і вельми різноманітні – хлорофітного та родофітного типів. У примітивних представників ядро типово еукаріотичне, у еволюційно продвинутих представляє особливий варіант ядерного апарату – динокаріон.

До відділу відносять біля 2000 видів сучасної флори. Ще близько 2000 видів відомі у викопному стані. Найдавніші рештки динофітових водоростей представлені переважно цистами (т.зв. гістрихосфериди), які знайдені у силурійських (435-460 млн. років тому) та докембрійських (600 млн. років) осадових породах.

**Біохімічні особливості.** Для *Dinophyta* склад пігментів не є універсальною систематичною ознакою. Приблизно 50% видів є облігатними гетеротрофами і не мають фотосинтетичних пігментів. У фотоавтотрофних представників сьогодні відомо принаймні чотири варіанти комбінацій пігментів: перша вважається основною, інші – додатковими.

Основна комбінація пігментів властива переважній більшості фотоавтотрофних динофітових. Вона включає хлорофіли а та с, β-каротин, ксантофіли перидинін, діадиноксантин та диноксантин. Хлоропласти у представників з основною комбінацією забарвлені у різні відтінки жовтого кольору.

Продуктами асиміляції є крохмаль та олія, рідше – хризоламінарин, а у облігатно гетеротрофних видів – глікоген. Всі асиміляти відкладаються поза межами хлоропластів.

**Цитологічні особливості.** Клітинні покриви представлені амфієсмою, що розташовується під плазмалею. Амфієсма складається з шару сплосчених мембранних пухирців, що щільно прилягають один до одного. Кількість пухирців у різних представників різна – від двох до кількох десятків. Пухирці заповнені або зернистим матриксом, або всередині кожного пухирця відкладається полісахаридна платівка. В першому випадку амфієсма еластична, клітини здатні до слабких метаболічних змін форми. Якщо у пухирцях утворюються платівки, то клітини мають сталу форму. Цей варіант амфієсми називають текою. Зрідка клітинні покриви представлені лише плазмалею (наприклад, у *Dinamoebidium*), і тоді клітини мають амебоїдну будову, здатні утворювати псевдоподії. У нерухомих (гемімонадних, кокоїдних та нитчастих) динофітових водоростей є справжня целюлозно-пектинова оболонка.

Клітини мають переважно дорзовентральну будову. Характерна особливість – наявність двох борозенок – поперечної та поздовжньої. У зоні борозенок амфієсма відсутня, і протопласт відмежовується від зовнішнього середовища лише плазмалею. Поздовжня борозенка знаходиться на черевному боці, її пересікає поперечна борозенка. Остання



розділяє клітину на верхню частину – епикон, та нижню – гіпокон. З місця перехрещення борозенок виходять два гетероконтні, гетероморфні та гетеродинамічні джгутики. Один джгуттик знаходиться у поперечній борозенці, і є рушійним, другий – у поздовжній, і виконує функції стерна.

Біля основи джгутиків розташовується вакуолярний апарат, представлений непульсуючими вакуолями – пузулами. У зоні поздовжньої борозни клітини деяких видів утворюють псевдоподії, за допомогою яких активно захоплюють часточки їжі. Перетравлювання здобичі відбувається у травних вакуолях.

Ядро у переважній більшості динофітових водоростей має суттєві відмінності від типово евкаріотичних ядер: хромосоми майже позбавлені гістонів, протягом всього клітинного циклу знаходяться у надспіралізованому стані та прикріплюються до ядерної оболонки за допомогою центромерів.

Ядерна оболонка при поділі лишається інтактною, мітоз закритий. На початку поділу у ядрі утворюються цитоплазматичні тунелі, в які занурюються пучки мікротрубочок. Більшість мікротрубочок проходить тунелі наскрізь, утворюючи інтерзональне веретено.

Хлоропласт основного типу одягнений трьома мембранами. Дві внутрішні мембрани складають власне оболонку хлоропласту, зовнішня утворена мембраною, похідною від ендоплазматичної сітки. Тилакоїди групуються по три, оперезуючі тилакоїди відсутні.

Мітохондрії динофітових водоростей мають трубчасті кристи.

Монадні клітини динофітових мають два гетероконтні, гетероморфні та гетеродинамічні джгутики. Вони виходять з невеличких заглибин – т.зв. джгутикових каналів, що зазвичай розташовані на черевному боці клітини, в місці перехрещення поздовжньої та поперечної борозенок. Один джгуттик – поперечний – направлений праворуч і знаходиться у поперечній борозенці, другий – поздовжній – орієнтований у напрямку гіпокону і лежить у поздовжній борозенці.

Поперечний джгуттик виконує локомоторну функцію. Він має вигляд хвилястої стрічки і нагадує ундулюючу мембрану. На поверхні джгутика розташовується один ряд простих мастигонем. При основі, у джгутиковому каналі, поперечний джгуттик має потовщення – парафлагелярне тіло, що є фоторецептором; з цією структурою звичайно зкоординовано положення стигми. Поздовжній джгуттик виконує функції стерна. Він дещо сплюснений, з аксонемою, що відповідає формулі 9+2. На поверхні поздовжнього джгутику розташовано 1-3 ряди простих мастигонем.

У деяких динофітових джгутики майже однакові, а поперечна борозенка редукована до апікальної заглибини. У окремих видів поздовжній джгуттик редукований, хоча зберігається його базальне тіло та мікротубулярний корінь.

**Особливості живлення.** У динофітових водоростей широко представлені два типи живлення – фотоавтотрофний та гетеротрофний. Приблизно половина видів *Dinophyta* – це забарвлені форми, що мають хлоропласти та здатні до оксигенного фотосинтезу. Інші представники відділу безбарвні, і є облигатними гетеротрофами.

Гетеротрофні *Dinophyta* можуть споживати розчинені у воді органічні речовини осмотрофним шляхом, всмоктуючи їх всією поверхнею тіла. Проте, основним способом споживання органічних речовин є фаготрофне живлення.

Захоплення часточок їжі здійснюється за допомогою особливих псевдоподій, що утворюються на черевному боці клітини у зоні поздовжньої борозенки.

**Плани будови тіла.** Переважна більшість видів є одноклітинними монадними організмами. Біля 10% видів мають амебоїдну будову. Існує також невеличка група динофітових водоростей з гемімонадним, кокоїдним та нитчастим типами морфологічної структури тіла.

### **Розмноження та життєві цикли**

Розмножуються динофітові водорості переважно нестатевим шляхом, приблизно у 50 видів виявлено статевий процес.

Основним способом нестатевого розмноження є вегетативний поділ клітин надвоє. У видів, що не мають панциру, дочірні клітини при поділі отримують від материнської клітини амфієсму епікону або гіпокону, і потім добудовують половину, якої не вистачає. Значна частина видів, що мають панцир, перед початком поділу скидають амфієсму, і тоді дочірні клітини виробляють новий панцир. Досить часто нестатеве розмноження відбувається за допомогою зооспор. Деякі види утворюють також апланоспори.

Статевий процес відбувається у формі ізо- або гетерогамії, у деяких видів функції гамет виконують вегетативні клітини, і тоді статевий процес в принципі нагадує хологамію. Гамети можуть бути голі або вкриті міцною амфієсмою.

У *Dinophyta* наявні гаплофазні, примітивні гаплодиплофазні та диплофазні життєві цикли, а редукція кількості хромосом може бути зиготичною, споричною та гаметичною.

**Система відділу.** За екологічними особливостями та комплексом цитологічних ознак (зокрема, за будовою ядра, його поділом, будовою джгутикового апарату) відділ поділяється на п'ять класів – *Oxvrrhidophyceae*, *Syndiniophyceae*, *Noctiluciphyceae*, *Blastodiniophyceae*, *Dinophyceae*. Всі класи, за винятком *Dinophyceae*, є монотипними і включають по одному порядку.

#### **Клас Оксирідофіцієві – *Oxvrrhidophyceae***

Представлений лише родом оксиріс (*Oxvrrhis*), який має два ізококтні, ізоморфні та ізодинамічні джгутики. Ядро типово евкаріотичне, в інтерфазі хроматин деспіралізований, а ядерна ДНК пов'язана з гістонами. Веретено поділу внутрішньоядерне. Водорість безбарвна, живиться осмотрофно, мешкає у морях та приморських лиманах.

#### **Клас Сіндініофіцієві – *Syndiniophyceae***

Об'єднує високоспеціалізованих внутрішньоклітинних паразитів, що мають амебоїдну будову та евкаріотичне ядро. У синдініофіцієвих наявні деякі ознаки "типових" динофітових: так, у монадних стадій є поперечний джгутик характерної "динофітової" будови, веретено поділу утворюється позаядерно, у цитоплазматичних тунелях, що проходять крізь ядро. Всі синдініофіцієві – облігатні гетеротрофи, переважаючим типом живлення є фаготрофія. Синдініофіцієві паразитують у клітинах морських інфузорій, ракоподібних, риб та великих (т.зв. "справжніх") динофітових водоростей.

#### **Клас Ноктилюціфіцієві – *Noctiluciphyceae***

Включає облігатно гетеротрофні вільноіснуючі морські водорості, у яких вегетативні клітини мають типово евкаріотичне ядро, а гамети – динокаріон. Клас є монотипним, типовий представник – *Noctiluca*.

**Рід ночесвітка – *Noctiluca* (рис. 39).** Особливостями ноктилюки є, по-перше, здатність до біоломінісценції, по-друге, до утворення симбіозів з дрібними одноклітинними зеленими водоростями. Завдяки останньому деякі популяції ноктилюки фактично переходять до автотрофного живлення.

У вільноіснуючому стані ця водорість живиться фаготрофно, захоплюючи часточки їжі шупальцем, у якому є мікротрубочкові опірні елементи. Останні дещо нагадують мікротубулярний кошик. Вегетативні клітини великі (до 1 мм у діаметрі), вкриті амфієсмою, пухирці якої заповнені рідиною і не містять платівок. Джгутик лише один, за будовою відповідає типовому поздовжньому джгутику. Цитоплазма містить велику вакуолю, пронизану цитоплазматичними тяжами. Ядро у клітині одне, з диплоїдним набором хромосом, що організовані за евкаріотичною схемою: інтерфазний хроматин

деспіралізований, ДНК пов'язана з гістонами. Мітоз також еукаріотичного типу, проте здійснюється за допомогою характерного для динофітових позаядерного веретена.

Монадні стадії представлені гаметами, що утворюються у вегетативній клітині після редукційного поділу. Гамети, на відміну від вегетативних клітин, мають динокаріотне ядро зі спіралізованими інтерфазними хромосомами, що не пов'язані з гістонами. Джгутиковий апарат у гамет типової динофітової будови, поздовжній та поперечний джгутики виходять з місця перехрещення поздовжньої та поперечної борозенок.

Статевий процес представлений ізогамією. При утворенні гамет ядро вегетативної клітини редукційно ділиться. Після копуляції гамет планозигота без періоду спокою швидко проростає у нову диплоїдну вегетативну клітину. Таким чином, життєвий цикл ночесвітки диплофазний, з гаметиною редукцією та без чергування поколінь.

*Noctiluca* вважається космополітною водорістю, що зустрічається в морях помірного, субтропічного та тропічного поясів.

Рис. 39: *Noctiluca*: А – вегетативна клітина; Б – гамета

### **Клас Бластодиніфіцієві – *Blastodiniophyceae***

Об'єднує водорості, що є внутрішньотканинними паразитами водних тварин, переважно – з класу ракоподібних (*Crustacea*). Монадні клітини бластодиніфіцієвих мають справжній динокаріотний ядерний апарат. У вегетативних клітин мітоз типово динофітовий. Переважній більшості представників властиві справжні хлоропласти основного типу. Лише один вид безбарвний і живиться виключно гетеротрофно. Таким чином, майже всі види класу живляться міксотрофно.

Характерним представником є *Blastodinium spinulosum*. Водорість паразитує у кутикулярному шарі травної системи веслоногих рачків (ряд *Copepoda*) і має особливий цикл розвитку зі стадіями клітин-трофочитів, гоноцитів, зооспор (спороцитів) та цист.

### **Клас Динофіцієві – *Dinophyceae***

Головна ознака класу – наявність динокаріону та типово динофітового мітозу на всіх стадіях життєвого циклу. Переважна більшість динофіцієвих – це монадні водорості з типово динофітовим планом будови клітин – поздовжньою та поперечною борозенками, диференціацією клітини на епікон та гіпокон, двома гетероморфними джгутиками, здатністю до фаготрофного живлення, причому жертва захоплюється псевдоподіями, що мають кошики мікротрубочок. Еугамним динофіцієвим водоростям властивий гаплофазний життєвий цикл. Динофіцієві ведуть переважно вільний спосіб життя, рідше є внутрішньотканинними або внутрішньоклітинними симбіонтами тварин та водоростей. Клас поділяють на п'ять порядків – *Amphidinales*, *Goniaulacales*, *Symbiodinales*, *Peridinales* та *Prorocentrales*, серед яких два останніх є провідними.

### **Порядок Амфідиніальні – *Amphidinales***

Об'єднує монадні водорості з м'якою амфієсмою, що не утворює теки. Поперечна борозенка у амфідиніальних зміщена на верхівку клітини. Характерний представник – рід *Amphidinium* – мешкає переважно у морському планктоні.

### **Порядок Гоніаулакальні – *Goniaulacales***

Включає динофіцієві водорості, що вкриті міцною текою та мають специфічний тип поділу клітин: дочірні клітини отримують половину амфієсми від материнської клітини, і самостійно добудовують лише невисначу частину. Через це часто утворюються ланцюжки клітин, особливо – у культурі. Додатковою ознакою порядку вважають наявність довгої поздовжньої борозенки, що звичайно заходить на епікон, сягаючи навіть апексу клітини. Життєві цикли гаплофазні або гаплодиплофазні, з тривалою стадією рухливої планозиготи. Характерні представники порядку – роди *Goniaulax* та *Ceratium*.

**Рід гоніаулакс** – *Goniaulax* має більш-менш еліпсоїдні клітини, у яких тека не утворює великих виростів. Види роду дуже поширені у планктоні морів. Деякі види роду здатні викликати токсичні "цвітіння" води, відомі під назвою "червоні припливи".

**Рід цераціум** – *Ceratium* (рис. 40) характеризується сильно витягнутими в поздовжньому напрямку клітинами, які помітно дорзовентрально стиснуті. Верхівка клітини – апекс – витягнута в довгий відросток. Нижня, антапікальна частина утворює два або три роговидних придатки. Поперечна борозенка проходить через найширшу частину клітини. Поздовжня борозенка, що починається від поперечної, йде донизу навкіс. З місця перехрещення борозенок виходять два джгутики – поперечний та поздовжній. Протопласт вкритий міцною текою. Розмноження відбувається в рухливому стані шляхом поділу протопласту разом з текою в косому напрямку. Одна з дочірніх клітин отримує більшу частину верхньої половини материнської клітини і невелику частину нижньої, а друга – більшу частину нижньої і невелику частину верхньої. Відсутні частини доростають, і добудовують неvistачаючі частини теки. Наприкінці вегетаційного сезону водорість утворює цисти, і в цьому стані переживає несприятливі умови.

Еугамні види роду мають гетерогамний статевий процес з особливим типом копуляції гамет: мікрогамета потрапляє у цитоплазму макрогамети через розташований на черевному боці останньої отвір. Платівка теки макрогамети в зоні отвору перед копуляцією руйнується. Тека мікрогамети поступово розчиняється в цитоплазмі макрогамети; через деякий час від чоловічої гамету у цитоплазмі лишається тільки ядро. Пізніше воно зливається з ядром макрогамети. Таким чином, гамети не зливаються (у звичайному розумінні), а жіноча гамета "пожирає" чоловічу.

Більшість видів цього роду мешкає у морях, і лише окремі представники зустрічаються у планктоні прісних континентальних водойм.

Рис. 40. *Ceratium*: 1 – епівальва; 2 – гіповальва

### **Порядок Симбіодинальні – *Symbiodiniales***

Специфічна група динофіцієвих, що є ендосимбіонтами коралоутворюючих кишковопорожнинних. Характерним представником порядку є рід *Symbiodinium*.

Веgetативні клітини *Symbiodinium* – зооксантели – позбавлені джгутиків, містять кілька жовтих або коричневих хлоропластів. Мешкають зооксантели у цитоплазмі клітин господаря, і забезпечують останнього низькомолекулярними метаболітами, що утворюються у процесі фотосинтезу (гліцеролом, глюкозою, аланіном, гліколатом). Натомість водорість отримує від поліпа азот у формі амонія або сечовини.

Звичайно зооксантели діляться у клітинах ендодерми господаря і передаються молодим поліпам у складі яєць.

### **Порядок Перидинальні – *Peridinales***

Об'єднує представників з різноманітними типами морфологічних структур – монадною, амебоїдною, кокоїдною, нитчастою, та з різноманітними варіантами будови амфієсми. У перидинальних амфієсма материнської клітини не передається дочірнім – під час поділу або по його закінченні амфієсма скидається, і дочірні клітини повністю будують нову амфієсму; у еугамних видів при статевому процесі відбувається типова копуляція гамет, що з'єднуються черевними боками, і утворюється планозигота, що тривалий час (від кількох годин до кількох тижнів) перебуває у рухливому стані. Найбільш поширеними представниками порядку є *Gymnodinium*, *Peridinium* та *Dinophysis*.

**Рід гімнодиній** – *Gymnodinium* (рис. 41: А). Водорість має найпростіший план будови. Вона одноклітинна, монадна, при розгляді в оптичний мікроскоп здається голою,

хоча насправді вкрита м'якою амфієсмою. Від близьких родів відрізняється тим, що поперечна борозенка розташовується приблизно в екваторіальній зоні клітини.

Всі види роду здатні до гетеротрофного живлення, що здійснюється осмотрофним та фаготрофним способами. В останньому випадку водорість утворює псевдоподії з характерним кошиком мікротрубочок. Невелика кількість видів є облігатними гетеротрофами. Проте, переважна більшість видів – міксотрофи, що мають хлоропласти, забарвлені у жовтуватий або коричнюватий колір. Деякі представники містять хлоропласти інших типів. Так, у забарвленого в синій колір *G. aeruginosum* хлоропласт утворився внаслідок ендосимбіозу з криптофітовою водорістю. *G. viride* (= *Lepidodinium viride*) забарвлений у зелений колір і має хлоропласт, попередником якого була зелена водорість.

Види роду населяють переважно морський планктон, частина видів мешкає у прісних та солонуватих водоймах.

Рис. 41. Перидиніальні водорості: А – *Gymnodinium*; Б – *Peridinium*; В – *Dinophysis*. 1 – поперечна борозенка; 2 – поздовжня борозенка; 3 – хлоропласт; 4 – ядро; 5 – краплина олії; 6 – вічко; 7 – платівки теки; 8 – комірець; 9 – крилоподібний виріст

**Рід перидиній – *Peridinium* (рис. 41: Б)** має добре розвинену теку. Вона складається з двох частин – верхньої (епівальви) та нижньої (гіповальви), які розділені поперечною борозенкою. Епівальва утворена зрослими апікальними, проміжними та приекваторіальними, гіповальва – приекваторіальними та антапікальними платівками амфієсми. У зоні стикування платівок тека утворює грубі виразні шви. Епівальва та гіповальва розділені поперечною борозенкою, що проходить в екваторіальній площині клітини. Поздовжня борозенка розташовується на гіповальві і лише злегка заходить на епівальву.

Переважає більшість видів роду має жовто-бурі хлоропласти основного типу. У деяких видів (*Peridinium balticum*) хлоропласти виникли внаслідок ендосимбіозу з золотистою водорістю. Незначна кількість видів роду живиться виключно гетеротрофно.

Види роду *Peridinium* мешкають в основному у морському планктоні, і лише біля 15% видів зустрічаються у континентальних прісних водоймах.

**Рід динофізис – *Dinophysis* (рис. 41: В)** також об'єднує види з міцною текою. Проте, у цих водоростей поперечна борозенка зміщена майже на апекс, а клітина дуже стиснута з боків. Тека навколо поперечної борозенки утворює лійкоподібний комірець, а по боках поздовжньої борозенки – великі крилоподібні вирости. Види *Dinophysis* мешкають у планктоні морів холодного, помірної та субтропічного поясів.

### **Порядок Пророцентральні – *Prorocentrales***

Характеризується наявністю двостулкової теки, поділом клітин виключно у поздовжньому напрямку, передніми джгутиками майже рівної довжини. Типовий рід порядку – *Prorocentrum*.

**Рід пророцентр – *Prorocentrum* (рис. 42)** має монадні клітини з міцною текою, що складається з двох платівок, з'єднаних між собою як шкаралупки горіха. На верхівці клітини знаходиться апікальна заглибина. Її дно вкрите кількома дрібними платівками, дві з яких пронизані джгутиковими порами. З джгутикових пор виходять два гетероморфні та майже ізоконтні джгутики, направлені вперед. Проте, ультратонка будова джгутиків та їх коренева система відповідає типовому плану будови динофіцієвих водоростей. У цитоплазмі міститься одне динокаріонтичне ядро та жовто-коричневі хлоропласти.

Поділ клітини відбувається у поздовжньому напрямку, причому дочірні клітини, подібно до *Goniaulacales*, отримують половину теки від материнської клітини, а невивставаючу половину добудовують.

Рід об'єднує більше 100 видів морських планктонних водоростей. Деякі з них викликають токсичне "цвітіння" у морях та приморських лиманах. Зокрема, у Чорному морі небезпечним збудником "цвітіння" є пророцентр блискучий – *Prorocentrum micans*.

Рис. 42. *Prorocentrum*: А – вигляд з **широкого боку**; Б – вигляд з **вузького боку**. 1 – шип; 2 – джгутик; 3 – пузула; 4 – ядро; 5 – з'єднувальний шов

## Водорості платикристати

Платикристати (Platycristates) є провідним царством у системі еукаріот та в органічному світі в цілому. Представники царства характеризуються наявністю пластинчастих (інколи – також трубчастих) неперешнурованих при основі мітохондріальних крист. До царства входять три підцарства – Plantae, Animalia та Fungi.

Підцарство рослин (Plantae) об'єднує платикристал, здатних до окисного фотосинтезу, та похідні від них вторинно гетеротрофні організми. В межах підцарства відділи Haptophyta та Cryptophyta мають вторинно симбіотичні пластиди. Іншим представникам підцарства, до яких належать три відділи водоростей (Glaucocystophyta, Rhodophyta та Chlorophyta) та всі вищі рослини, притаманні пластиди первинно симбіотичного типу.

### Відділ Гаптофітові водорості – Haptophyta

Еукаріотичні фотоавтотрофні та вторинно гетеротрофні платикристати, що мають мітохондрії з трубчастими кристами (проте не перетягнутими при основі), клітинний покрив, представлений плазмалею, що з зовнішнього боку вкрита субмікроскопічними органомінеральними лусочками, а з внутрішнього підстелена оперезуючою цистерною ендоплазматичної сітки. Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу. У багатьох представників є джгутикоподібна структура – гаптонема.

Відділ нараховує біля 500 видів з 80 родів. Переважна більшість гаптофітових – це морські одноклітинні організми. Викопні гаптофітові утворили основні відклади крейди.

**Біохімічні ознаки.** Хлоропласти гаптофітових звичайно забарвлені у жовтий або коричневий колір завдяки наявності хлорофілів а та с, які маскуються жовтими ксантофілами: фукоксантином та його дериватами. З каротинів виявлено лише β-каротин. Основний продукт асиміляції – хризоламінарин (у павловальних – парамілон), що відкладається поза межами пластид.

**Цитологічні особливості.** Клітини вкриті плазмалею, на поверхні якої знаходиться один чи кілька шарів субмікроскопічних целюлозних лусочок або гранул, а з боку цитоплазми розташовується одна велика оперезуюча цистерна ендоплазматичної сітки, що утворює два додаткові внутрішні шари покривних мембран. У деяких видів лусочки просякаються вапном, утворюючи органомінеральні покривні елементи, що отримали назву коколів.

Ядро має еукаріотичну будову. Зовнішня ядерна мембрана безпосередньо переходить у зовнішню мембрану хлоропласту. Зазвичай ядрце не спостерігається. Центріолі відсутні, а їх функцію виконує система пухирців комплексу Гольджі, або (у водоростей з порядку Pavlovales) електронно-щільні структури, асоційовані із джгутиковими коренями. Мітоз відкритий, напівзакритий або закритий.

Пластиди представлені вторинно симбіотичними родопластами. Вони вкриті чотирма мембранами, з яких дві зовнішні складають хлоропластну ендоплазматичну сітку, а дві внутрішні – власне хлоропластну оболонку. Зовнішня мембрана безпосередньо продовжується у зовнішню мембрану ядра. Тилакоїди зібрані по три, оперезуючої ламели немає. Досить часто наявний голий піреноїд.

Мітохондрії мають трубчасті кристи, які, на відміну від тубулокристал і подібно до інших платикристал, не перешнуровані при основі.

Монадні стадії (вегетативні клітини, зооспори, гамети) мають два джгутики рівної або нерівної довжини, що виходять із субапикальної або латеральної заглибини. Джгутики гладенькі або вкриті простими мастигонемами.

Крім джгутиків, у частини гаптофітових водоростей є унікальна джгутикоподібна нерухома органела – гаптонема. Вона являє собою виріст плазмалеми, в якому розташована одна цистерна ендоплазматичної сітки, що обгортає 6-7 мікротрубочок.

Між базальними тілами джгутиків та ядром розташовується один великий комплекс Гольджі, який, на відміну від водоростей–страменофітів, не притиснутий до ядерної мембрани.

**Плани будови тіла.** Переважна більшість гаптофітових мають монадну будову. Рідше зустрічаються кокоїдні форми. Гаметоспорфіти деяких примнезіальних, ізохризидальних та коколітальних водоростей мають нитчастий тип структури. За несприятливих умов більшість видів *Haptophyta* здатні втрачати джгутики та переходити у пальмелеподібний стан.

**Розмноження та життєві цикли.** Гаптофітові розмножуються переважно вегетативним поділом клітин надвоє, зрідка – зооспорами. У кількох видів описаний ізогамний статевий процес. У більшості видів життєвий цикл являє собою цикломорфоз. У небагатьох еугамних видів життєвий цикл гаплодиплофазний, з гетероморфною зміною поколінь та споричною редукцією.

**Система відділу.** У межах відділу виділяють лише один клас – *Haptophyceae*, який поділяють на чотири порядки – *Isochrysidales*, *Coccolithales*, *Prymnesiales*, *Pavlovales*. В основі поділу на порядки лежить план будови клітин, особливості будови клітинних покривів та наявність гаптонем.

#### **Порядок Примнезіальні – *Prymnesiales***

Об'єднує одноклітинні та колоніальні монадні та амебоїдні рівноджгутикові водорості з довгою або короткою гаптонемою. Коколіти відсутні, на поверхні плазмалеми є лише мікроскопічні целюлозні лусочки. Представники порядку мешкають як у морському планктоні, так і у прісних континентальних водоймах. Деякі примнезіальні водорості здатні викликати токсичне "цвітіння" води. Найбільш поширеними є монадні водорості, в першу чергу – види родів *Chrysochromulina* та *Prymnesium*.

**Рід хризохромуліна – *Chrysochromulina* (рис. 43: А).** Водорість дрібна, одноклітинна, з двома майже рівними апікальними джгутиками, довжина яких більш-менш дорівнює клітині, та довгою гаптонемою, яка набагато довша за джгутики. У клітині при оптичній мікроскопії помітні два парістальних жовтих або коричнюватих хлоропласти, між ними – одне ядро, на задньому кінці – від однієї до кількох гранул хризоламінару.

На прикладі цього роду було відкрито токсичні гаптофітові водорості. Зокрема, перше токсичне "цвітіння" води у морях, обумовлене розвитком гаптофітових, зареєстровано наприкінці 80-х років ХХ ст. Воно охопило узбережжя Норвегії та Швеції, тривало протягом майже двох місяців і спричинило масову загибель лососевих риб на морських фермах та у рибоводних господарствах. Збудником "цвітіння" виявилась *Chrysochromulina polylepis*.

**Рід примнезії – *Prymnesium* (рис. 43: Б, В).** Представники цього роду мають еліпсоїдні косо зрізані та дещо стиснуті клітини, на передньому кінці яких розташовуються два довгих ізоконтних джгутики та коротка пряма гаптонема. За допомогою гаптонем водорість здатна на деякий час прикріплюватись до субстрату. Клітини містять по два пристінних бічних хлоропласта з піреноїдом або без нього. В передній частині клітини розташовані дві пульсуючі вакуолі. Запасна поживна речовина – хризоламінарин. Він відкладається в задній частині клітини, у вигляді одного великого або багатьох дрібних зерняток. Розмноження відбувається шляхом поздовжнього поділу клітини в рухливому стані.



Деякі види примнезію відіграють негативну роль як у природі, так і в господарській діяльності людини. Один з видів роду – *Prymnesium parvum* – є збудником небезпечного токсичного "цвітіння" солонуватих континентальних водойм та естуаріїв. При масовому розвитку він виділяє у воду суміш протеофосфоліпідів, що отримала назву іхтіотоксину. Іхтіотоксин після активації іонами натрію, магнію або кальцію змінює проникність зябер, і здатний спричинювати масову загибель риб. Спалахи "цвітіння" *Prymnesium* зареєстровані у Болгарії, Ізраїлі, Данії, Нідерландів.

Рис. 43. Примнезіальні водорості: А – *Chrysochromulina*; Б, В – вигляд клітини *Prymnesium* в різних положеннях. 1 – гаптонема; 2 – вакуоля з хризоламінарином; 3 – хлоропласт

### **Порядок Ізохризидальні – Isochrysidales**

Об'єднує одноклітинні та колоніальні монадні та кокоїдні водорості, що не мають гаптонем і не утворюють коколів. Монадні клітини ізохризидальних мають однакові або злегка нерівні джгутики. Мешкають переважно в морях. Характерним родом є *Chrysotila*.

### **Порядок Коколітальні, або Коколітофори – Coccolithales**

Об'єднує монадні або кокоїдні водорості, що позбавлені гаптонем, проте мають кальцифіковані поверхневі лусочки – коколіти. Поширені переважно в морях. Коколітофори панували наприкінці мезозою, у кайнозої більшість видів вимерла. З сучасних родів характерним монадним представником є *Pleurochrysis*, кокоїдний тип структури властивий роду *Emiliana*.

**Рід плеврохризис – *Pleurochrysis* (рис. 44)** має складний життєвий цикл з гетероморфною зміною поколінь. Спорофіт, відомий як стадія "*Hymenomonas*", представлений монадними диплоїдними клітинами, які вкриті коколитами, розмножуються поділом надвое або за допомогою зооспор. За певних умов відбувається мейоз, внаслідок якого утворюються чотири гаплоїдні зооспори, що проростають у гаплоїдний розгалужений нитчастий гаметоспорофіт, раніше описаний як самостійний рід "*Apistonema*". Гаметоспорофіт відтворює себе зооспорами або дає ізогамети. Після копуляції зигота без періоду спокою проростає у монадну диплоїдну коколітофору. Зооспори, які продукує спорофіт, мають коротку, дуже редуковану гаптонему; у зооспор гаметоспорофіту гаптонема може бути наявна або відсутня.

Рис. 44. Схема життєвого циклу *Pleurochrysis carterae*

**Рід еміліанія – *Emiliana* (рис. 45).** Один з небагатьох представників сучасних кокоїдних коколітофорид. Клітини водорості сферичні, вкриті великими, дуже кальцифікованими коколитами. Еміліанія поширена в морях, переважно помірною та теплою поясами.

Сьогодні встановлено, що масовий розвиток еміліанії впливає на погоду та клімат. Такий вплив пов'язаний із здатністю клітин цієї водорості в процесі метаболізму виділяти в атмосферу леткий диметилсульфід. Ця речовина після фотохімічної трансформації у верхніх шарах атмосфери утворює в хмарах центри конденсації вологи, що призводить до випадіння кислотних дощів.

Рис. 45. Клітина *Emiliana* з коколитами

### **Порядок Павловальні – Pavlovales**

Об'єднує монадні водорості, у яких наявні два джгутики нерівної довжини (обидва – з простими мастигонемами), стигма, парамілон, особливі "шишкоподібні" коколіти,

редукована гаптонема. До порядку входить лише один рід – павлова (*Pavlova*), поширений у планктоні морів та естуаріїв.

### Відділ Криптофітові водорості – Cryptophyta

Евкаріотичні фотоавтотрофні та вторинно гетеротрофні платикристати, що мають клітинний покрив, представлений перипластом. Пластиди вторинно симбіотичні, родофітного типу, з нуклеоморфом. Відділ нараховує близько 200 видів одноклітинних мікроскопічних монадних водоростей, поширених як у континентальних водоймах, так і в морях.

#### Біохімічні особливості

Для фотоавтотрофних криптофітових характерні хлорофіли а та с,  $\alpha$ - та  $\epsilon$ -каротини, фікобілінові пігменти – фікоціанін та фікоеритрин, ксантофіли лютеїнового ряду (лютеїн, віолаксантин, зеаксантин) та специфічні ксантофіли (алоксантин, крококсантин, монадоксантин). Кількісні співвідношення пігментів у різних родів варіюють у широкому діапазоні. Це обумовлює велику різноманітність забарвлення криптофітових водоростей. Так, хлоропласти можуть бути червоними, блакитними, жовтими, коричневими, зеленими. Вторинно гетеротрофні представники безбарвні.

Основний продукт асиміляції – крохмаль, який відкладається у перипластидному просторі, часто – поблизу піреноїда. Додатковий асимілят – олія.

**Цитологічні особливості.** Клітини криптофітових звичайно дорзовентральні, на передньому кінці косо зрізані, мають глибоку чи невелику глотку, два гетероконтні джгутики, що відходять від дорзального боку глоткового отвору. При основі глотки у прісноводних видів є одна-дві, рідше п'ять-вісім скоротливих вакуолей. На вентральному боці розташовується вузька поздовжня борозенка.

Клітинні покриви представлені перипластом. Він складається з плазмалеми, яка з внутрішнього боку несе прямокутні чи полігональні білкові платівки, що прикріплюються до плазмалеми за допомогою білкових шипів. На зовнішньому боці плазмалеми зазвичай є шар зовнішніх білкових платівок, що за формою повторюють внутрішні. Платівки утворюють правильні ряди, які надають клітинним покривам криптофітових характерної поздовжньої посмугованості. Під перипластом знаходяться трихоцисти. Великі трихоцисти звичайно вистилають глотку, дрібні розсіяні під усією поверхнею клітини.

Ядро розташовується в задній частині клітини, має досить велике ядрце. Зовнішня ядерна мембрана безпосередньо переходить у зовнішню мембрану хлоропласта. Центріолі відсутні, їх функцію виконують базальні тіла джгутиків та ризопласти. Хромосоми в інтерфазі знаходяться у конденсованому стані. Мітоз відкритий.

Зазвичай у клітині є один-два великі пристінні хлоропласти, вкриті чотиримембранною оболонкою. Дві зовнішні мембрани утворюють хлоропластну ендоплазматичну сітку. Зовнішня мембрана хлоропластного ендоплазматичного ретикулуму безпосередньо переходить у зовнішню мембрану ядра. Перипластидний простір між двома зовнішніми та двома внутрішніми мембранами хлоропласта містить крохмаль та особливу органелу – нуклеоморф.

Від перипластидного простору нуклеоморф відмежований подвійною мембраною, яка, подібно до ядерної, має пори та містить ДНК та РНК.

Тилакоїди у хлоропласті зібрані парами. На внутрішніх боках кожної пари локалізовано фікобілінові пігменти, які, проте, не організовані у фікобілісоми. Більшість криптофітових мають великий піреноїд напівзануреного типу. У зоні перипластидного простору, що безпосередньо прилягає до піреноїда, відкладається крохмаль. У деяких криптофітових у хлоропласті є вічко, положення якого не зкоординовано із джгутиковим

апаратом. Вторинні гетеротрофи безбарвні, але зберігають редуковану пластиду – лейкопласт.

Мітохондріальний апарат представлений двома великими мітохондріями – дорзальною та вентральною. Обидві мають пластинчасті кристи.

Монадні клітини джгутикові, джгутики злегка гетероконтні, спрямовані вперед. На довшому джгутику мастигонеми розташовуються у два ряди, на коротшому вони однорядні. У перехідній зоні джгутики мають по дві поперечні платівки.

Специфічними органелами криптофітових є тільця Мопа – великі, добре помітні одномембранні структури, що знаходяться поблизу глотки і містять переважно залишки трихоцист. Припускають, що тільця Мопа є гомологами лізосом і їх функція полягає в перетравленні надлишкових трихоцист. Звичайно між глоткою та тільцями Мопа розташовується один комплекс Гольджі.

**Типи структури тіла.** Майже всі криптофітові водорості мають монадний тип структури тіла. Переважна більшість видів здатна втрачати джгутики, одягатися шаром слизу і переходити у пальмелевидний стан.

**Розмноження та життєві цикли.** Розмноження відбувається поділом клітин надвоє у поздовжньому напрямку в рухливому стані. У одного виду (*Proteomonas sulcata*) описаний гаплодиплофазний життєвий цикл з гетероморфною зміною поколінь. У *Chroomonas acuta* спостерігався хологамний статевий процес.

**Система відділу.** Всі криптофітові належать до одного класу – Cryptophyceae та одного порядку – Cryptomonadales. Характерними представниками є роди *Cryptomonas*, *Rhodomonas* та *Chilomonas*.

**Рід криптомонас – *Cryptomonas* (рис. 46).** Найчисельніший рід відділу, налічує більше 50 видів. Клітини криптомонасу латерально стиснуті, дорзовентральні, більш-менш метаболічні, з опуклим дорзальним та плоским або злегка ввігнутим вентральним боками. Спереду клітини косо зрізані, із заглибиною, на дорзальній стороні мають випин – рострум. Перипласт поздовжньо посмугований або має вигляд скошеної сіточки. По вентральному боку клітини від заднього кінця до переднього проходить поздовжня борозенка, яка біля роструму у вигляді сліпої трубки вдається в середину клітини, утворюючи широку глотку. Глотку вистилають трихоцисти.

Між отвором глоткового каналу та рострумом з клітини виходять два нерівних, спрямованих вперед джгутика. Вздовж клітини розміщуються один-два пристінних великих, часто лопатевих хлоропласти, забарвлених переважно в оливковий або коричневий колір. В середній частині хлоропласту, як правило, знаходиться один великий піреноїд. В перипластидному просторі навколо піреноїду у вигляді шкаралупок відкладається крохмаль. Вічко у більшості видів відсутнє. Ядро кулясте, знаходиться, як правило, в задній частині клітини. Скоротлива вакуоля одна, зрідка дві, відкривається в борозенку.

Водорість розмножується поздовжнім поділом. Поділ відбувається або у рухливому стані, або йому передуює перехід у пальмелевидний стан. При несприятливих умовах клітини утворюють цисти, вкриті товстим шаром ущільненого слизу.

Деякі види роду дуже поширені, найчастіше трапляються в забруднених водоймах, де можуть викликати "цвітіння" води. Беруть активну участь в процесах самоочищення забруднених органічними речовинами вод. Типові планктери, населяють переважно придонні шари води або розвиваються серед нитчастих водоростей, мохів або в заростях вищих водних рослин.

Більшість представників роду розвивається у прісних водоймах. Винятки нечисленні. Наприклад, *Cryptomonas salina* та *C. stigmatica* є галофілами і часто зустрічаються у планктоні солоних озер при концентрації солей 40-90 г/л, приймаючи участь

в утворенні лікувальних мулів – пелоїдів; *Cryptomonas cryophila* та *C. frigoris* – кріофіли, які масово розмножуються на поверхні снігу в горах та викликають його брудно-червоне та оливково-зелене "цвітіння".

Рис. 46. *Cryptomonas*: будова клітини. 1 – джгутики; 2 – роstrум; 3 – пульсуюча вакуоля; 4 – тільця Мопса; 5 – піреноїд; 6 – глотка з трихоцистами; 7 – хлоропласт; 8 – ядро; 9 – поздовжня борозенка

**Рід родомонас – *Rhodomonas*.** Водорість дуже схожа з криптомонасом, від якого відрізняється забарвленням хлоропластів та розташуванням трихоцист у глотці. Хлоропласт один, від іржасто-червоного до темно-червоного кольору, з піреноїдом. Глотка звичайно з двома поздовжніми рядами трихоцист, які вистилають лише задню її половину. Трихоцисти можна добре роздивитись після забарвлення клітини розчином Люголю.

Більшість видів роду є холодолюбними планктонними організмами, поширеними як у прісних водоймах, так і в морях. Трапляються переважно поодинокі, і є індикаторами чистих вод.

**Рід хіломонас – *Chilomonas*.** За морфологією клітин схожий з криптомонасом та родомонасом, від яких відрізняється облигатно гетеротрофним живленням. Хлоропласт відсутній, замість нього у клітині є безбарвний лейкопласт, часто – з піреноїдом, навколо якого у перипластидному просторі зрідка може відкладатись крохмаль. Крім того, в цитоплазмі є багато великих або дрібних крапель олії. Види цього роду мешкають переважно в континентальних стоячих водоймах, забруднених органічними речовинами.

### Відділ Глаукоцистофітові водорості – *Glaucocystophyta*

Евкаріотичні фотоавтотрофні платикристати, що мають амфієсмоподібний клітинний покрив. Пластиди первинно симбіотичні, глаукоцистофітного типу (ціанели). Між зовнішньою та внутрішньою мембранами оболонки пластиди зберігається шар муреїну. Продукт асиміляції – крохмаль, що відкладається у цитоплазмі.

Нараховує біля 10 видів вільноіснуючих мікроскопічних одноклітинних водоростей, поширених у прісних континентальних водоймах. Викопні рештки глаукоцистофітових поки що не знайдені.

Найяскравіша особливість відділу – це наявність унікального фотосинтетичного апарату, представленого ціанелами – видозміненими симбіотичними синьозеленими водоростями, які втратили здатність до самостійного існування поза межами клітини-господаря.

**Біохімічні особливості.** Пігменти представлені хлорофілом а, β-каротином, фікобілінами (фікоціаніном та алофікоціаніном), β-криптоксантином. Завдяки великій кількості синіх фікобілінів ціанели глаукоцистофітових забарвлені у блакитно-зелений колір. Продукт асиміляції – крохмаль, який відкладається безпосередньо у цитоплазмі.

**Цитологічні особливості.** Клітини вкриті амфієсмоподібною пелікулою: під плазмалевою розташовуються сплюснені мембранні пухирці – лакуни, всередині яких можуть знаходитись тонкі платівки. Лакуни з боку цитоплазми підстилаються мікротрубочками. У деяких представників (наприклад, у роді *Cyanoptysche*) із зовнішнього боку амфієсмоподібною пелікули є клітинна оболонка, утворена сотоподібно розміщеними субодинамиціями, над якими розташовується кілька шарів мікрофібрил поки що нез'ясованої природи.

Ядерний апарат евкаріотичний. Всередині ядра міститься велике ядрце. Цікавою особливістю ядра є наявність в ньому пучків мікрофіламентів.

Мітохондрії глаукоцистофітових розгалужені, на зрізах виглядають як численні невеликі пухирці з пластинчастими кристами.

Фотосинтетичний апарат являє собою ціанели і не має аналогів серед еукаріотичних водоростей. Кожна ціанела відмежована від цитоплазми однією цитоплазматичною мембраною. Під цією мембраною знаходиться тонкий електронно-щільний шар, утворений муреїном. З внутрішнього боку цього шару розташовується ще одна мембрана. Всередині ціанели концентричними колами розміщуються поодинокі тилакоїди, на поверхні яких є численні фікобілісоми. У центральній частині ціанели знаходиться одне велике або багато дрібних поліедральних тілець, утворених рибульозо-дифосфат-карбоксилазою.

Ціанели мають свою власну ДНК, яка замкнена в кільце та не пов'язана з гістонами. Встановлено, що їх геном містить приблизно в 10 разів менше нуклеотидів, ніж геном синьозелених водоростей.

Монадні стадії глаукоцистофітових дводжгутикові, дорзовентральні, можуть бути представлені як вегетативними клітинами, так і зооспорами. Джгутики гетероконтні та гетеродинамічні, виходять із субапикального заглиблення, яке є початком поздовжньої борозенки. Коротший джгутик направлений вперед і є рушійним. Довший джгутик лежить у поздовжній борозенці і виконує функцію стерна. Кожний джгутик має два ряди простих мастигонем. Стигма відсутня.

**Плани будови тіла.** Хоча сьогодні відомо лише чотири роди глаукоцистофітових, проте вони представляють два типи морфологічних структур: монадний та гемімонадний.

#### **Розмноження та життєві цикли**

Монадні глаукоцистофітові водорості розмножуються вегетативним поділом клітини надвое у рухливому стані. Поділу клітини передуює поділ ціанел. Представники з гемімонадною будовою можуть розмножуватись простим поділом клітин надвое та за допомогою зооспор. Статеве розмноження у глаукоцистофітових не виявлено. Життєвий цикл являє собою цикломорфоз.

**Система відділу.** Відділ включає один клас – Glaucocystophyceae і два порядки – Cyanophorales та Glaucocystales. Порядки розрізняються за типами морфологічної структури тіла представників.

#### **Порядок Цианофоральні – Cyanophorales**

Об'єднує водорості з монадним типом морфологічної структури тіла. Включає лише один рід – *Cyanophora*.

**Рід цианофора – *Cyanophora* (рис. 47).** Клітини цианофори поодинокі, з двома джгутиками злегка нерівної довжини: коротшим переднім та довшим заднім. Останній проходить у невеликій поздовжній борозенці. Біля основи джгутиків розташовується одна пульсуюча вакуоль. В цитоплазмі добре помітні дві великі синьо-зелені еліпсоїдні ціанели. В центрі кожної ціанели є світла ділянка, яка відповідає місцю розташування попередника піреноїду – карбоксисомі. Ближче до заднього кінця клітини розміщується ядро. Продукт асиміляції – крохмаль – розташовується дифузно у цитоплазмі у вигляді невеличких зерняток. Цианофора розмножується вегетативним поділом клітини надвое у рухливому стані. Види роду розвиваються переважно в планктоні ефемерних водойм, забруднених органічною речовиною.

Дослідження геному цианофори відіграли важливу роль у формуванні сучасних уявлень про принципові відміни пластид від фотоавтотрофних ендосимбіонтів на геномному рівні. Внаслідок секвенування ДНК ціанел *Cyanophora paradoxa* було встановлено, що розмір геному ціанел майже співпадає з розміром геному хлоропластів інших еукаріот, і є в середньому в 10 разів меншим від геному Cyanophyta. Крім того, у геномі ціанел було

відкрито дві ділянки т.зв. інвертованих послідовностей нуклеотидів. Ці ділянки являли собою гени, що кодують хлоропластну рибосомальну РНК. Транскрипція цих фрагментів відбувається у зворотніх напрямках (тобто інвертовано). Інвертовані послідовності, що кодують хлоропластну рибосомальну РНК, було виявлено також у хлоропластній ДНК вищих рослин, проте не знайдено у синьозелених водоростей. З цього часу наявність інвертованих послідовностей та розмір геному в межах 70-200 тис. пар нуклеотидних основ вважають ознакою пластиди, а відсутність таких інвертованих послідовностей та більший розмір геному – ознаками ендосимбіотичного фотоавтотрофного організму, навіть у тих випадках, коли геном останнього частково редукований і ендосимбіонт не може мешкати за межами клітини-господаря.

Рис. 47. *Cyanophora paradoxa*: 1 – джгутики; 2 – пульсуюча вакуоля; 3 – ціанела; 4 – карбоксисома; 5 – ядро; 6 – ядерце; 7 – гранули крохмалю

### Порядок Глаукоцистальні – Glaucocystales

Включає водорості з гемімонадним типом морфологічної структури тіла, у яких назовні від амфієсмоподібної пелікули є додаткові захисні утвори – слизові капсули або оболонка. До порядку входить три роди, з яких нижче розглядається типовий представник – *Glaucocystis*.

**Рід глаукоцистис – *Glaucocystis* (рис. 48).** Об'єднує мікроскопічні гемімонадні водорості, що утворюють невеличкі слизові колонії. Кожна колонія складається з 2-4-8 клітин широкоеліпсоїдної форми, інколи має вигляд системи вкладених один в одного слизових міхурів.

Клітини глаукоцистису вкриті амфієсмоподібною пелікулою, над якою знаходиться клітинна оболонка. Між цією оболонкою та пелікулою на латеральному боці клітини є невеличка порожнина, в яку виходять два сильно редуковані джгутики. Біля базальних тіл джгутиків розташовується пульсуюча вакуоля. Поблизу джгутиків розміщується ядро. У цитоплазмі знаходяться 8-16 синьо-зелених видовжених ціанел. Ціанели з'єднуються між собою одним з полюсів, утворюючи один або два зірчастих комплекси, по 4-8 ціанел у кожному. В цитоплазмі розташовуються також численні дрібні зернятка крохмалю.

Водорість розмножується поділом клітини надвоє, а також дводжгутиковими зооспорами, які морфологічно схожі з вегетативними клітинами ціанофори.

Представники роду вважаються рідкісними водоростями, які мешкають у континентальних прісних водоймах різного типу. На території України знайдено лише один вид цього роду – *G. nostochinearum*.

Рис. 48. *Glaucocystis nostochinearum*: А – окрема вегетативна клітина; Б – колонія. 1 – ціанели; 2 – ядро; 3 – клітинна оболонка; 4 – амфієсмоподібна пелікула

### Відділ Червоні водорості – *Rhodophyta*

Евкаріотичні фотоавтотрофні платикристати, клітини яких вкриті целюлозно-пектиновою оболонкою з фікоколоїдами. Пластиди первинно симбіотичні, родофітного типу (родопласти), з поодинокими тилакоїдами. Продукт асиміляції – багрянковий крохмаль, що відкладається у цитоплазмі. Специфічна ознака – повна відсутність джгутикових стадій.

Відділ нараховує біля 5000 видів переважно багатоклітинних макроскопічних водоростей. Майже всі червоні водорості є мешканцями бентосних та перифітонних морських угруповань, і, лише як виняток, деякі види зустрічаються у прісних водоймах та у ґрунтах. Високні рештки *Rhodophyta* відомі з раннього палеозою (кембрій, 600 млн. років тому).

**Біохімічні особливості.** Клітини забарвлені переважно у червоний колір, значно рідше забарвлення може бути сірим або синьо-зеленим (як правило, у водоростей, що мешкають у прісних водоймах або у ґрунтах). Забарвлення визначається, в першу чергу, наявністю хлорофілу а та фікобілінових пігментів – фікоціаніну, аллофікоціаніну та фікоеритрину. Звичайно фікоеритрин переважає над двома іншими фікобілінами. Каротиноїди представлені  $\alpha$ - та  $\beta$ -каротинами, криптоксантином, тараксантином, зеаксантином та лютеїном.

Основний продукт асиміляції – багрянковий крохмаль. У примітивних бангієвих водоростей продуктом асиміляції є глікоген. Додатковими запасними поживними речовинами можуть бути галактозид, флоризид, багатоатомні спирти (маніт), у незначній кількості – олія. Всі продукти асиміляції відкладаються поза межами хлоропластів.

**Цитологічні особливості.** Клітинні покриви представлені тришаровими пектиновими та целюлозно-пектиновими оболонками. Зовнішній шар – кутикула – утворений згущеною полімеризованою манозою; середній шар – фікоколоїдами (агар-агаром, агароїдом, каррагеніном) та пектиновими речовинами. Внутрішній шар складається з целюлози. Примітивні бангієві водорості целюлозного шару позбавлені.

Зв'язок між клітинами відбувається за допомогою плазмодесм, що проходять крізь первинні та вторинні пори. Первинні пори утворюються внаслідок неповного змикання країв поперечної перегородки по закінченні поділу клітини і закриті спеціальними пробками. Тип пробки є важливою ознакою на рівні порядків.

Ядерний апарат типово еукаріотичний. Мітоз закритий, ядерна оболонка у профазі не зникає, а перфорується. Центріолі відсутні, а їх функцію виконують особливі білкові полярні кільця.

Пластиди червоних водоростей вкриті двомембранною оболонкою, тилакоїди поодинокі. На поверхні тилакоїдів зосереджено фікобілісоми, будова яких подібна до фікобілісом синьозелених водоростей.

Джгутикові стадії у червоних водоростей повністю відсутні.

**Плани будови талому.** В межах відділу представлено кокоїдний, нитчастий та гетеротрихальний типи структур. Кокоїдні форми нечисленні, зустрічаються серед найпримітивніших бангієфіцієвих водоростей. Таломи водоростей з нитчастим типом структури можуть мати ниткоподібну або пластинчасту форму, бути одно- або багаторядними. Найбільш поширені в межах відділу представники з гетеротрихальним типом морфологічної будови тіла. Ріст таких водоростей відбувається переважно за рахунок поділу апікальної клітини. Бічні нитки-асимілятори інколи щільно зростаються між собою, утворюючи псевдопаренхіматозні структури. В залежності від кількості опірних ниток, гетеротрихальні таломи поділяють на одноосьові та багатоосьові (фонтанні).

**Розмноження та життєві цикли.** Червоні водорості розмножуються нестатевим та статевим шляхами. Нестатеве розмноження відбувається вегетативно (поділом клітини надвоє, фрагментацією багатоклітинних таломів та додатковими "пагонами", які можуть відростати від сланких ниток або підшви) та за допомогою спор.

В останньому випадку розмноження здійснюється переважно моноспорами та тетраспорами. Спори червоних водоростей позбавлені оболонки і здатні до амебоїдного руху. При утворенні спор в спорангіях, як правило, відбувається редуційний поділ. Таким чином, спори гаплоїдні. Моноспори утворюються поодинокі, з поверхневих (корових) клітин, внаслідок відокремлення частини протопласту клітини-спорангії косою перегородкою. Тетраспори утворюються по чотири; в залежності від напрямку площини поділу виділяють хрестоподібні, зональні та тетраедричні тетраспорангії. При проростанні тетраспори утворюють гаметофіти.

Статевий процес у червоних водоростей виключно оогамний. В чоловічих статевих органах – сперматангіях – утворюється по одному безджгутиковому спемацію, в жіночих статевих органах – карпогонах – по одній яйцеклітині.

Карпогон, як правило, складається з розширеної частини – черевця, та трубкоподібного виросту – трихогони, який уловлює спермації. У найпростішому випадку карпогони утворюються з будь-якої клітини талому, у складніших випадках – з верхівкової клітини спеціальних карпогоніальних ниток. Клітину, від якої відгалужується карпогоніальна нитка, називають несучою (ініціальною). У багатьох червоних водоростей з класу флоридей ця клітина надалі трансформується у спеціальну ауксиллярну клітину, з якою карпогон зливається після запліднення.

При статевому процесі спермації виходять з сперматангіїв, пасивно переносяться током води, і, у випадку потрапляння на карпогон, запліднюють яйцеклітину. Одразу після запліднення зигота без періоду спокою проростає в особливе покоління, присутнє лише у червоних водоростей – карпоспорофіт. На карпоспорофіті утворюються карпоспори, які дають початок новому спорофіту.

Утворення карпоспор може відбуватися трьома основними шляхами, які обумовлюють три основні плани будови карпоспорофіту.

У найпростішому випадку зигота одразу починає ділитися, утворюючи карпоспори безпосередньо у карпогоні. В цьому варіанті карпоспорофіт дуже простий, і представлений карпогоном з карпоспорами.

При складнішому варіанті від карпогону відростають диплоїдні нитки з зиготичними ядрами – гонімоласти. Далі клітини таких гонімоластів перетворюються на карпоспори. Тут покоління карпоспорофіту представляють карпогон, гонімоласти та карпоспори.

Третій варіант найскладніший: карпогон з заплідненою яйцеклітиною зливається з ауксиллярною клітиною і утворює гетерокаріонтичну (різноядерну) клітину злиття. Остання містить одне або кілька власних гаплоїдних "гаметофітних" ядер, та диплоїдне зиготичне ядро, що потрапило у клітину злиття з заплідненого карпогону. Диплоїдне ядро кілька разів мітотично ділиться, дочірні ядра мігрують у периферичні випини клітини злиття. Кожний випин відокремлюється перегородкою і проростає в гонімоласт, клітини якого перетворюються на карпоспори. В цьому варіанті карпоспорофіт складається з карпогону, клітини злиття, ауксиллярних клітин, гонімоластів та карпоспор.

Таким чином, життєвий цикл у Rhodophyta переважно гаплодиплофазний, зі споричною редукцією і чергуванням трьох поколінь – гаметофіту, карпоспорофіту та спорофіту.

**Система відділу.** За будовою карпогону, хлоропластів, способами нестатевого розмноження, продуктами асиміляції та наявністю вторинних пор відділ поділяють на два класи – Bangiophyceae та Florideophyceae.

### **Клас Bangiophyceae**

Об'єднує водорості, у яких карпогон позбавлений трихогони, карпоспори утворюються безпосередньо з **зиготи**, хлоропласти зірчасті або стрічкоподібні, як правило – з піреноїдом; продуктом асиміляції, крім багрянкового крохмалю, може бути також глікоген; нестатеве розмноження відбувається переважно моноспорами; первинні пори або позбавлені пробок, або мають прості пробки першого чи другого типу; вторинні пори відсутні.

За типами морфологічної будови та розмноженням клас поділяють на 3 порядки – Porphyridiales, Compsogonales та Bangiales.

### **Порядок Порфіридіальні – Porphyridiales**

Об'єднує кокоїдні водорості. Типовий представник порядку – *Porphyridium*.



**Рід порфіридій – *Porphyridium* (рис. 49)** утворює слизіві колонії. Клітини сферичні, з великим центральним хлоропластом, в центрі якого знаходиться піреноїд. Водорість мешкає переважно у прісних водоймах та ґрунті. Види цього роду (зокрема, *Porphyridium purpureum*) інтенсивно досліджуються у багатьох лабораторіях, оскільки вважаються перспективними фікотехнологічними об'єктами для промислового культивування з метою отримання фікоколоїдів.

Рис. 49. *Porphyridium purpureum*: А – слизова колонія; Б – окремі клітини

### **Порядок Компсопогональні – Compsopogonales**

Включає водорості з гетеротрихальним типом структури. Розмножуються моноспорами, статевий процес невідомий. Компсопогональні водорості мешкають переважно у прісних водоймах тропічного поясу. Типовий представник – *Compsopogon*.

**Рід компсопогон – *Compsopogon* (рис. 50)** завезений в Україну разом з тропічними акваріумними рослинами. Водорість добре відома акваріумістам під назвою "синя борода". Компсопогон розвивається як епіфіт на вищих водних рослинах, переважно – на криптокоріах. Таломи мають вигляд розгалужених кущиків, диференційованих на систему сланких ниток, занурених у тканини рослини, та висхідних одно- та багаторядних ниток. Клітини висхідної частини мають довгі пристінні стрічкоподібні хлоропласти. Окремі клітини після поділу косою перегородкою перетворюються на моноспорангії.

Рис. 50. *Compsopogon*: А – зовнішній вигляд талому; Б – базальна частина талому з ризоїдальними нитками, зануреними у тканини **рослини криптокоріни**; В – висхідна частина нитки; Г – фрагмент талому (показані клітини, що містять стрічкоподібні хлоропласти, у багаторядній висхідній частині спостерігаються поодинокі моноспорангії, що мають трикутно-заокруглену форму)

### **Порядок Бангіальні – Bangiales**

До цього порядку входять водорості, які мають нитчасті, як правило, багаторядні нерозгалужені або пластинчасті таломи. Розмножуються бангіальні моноспорами (у деяких видів – поліспорами) та додатковими "пагонами". Статевий процес відомий, мейоз зиготичний, відбувається одразу ж після запліднення яйцеклітини. Представники порядку живуть переважно у морях. Найбільш поширеними є роди *Bangia* та *Porphyra*.

**Рід бангія – *Bangia* (рис. 51: А)** має багаторядний нитчастий нерозгалужений талом. Розростання бангії на камінні тендітні та слизькі, і нагадують червону повсть. До субстрату водорість прикріплюється ризоїдальними відростками. У верхівковій частині талому розвиваються моноспорангії, сперматангії та карпогони. В вегетативних клітинах бангії добре помітно один або два великих центральних зірчастих хлоропласти з голим піреноїдом.

Рис. 51. Бангіальні водорості: А – *Bangia*; Б – *Porphyra*: 1 – базальна частина талому з ризоїдами; 2 – середня багаторядна частина талому; 3 – поперечний зріз через талом в зоні розвитку моноспорангіїв; 4 – зовнішній вигляд талому; 5-7 – поперечний зріз через пластину в зоні карпогонів (5), сперматангіїв (6) та карпоспорангіїв (7)

**Рід порфіра – *Porphyra* (рис. 51: Б).** Водорість має вигляд платівки рожево-пурпурного кольору з гладенькими або хвилястими краями, яка має розміри від п'яти до кількох десятків сантиметрів завдовжки та до 10-20 см завширшки. Платівка складається з одного-двох шарів клітин, і за допомогою коротенького черешка та підшви прикріплюється до підводних субстратів. Клітини, подібно до бангії, містять один або два зірчастих хлоропласти з піреноїдом.

Нестатеве розмноження відбувається за допомогою моноспор або поліспор. При статевому розмноженні карпогони та сперматангії розвиваються з вегетативних клітин, розміщених по краям платівки. У деяких видів карпогони розвивають коротку зачаткову трихогіну, яка має вигляд невеличкого сосочка.

Види цього роду поширені як у північних, так і в південних морях (зокрема, в Чорному морі), населяючи літораль та сублітораль. Живуть у прикріпленому стані на камінні, скелях, таломмах великих морських водоростей. В Чорному морі порфіра вегетує з листопада по травень.

Порфіра є їстівною водорістю (це відображено у її народній назві – червоний морський салат), і введена у промислову аквакультуру. Зокрема, порфіру вирощують у Чорному морі на спеціальних морських фермах. Червоний морський салат вважається делікатесом, смак якого обумовлюють вільні амінокислоти та ізофлоризиди.

### **Клас Florideophyceae**

Включає водорості, у яких карпогон має трихогіну, карпоспори утворюються різними шляхами у різних порядках, хлоропласти численні, дископодібні, без піреноїдів. Продукт асиміляції – багрянковий крохмаль (глікоген не утворюється). Первинні пори закриті пробками третього-сьомого типів (у порядку Ahnfeltiales пробки прості, першого типу), клітини пов'язані між собою за допомогою як первинних, так і вторинних пор. До класу входять водорості виключно з гетеротрихальним типом будови, причому у багатьох випадках утворюються псевдопаренхіматозні структури.

В межах класу за типами пробок первинних пор, наявністю та особливостями ауксиллярних клітин, наявністю карпогоніальних гілок, типом чергування поколінь, морфологією тетраспор, екологічними особливостями виділяють вісім порядків, з яких нижче розглядаються шість – Nematiales, Corallinales, Ahnfeltiales, Gigartinales, Rhodymeniales, Ceramiales.

### **Порядок Немаліальні – Nematiales**

Таломи у немаліальних переважно гетеротрихальні або псевдопаренхіматозні, як одно-, так і багатоосьові. Характерні ознаки порядку – наявність хрестоподібних тетраспорангіїв, відсутність ауксиллярних клітин; карпогони можуть утворюватись як на коротких карпогоніальних гілочках, так і зі звичайних вегетативних клітин. Життєві цикли гаплодиплофазні, зі споричною редуцією та зміною поколінь. Характерний представник – *Batrachospermum*.

**Рід батрахосперм – *Batrachospermum* (рис. 52).** Всі види роду є прісноводними водоростями, що мешкають переважно у холодних гірських річках або великих озерах. Таломи цих водоростей можуть мати різні відтінки як червоного, так і синьо-зеленого забарвлення.

У *Batrachospermum* гаплоїдний макроскопічний гаметофіт розвивається на диплоїдному мікроскопічному спорофіті. Спорофіт у цієї водорості представлений однорядними розгалуженими нитками, у верхівкових клітинах яких може відбуватися мейоз. Після мейозу такі клітини не перетворюються на тетраспорангії, а починають безпосередньо проростати у гаметофіти. Таломи гаметофітів оточені товстим шаром слизу, диференційовані на однорядну опірну нитку та мутовчасто розміщені бічні гілочки-асимілятори. Зовні гаметофіти виглядають як тендітні невеличкі (3-8 см заввишки) синювато-зелені куштики, що складаються з окремих пагонів. Останні схожі на нитки з нанизаним на них намистом.

Кожний пагін являє собою центральну опірну нитку з мутовкою ниток-асиміляторів. Опірна нитка складається з одного ряду великих безбарвних клітин. Від клітин опірних ниток беруть початок мутовки асиміляторів, що рясно розгалужені і складаються з коротких діжкоподібних клітин із численними хлоропластами. Великі клітини опірних ниток при

основі талому вкриті нещільно розміщеними тонкими багатоклітинними коровими нитками, що відгалужуються від основи ниток-асиміляторів.

Сперматангії утворюються з апікальних клітин асиміляторних ниток, карпогони – на коротеньких карпогоніальних гілочках, які у різних видів розміщуються на різних частинах талому гаметофіту. Після запліднення зигота без періоду спокою ділиться і утворює щільну групу малоклітинних гонімобластів, у яких верхівкові клітини перетворюються на карпоспори. Структура, утворена гонімобластами з карпоспорами, має сферичну форму (вона трохи нагадує плід малини), зовні вкрита тонкою слизовою обгорткою і називається цистокарпієм. Карпоспори проростають в одноосьові розгалужені кущисті спорофіти.

Рис. 52. *Batrachospermum*: А – диплоїдний спорофіт; на верхівці розташовуються клітини-спорангії та тетради клітин, гомологічні тетраспорангіям, з яких починається розвиток гаметофіту; Б – зовнішній вигляд гаметофіту; В – фрагмент гаметофіту зі сферичними карпоспорофітами. 1 – цистокарпій з карпоспорами

### Порядок Коралінальні – Corallinales

Найяскравішою особливістю представників порядку є кальцифікація клітинних покривів. Таломи багатоосьові, звичайно просякнуті вапном і мають вигляд червоного каміння, невеликих кущиків або нагадують корали. Чергування поколінь у представників порядку ізоморфне. Органи як нестатевого, так і статевого розмноження (тетраспорангії, карпогони та сперматангії) розвиваються у спеціальних заглибинах талому, що називаються концептакулами. Тетраспорангії хрестоподібні або зональні. Карпоспорофіти складаються з багатьох елементів – заплідненого карпогону, ообластемної клітини, ініціальної клітини, ауксиллярної клітини, гетерокаріонтичної клітини злиття та карпоспор.

Найпоширенішими родами порядку є *Lithothamnion* та *Corallina*. Обидва роди зустрічаються у різних морях, зокрема в Чорному морі.

**Рід літотамній – *Lithothamnion* (рис. 53).** Водорість має звапняковілі таломи, і нагадує більш-менш розгалужене червоне каміння. В різних частинах талому розвиваються заглибини – концептакули, в яких у спорофітів утворюються тетраспорангії, а у гаметофітів – органи статевого розмноження.

Рис. 53. Зовнішній вигляд талому *Lithothamnion*

В жіночих концептакулах (рис. 54) карпогон закладається на верхівці двоклітинної карпогоніальної нитки. Клітина, розташована під карпогоном, називається ообластемною. Карпогоніальна нитка, утворена карпогоном та ообластемною клітиною, бере початок від несучої (ініціальної) клітини, від якої також розвивається ще одна коротка, проте стерильна нитка. Ініціальна клітина надалі перетворюється на ауксиллярну клітину.

Після запліднення карпогон зливається з ообластемною клітиною, яка, в свою чергу, зливається з клітиною ауксиллярною. Через ообластемну клітину диплоїдне ядро зиготи мігрує в ауксиллярну клітину. Далі всі ауксиллярні клітини одного концептакулу зливаються між собою, і в концептакулі утворюється одна велика багатоядерна гетерокаріонтична клітина злиття, яка містить диплоїдні зиготичні та гаплоїдні вегетативні ядра. Диплоїдні ядра мігрують у бічні випини клітини злиття, і відокремлюються від останньої клітинними перегородками. Далі такі диплоїдні клітини діляться, перетворюючись на гонімобласти, з верхівкових клітин яких розвиваються карпоспори. Зрілі карпоспори через отвір виходять з концептакулу назовні та проростають у спорофіти.

Рис. 54. Будова концептакулу з карпогонами (А) та послідовні стадії розвитку карпоспорофіту у *Lithothamnion* (Б-Ж). 1 – карпогон з трихогіною; 2 – ообластемна клітина; 3 – ауксиллярна клітина; 4 – гетерокаріонтична клітина злиття, що утворилась внаслідок

плазмагамії ауксиллярних клітин; 5 – гонімобласт; 6 – карпоспора. Диплоїдні зиготичні ядра чорні, гаплоїдні ядра вегетативних клітин **всередині** світлі

**Рід кораліна – *Corallina* (рис. 55)** має таломи у вигляді пірчасто та вильчасто розгалужених кущиків. Кожна гілка талому складається з вапнякових сегментів-члеників, які утворені багаторядними опірними нитками та бічними нитками-асиміляторами. Ділянки між сусідніми сегментами позбавлені асиміляторів, а клітини опірних ниток досить видовжені. Органи розмноження та карпоспорофіти розвиваються у концептакулах, подібно до літотамнію.

Кораліну використовують як лікарську водорість, виготовляючи з неї препарати для усунення печії.

Рис. 55. *Corallina*: А – фрагмент талому; Б – фрагмент ділянки, що з'єднує два членики-сегменти

### **Порядок Анфельцальні – *Ahnfeltiales***

У цих водоростей таломи не просякаються вапном, статевий процес не виявлений, життєвий цикл представлений цикломорфозом. Розмноження, на відміну від інших флоридей, здійснюється моноспорами, утворенню яких не передує мейоз. Моноспори розвиваються у нематеціях – поверхневих потовщеннях талому, утворених короткими вертикальними нитками, що відходять від корових клітин. До порядку належить лише один рід – *Ahnfeltia*.

**Рід анфельція, або морський мошок – *Ahnfeltia* (рис. 56).** Таломи мають вигляд дихотомічно розгалужених кущиків псевдопаренхіматозної будови. *Ahnfeltia* масово зустрічається у північних морях, і є основним джерелом для отримання біломорського агар – агару.

Рис. 56. Зовнішній вигляд талому *Ahnfeltia*

### **Порядок Гігартинальні – *Gigartinales***

Об'єднує водорості з псевдопаренхіматозними одно- або багатоосьовими таломами і хрестоподібними або зональними тетраспорангіями, які розвиваються переважно в нематеціях. Карпогон утворюється на верхівці триклітинної карпогоніальної нитки, яка відгалужується від ініціальної клітини. Після запліднення ініціальна клітина перетворюється на ауксиллярну.

Гігартинальні водорості цікаві, в першу чергу, тим, що до них належить більшість представників, з яких у промислових масштабах отримують фікоколоїди, зокрема *Phyllophora* та *Chondrus*.

**Рід філофора – *Phyllophora* (рис. 57).** З видів цього роду в Україні отримують агароїд, який називають "чорноморським агаром". Уздовж північно-західного узбережжя Чорного моря, між Одесою та Очаковим, знаходиться зона, де на глибині 5-60 м суцільні зарості утворює *Phyllophora nervosa*. Це найбільший у світі філофорний фітоценоз, який називають філофорним полем Зернова.

Таломи *Phyllophora* кущисті, представлені сланкими "пагонами", від яких підіймаються вертикальні стебельця. Верхня частина кожного стебельця сплюснена, розростається по краям, і утворює пластину з потовщеною середньою частиною – ребром. Пластина рясно галузиться, часто по краям та на ребрі несе дочірні, молодші пластини. Тетраспорангії та статеві органи розвиваються у нематеціях, розташованих на поверхні пластин вздовж ребра.

Рис. 57. *Phyllophora nervosa* – основне джерело отримання агароїду в Україні

**Рід хондрус, або ірландський мох – *Chondrus* (рис. 58).** Ця водорість, що мешкає у північній частині Атлантичного океану та у морях Північного льодовитого океану, є основним джерелом сировини для отримання карагеніну.

Таломи водорості сплюснені, рясно дихотомічно розгалужені. При статевому розмноженні у таломі розвивається ініціальна клітина, яка дає початок триклітинній карпогоніальній нитці. Верхівкова клітина нитки перетворюється на карпогон. Після запліднення карпогон з'єднується з ініціальною клітиною, яка в цей час перетворюється на ауксиллярну. Далі диплоїдне зиготичне ядро переходить в ауксиллярну клітину, яка, таким чином, перетворюється на клітину злиття. Клітина злиття гетерокаріонтична, оскільки крім набутого ядра з заплідненого карпогону зберігає власне гаплоїдне вегетативне ядро. Клітина злиття утворює гонімобласти з диплоїдними ядрами, які надалі розпадаються на карпоспори. Карпоспори проростають у спорофіти, які утворюють гаплоїдні тетраспори. З останніх знов виростають гаплоїдні гаметофіти.

Рис. 58. *Chondrus*: А – зовнішній вигляд талому; Б – зріз через спорофіт з тетраспорангіями; В – зріз через гаметофіт з цистокарпіями; Г-Е – послідовні стадії розвитку карпоспорофіту. 1 – карпогон з трихогіною; 2 – ініціальна клітина карпогоніальної гілки; 3 – вегетативна клітина карпогоніальної гілки; 4 – гетерокаріонтична клітина злиття; 5 – гонімобласт; 6 – карпоспори. Диплоїдні зиготичні ядра чорні, гаплоїдні ядра вегетативних клітин **всередині** світлі

#### **Порядок Родіменіальні – *Rhodymeniales***

Представники порядку мають псевдопаренхіматозні багатоосьові таломи пластинчастої форми, переважно з порожниною всередині. Тетраспорангії хрестоподібні та тетраедричні. Ініціальна клітина, з якої починається розвиток жіночих статевих органів, дає початок двом ниткам – триклітинній карпогоніальній, та двоклітинній ауксиллярній, з ауксиллярною клітиною на верхівці. Система з ініціальної клітини, карпогоніальної та ауксиллярної ниток отримала назву прокарпії. Вегетативні клітини, що знаходяться поруч із прокарпієм, під час розвитку гонімобластів розростаються, і утворюють асиміляційний та трофічний покрив цистокарпії. У процесі дозрівання карпоспор цистокарпії збільшуються у розмірі, і на таломі гаметофітів утворюють сферичні здуття. Типовий представник порядку – *Rhodymenia*.

**Рід родіменія – *Rhodymenia* (рис. 59)** поширений в літоральній зоні північних морів і належить до їстівних багряннок. Родіменія за формою талому дещо нагадує порфіру, і має таку ж саму народну назву – червоний морський салат. Водорість збирають як супутній продукт при промислі морської капусти.

Рис. 59. *Rhodymenia*: А – зовнішній вигляд талому; Б-Д – послідовні стадії розвитку карпоспорофіту: Б – прокарпії, В – плазмагамія між клітинами карпогоніальної гілки, Г – утворення клітини злиття, Д – цистокарпії. 1 – карпогон з трихогіною; 2 – ініціальна клітина; 3 – ауксиллярна клітина; 4 – гетерокаріонтична клітина злиття; 5 – покрив цистокарпії; 6 – гонімобласт; 7 – карпоспора. Диплоїдні зиготичні ядра чорні, гаплоїдні ядра вегетативних клітин **всередині** світлі

#### **Порядок Цераміальні – *Ceramiales***

Об'єднує водорості з ниткоподібними одноосьовими таломіями, що прикріплюються до субстрату підшоною, яку утворює базальна клітина; сланкі нитки таломів редуковані. Спорофіти цераміальних мають тетраедричні тетраспорангії, гаметофіти утворюють прокарпії, карпоспорофіти – цистокарпії. Карпоспорофіт розвивається подібно до

родименіальних, за винятком того, що ауксиллярні клітини розвиваються лише після запліднення яйцеклітини. Характерні представники – *Ceramium* та *Polysiphonia*.

**Рід церамій – *Ceramium* (рис. 60).** Види роду мають вигляд невеличких кущиків, утворених дихотомічно розгалуженими нитками із загнутими всередину вильчастими верхівками. Талом утворений однорядною опірною ниткою, у якої зона контакту суміжних клітин вкрита корою. У деяких видів кора вкриває весь талом, проте частіше середня частина клітин опірних ниток лишається відкритою. Як наслідок, рослина набуває членистого вигляду – прозорі відкриті ділянки опірних клітин чергуються з ділянками, вкритими корою, що забарвлена в інтенсивний червоний колір.

Кора являє собою асиміляторні короткі нитки, що щільно притискаються до оболонки клітин опірної нитки. Деякі асиміляторні нитки видозмінюються у щетинки або шипи. Сперматангії та карпогоніальні нитки у гаметофітів та тетраспорангії у спорофітів розвиваються з клітин кори.

*Ceramium* зустрічається в усіх широтах, але масово розвивається переважно у теплих морях, зокрема в Чорному та Азовському.

Рис. 60. *Ceramium*: А – фрагмент талому з поясками; Б, В – зона пояска з шипами; Г – поясок з тетраспорангіями та щетинками. 1 – поясок; 2 – шип; 3 – тетраспорангії; 4 – щетинка

**Рід полісифонія – *Polysiphonia* (рис. 61).** Таломи цієї водорості також куцисті і мають членисту будову, але іншого типу, ніж у *Ceramium*. Нитку утворюють два типи клітин – центральні, що виконують опірну функцію, та перичентральні, які здійснюють фотосинтез і утворюють репродуктивні органи: тетраспорангії у спорофітів, сперматангії та карпогоніальні гілки у гаметофітів.

Перичентральні клітини розташовуються правильними ярусами, причому один ярус перичентральних клітин оточує однорядним кільцем одну центральну клітину. Перичентральні та центральні клітини одного ярусу називають, відповідно, периферичними та центральним сифонами.

Рис. 61. *Polysiphonia*: А – загальний вигляд талому; Б – фрагмент талому з короткими бічними гілочками; В – поперечний зріз талому; Г – цистокарпій; Д – гілка зі сперматангіями; Е – гілка з тетраспорангіями. 1 – перичентральні клітини (сифони); 2 – центральна клітина; 3 – сперматангій; 4 – тетраспорангії

## Відділ Зелені водорості – *Chlorophyta*

Евкаріотичні фотоавтотрофні платикристати, вкриті плазмалемою або клітинною оболонкою. Пластиди первинно симбіотичні, хлорофітного типу (хлоропласти). Продукт асиміляції – крохмаль, що відкладається у хлоропласті.

Відділ є найчисленнішим серед водоростей. За даними різних авторів, він нараховує 20-25 тис. видів. Найдавніші рештки відомі з верхнього докембрію – протерозою (біля 1 400 млн. років). Зелені водорості поширені в прісних та гіпергалінних водоймах, в морях та океанах, в наземних біотопах, на снігу та льоду.

Від зелених водоростей походять вищі рослини.

**Біохімічні особливості.** До складу фотосинтетичних пігментів входять майже всі пігменти, властиві вищим рослинам: хлорофіли "а" та "b", всі відомі каротини ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  та  $\epsilon$ -каротин), ксантофіли лютеїнового ряду (лютеїн, зеаксантин, неоксантин, віолаксантин, антраксантин). Специфічні ксантофіли, виявлені у сифонофіцієвих, ульвофіцієвих та прازیнофіцієвих водоростей – це сифонеїн, сифоноксантин, лороксантин, прازیноксантин. Завдяки переважанню хлорофілів, більшість видів *Chlorophyta* забарвлені у зелений колір. В

екстремальних умовах у деяких зелених водоростей "вмикається" механізм гіперсинтезу каротину, і тоді клітини набувають червоного забарвлення.

Основний продукт асиміляції – крохмаль, який завжди відкладається в хлоропласті, часто – навколо піреноїду. Додаткові асиміляти – олія та лейкозин. У сифонофіційових водоростей основним асимілятом може бути полісахарид інулін.

**Цитологічні особливості.** Клітини переважної більшості видів вкриті целюлозно-пектиновою оболонкою. Зрідка зустрічаються представники з голими клітинами. У водоростей з класу прازیнофіційових, а також у монадних репродуктивних клітин деяких ульвофіційових та харофіційових водоростей на поверхні плазмалеми відкладаються від одного до кількох шарів субмікроскопічних органічних лусочок.

Ядерний апарат зелених водоростей має типову еукаріотичну будову. Зовнішня мембрана ядерної оболонки ізольована, і не має структурного зв'язку з хлоропластами.

Мітоз закритий, напівзакритий або відкритий. У монадних клітин центріолі звичайно відсутні, їх функцію виконують базальні тіла джгутиків. У клітинах представників, позбавлених здатності до активного руху, центріолі наявні (за винятком більшості харофіційових водоростей).

Фотосинтетичний апарат представлений первинно симбіотичними хлоропластами. Вони майже тотожні хлоропластам вищих рослин: вкриті двошаровою оболонкою, тилакоїди групуються у ламели по 3-6 або утворюють грани, оперезуючі тилакоїди відсутні. Звичайно у хлоропластах є один-кілька піреноїдів, переважно облямованих крохмалем. У більшості монадних зелених водоростей у хлоропласті знаходиться стигма. У місці розташування стигми оболонка хлоропласта тісно прилягає до плазмалеми. Ця ділянка плазмалеми виконує функції фоторецептора, а стигма – функцію ширми, яка регулює кількість світла, що падає на фоторецептор.

Мітохондріям притаманні пластинчасті кристи.

Джгутикові стадії. Переважна більшість монадних клітин зелених водоростей має по два ізоконтні та ізоморфні джгутики. Рідше зустрічаються чотири- або багатоджгутикові (стефаноконтні) форми. Серед примітивних Chlorophyta є види з одним, двома-трьома неоднаковими, шістьма або вісьмома однаковими за довжиною джгутиками. Поверхня джгутиків звичайно гладенька або вкрита органічними субмікроскопічними лусочками. У деяких родів наявні прості трубчасті мастигоніми. Перехідна зона джгутика має специфічну зірчасту структуру (т.зв. "візкове колесо"), що виявлена тільки в монадних клітинах зелених водоростей та вищих рослин. Система джгутикових коренів складається з мікротубулярних та мікрофібрилярних коренів. Плани організації кореневої системи у різних класах відділу різні.

Вакуолярний апарат представлений справжніми вакуолями з клітинним соком. У клітинах багатьох монадних та гемімонадних прісноводних та наземних водоростей звичайно є дві, зрідка – кілька скоротливих вакуолей. Деяким прازیнофіційовим водоростям властиві трихоцисти та слизіві тільця.

**Типи морфологічної структури тіла.** В межах відділу представлені майже всі типи морфологічної структури тіла – монадний, гемімонадний, кокоїдний, сарциноїдний, трихальний (включаючи прості паренхіматозні варіанти), гетеротрихальний, сифональний та сифонокладальний. Як одно-, так і багатоклітинні водорості можуть утворювати різноманітні колонії, вести вільний або прикріплений спосіб життя.

**Розмноження та життєві цикли.** У зелених водоростей спостерігаються усі основні способи нестатевого розмноження і статевого процесу, відомі у еукаріотичних водоростей. В цілому, в межах відділу спостерігається тенденція заміни рухливих репродуктивних клітин нерухомими, та редукція нестатевого розмноження спорами за рахунок інтенсифікації вегетативного та статевого розмноження. В окремих гілках, що становлять тупий кут

еволюції (наприклад, хлорококальні або сценедесмальні) наявна тенденція вторинної втрати статевого процесу та перехід до апогамії.

Зеленим водоростям властиві різні типи життєвих циклів. Близько чверті відомих видів є агамними або апогамними, з життєвими циклами за типом цикломорфозу.

До еугамних належить більшість видів відділу, і їх життєві цикли представлені гаплофазними, гаплодиплофазними та диплофазними циклами із зиготичною, гаметичною, споричною та соматичною редукцією, з ізо- та гетероморфною зміною поколінь. Життєві цикли можуть бути однотипними у всіх представників таксону рангу класу або порядку, а можуть відрізнятися навіть у різних видів одного роду.

**Система зелених водоростей.** За сучасними системами відділ поділяють на шість класів: *Prasinophyceae*, *Chlorophyceae*, *Trebouxiophyceae*, *Ulvoophyceae*, *Siphonophyceae* та *Charophyceae*. В основі поділу відділу на класи покладено комплекс ознак, пов'язаних з особливостями будови клітинних покривів, типами корневих систем у монадних стадій, мітозу та цитокінезу, деякими біохімічними особливостями. З цими ознаками корелюють також екологічні особливості представників різних класів.

### Клас Празиофіцієві – *Prasinophyceae*

Об'єднує виключно одноклітинні, здебільшого морські монадні водорості. Характерна ознака – наявність голих клітин, вкритих субмікроскопічними органічними лусочками. Джгутики виходять із апікальної, рідше – латеральної заглибини. На відміну від інших класів, для *Prasinophyceae* характерні різноманітні плани будови клітин, різні типи корневих систем джгутиків, мітозу та цитокінезу. Прикладами прازیофіцієвих є роди *Pyramimonas* та *Mesostigma* з порядку *Pyromonadales*.

**Рід пірамімонас – *Pyramimonas* (рис. 62: А)** має чотири, вісім або навіть шістнадцять джгутиків, що починаються в апікальній заглибині. Клітина містить один великий парієтальний хлоропласт з базальним піреноїдом.

Рис. 62. Празиофіцієві водорості: А – *Pyramimonas*; Б-В – *Mesostigma* (А – латеральний вигляд, Б – фронтальний вигляд). 1 – хлоропласт; 2 – піреноїд; 3 – крохмальна обгортка піреноїда; 4 – вічко; 5 – пульсуючі вакуолі; 6 – джгутики; 7 – ядро

**Рід мезостигма – *Mesostigma* (рис. 62: Б, В)** має два злегка гетероконтні джгутики, які виходять із заглибини на черевному боці клітини. Біля заглибини розташовується вічко. У пристінному шарі цитоплазми розташовується хлоропласт з двома піреноїдами.

### Клас Хлорофіцієві – *Chlorophyceae*

Об'єднує водорості з одноклітинною, багатоклітинною, зрідка – неклітинною будовою, які мешкають переважно у прісних водоймах. Клітини вкриті оболонками. У монадних клітин у складі кореневої системи джгутиків є чотири мікротрубочкових кореня, прикріплених до базальних тіл джгутиків хрестоподібно або джгутиковий апарат організований за стефаноконтним (багатоджгутиковим) типом. Базальні тіла джгутиків зміщені одне по відношенню до одного за годинниковою стрілкою (орієнтація 1-7) або не зміщені (орієнтація 12-6). Мітоз закритий. Цитокінез у багатоклітинних форм відбувається за типом клітинної платівки, що розвивається за участю фікопласту. Більша частина представників здатна до гіперсинтезу вторинних каротиноїдів, і, як наслідок, на певних стадіях життєвого циклу може змінювати забарвлення з зеленого на червоне або жовто-гаряче.



**Система класу.** Клас поділяють на вісім порядків у відповідності з типом морфологічної структури тіла, типом зооспор, орієнтацією базальних тіл джгутиків, наявністю у клітинних оболонках шару кристалічно впорядкованої целюлози, здатністю до гіперсинтезу вторинних каротиноїдів, особливостями поділу клітин тощо. Нижче розглядаються шість основних порядків – *Volvocales*, *Chlorococcales*, *Chaetophorales*, *Scenedesmales*, *Microsporales*, *Oedogoniales*.

### **Порядок Вольвокальні – *Volvocales***

Об'єднує одноклітинні та ценобіальні водорості з монадним типом морфологічної структури тіла. Шар кристалічно впорядкованої целюлози в оболонці відсутній, і каркасною основою оболонки є гідроксипроліни. Частина вольвокальних водоростей здатна до гіперсинтезу вторинних каротиноїдів. У монадних вегетативних клітин є ризопласт, побудований зі скоротливого білку центрину, мітоз відбувається по особливому, хламідомонадному типу (Ch-мітоз). При такому мітозі веретено формується з участю базальних тіл, в анафазі дочірні ядра розходяться, фікопласт утворюється з мікротрубочок джгутикових мікротубулярних коренів, у пізній анафазі та ранній телофазі ядра дещо зближуються за рахунок скорочення залишків інтерзонального веретена, а цитокінез здійснюється кільцевою борозною.

Зооспори у вольвокальних вкриті оболонкою або голі, базальні тіла джгутиків зміщені за годинниковою стрілкою (орієнтація 1-7).

Одноклітинні форми у порядку представляють роди *Chlamydomonas*, *Dunaliella* та *Haematococcus*, ценобіальні – *Gonium*, *Pandorina*, *Eudorina*, *Volvox*.

**Рід хламідомонада – *Chlamydomonas* (рис. 63)** є провідним у порядку і нараховує біля 500 видів. Водорість дводжгутикова, вкрита гідроксипроліновою оболонкою, яка, зазвичай, у місці виходу джгутиків утворює потовщення у вигляді носика. Клітина має хлоропласт з піреноїдом та стигмою, одне ядро, яке при великих збільшеннях мікроскопу помітне навіть без спеціального забарвлення. Біля основи джгутиків розміщуються дві пульсуючі вакуолі. Розмноження відбувається за допомогою зооспор або статевим шляхом (статевий процес – ізо-, гетеро- та оогамія).

При несприятливих умовах клітина втрачає джгутики і переходить до нерухомого способу життя. У деяких видів перехід до нерухомого стану супроводжується ослизненням оболонки і утворенням пальмел. Тривалість перебування у цьому стані може значно перевищувати тривалість перебування у монадному стані. У нерухомому стані *Chlamydomonas* розмножується зоо- та гемізооспорами. Поступова редукція монадної стадії при збереженні і переважному розвитку нерухомої стадії обумовила виникнення видів з гемімонадною будовою, які раніше виділяли у самостійний порядок *Tetrasporales*.

Представники роду мешкають у різноманітних прісних водоймах, де можуть викликати явище "цвітіння" води, а також зустрічаються в лісових ґрунтах. Два види роду – *Chlamydomonas reinhardtii* та *Ch. moewusii* – широко використовуються у фізіологічних, генетичних та молекулярних дослідженнях як модельні об'єкти. Сьогодні на основі диких штамів цих видів отримано понад тисячу мутантних по різним генам штамів.

Рис. 63. *Chlamydomonas*: А – *Ch. reinhardtii*; Б-Г – *Ch. moewusii*: А, Б – вегетативні клітини, В – послідовні стадії копуляції ізогамет, Г – зигота. 1 – хлоропласт; 2 – піреноїд; 3 – вічко; 4 – ядро

**Рід дюналієла – *Dunaliella* (рис. 64).** Представники цього роду подібні до хламідомонад, але відрізняються відсутністю клітинної оболонки. Крім того, у видів, що мешкають у солоних континентальних водоймах та морях, відсутні пульсуючі вакуолі. Оскільки клітини дюналієли вкриті лише плазмалею, вони здатні до метаболічної зміни форми. Розмноження водорості відбувається шляхом поздовжнього поділу клітини в

рухомому стані. Для деяких видів роду відомий статевий процес, який відбувається в результаті копуляції двох вегетативних клітин, тобто представлений хологамією. Зигота, яка утворюється внаслідок статевого процесу, переходить у стан спокою. По його завершенні відбувається мейоз, і утворюються молоді гаплоїдні вегетативні клітини.

Переважає більшість представників цього роду мешкає в дуже солоних (гіпергалійних) водоймах, де може викликати червоне "цвітіння" ропи. Майже з тридцяти виявлених на території України видів найбільш поширеною є *Dunaliella salina*, яка мешкає в гіпергалійних водоймах на півдні країни.

*D. salina* належить до провідних фікотехнологічних об'єктів: з біомаси цієї водорості отримують бета-каротин та гліцерин. Технологія промислового культивування дюналієли вперше розроблена саме в Україні, професором Київського університету Н.П.Масюк. Сьогодні ця технологія широко використовується у різних країнах світу.

Рис. 64. *Dunaliella salina*: А – вегетативна клітина; Б – поділ клітини; В – циста; Г – зигота

**Рід гематокок – *Haematococcus* (рис. 65)** має клітини, у яких протопласт компактно розташовується в центрі клітини, а до клітинної оболонки підходять лише тонкі цитоплазматичні тяжі. Вегетативні клітини гематококу дводжгутикові, одноядерні, з одним хлоропластом та кількома піреноїдами. У центральній частині протопласту зазвичай швидко накопичуються краплини олії, забарвлені каротиноїдами у жовто-гарячий колір. При несприятливих умовах водорість втрачає джгутики і вегетує або в кокоїдному стані, або утворює червоні акінети.

Види цього роду, зокрема *Haematococcus pluvialis*, подібно до дюналієли, здатні до гіперсинтезу каротиноїдів, і швидко набувають червоного забарвлення. Гематокок масово розвивається на снігу, в калюжах з дощовою водою, в криницях, на поверхні ґрунту у пустелях, викликаючи "червоні цвітіння". Клітини, підняті з ґрунту або води у повітря, випадають разом з осадами. Це явище відоме в народі під назвою "криваві дощі" та "кривавий сніг". Сьогодні гематокок інтенсивно досліджується у багатьох лабораторіях світу як перспективний об'єкт для введення в промислову культуру з метою отримання каротину.

Рис. 65. Вегетативна клітина *Haematococcus pluvialis*. 1 – цитоплазматичні тяжі; 2 – зони накопичення каротиноїдів

**Рід гоніум – *Gonium* (рис.66: А)** належить до ценобіальних водоростей. Ценобії мають вигляд платівки, що, залежно від виду, складається з 4-х або 16 клітин. Клітини утримуються разом за допомогою спільної слизової обгортки – інволюкруму. У окремої клітини ценобію помітні два ізоконтні джгутики, пристінний хлоропласт із піреноїдом та вічком, дві пульсуючі вакуолі, одне ядро.

При нестатевому розмноженні кожна клітина два-вісім разів ділиться, і дочірні клітини ще всередині материнської оболонки складаються у новий ценобій. Статевий процес ізогамний: з кожної вегетативної клітини утворюється 16 однакових гамет, що попарно копулюють. Зигота одягається товстою гладенькою оболонкою і переходить у стан спокою. По його завершенні відбувається мейоз, утворюються чотири гаплоїдні клітини, які ще у зиготі складаються у дочірній ценобій.

Рис. 66. Ценобіальні вольвокальні водорості: А – *Gonium pectorale*; Б – *Pandorina morum*; В – *Eudorina elegans*. 1 – інволюкрум

**Рід пандоріна – *Pandorina* (рис. 66: Б).** Ценобіальна водорість з овальними ценобіями, що складаються з 16 або 32 клітин. Ценобії вкриті інволюкрумом, а клітини щільно прилягають одна до одної, набуваючи гранчастої форми. Кожна окрема клітина має два джгутики, пару пульсуючих вакуолей, пристінний хлоропласт з піреноїдом, вічко та одне

ядро, дещо нагадуючи, таким чином, клітину хламідомонади. При нестатевому розмноженні протопласт клітини кілька разів ділиться, утворюючи 16 або 32 зооспори, які, не залишаючи материнської оболонки, складаються у новий ценобій.

Статевий процес – гетерогамія. В клітинах чоловічих ценобіїв утворюються дводжгутикові сперматозоїди, в жіночих – малорухливі яйцеклітини. Після запліднення зигота одягається товстою гладенькою оболонкою, накопичує велику кількість олії та каротиноїдів і переходить у стан спокою. По закінченні періоду спокою у зиготі відбувається мейоз. З чотирьох гаплоїдних ядер три дегенерують, а одне проростає великою зооспорою, у якій через деякий час відбувається серія мітозів і дочірні клітини складаються у новий ценобій.

Пандоріна дуже поширена у планктоні прісних водойм, особливо ефемерних.

**Рід евдоріна – *Eudorina*** (рис. 66: В). Ценобії водорості нагадують пандоріну, але на відміну від останньої клітини розміщені в правильному порядку, на значній відстані одна від одної, п'ятьма кільцями. Переднє і заднє кільця мають по чотири клітини, три середні – по вісім. Клітини ценобію кулясті з тонкою оболонкою, без носика. Кожна окрема клітина має два джгутики, як правило, дві пульсуючі вакуолі, пристінний хлоропласт з одним або кількома піреноїдами, вічко та одне ядро. При нестатевому розмноженні протопласти клітин ценобію починають одночасно ділитися, утворюючи дочірні ценобії, подібно до пандоріни.

Статевий процес – оогамія, причому в одних ценобіях утворюються лише яйцеклітини, а в інших – сперматозоїди. Запліднені яйцеклітини швидко вкриваються міцною гладенькою оболонкою, червоніють через накопичення великої кількості олії та каротиноїдів і переходять у стан спокою. При проростанні з зиготи виходить одна гола зооспора, яка потім утворює перший ценобій, вкриваючись перед початком поділів ніжною слизистою оболонкою.

Види цього роду поширені в планктоні прісних водойм.

**Рід вольвокс – *Volvox*** (рис. 67). Водорість утворює ценобії кулястої, елвпсоїдної або яйцевидної форми, розмір яких може сягати до 2 мм. Ценобій складається з великої кількості дрібних дводжгутикових клітин, що розміщуються периферично, тонким одношаровим слизовим інволюкрумом. Кожна клітина вкрита власною оболонкою, яка зростається з оболонками сусідніх клітин, набираючи полігональної (5-6-кутної) форми. Крім того, апікальний бік оболонки притискається та щільно з'єднується з інволюкрумом. Як наслідок, безпосередньо під інволюкрумом утворюється периферичний шар камер-оболонок, в яких вільно лежать протопласти клітин, ніби підвішені на джгутиках. Джгутики крізь канали в інволюкрумі виходять назовні. Простір між протопластами та клітинними оболонками, а також вільна від клітин порожнина ценобію, вповнені водянистим слизом. Ці деталі будови ценобію стають помітними при фарбуванні препаратів слабким розчином метиленового синього. У деяких видів вольвоксу протопласти сусідніх клітин з'єднані між собою плазмодесмами, що проходять крізь латеральні пори клітинних оболонок.

Протопласт кожної окремої вегетативної клітини нагадує клітину дюналієли: в ньому помітно пристінний хлоропласт з піреноїдом та стигмою, дві апікальні пульсуючі вакуолі, одне ядро.

Нестатеве розмноження відбувається за допомогою спеціалізованих клітин нестатевого розмноження – партеногонідій. Партеногонідії більші за розміром, ніж вегетативні клітини і, на відміну від останніх, здатні до вегетативного поділу. Після перших восьми поділів з партеногонідію утворюється сферичний порожній у центрі комплекс з 16-и клітин. На оберненому до інволюкруму боці є отвір. Клітини в такому комплексі полярні – вони містять пульсуючі вакуолі та базальні тіла джгутиків, орієнтовані до центру майбутнього ценобію. Подальший поділ клітин супроводжується розвитком великої

інвагінації шару клітин з боку, протилежному до інволюкруму, і вивертанням молодого ценобію таким чином, що скоротливі вакуолі та базальні тіла джгутиків орієнтуються назовні. Далі молодий дочірній ценобію занурюється в порожнину материнського. Цікаво, що в молодому ценобію вже можна розрізнити майбутні партеногонідії. Звільнення дочірніх ценобію відбувається після руйнування материнського.

Статевий процес – оогамія. Окремі клітини ценобію, що за розмірами нагадують партеногонідії, перетворюються на антеридії та оогонії. В межах роду відомі одnodомні та дводомні види. В антеридіях утворюється від 32 до 64 дводжгутикових сперматозоїдів, які до моменту звільнення щільно з'єднані боками і утворюють жовтувату платівку. Після дозрівання платівка виштовхується назовні з антеридію слизом, і сперматозоїди роз'єднуються. В оогоніях утворюється по одній великій яйцеклітині, яка не покидає ценобію. Оболонка оогонію в місці контакту з інволюкром ослизнюється, утворюючи отвір. Один із сперматозоїдів через цей отвір проникає в оогонію і запліднює яйцеклітину.

Після статевого процесу зигота одягається товстою шипастою оболонкою і переходить у стан спокою. По його завершенні ядро зиготи редуційно ділиться. Три дочірні ядра дегенерують, життєздатним лишається тільки одне. Як наслідок, зигота проростає однією зооспорою, яка після серії поділів розвивається у новий ценобію.

Представники роду мешкають у планктоні озер, річок, боліт та калюж. В Україні найбільш поширений *V. globator*, який може викликати "цвітіння" води калюж.

Рис. 67. *Volvox*: А, Б – загальний вигляд колоній; В – окремі монадні клітини ценобію; Г – зигота; Д – сперматозоїди; Е – схема утворення дочірніх колоній, яйцеклітин та сперматозоїдів. 1 – дочірні колонії; 2 – яйцеклітина; 3 – сперматозоїди

### **Порядок Хлорококальні – Chlorococcales**

Об'єднує поодинокі або зібрані у тетради кокоїдні водорості. Шар кристалічно впорядкованої целюлози в оболонці відсутній, і, подібно до вольвокальних, каркасною основою оболонки є гідроксипроліни. Представники порядку не здатні до гіперсинтезу вторинних каротиноїдів і залишаються зеленими на всіх стадіях життєвого циклу. Мітоз у хлорококальних хламідомонадного типу (Ch-мітоз). Зооспори вкриті оболонкою, базальні тіла джгутиків зміщені за годинниковою стрілкою (орієнтація 1-7). Типовим представником порядку є *Chlorococcum*.

**Рід хлорокок – *Chlorococcum* (рис. 68).** Клітини хлорокока поодинокі, сферичні, мають одне ядро, великий пристінний хлоропласт з піреноїдом, дві скоротливі вакуолі. Нестатеве розмноження відбувається дводжгутиковими зооспорами, що вкриті оболонками, або гемізооспорами. Зооспори за ультроструктурою (зокрема – за будовою оболонки) подібні до вегетативних клітин хламідомонад. При несприятливих умовах вегетативні клітини можуть одягатися товстою шипуватою оболонкою і перетворюватись на спочиваючі клітини – гіпноспори. Статевий процес у більшості видів роду ізогамний, життєвий цикл гаплофазний із зиготичною редуцією (у одного з видів – *Chlorococcum diplobionticum* – життєвий цикл диплофазний з гаметичною редуцією).

Види роду належать до амфібіальних організмів – вони дуже часто зустрічаються у ґрунтах, переважно лісових фітоценозів, в зоні заплеску прісних водойм та в ефемерних водоймах.

Рис. 68. *Chlorococcum hypnosporum*: А – зооспора; Б – вегетативна клітина; В – гіпноспора

### **Порядок Хетофоральні – Chaetophorales**

Об'єднує багатоклітинні водорості з нитчастим та гетеротрихальним типом морфологічної структури тіла. Каркас клітинної оболонки хетофоральних утворений фібрилами кристалічно впорядкованої целюлози. Таломи хетофоральних представляють

фізіологічно цілісні структури, оскільки клітини у нитках сполучаються між собою за допомогою плазмадесм. Останні проходять через первинні пори, які утворюються внаслідок уронемового типу мітозу.

При такому мітозі веретено формується з участю центріолей, в анафазі дочірні ядра розходяться, центріолі розташовуються на дистальних полюсах дочірніх ядер і з залишків веретена утворюється фікопласт. У телофазі ядра помітно зближуються за рахунок скорочення залишків інтерзонального веретена. У фікопласті скупчуються пухирці комплексу Гольджі з матеріалом майбутньої перегородки. Далі вони частково зливаються, утворюючи клітинну платівку, в якій лишаються пори з плазмадесмами.

Монадні клітини – зооспори та гамети – голі. Зооспори мають чотири джгутики, гамети дводжгутикові. Базальні тіла джгутиків у монадних клітин зміщені за годинниковою стрілкою (орієнтація 1-7). Всі хетофоральні водорості мешкають у перифітоні прісних континентальних водойм.

В межах порядку простежується поступове ускладнення плану будови тіла: від нитчастих нерозгалужених водоростей до гетеротрихальних представників, що складно диференційовані у морфологічному та функціональному відношенні. Цей ряд добре простежується на прикладі родів *Uronema*, *Stigeoclonium*, *Draparnaldia*.

**Рід уронема – *Uronema* (рис. 69: А,Б)** має талом у вигляді простої нерозгалуженої нитки, що складається з морфологічно та функціонально однакових клітин (за винятком базальної та апікальної). Кожна клітина одноядерна, має пристінний хлоропласт у вигляді незамкненого кільця, в якому розташовується один (рідше – два-чотири) піреноїди. Базальна клітина утворює диск, за допомогою якого водорість прикріплюється до підводних субстратів. Апікальна клітина має звужену та загострену верхівку. Розмноження відбувається за допомогою чотириджгутикових зооспор, або апланоспорами.

Рис. 69. Хетофоральні водорості: А, Б – *Uronema* (А – вегетативна нитка; Б – вихід зооспор); В, Г – *Stigeoclonium* (В – фрагмент талому, Г – зооспора та її проростання); Д – *Draparnaldia*

**Рід стигеоклоній – *Stigeoclonium* (рис. 69: В,Г)** має гетеротрихальні таломі, що складаються з розгалужених висхідних та сланких ниток. Перші здійснюють функції фотосинтезу та розмноження, за допомогою других водорість прикріплюється до субстрату. Висхідні нитки на верхівці звужені, і досить часто закінчуються одно- або багатоклітинними тонкими безбарвними волосками – хетами. Рясність галуження та кількість хет залежить від концентрації азоту у середовищі: якщо у воді міститься велика кількість азоту, галуження зустрічається зрідка, і хети майже відсутні (в цьому випадку водорість нагадує *Uronema*), і навпаки. Нестатеве розмноження відбувається чотириджгутиковими зооспорами та апланоспорами, статевий процес – ізогамія, здійснюється дводжгутиковими гаметами. Цікаво, що гамети здатні проростати партеногенетично, і, таким чином, виконувати також функції зооспор. Життєвий цикл гаплофазний, із зиготичною редукцією і без зміни поколінь.

**Рід драпарнальдія – *Draparnaldia* (рис. 69: Д).** Водорість макроскопічна, має вигляд тендітного кущика, вкритого м'яким прозорим слизом, може досягати 10-20 см у висоту. Таломі *Draparnaldia* диференційовані на три системи ниток – сланкі, висхідні опірні та асимілятори. Сланки нитки виконують функції прикріплення до субстрату, асимілятори – фотосинтезу та розмноження. Опірні нитки підносять над субстратом всю масу асиміляторів.

Клітини опірних ниток мають товсті клітинні оболонки, редукований хлоропласт у вигляді поясковидної, по краю зазубреної стрічки, іноді продірявленої або майже сітчастої, з численними піреноїдами. Нитки-асимілятори короткі, рясно розгалужені, на верхівках часто закінчуються волоском (хетою). Клітини ниток-асиміляторів містять великий хлоропласт з кількома піреноїдами і здатні утворювати зооспори та гамети. Клітини сланких ниток безбарвні.

Нестатеве розмноження здійснюється мікро- і макрозооспорами, розвиток яких відбувається одночасно в усіх клітинах окремої нитки-асимілятора або навіть одночасно в усіх асиміляторах. Крім того, клітини асиміляторів можуть утворювати апланоспори, які іноді залишаються з'єднаними у вигляді рядів або купок. Апланоспори мають дуже потовщену оболонку і червоне забарвлення. Статеве розмноження відбувається шляхом ізогамії, так само, як у стигеоклонію.

Нечисленні представники цього роду трапляються в Україні в різних водоймах, здебільшого навесні. Найбільш поширеним видом роду є драпарнальдія грудкувата (*Draparnaldia glomerata*).

### Порядок Сценедесмальні – *Scenedesmales*

Об'єднує одноклітинні, колоніальні та ценобіальні водорості з кокоїдним типом морфологічної структури тіла. Оболонки містять шар кристалічно впорядкованої целюлози. Представники порядку здатні до гіперсинтезу вторинних каротиноїдів (особливо при нестачі азоту) і на певних стадіях життєвого циклу можуть набувати червоного забарвлення. Мітоз циліндрокапсового типу: веретено формується з участю центріолей, в анафазі дочірні ядра розходяться, центріолі розташовуються на проксимальних полюсах дочірніх ядер і з залишків веретена утворюється фікопласт. У телофазі помітного зближення ядер не спостерігається, а цитокінез здійснюється кільцевою борозною, що росте за рахунок злиття пухирців ендоплазматичної сітки з інвагінацією плазмалеми.

Зооспори завжди голі, базальні тіла джгутиків не зміщені по відношенню одне до одного (орієнтація 12-6). В межах порядку окреслені тенденції переходу від одноклітинних форм до ценобіальних, втрати статевого процесу та зооспор, пов'язані з пристосуванням сценедесмальних до планктонного способу існування. Характерними представниками порядку є роди *Bracteacoccus*, *Hydrodictyon*, *Pediastrum*, *Scenedesmus*.

**Рід брактеакок – *Bracteacoccus* (рис. 70: А).** Дорослі клітини поодинокі, сферичні, мають багато пристінних дископодібних хлоропластів, позбавлені піреноїдів і містять кілька ядер. Розмноження відбувається за допомогою одноядерних дводжгутикових голих зооспор або апланоспор. Зооспори та апланоспори досить часто не одразу звільнюються з оболонки материнської клітини, а починають рости безпосередньо у спорангії. В цьому випадку вони з'єднуються боками, і звільнюються із спорангія у вигляді агрегатів, що нагадують сферичні ценобії. Розпад таких агрегатів на поодинокі клітини відбувається лише на початку спороутворення, коли кожна клітина стає багатоядерною. Види роду є амфібіальними організмами, проте частіше зустрічаються у ґрунтах, ніж у водоймах.

Рис. 70. Сценедесмальні водорості: А – *Bracteacoccus* (вегетативна клітина, вихід зооспор, зооспори та їх проростання, апланоспорангій, ценобій-подібний агрегат молодих клітин); Б-В – *Hydrodictyon*: Б – комірка з молодих клітин, В - стара клітина з дочірнім ценобієм; Г – ценобій *Pediastrum*; Д – ценобій *Scenedesmus*. 1 – дочірній ценобій; 2 – рогоподібний виріст клітинної оболонки; 3 – піреноїд; 4 – хлоропласт

**Рід гідродикцій, або водяна сіточка – *Hydrodictyon* (рис. 70: Б, В).** Ценобії *Hydrodictyon* макроскопічні, складаються з кількох тисяч великих циліндричних багатоядерних клітин, з'єднаних на кожному полюсі з двома-чотирма сусідніми клітинами. Внаслідок цього утворюються п'яти-шестигранні комірки, що у сукупності надають ценобію вигляду сітки (звідси походить народна назва водорості – водяна сіточка).

Оболонка дорослих клітин целюлозна, з кутинізованим зовнішнім шаром. Тонкий шар цитоплазми з хлоропластом і ядрами вистилає внутрішню поверхню оболонки і оточує велику вакуолю з клітинним соком. Хлоропласт неправильно-сітчастий, з численними дрібними піреноїдами, розміщений безпосередньо під оболонкою. Під хлоропластом, в

глибшому шарі цитоплазми, розташовуються численні дрібні ядра. При наявності великої кількості крохмалю в хлоропласті будова останнього стає невиразною.

При нестатевому розмноженні протопласт кожної клітини водяної сіточки розпадається на кілька тисяч голих дводжгутикових зооспор, які, не виходячи за межі материнської клітини, з'єднуються між собою і утворюють дочірній ценобій. Після ослизнення материнської оболонки такий ценобій починає існувати як самостійний організм.

При статевому розмноженні протопласт клітини розпадається на кілька тисяч голих дводжгутикових ізогамет. Через отвір в оболонці материнської клітини гамети виходять назовні. Далі гамети різних статевих знаків копулюють. Утворюється зигота, що переходить у стан спокою. По його закінченні відбувається мейоз і зигота проростає чотирма великими гаплоїдними зооспорами. Вони здатні відпливати від місця утворення на значну відстань, і, таким чином, виконують функцію розселення. По закінченні руху кожна зооспора проростає у багатокутну багатоядерну клітину – поліедр, що являє собою спорофіт водяної сіточки. Протопласт поліедру ділиться на велику кількість зооспор, що, не виходячи за межі поліедру, складаються у новий ценобій. Таким чином, життєвий цикл *Hydrodictyon* гаплофазний, з зиготичною редукцією та гетероморфною зміною поколінь – ценобіального гаметоспорофіту та одноклітинного спорофіту-поліедру.

Єдиний вид цього роду – гідродикцій сітчастий (*H. reticulatum*) – часто можна знайти влітку у невеличких калюжах, затоках річок, в заростях вищих водних рослин тощо.

**Рід педіастр – *Pediastrum*** (рис. 70: Г). У видів роду ценобії сплюснені, мають вигляд зірки або коліщатка, що складається з 4-128 клітин, з'єднаних боками. Кожна доросла клітина містить пристінний хлоропласт з одним-кількома піреноїдами та кілька ядер. Нестатеве та статеве розмноження у *Pediastrum* майже повністю аналогічно до водяної сіточки: ценобії утворюються з зооспор, статевий процес – ізогамія, зигота проростає після періоду спокою, в життєвому циклі є стадія поліедра. Види роду є надзвичайно характерним компонентом планктонних угруповань прісних континентальних водойм.

**Рід сценедесм – *Scenedesmus*** (рис. 70: Д). Ценобії у представників цього роду мають вигляд платівок з 4 або 8, рідше 2 або 16 видовжених клітин, з'єднаних боками паралельно одна до одної. Ценобії інколи вкриті слизом, який можна побачити, при забарвленні препарату розчином туші. Клітини у ценобії розміщуються в один чи два ряди, або розташовуються альтернативно – по черзі вище і нижче від певного середнього рівня. Оболонка клітин має різноманітні "прикраси" у вигляді ребер, шипів, шипиків, щетинок, бородавок, довгих рогів. Тип таких "прикрас" є таксономічною ознакою на рівні видів. Часто довгі шипи та роги забарвлені гідроокисом заліза у бурий колір. Цікаво, що в залежності від хімічного складу води, морфологія "прикрас" може суттєво змінюватись (наприклад, замість рогів утворюватись щетинки або бородавки). В окремій клітині можна розрізнити пристінний хлоропласт з піреноїдом та одне центральне ядро.

Розмноження відбувається автоспорами, які ще у материнській клітині з'єднуються у новий ценобій. Хоча *Scenedesmus* вважається типовим прикладом автоспорових хлорофіцієвих водоростей, проте сьогодні у культурі у кількох видів цього роду вдалось отримати також зооспори. Електронно-мікроскопічне дослідження цих зооспор показало, що їх базальні тіла орієнтуються за типом 12-б, тобто так само, як у *Bracteacoccus*, *Pediastrum*, *Hydrodictyon*.

Рід об'єднує переважно прісноводні планктонні організми і представлений значною кількістю видів. Найвідомішим серед них є сценедесм чотирихвостий – *S. quadricauda*

### **Порядок Мікроспоральні – Microsporales**

Об'єднує водорості з нитчастим типом структури. Оболонки містять шар кристалічно впорядкованої целюлози і складається з двох Н-подібних сегментів. Зооспори голі, дводжгутикові, злегка гетероконтні; базальні тіла не зміщені і орієнтовані за схемою 12-

6. Порядок представлений лише одним родом *Microspora*, що зустрічається у прісних континентальних водоймах.

**Рід мікроспора – *Microspora* (рис. 71).** Таломи мають вигляд простих нерозгалужених ниток, що закінчуються "вилками", схожими на аналогічні структури жовтозеленої водорості *Tribonema*. Плазматесми між клітинами в нитках не виявлені. Кожна клітина містить одне ядро, пристінний сітчастий хлоропласт, який у деяких видів здатний розпадатися на дископодібні сегменти. Піреноїди відсутні.

Розмноження відбувається фрагментацією ниток та зрідка – зооспорами. У кількох видів спостерігали ізогамний статевий процес, проте його деталі лишаються недослідженими.

Рис. 71. *Microspora*: А – фрагмент нитки; Б – вихід зооспори

### **Порядок Едогоніальні – *Oedogoniales***

Об'єднує нитчасті та гетеротрихальні водорості, які за цитокінезом з участю клітинної платівки нагадують хетофоральні водорості, проте суттєво відрізняються від них наявністю особливого типу мітозу (едогонієвий мітоз), клітинним поділом з утворенням ковпачків, стефаноконтними монадними клітинами (зооспорами, андроспорами та сперматозоїдами) та високорозвиненим оогамним статевим процесом.

Едогоніальні водорості можуть бути однодомними або дводомними. Життєві цикли у едогоніальних водоростей бувають двох типів: гаплофазні без зміни поколінь та гаплофазні з стадією мікроскопічного чоловічого гаметофіту – нанандрію. Види, які мають перший тип життєвого циклу, називають макрандрієвими, другий – нанандрієвими.

До порядку входить біля 500 видів водоростей трьох родів, з яких нижче розглядаються два – *Oedogonium* та *Bulbochaete*.

**Рід едогоній – *Oedogonium* (рис. 72, 73: А-Е).** Таломи мають вигляд простих нерозгалужених ниток, що складаються з циліндричних або злегка головчастих клітин. Базальні клітини утворюють ризоїдоподібні вирости, якими водорість прикріплюється до субстрату. Верхівкова клітина тупа або загострена, зрідка витягнута в щетинку.

Клітинна оболонка гладенька або злегка хвиляста, і на окремих клітинах має характерні для даного порядку ковпачки. Утворення ковпачків є наслідком особливого мітозу та специфічного цитокінезу.

На початку поділу біля верхівки клітини з'являється складка з диктіосом, які, зливаючись, утворюють увігнуте в цитоплазму кільце. Далі ядро мітотично ділиться. Між дочірніми ядрами за способом фікопласту починає формуватися клітинна перегородка, материнська оболонка у зоні кільця розривається. Кільце починає швидко розпрямлятися, за рахунок чого відбувається ріст верхньої нової клітини. Залишки оболонки материнської клітини лишаються на дочірній у вигляді ковпачка. Кількість ковпачків відповідає кількості поділів даної клітини.

При едогонієвому типі мітозу центріолі відсутні, центрами організації веретена виступають елементи ендоплазматичного ретикулуму. В анафазі дочірні ядра розходяться, а із залишків веретена утворюється фікопласт. У телофазі ядра помітно зближуються за рахунок скорочення залишків інтерзонального веретена. У фікопласті скупчуються пухирці, що відшнуровуються від ендоплазматичної сітки і містять матеріал майбутньої перегородки. Пухирці частково зливаються, і утворюється клітинна платівка з первинними порам.

У протопласті вегетативних клітин розрізняється пристінний сітчастий хлоропласт з дрібними піреноїдами, облямованими крохмальними платівками та одне ядро. Розмноження едогонію відбувається нестатевим або статевим шляхом.



Зооспори едогонію стефаноконтні. При утворенні зооспор одна з вегетативних клітин дещо здувається, клітинна оболонка розривається; протопласт клітини виходить назовні і незабаром виробляє фіброзне кільце з кількома десятками пар джгутиків, перетворюючись на стефаноконтну зооспору. Експериментальним шляхом встановлено, що на зооспори здатні перетворюватись будь-які вегетативні клітини, якщо отримати їх ізольовані протопласти.

Статеве розмноження у макрандрієвих та нанандрієвих видів відбувається дещо різними шляхами.

У макрандрієвих видів як антеридії, так і оогонії розвиваються на звичайних вегетативних нитках. В антеридіях формується по два сперматозоїди, в оогонії – одна яйцеклітина. Сперматозоїди виходять з антеридію, підпливають до оогонію, через пору або тріщину в оболонці проникають до яйцеклітини та запліднюють її. Зигота одягається товстою оболонкою і переходить у стан спокою. По закінченні періоду спокою в зиготі відбувається редуційний поділ, з кожного гаплоїдного ядра утворюється зооспора, яка надалі проростає у нову нитку.

У нанандрієвих видів на нитках розвиваються оогонії та особливі спорангії, в яких утворюється чоловіча зооспора – андроспора. Вона підпливає до оогонію, осідає на нього або на сусідню клітину та проростає у мікроскопічний чоловічий гаметофіт, який називається нанадрієм і складається з двох-чотирьох клітин. Верхівкова клітина нанадрію перетворюється на антеридій, в якому розвиваються два сперматозоїди. Далі цикл розвитку відбувається так само, як і у макрандрієвих видів.

*Oedogonium* нараховує біля 400 видів, які широко розповсюджені у прісних водоймах. Як правило, розвиток цих водоростей починається у перифітоні або бентосі, проте нитки, які досягли значної довжини, можуть відриватися від субстрату і продовжувати рости у вільному стані, утворюючи м'яке неслизьке жабуриння на поверхні води.

Рис.72. *Oedogonium*: А-Г – клітинний поділ; Д – вихід зооспори; Е – проростання зооспори

Рис. 73. Характерні представники Oedogoniales: А-Е – *Oedogonium*: А – вегетативна нитка, Б – нитка з антеридіями (макрандрієвий вид), В – вихід сперматозоїду з антеридію, Г – сперматозоїд, Д – нитка з оогонієм, Е – нитка з оогонієм та двома нанадріями (нанадрієвий вид); Є, Ж – *Bulbochaete*: фрагменти таломів з хетами, оогоніями та нанадріями. 1 – ковпачки; 2 – антеридій; 3 – сперматозоїд; 4 – оогоній; 5 – нанадрій; 6 – хета

**Рід бульбохете – *Bulbochaete*** (рис. 73: Є, Ж) таломи розгалужені, гетеротрихальні, диференційовані на висхідні нитки та кінцеві гілки. На останніх, як правило, утворюються бульбоподібно потовщені при основі волоски – хети. Поділ клітин, ядра, будова монадних стадій, життєві цикли у цього роду такі ж, як у едогонію.

Рід нараховує біля 100 видів, які поширені переважно у бентосних угрупованнях озер.

### **Клас Требуксієфіцієві – *Trebouxiophyceae***

Нараховує біля 250 видів кокоїдних, сарциноїдних, нитчастих та гетеротрихальних водоростей, що мешкають переважно у позаводних ектопах – у ґрунтах, в аерофітоні, входять до складу лишайників, рідше зустрічаються як симбіонти прісноводних безхребетних тварин (найчастіше – інфузорій та губок).

Клітини требуксієфіцієвих завжди вкриті целюлозно-пектиновою оболонкою, яка у багатьох представників містить додатковий шар спорополеніну. Монадні клітини завжди голі, дводжгутикові (зрідка чотириджгутикові), представлені зооспорами, зрідка – гаметами. Коренева система джгутиків хрестоподібна. Базальні тіла джгутиків зміщені проти годинникової стрілки (орієнтація 11-5). Мітоз напівзакритий (як виняток – закритий). Цитокінез відбувається за участю фікопласту. Всі представники не здатні до гіперсинтезу вторинних каротиноїдів, і протягом всього життя залишаються зеленими.

**Система класу.** За наявності монадних клітин, наявності та поведінкою центріолей при мітозі, типами морфологічної структури тіла, полярністю клітин, здатністю до статевого розмноження клас поділяють на п'ять порядків, з яких нижче розглядаються два – Trebouxiales та Chlorellales.

### **Порядок Требуksiальні – Trebouxiales**

Об'єднує одноклітинні та зібрані в сарциноїдні пакети або тетради водорості з кокоїдним або нитчастим типами морфологічної структури тіла. Центріоли в клітинах присутні протягом усього клітинного циклу, але не беруть безпосередньої участі в утворенні веретена поділу. Більшість видів здатні розмножуватись за допомогою зооспор; у деяких видів зооспори недорозвинені, і зооспорогенез завершується утворенням гемізооспор або апланоспор. Клітини мають лопатевий пристінний або центральний хлоропласт без піреноїду або з погано помітним піреноїдом, навколо якого крохмаль не відкладається. Требуksiальні мешкають майже виключно в аерофітоні, більшість представників є фікобійнтами лишайників. Найбільш поширеними представниками порядку є роди *Trebouxia* та *Desmococcus*.

**Рід требуksiя – *Trebouxia* (рис. 74).** Клітини требуksiї поодинокі або зібрані у тетради, діади або октади, чи багатоклітинні комплекси, що складаються з тетрад, діад та октад. Окремі клітини сферичні, з масивним центральним зірчастим хлоропластом, який має численні короткі радіальні вирости і один голий піреноїд. Ядро одне, розташоване латерально в невеликій заглибині хлоропласту.

Розмноження відбувається зооспорами, апланоспорами та автоспорами. Зооспори голі, мають два джгутики і утворюються у великій кількості (від 16 до 64). По закінченні періоду руху зооспори втрачають джгутики і набувають сферичної форми. Апланоспори починають розвиватися як зооспори, по 16-64 у спорангії, але джгутиків не утворюють. Автоспори утворюються переважно по чотири, рідше по дві або вісім, утворюючи при проростанні тетради, діади або октади.

Є відомості, що один з видів роду має ізогамний статевий процес, але його деталі та особливості життєвого циклу залишаються недослідженими.

Рід містить біля 50 видів, які є найтипівішими фікобійнтами лишайників.

Рис. 74. *Trebouxia crenulata*: А – вегетативна клітина з центральним хлоропластом та піреноїдом; Б – зооспорангій; В – зооспори

**Рід десмокок – *Desmococcus* (рис. 75).** Водорість утворює пакети з двох-чотирьох клітин та багатоклітинні більш-менш кубічні агрегати, що складаються з пакетів. Інколи по краях агрегатів утворюються короткі нерозгалужені нитки. Клітинна оболонка тонка, проте щільна і неослизнена. В окремій клітині розрізняється один великий пристінний хлоропласт, який має погано помітний піреноїд, позбавлений крохмальної обгортки. Ядро одне, не помітне без спеціального забарвлення.

Розмноження відбувається, в першу чергу, внаслідок послідовного вегетативного поділу клітин у двох або трьох взаємно перпендикулярних напрямках. Дочірні клітини лишаються щільно з'єднаними одна з одною, внаслідок чого утворюються пакети. Якщо клітини кілька разів підряд діляться в одному напрямку, по краях агрегатів утворюються короткі нитки.

Водорість здатна також утворювати апланоспори. При цьому одна з вегетативних клітин збільшується у розмірах і перетворюється на спорангій. На оболонці спорангій після забарвлення метиленовим синім стають помітні невеличкі шипики. Протопласт спорангій багаторазово ділиться, утворюючи до 32-64 еліпсоїдних апланоспор. Після звільнення зі спорангій апланоспори проростають у нові вегетативні клітини і дають початок новим

пакетам. Вважають, що апланоспори десмокока є недорозвиненими зооспорами, подібно до апланоспор требуксії.

Десмокок зустрічається повсюдно. Він розвивається на корі дерев, обумовлюючи її зелене аерофітне "цвітіння". Водорість досить чутлива до атмосферного забруднення, через що у країнах Західної Європи використовується як тестовий організм при здійсненні моніторингу стану повітряного басейну. Найбільш поширеним та відомим видом роду є десмокок оливковий – *D. olivaceus*, більш відомий в учбовій літературі за синонімічними назвами протокок (*Protococcus*) та плеврокок (*Pleurococcus*).

Рис. 75. *Desmococcus olivaceus*: А – пакет; Б – агрегат з пакету та малоклітинної нитки

### Порядок Хлореляльні – Chlorellales

Включає кокоїдні та нитчасті водорості, які ніколи не утворюють зооспор, а також не здатні до статевого розмноження. Центріолі відсутні. Клітини мають паріетальний хлоропласт з добре помітним піреноїдом або без нього. Типовий представник – *Chlorella*.

**Рід хлорела – *Chlorella* (рис. 76).** Водорість одноклітинна, колоній або агрегатів не утворює. Клітини хлорели дрібні, сферичні або широко еліпсоїдні, з гладенькою оболонкою. В оболонці багатьох видів часто наявний шар спорополеніну, який надає їй механічної міцності та хімічної стійкості. В клітині розрізняється один пристінний хлоропласт, який має форму напівсфери, платівки або широкої стрічки і, як правило, містить піреноїд, облямований невеличкими гранулами крохмалю або кількома крохмальними платівками.

Розмноження відбувається тільки автоспорами, які утворюються в материнській клітині по 2-8 і звільняються при розриві оболонки спорангію. Для деяких видів описані спочиваючі клітини – акінети. Вони утворюються зі звичайних вегетативних клітин внаслідок потовщення клітинної оболонки, можуть містити багато олії, проте ніколи не накопичують великої кількості вторинних каротиноїдів, і тому залишаються зеленими.

Хлорела зустрічається у найрізноманітніших умовах – в прісних водоймах, ґрунтах, аерофітоні, може бути симбіонтом найпростіших, наприклад інфузорій та губок. Симбіотичні хлорели в зоологічній літературі відомі під назвою зоохлорели.

Хлорела є першою мікроскопічною водорістю, яка була введена в масову промислову культуру і започаткувала новий напрямок біотехнології – фікотехнологію. На жаль, хлорела виявилась не досить вдалим об'єктом: хоча водорість відносно легко культивується, проте біомасу хлорели важко переробляти, оскільки клітинна оболонка містить вельми стійкий до хімічних та механічних обробок шар спорополеніну.

Рис. 76. *Chlorella vulgaris*: А – вегетативна клітина; Б – автоспорангій; В – вихід автоспор

### Клас Ульвофіцієві – *Ulvoophyceae*

Об'єднує переважно морські бентосні та перифітонні водорості, хоча в межах класу представлені також і прісноводні та аерофітні форми. Майже всі ульвофіцієві водорості мають багатоклітинні таломі. Переважаючі типи морфологічної структури тіла – нитчастий, гетеротрихальний та сифонокладальний.

Клітини ульвофіцієвих завжди вкриті целюлозно-пектиновою або целюлозною оболонкою. Монадні клітини завжди голі, чотиридугутикові або дводугутикові, представлені зооспорами та гаметами. Коренева система джгутиків хрестоподібна, базальні тіла зміщені проти годинникової стрілки (орієнтація 11-5). Мітоз закритий. Фікопласт відсутній, цитокінез відбувається шляхом утворення кільцевої борозни (у трентеполіальних водоростей – за участю примітивного фрагмопласту).

До класу входить біля 80 родів, що об'єднують більш ніж 1000 видів.

**Система класу.** Ознаки, за якими клас поділяють на порядки, пов'язані з типами морфологічної структури тіла, життєвими циклами, ультратонкою будовою зооспор та гамет, а також з особливостями поширення. До класу входить шість порядків, з яких нижче розглядаються чотири – *Ulotrichales*, *Ulvales*, *Cladophorales*, *Trentepohliales*.

### **Порядок Улотрихальні – *Ulotrichales***

Об'єднує морські та прісноводні водорості з нитчастим та гетеротрихальним типом структури. Життєвий цикл гаплодиплофазний, з гетероморфною зміною поколінь. Спорофіт представлений диплоїдною одноклітинною рослиною, відомою під назвою кодіолум (*Codiolum*). Клітинні оболонки містять велику кількість пектинових речовин і здатні ослизнюватися. Монадні клітини голі, але на плазмалемі є шар субмікроскопічних органічних лусочок. Зооспори переважно чотириджутикові, гамети дводжутикові. Типовий представник – *Ulothrix*.

**Рід улотрикс – *Ulothrix* (рис. 77).** Більшу частину життя водорість проводить у стані гаметоспорофіту, який має вигляд довгих нерозгалужених однорядних ниток. У кожній клітині нитки (за винятком базальної) є пристінний хлоропласт у вигляді незамкненого кільця, кілька піреноїдів, одне ядро; центр клітини зайнятий вакуолею з клітинним соком. Всі клітини здатні до поділу, що обумовлює постійне наростання талому в довжину, а також утворення репродуктивних клітин. Базальна клітина, за допомогою якої водорість прикріплюється до субстрату, відрізняється від звичайних вегетативних клітин нитки: вона витягнута у короткий ризоїд, не здатна до поділу, має редукований хлоропласт.

Вегетативне розмноження відбувається фрагментацією нитки. При нестатевому розмноженні у будь-якій клітині утворюються 2-4 (8) чотириджутикових зооспор. Зооспороутворення розпочинається в апікальній частині нитки і просувається до її основи. Зрілі зооспори виходять назовні у слизовому міхурі через боковий отвір клітинної стінки. Міхур швидко розчиняється. Після певного періоду руху зооспора зупиняється, відкидає один за одним усі чотири джутики, прикріплюється боком до субстрату і проростає в нову нитку.

Статевий процес ізогамний. Будь-яка клітина нитки здатна утворити велику кількість (8-64) дводжутикових ізогамет, які для копуляції виходять у зовнішнє середовище. Нитки *Ulothrix* є роздільностатевими, оскільки, незважаючи на морфологічну схожість гамет, одні нитки продукують лише фізіологічно жіночі гамети ("плюс"-гамети), інші нитки – фізіологічно чоловічі ("мінус"-гамети). Після копуляції зигота деякий час зберігає джутики і рухається, тобто перебуває у стані планозиготи. Далі вона зупиняється, втягує джутики, виробляє товсту оболонку, і переходить у стан спокою. По його завершенні зигота проростає у булавоподібний одноклітинний спорофіт (стадія *Codiolum*): вона формує трубковидний випин, куди переходить цитоплазма та ядро; далі випин здувається, набуваючи грушоподібної форми; потім диплоїдне ядро спорофіту редуційно ділиться і спорофіт утворює 4-8 чотириджутикових зооспор. Останні через отвір у клітинній оболонці виходять назовні у слизовому міхурі; слиз швидко розчиняється, і зооспори звільняються. Після деякого періоду активного руху зооспори осідають на субстрат і проростають, даючи початок новим нитчастим гаметоспорофітам.

Види роду поширені переважно у морях, де зустрічаються у супраліторальних ваннах або в обростаннях літоральної зони. Кілька видів досить часто зустрічаються у прісних водоймах – переважно в холодних гірських річках та струмках, а також у весняний сезон у річках та озерах помірного поясу.

Рис. 77. *Ulothrix*: А – гаметоспорофіт; Б – утворення гамет; В – послідовні стадії копуляції гамет; Г – зигота; Д – спорофіт, стадія *Codiolum*; Е – утворення зооспор спорофітом; Ж – зооспора спорофіту; З – утворення зооспор гаметоспорофітом; І – зооспора гаметоспорофіту

### Порядок Ульвальні – *Ulvales*

Включає майже виключно морські водорості з гетеротрихальною або примітивною тканинною будовою. Життєвий цикл гаплодиплофазний, з ізоморфною зміною поколінь. Оболонки целюлозно-пектинові, здатні до ослизнення. Монадні клітини ульвальних позбавлені субмікроскопічних лусочок. Зооспори переважно чотириджутикові, гамети дводжутикові. Характерні представники – *Ulva* та *Enteromorpha*.

**Рід ульва, або зелений морський салат – *Ulva* (рис. 78).** Спорофіти та гаметофіти водорості морфологічно однакові, і мають вигляд двошарової платівки з гофрованими краями, довжина якої складає кілька сантиметрів. Кожна клітина містить одне ядро, пристінний пластинчастий хлоропласт з одним-кількома піреноїдами.

Таломи гаметофітів розвиваються з чотириджутикових зооспор, спорофітів – з щойно утворених зигот, які зберігають джутики гамет, тобто із планозигот. Розвиток пластин спорофітів та гаметофітів відбувається із зооспор або планозигот однаковим способом: монадна клітина прикріплюється до субстрату, втрачає джутики і ділиться спочатку у поперечній площині, утворюючи однорядну нерозгалужену первинну нитку, яка нагадує талом улотриксу. Далі клітини нитки діляться повздовжньо-радіально, утворюючи одношарову трубку з порожниною в центрі. Стінки трубки змикаються, і крайові клітини продовжують ділитися, внаслідок чого утворюється двошарова платівка зі складчастими краями.

Хоча таломи спорофітів та гаметофітів морфологічно однакові, проте плоідність їх різна, і тому зооспори і гамети ніколи не утворюються на одному й тому ж таломі. Зооспори утворюються шляхом послідовного поділу протопласту будь-якої клітини на чотири – вісім клітин, причому перший поділ є редуційним, і, таким чином, спорофіти є диплоїдними, зооспори – гаплоїдними.

Статеве розмноження відбувається за допомогою дводжутикових гамет. Статевий процес, залежно від виду, може бути ізогамним або гетерогамним. Для ульви характерна гетероталічність – гаметофіти відрізняються в статевому відношенні: одні продукують гамети зі знаком "+", інші – зі знаком "-". Копуляція відбувається лише між гаметами різних статевих знаків. Якщо статевий процес ізогамний, "+" та "-" таломи розрізнити не вдається. У випадку гетерогамії таломи різних статевих знаків розпізнаються навіть неозброєним оком, за забарвленням плодючих ділянок. Так, у чоловічих таломів ці ділянки жовтуваті, у жіночих – темно-зелені.

Зигота, що утворюється внаслідок копуляції гамет, містить диплоїдне ядро і без періоду спокою одразу проростає в диплоїдний спорофіт. Таким чином, у ульви спостерігається правильне чергування ізоморфних поколінь: диплоїдного спорофіту та гаплоїдного гаметофіту.

Види роду *Ulva* мешкають в морях теплого та помірною поясів, зокрема, в Чорному морі. Водорість є їстівною, і в деяких країнах навіть введена в аквакультуру і вирощується на спеціалізованих морських фермах.

Рис. 78. *Ulva*: А – зовнішній вигляд талому; Б – поперечний зріз талому; В – зооспорангій; Г – зооспора; Д – гаметангій; Е – копуляція ізогамет; Є – планозигота

**Рід ентероморфа, або кишечниця – *Enteromorpha* (рис. 79).** У цього близького до ульви роду таломи видовжено-пластинчасті або трубчасті. За типом життєвого циклу, будовою клітин та розмноженням цей рід подібний до *Ulva*. Відміни полягають у морфогенезі талому, що й відбивається на зовнішньому вигляді водорості.

Зокрема, у ентероморфи талом розвивається з зооспори або планозиготи через стадію однорядної первинної нитки, далі – одношарової трубки з порожниною в центрі. Як тільки стінки трубки у верхівковій частині змикаються, морфологічні трансформації талому, за винятком його лінійного збільшення у довжину, припиняються. Як наслідок, молода

водорість має вигляд кишки (звідси її народна назва – кишечниця), а доросла у нижній частині представлена одношаровою трубкою з порожниною, у верхній – двошаровою видовженою платівкою.

Кишечниця поширена переважно в морях, де часто зустрічається разом з ульвою. Проте, деякі види роду добре переносять значне опріснення води, завдяки чому піднімаються у гирла річок і навіть розвиваються у прісних континентальних водоймах.

Рис. 79. *Enteromorpha*: А – трубчастий талом; Б – пластинчастий талом; В-Д поперечні зрізи талому: В – зріз в зоні двошарової платівки, Г – зріз в середній частині талому з великою порожниною, Д – зріз у базальній частині

### Порядок Кладофоральні – *Cladophorales*

Об'єднує водорості з сифонокладальним типом морфологічної структури тіла, хоча таломи у більшості морських та прісноводних представників мають вигляд нерозгалужених ниток або розгалужених кущиків. У деяких морських родів таломи представлені системою розгалужених міхурів, або складаються з центральної вісі та з'єднаних з нею бічних сегментів, або набувають псевдопаренхіматозного вигляду.

Життєвий цикл гаплодиплофазний, з ізоморфною зміною поколінь. Клітинні оболонки целюлозні, позбавлені пектинових речовин. Вегетативні клітини мають багато ядер, пристінний сітчастий хлоропласт або велику кількість дрібних дископодібних хлоропластів, з'єднаних між собою дуже тонкими тяжами; у хлоропластах розташовуються дрібні піреноїди. Кожний піреноїд поділений на дві напівсфери, навколо яких відкладається суцільна напівсферична платівка крохмалю. Мітози у різних ядрах однієї клітини відбуваються синхронно, проте цитокінез та каріокінез між собою не зкоординовані. Монадні клітини позбавлені субмікроскопічних лусочок; зооспори переважно чотириджгутикові, гамети – дводжгутикові. У кладофоральних виявлено специфічний ксантофіл – сифоноксантин. Характерні представники – *Cladophora* та *Rhizoclonium*.

**Рід кладофора – *Cladophora* (рис. 80)** є провідним родом порядку. Таломи кладофори кущикоподібні, складаються з багатоядерних клітин, що утворюють системи розгалужених ризоїдальних та висхідних ниток. Клітини звичайно вкриті товстими шаруватими оболонками, до яких прикріплюються численні епіфітні організми. В цитоплазмі окремої клітини міститься пристінний сітчастий хлоропласт з багатьма піреноїдами та численні ядра. В живому стані ядра не помітні в світловий мікроскоп, тому щоб їх роздивитися рекомендується забарвити препарати ацетокарміном. Водорість розмножується фрагментацією таломів, зооспорами, акінетами та статевим шляхом. Статевий процес – ізогамія.

При нестатевому розмноженні у верхівкових клітинах спорофіту відбувається мейоз, після якого утворюється велика кількість чотириджгутикових зооспор. Через отвір в оболонці спорангію зооспори виходять у зовнішнє середовище і проростають у гаметофіт. Гаметофіти кладофори є роздільностатевими. Чоловічі та жіночі гамети морфологічно не відрізняються між собою, проте різняться фізіологічно та за ультратонкою будовою апікальної частини клітини. Так, жіночі гамети на верхівці під плазмалеомою мають спеціальний ковпачок, який при копуляції приймає участь в утворенні кон'югаційного каналу. Хоча будь-яка вегетативна клітина висхідної частини талому здатна перетворитись у гаметангій, проте процес утворення гамет, як правило, починається у верхівкових клітинах талому. Через отвір в оболонці гамети звільняються і копулюють з гаметами особин іншого статевого знаку. Після копуляції зигота осідає на субстрат і без періоду спокою починає проростати у новий спорофіт.

Гамети кладофори (а також і деяких інших кладофоральних) здатні проростати партеногенетично, даючи початок як спорофітам, та і гаметофітам. Ця особливість зумовлює

існування в межах роду досить різноманітних варіантів конкретних життєвих циклів, які, проте, є похідними від основного, гаплодиплофазного циклу зі споричною редуцією.

Найпоширенішим видом морів помірних та теплих широт є *Cladophora vagabunda*. У прісних водоймах найчастіше трапляється *C. glomerata*. Морфологічно ці два види не відрізняються між собою, але перший має гаплодиплофазний життєвий цикл зі зміною поколінь, тоді як у другого статевий процес відсутній, а нестатеве розмноження відбувається дводжгутиковими зооспорами. Спеціальні дослідження показали, що зооспори *C. glomerata* за походженням є гаметами, що втратили здатність до копуляції, проте зберегли здатність до партеногенетичного розвитку. Таким чином, вегетативні таломі найпоширенішого прісноводного виду роду – *C. glomerata* – це гаплоїдні гаметофіти.

Рис. 80. *Cladophora*: А – частина нитки з зооспорангіями (темні клітини); Б – зооспорангії; В – багатоядерна клітина. 1 – ядра; 2 – піреноїди; 3 – хлоропласт

**Рід ризоклоній – *Rhizoclonium* (рис. 81)** має вигляд довгих нерозгалужених ниток. Кожна клітина містить незначну кількість ядер – звичайно, не більш чотирьох. Молоді особини ведуть прикріпленій спосіб життя, утримуючись на субстраті за допомогою безбарвних ризоїдів. Дорослі нитки звичайно вільноплаваючі, їх скупчення утворюють жорстке неслизьке жабуриння, в яких ширина клітин складає 30-50 мкм, а довжина окремої нитки – до кількох метрів. Спорофіт ризоклонію продукує дводжгутикові зооспори, гаметофіт – дводжгутикові анізогамети. У прісних водоймах найпоширенішим видом є *R. hieroglyphicum*, у морях – *R. riparium*.

Рис. 81. *Rhizoclonium*: фрагмент нитки. 1 – хлоропласт; 2 – піреноїд; 3 – ядра

### **Порядок Трентеполіальні – Trentepohliales**

Порядок об'єднує виключно наземні гетеротрихальні водорості, таломі яких мають вигляд розгалужених ниток або одно- чи багаточарових паренхіматозних платівок. У трентеполіальних відсутні піреноїди, крохмаль синтезується у незначній кількості і відкладається у вигляді дрібних гранул у стромі хлоропласту. Цитокінез відбувається за участю фрагмопласту, зумовлюючи утворення клітинної платівки зі справжніми порами та плазматесмами. Мітоз закритий.

Розмноження відбувається фрагментацією ниток, акінетами, чотириджгутиковими зооспорами та статевим шляхом. Життєвий цикл гаплодиплофазний, з ізоморфною зміною поколінь, причому зооспори утворює як гаметоспорофіт, так і спорофіт. Статевий процес ізогамний, здійснюється дводжгутиковими гаметами, які також здатні проростати партеногенетично.

Трентеполіальні викликають червоне цвітіння кори дерев, паразитують на листках різноманітних деревних порід або є фікобіонтами лишайників. Біохімічною особливістю є здатність накопичувати велику кількість вторинних каротиноїдів (переважно –  $\beta$ -каротину) та полігидроксиспиртів (поліолу та альдітолу). Типовий представник – *Trentepohlia*.

**Рід трентеполія – *Trentepohlia* (рис. 82).** Таломі *Trentepohlia* мають вигляд коротких розгалужених сланких ниток, висхідні нитки редуковані. У багатьох видів кінцеві клітини помітно збільшені за розміром і являють собою або зооспорангії, або гаметангії. Після приготування водних препаратів можна спостерігати, як протягом кількох хвилин з кінцевих клітин виходять гамети або зооспори.

Види роду часто зустрічаються на корі листяних порід дерев, викликаючи цегляно-червоне аерофітне "цвітіння".

Рис. 82. *Trentepohlia*: А – таломі; Б – гаметангії; В – гамети; Г – зооспорангії; Д – зооспора

### **Клас Сифонофіцієві – Siphonophyceae**

Об'єднує сифональні, переважно морські макроскопічні водорості. Подібно до Ulvophyceae, клас представляє лінію еволюції зелених водоростей, у яких коренева система джгутиків хрестоподібна, базальні тіла зміщені проти годинникової стрілки (орієнтація 1 1-5), а фікопласт відсутній. Зооспори часто стефаноконтні, джгутики розміщуються по спіралі; гамети дводжгутикові. Мітоз закритий. Цитокінез у вегетативних стадій відсутній, оскільки представники мають неклітинну будову. У сифонофіцієвих виявлено специфічні ксантофіли – сифонеїн та сифоноксантин. Продуктом асиміляції замість крохмалю може бути полімер фруктози – полісахарид інουλін.

У деяких сифонофіцієвих талом має два типи пластид – забарвлені хлоропласти та безбарвні амілопласти. Амілопласти не приймають безпосередньої участі у фотосинтезі, а виконують функції накопичення запасних полісахаридів.

Розмноження здійснюється за допомогою дво-, чотириджгутикових та стефаноконтних зооспор та статевим шляхом. При утворенні репродуктивних клітин на спорангій або гаметангій може перетворитися або весь талом, або лише його частина. Перший шлях розвитку називають холокарпічним, другий – еукарпічним. При еукарпічному шляху розвитку сифони, де починається утворення монадних клітин, відмежовуються від основної частини талому пробками. У дазикладальних гамети утворюються лише з особливих гаметичних цист (див. нижче).

**Система класу.** Клас поділяють на чотири порядки – Bryopsidales, Halimadales, Dichotomosiphonales та Dasycladales. В основу поділу на порядки покладено тип симетрії талому, наявність стефаноконтних зооспор, особливості фотосинтетичного апарату (зокрема, наявність амілопластів), способ утворення гамет (за холо- чи еукарпічним типом або через гаметичні цисти), тип статевого процесу. Нижче розглядаються три порядки – Bryopsidales, Halimadales та Dasycladales.

### **Порядок Бриопсидальні – Bryopsidales**

Об'єднує водорості, таломи яких не мають радіально-симетричної будови і являють собою одну велетенську клітину з багатьма (інколи – до кількох тисяч) ядрами. Центріолі зазвичай відсутні. Фотосинтетичний апарат представлений лише хлоропластами, амілопластів немає. Характерна особливість бриопсидальних – наявність у життєвому циклі стефаноконтних зооспор.

Бриопсидальні – це водорості, у яких гамети утворюються еукарпічним шляхом, тоді як зооспори – як еу-, так і холокарпічно. Розмножуються бриопсидальні фрагментацією талому, апланоспорами, стефаноконтними зооспорами та статевим шляхом. Статевий процес – гетерогамія. Типовий представник порядку – *Bryopsis*.

**Рід бриопсис – *Bryopsis* (рис. 83)** поширений у морях тропічного, субтропічного та помірною поясів. Гаметофіти цієї водорості диференційовані на сланкі ризоїдальні та висхідні асиміляторні сифони. Висхідні сифони зазвичай пірчасто розгалужені і нагадують пташине пір'я. При утворенні гамет деякі бічні сифони відокремлюються перегородкою. З сифонів, забарвлених в інтенсивно зелений колір, утворюються жіночі гаметангії, з світліших, жовтуватих сифонів – чоловічі. Далі вміст гаметангіїв розпадається на численні дводжгутикові жіночі та чоловічі гамети, що різняться за розмірами. Через отвір в оболонці гамети виходять у зовнішнє середовище, де попарно копулюють, утворюючи планозиготу.

Планозигота осідає на субстрат, втрачає джгутики і без періоду спокою починає проростати у диплоїдний розгалужений ниткоподібний спорофіт, що отримав назву стадії *Derbesia*. Розвиток стадії *Derbesia* відбувається 2-4 місяці. Ядро у 20-40 разів збільшується у діаметрі, переходячи зі стадії диплоїдного зиготичного ядра у стадію первинного ядра. Далі у первинному ядрі відбувається серія мітотичних поділів, дочірні ядра зменшуються у діаметрі до 5-10 мкм. Останній поділ ядра є редуційним. Після мейозу завершується формування



вторинних ядер, і спорофіт холо- або еукарпічним шляхом дає початок одноядерним стефаноконтним гаплоїдним зооспорам. Ці зооспори проростають або у нові гаметофіти, які складаються з сифонів пірчастої будови, або у нові спорофіти стадії *Derbesia*.

Цікаво, що за певних умов планозигота може безпосередньо проростати у гаметофіт, не проходячи стадію *Derbesia*. Проте, процеси, що відбуваються з ядром при цьому шляху розвитку, залишаються недослідженими.

Таким чином, *Bryopsis* має гаплодиплофазний життєвий цикл з неправильним гетероморфним чергуванням поколінь та споричною редуцією (принаймі, при типовому шляху розвитку зиготи).

Рис. 83. Стадії розвитку *Bryopsis*: А – зовнішній вигляд гаметофіту; Б – верхівкова частина "гілки" гаметофіту; В – чоловічій гаметангій; Г – чоловіча гамета; Д – жіночій гаметангій; Е – жіноча гамета; Є – зовнішній вигляд спорофіту (стадія *Derbesia*); Ж – молодий одноядерний спорофіт з первинним ядром; З – спорофіт з багатьма первинними ядрами; И – зооспорангій з протопластами майбутніх зооспор, що мають вторинні ядра; І – зооспора

**Рід кодіум – *Codium* (рис. 84)** є прикладом водорості зі складно диференційованим сифональним таломом. Центральна частина талому складається зі щільно переплетених видовжених ризоїдальних сифонів. На периферії від ризоїдальних сифонів відгалужуються пухирчасті вирости – утрикули, що утворюють шар, подібний до кори. Система ризоїдальних сифонів та сифонів-утрикул має вигляд товстих (до 2 см у діаметрі), дихотомічно розгалужених шнурів, поверхня яких завдяки утрикулам здається губчастою.

*Codium* розмножується лише статевим шляхом. Статевий процес – гетерогамія. Дводжугутикові жіночі та чоловічі гамети формуються у гаметангіях, що відокремлюються від утрикул перегородками, тобто водорість є еукарпічною. Чоловічі гаметангії забарвлені у жовтуватий колір, жіночі – у темно-зелений. Після копуляції зигота без періоду спокою проростає у новий гаметофіт. Вважається, що мейоз у *Codium* гаметичний, і життєвий цикл, відповідно, диплофазний. Гамети здатні також проростати партеногенетично.

Кодіум мешкає у теплих морях, переважно на глибині від 5 до 40 м. В Чорному морі досить поширеним видом є *Codium vermilara*.

Рис. 84. *Codium*: А – зовнішній вигляд талому; Б – фрагмент талому з видовженими ризоїдальними сифонами від яких відгалужуються міхуроподібні сифони-утрикули; В – загальний вигляд утрикули; Г – частина утрикули з гаметангіями; Д – чоловіча та жіноча гамети

### **Порядок Галімедальні – *Halimetales***

Водорості цього порядку близько споріднені з *Bryopsidales*: вони не мають радіально-симетричної будови, гамети утворюються в гаметангіях, а не в гаметичних цистах. Галімедальні водорості гетеропластидні: крім забарвлених хлоропластів наявні також безбарвні амілопласти. Представники порядку є холокарпічними, і при утворенні гамет талом водорості перетворюється на один велетенський гаметангій. Стефаноконтні зооспори відсутні. Розмноження відбувається фрагментацією таломів та статевим шляхом. Статевий процес ізогамний або гетерогамний. Галімедальні водорості мешкають переважно у тропічних морях. Характерний представник порядку – *Caulerpa*.

**Рід каулерпа – *Caulerpa* (рис. 85).** Водорість макроскопічна, складно розчленована і нагадує невеличку трав'янисту рослину. Талом диференційований на систему сланких ризомів, ризоїди та висхідні асиміляторні "пагони", що у різних видів мають різну форму. Наприклад, у *Caulerpa prolifera* "пагін" має вигляд видовженої ланцетоподібної платівки до 30 см завдовжки. Окремий "пагін" складається з багатоосьового більш-менш циліндричного "стебельця" та звичайно сплющеної верхівки. Кожна вісь "пагону" – це ниткоподібний

висхідний сифон, що несе на собі утрикули. Ниткоподібні сифони щільно переплетені і з'єднуються між собою численними анастомозами. В середині сифонів є система калозних балок, яка виконує функцію внутрішнього скелету. Ризоми утворені товстими багатоосьовими ниткоподібними сифонами, від яких у субстрат заглиблюються рясно розгалужені сифони-ризоїди.

Функцію фотосинтезу виконують утрикули висхідних сифонів. Вони містять численні хлоропласти та амілопласти. Вдень пластиди зосереджуються у периферичній частині утрикул, вночі вони мігрують в глибину талому і концентруються у ниткоподібних сифонах.

Вегетативне розмноження відбувається при розриві ризомів. Тоді пошкоджені сифони перекриваються пробками, а ділянка талому, що відокремилась, здатна прикріпитися до субстрату і прорости у нову рослину.

При статевому розмноженні протопласт всієї рослини розпадається на велику кількість дводжгутикових жіночих або чоловічих гамет. Гамети виходять назовні і копулюють. Статевий процес гетерогамний. Зигота без періоду спокою проростає в однадерну сферичну рослину – протосферу. У протосфері ядро мітотично ділиться, утворюючи велику кількість первинних ядер. Далі протосфера утворює численні випини, розвиває систему ризомів, ризоїдів, і, нарешті, висхідних "пагонів". На цій стадії ядра вже вторинні. Вважають, що завершення розвитку протосфери і утворення вторинних ядер відбувається внаслідок мейозу.

Рис. 85. *Caulerpa*: А – зовнішній вигляд талому; Б – калозні опірні балки (поздовжній та поперечний зрізи через ризом); В – чоловіча та жіноча гамети

#### **Порядок Дазикладальні – *Dasycladales***

Таломи мають радіально-симетричну будову і являють собою вісь з системою апікальних мутовчастих сифонів. Клітинні оболонки складаються переважно з маннану, і просякнені карбонатами, найчастіше – у формі арагоніту. Фотосинтетичний апарат гомопластидний, представлений лише хлоропластами. Запасні полісахариди відкладаються як у стромі хлоропласту, так і безпосередньо у цитоплазмі.

В онтогенезі дазикладальні проходять послідовно дво- або трьохрічну стадію однадерної рослини з первинним ядром та короткочасну стадію власне сифональної рослини з багатьма вторинними ядрами. Статевий процес ізогамний, причому гамети утворюються не у гаметангіях, а в особливих гаметичних цистах.

**Рід ацетабулярія – *Acetabularia* (рис. 86).** Водорість поширена в теплих морях. Зокрема, в Середземному морі зустрічається *A. mediterranea*. Талом ацетабулярії має вигляд парасольки до 18 см заввишки, яка утворена вертикальною віссю та мутовкою верхівкових сифонів. Водорість прикріплена до субстрату лопатевим ризоїдом. Нерозгалужена вертикальна вісь, яку часто називають пагінцем, спочатку утворює на верхівці стерильні гілочки, де наприкінці циклу розвитку утворюється плодюча мутовка.

Промені парасольки спершу сполучаються з порожниною пагінця. До цієї стадії ацетабулярія не лише одноклітинна, а й однадерна, на відміну від більшості сифональних водоростей. Одне велетенське ядро знаходиться в ризоїді. Лише після того як сформувалась плодюча мутовка, відбувається редукційний поділ ядра, дочірні ядра в ризоїді продовжують ділитись мітотично. Тисячі новоутворених дрібних ядер з током цитоплазми по пагінцю переходять у промені мутовки.

Промені мутовки відділяються від пагінця перегородками, а їх багатоядерний вміст розпадається на сферичні клітини – цисти, які вдягаються оболонками. У цистах, звільнених після руйнування променів мутовки, утворюються дводжгутикові ізогамети. Цисти відкриваються кришечкою. Гамети через отвір виходять назовні і попарно копулюють. Зигота розвивається у нову диплоїдну особину. Отже, мейоз у ацетабулярії відбувається безпосередньо перед утворенням гаметангіїв (цист). Таким чином, життєвий цикл водорості

диплофазний, з гаметичною редукцією, без чергування поколінь та специфічною стадією – цистою, яка виконує функцію гаметангія.

Протягом більшої частини життєвого циклу – до настання розмноження – ацетабулярія не лише одноклітинна, але й одноядерна, причому ядро локалізоване в певному місці – ризоїді. Це зробило ацетабулярію ідеальним об'єктом для дослідження взаємовідносин між ядром і цитоплазмою в живій клітині. Цьому сприяють швидка регенерація і виключна живучість велетенського ядра ацетабулярії. Ядро можна дістати з клітини, відмити розчином сахарози та імплантувати в іншу клітину. Саме в результаті подібних маніпуляцій з ацетабулярією вдалось з'ясувати функцію ядра в клітині та відкрити явище позаядерної спадковості.

Рис. 86. Послідовні стадії циклу розвитку *Acetabularia*: А, Б – стерильні талом першого та другого років з первинним ядром у ризоїдальній частині; В – фертильний талом третього року з сегментами, що утворюють парасольку; Г – поздовжній зріз через парасольку; Д – послідовні стадії утворення гаметичних цист; Е – зріла гаметична циста; Є – вихід гамет з цисти; Ж – ізогамета; З – планозигота; И – зигота; І – проростання зиготи; Ї – молодий стерильний талом першого року

### Клас Харофіцієві – Charophyceae

Об'єднує одноклітинні та багатоклітинні прісноводні, солонуватоводні та наземні водорості з кокоїдним, нитчастим та гетеротрихальним типами морфологічної структури тіла. Монадні клітини (коли вони є) вкриті субмікроскопічними органічними лусочками і мають асиметричний цитоскелет. Мітоз відкритий або напіввідкритий. Цитокінез відбувається за участю фрагмопласту. Для вегетативних клітин характерна наявність комплексу пероксисома-ядро-хлоропласт-мітохондрія.

**Система класу.** За будовою талому, наявністю джгутикових стадій, типом статевого процесу, особливостями організації клітинних оболонок, наявністю порового апарату, будовою жіночих статевих органів клас за різними системами поділяють на 7-10 порядків, з яких нижче розглядається п'ять, які представляють три різні лінії харофіцієвих водоростей. До першої входить порядок Charales; другу представляють так звані кон'югати – Zygnematales та Desmidiatales; третю – Klebsormidiales та Coleochaetales.

### Порядок Харальні – Charales

Об'єднує водорості з гетеротрихальним типом морфологічної структури тіла, які мають макроскопічні членисто-мутовчасті талом, джгутикові стадії, що представлені сперматозоїдами, оогамний статевий процес, багатоклітинні жіночі статеві органи. Харальні водорості мешкають у бентосі озер та приморських солонуватоводних лиманів. Характерними представниками порядку є *Chara* та *Nitella*.

**Рід хара – *Chara* (рис. 87).** Спорофіти харальних виглядають як розгалужені кущики, що складаються з прямостоячих опірних ниток необмеженого росту – т.зв. "стебел", бічних мутовчасто розміщених асиміляторних ниток обмеженого росту – "листоків", та ниток-ризоїдів. Кожна нитка ("стебло", "листок", ризоїд) диференційована на клітини вузлів та міжвузлів, що правильно чергуються одна з одною.

Вузли та міжвузля утворюються внаслідок поділу апікальної клітини. Вона ділиться у поперечній до вісі нитки площині, по черзі відокремлюючи від себе клітини двох типів – подвійно-опуклу та подвійно-увігнуту. Подвійно-опукла клітина до подальшого поділу нездатна – вона лише росте та розтягується, поступово диференціюючись у велетенську багатоядерну клітину міжвузля. Подвійно-увігнута клітина здатна до подальших поділів. Ці поділи відбуваються у радіальних напрямках у поздовжній до осі клітини площині. Дочірні

клітини утворюють вузел. Кожна клітина вузла, в свою чергу, здатна до поділу, який відбувається так само, як і в апікальній клітині, внаслідок чого утворюються "листки" та бічні гілки – "стебла".

З клітин стеблових вузлів у деяких представників (наприклад, у *Chara*) розвиваються стеблова кора та прилистки, з листових вузлів – спорангії, що дають початок чоловічим або жіночим гаметофітам. На ризоїдальних вузлах утворюються вивідкові бруньки (бульбочки), що є органами вегетативного розмноження.

Клітини вкриті оболонками, в яких мікрофібрили целюлози синтезуються розетковими термінальними ферментними комплексами, і зазвичай просякуються вапном. Центр клітини зайнятий великою вакуолею з клітинним соком. Цитоплазма з органелами утворює тонкий периферичний шар. Вона диференційована на дві зони: стабільну та лабільну. Стабільна зона прилягає до плазмалемі і в ній одним шаром у правильних поздовжніх рядах розташовуються численні дрібні дископодібні хлоропласти, що позбавлені піреноїдів. Під стабільною зоною знаходиться лабільна зона. Тут зосереджені численні ядра, мітохондрії, елементи ендоплазматичної сітки та прикріплені до них мікрофібрили міозину; весь цей комплекс потоком цитоплазми швидко переміщується вздовж вісі клітини. Швидкість руху цитоплазми складає 50-100 мкм/секунду. Стабільна та лабільна зони розділені шаром паралельно розташованих пучків актину, що утворюють направляючі "рельси", по яких ковзають мікрофібрили міозину разом зі з'єднаними з ними органелами. Потоки цитоплазми протилежних напрямків не змішуються між собою, і межа між ними має вигляд безбарвної смуги.

Клітини міжвузлів багатоядерні. Їх ядра мають характерну лопатеву форму, крім звичайних ядерних структур (хроматину, ядерець, прорибосом) вони містять пучки мікротрубочок і діляться амітотично. Клітини вузлів, навпаки, одноядерні, сферичні, їх поділ відбувається шляхом мітозу. Всі клітини спорофіту позбавлені центріолей. В клітинах чоловічих гаметофітів, навпаки, центріолі є і приймають участь у формуванні веретена поділу при утворенні сперматозоїдів. Мітоз відкритий. Цитокінез відбувається за участю фрагмопласту, причому у поперечних перегородках між дочірніми клітинами утворюються первинні пори з плазмодесмами.

Гаметофіти розвиваються зі спорангіальних клітин, що утворюються у вузлах бічних гілок обмеженого росту. Жіночий гаметофіт складається з великої яйцеклітини та дрібних супутніх клітин. Супутні клітини з'єднують гаметофіт зі спеціалізованою клітиною міжвузля спорофіту, яку називають клітиною-ніжкою. Від вузла, розташованого під клітиною-ніжкою відходять п'ять клітин кори оогонія. Вони по спіралі щільно оплітають гаметофіт і на верхівках відокремлюють по одній замикаючій клітині, які разом утворюють одноярусну п'ятиклітинну коронку. Таким чином, дво- або чотириклітинний жіночий гаметофіт захищається десятима спеціалізованими клітинами спорофіту. Система з гаметофіту, його корових клітин та коронки утворює оогоній.

Чоловічі гаметофіти – октанти – багатоклітинні, вони з'єднуються по вісім, утворюючи сферичні антеридії. Октант складається з щитку, головок та сперматогенних ниток. Зовнішні клітини октантів – щитки – з'єднуються між собою боками, утворюючи замкнену сферу. Від щитка у порожнину сфери відходить одна клітина-рукоятка з однією первинною та шістьма вторинними клітинами-головками. Вторинні головки несуть на собі по чотири двохсотклітинні сперматогенні нитки, кожна клітина яких дає початок одному сперматозоїду. Сперматозоїди спіральньо скручені, мають два джгутики, асиметричну кореневу систему і вкриті субмікроскопічними лусочками.

Статевий процес оогамний. Зрілі щитки антеридію відокремлюються один від одного, оболонки клітин сперматогенних ниток ослизнюються і сперматозоїди потрапляють у воду. Далі вони підпливають до оогонію, клітини коронки при цьому роздвигаются, утворюючи отвір, через який сперматозоїд потрапляє до яйцеклітини. Після копуляції утворюється ребриста зигота – ооспора, яка переходить у стан спокою. По закінченні періоду спокою в зиготі відбувається мейоз, причому з чотирьох гаплоїдних ядер три дегенерують.

Далі відбувається мітоз, одна з утворених клітин стає апікальною клітиною майбутнього стебла, друга – апікальною клітиною ризоїдів. Внаслідок поділу та подальшої диференціації клітин утворюється сланка (ризоїдальна) та висхідна частини нового талому. Таким чином, життєвий цикл харальних водоростей гаплофазний, з зиготичною редукцією, гетероморфною зміною поколінь та статевим диморфізмом.

Рис. 87. *Chara*: А – зовнішній вигляд талому; Б – фрагмент талому спорофіту *Chara* з жіночим та чоловічим гаметофітами; В-Е – послідовні стадії розвитку антеридію; Є – октанти; Ж – сперматогенні нитки; З – фрагмент сперматогенної нитки та вихід сперматозоїдів; И – сперматозоїд. 1 – яйцеклітина; 2 – кора оогонію; 3 – коронка; 4 – чоловічі гаметофіти, що утворюють антеридій

**Рід нітелла – *Nitella*** (рис. 88) зовні нагадує хару, але відрізняється від останньої відсутністю стеблової кори та наявністю коронки, що складається з десяти клітин, розміщених у два яруси – по п'ять клітин у кожному.

Рис. 88. *Nitella*: А – спорофіт; Б – фрагмент талому з гаметофітами; В – оогоній. 1 – яйцеклітина; 2 – кора оогонію; 3 – коронка; 4 – супутні клітини жіночого гаметофіту

### **Порядок Зигнематальні – *Zygnematales***

Об'єднує водорості з кокоїдним та нитчастим типами морфологічної структури тіла, у яких джгутикові стадії та центріолі відсутні, статевий процес – кон'югація, мітоз напіввідкритий. Клітинні оболонки гладенькі, без порового апарату. Клітини не диференційовані на напівклітини.

Життєвий цикл гаплофазний, без чергування поколінь, з зиготичною редукцією.

На роди зигнематальні поділяються, в першу чергу, за типом морфологічної структури та формою хлоропласту. До найбільш поширених зигнематальних водоростей належать нитчасті водорості з родів *Spirogyra*, *Zygnema* та *Mougeotia*.

**Рід спірогіра – *Spirogyra*** (рис. 89: А, Б). Нитки цієї водорості складаються з витягнутих або коротких циліндричних клітин. Клітинна оболонка целюозна, зовні вкрита слизовим шаром, виразно помітним у розчині туші, а також на дотик. Поперечні клітинні перегородки часто утворюють різноманітні зморшки.

У кожній клітині міститься від одного до кількох (здебільшого 1–4) стрічковидних спіральних хлоропластів з піреноїдами. Краї хлоропластів нерівні, інколи розсічені. У багатьох видів середина хлоропластної стрічки з внутрішнього боку потовщена у вигляді т. зв. гребня. По гребеню на більш-менш однаковій відстані розміщені добре помітні піреноїди з крохмальною обгорткою. Центр клітини займає велика вакуоля з клітинним соком. Ядро велике, з добре помітним ядрцем. У частини видів воно кулясте, в інших має лінзовидну форму. Ядро "підвішене" в центрі вакуолі в цитоплазматичному мішечку, від якого на різні боки до периферії клітини відходять цитоплазматичні тяжі.

Наростання нитки відбувається внаслідок зкоординованих поділів ядра та цитоплазми. На початку мітозу ядрце не зникає, а ділиться як самостійна органела, через що його інколи називають ендосоною. Цитокінез у видів роду *Spirogyra* відбувається внаслідок одночасного росту кільцевої борозни та клітинної платівки. Остання утворюється за участю фрагмента. Клітинна платівка збільшується у розмірах внаслідок злиття пухирців з матеріалом майбутньої клітинної перегородки, що відшнуровуються від комплексу Гольджі. В платівці немає пор, і тому дочірні клітини не з'єднуються між собою плазмодесмами.

Вегетативне розмноження у спірогіри здійснюється фрагментацією ниток внаслідок відмирання окремих інтеркалярних клітин. Ці фрагменти, і навіть окремі клітини, можуть проростати у нові нитки.

Статевий процес – кон'югація. Розрізняють драбинчасту та бокову кон'югацію. Більш поширена драбинчаста кон'югація, яка відбувається між клітинами двох ниток. В цьому випадку нитки розміщуються паралельно одна одній, і об'єднуються спільним слизом. Далі від клітин протилежних ниток назустріч одна одній починають рости копуляційні відростки, які стикаються своїми кінцями. Оболонки в зоні контакту розчиняються і утворюється кон'югаційний канал. По ньому протопласт однієї клітин поступово проштовхується в іншу. Там протопласти та ядра зливаються і утворюється зигота. Оскільки поведінка клітин при кон'югації відрізняється, то сприймаючу клітину називають жіночою, а віддаючу — чоловічою.

Зигота виробляє товсту тришарову оболонку, і переходить у стан спокою. При проростанні дилоїдне ядро зиготи редуційно ділиться, причому з чотирьох гаплоїдних ядер лише одне залишається життєздатним. Оболонка зиготи розривається, і протопласт проростає у нову нитку.

При бічній кон'югації копуляційні відростки утворюються між сусідніми клітинами однієї нитки.

Види роду *Spirogyra* поширені у стоячих або повільно текучих водах: заводях, старицях річок, ставках, болотах, канавах, калюжах. Часто спірогіра утворює великі маси яскраво-зеленого жабуриння, яке слизьке на дотик.

Рис. 89. **Кокоїдні та** нитчасті зигнематальні водорості: А, Б – *Spirogyra*: А – вегетативна нитка; Б - драбинчаста кон'югація; В – *Zygnema*; Г – *Mougeotia*

**Рід зигнема – *Zygnema*** (рис. 89: В). Види цього роду за зовнішнім виглядом жабуриння нагадують спірогіру, але при мікроскопії відрізняються будовою хлоропластів: в кожній клітині їх два, вони розміщені в центрі, мають зірчасту форму. В кожному хлоропласті добре помітний один великий піреноїд.

Зигнема розвивається в таких самих біотопах, як і спірогіра, часто разом з нею. Проте, за траплянням зигнема є більш рідкісною водорістю.

**Рід мужоція – *Mougeotia*** (рис. 89: Г). Види цього роду також утворюють темно-зелене слизьке жабуриння, і часто суцільно вкривають поверхню водойм. Від зигнеми та спірогіри мужоція відрізняється, в першу чергу, наявністю в кожній клітині лише одного хлоропласта, який має вигляд платівки з двома або кількома піреноїдами і розміщується по висі клітини.

Таломи багатьох видів мужоції легко розпадаються на поодинокі клітини. При цьому водорість стає схожою на кокоїдний рід *Mesotaenium*. Цікаво, що в обох родах хлоропласт здатний змінювати своє положення залежно від інтенсивності освітлення. Так, при слабкому освітленні він повертається анфас, перпендикулярно до падаючих променів; при інтенсивному – навпаки, у профіль, у площину, паралельну до джерела світла.

### **Порядок Десмідіальні – Desmidiaceae**

Включає кокоїдні водорості, у яких джгутикові стадії та центріолі відсутні, статевий процес – кон'югація, мітоз напіввідкритий. Клітинні оболонки переважно скульптуровані, обов'язково мають простий або складний поровий апарат. У примітивніших десмідіальних клітини не диференційовані на напівклітини, у більш продвинутих клітина поділена на дві напівклітини, що з'єднуються між собою перешийком, в якому розташовується ядро. Подібно до зигнематальних, життєвий цикл гаплофазний, без чергування поколінь, з зиготичною редуцією.

Найбільш поширеними та багатими у видовому відношенні представниками порядку є *Closterium* та *Cosmarium*.

**Рід кластерій – *Closterium* (рис. 90).** Водорість має поодинокі, веретеноподібно зігнуті клітини. Клітинна оболонка гладенька або злегка штрихувата і містить багато дрібних та дві великі пори. Останні знаходяться на полюсах клітини і виконують функції локомоторних органів – через них клітина виділяє слиз. Виділення слизу або спричинює повільний реактивний рух, або слиз утворює швидкоростучі слизові ніжки, за допомогою яких клітина змінює своє положення у просторі. При слабкому освітленні у клітин спостерігається позитивний фототаксис, при інтенсивному – негативний. Хлоропласти нагадують осьові конуси з радіальними поздовжніми ребрами; по осі хлоропласту розташовується кілька піреноїдів. На полюсах клітин утворюються вакуолі з кристалами гіпсу.

Водорість розмножується поділом клітин надвоє та внаслідок статевого процесу – кон'югації. Зигота, що утворюється внаслідок кон'югації, переходить у стан спокою, по завершенні якого відбувається мейоз. Далі два з чотирьох гаплоїдних ядер дегенерують, і зигота проростає двома проростками.

Рід налічує більше двохсот видів, серед яких біля 70 знайдені на території України. Види роду широко розповсюджені в різноманітних прісних водоймах, рідше зустрічаються на вологих скелях та мохах.

Рис. 90. *Closterium*: А – вегетативна клітина; Б – виділення слизу термінальними порами (препарат забарвлений розчином туші)

**Рід космаріум – *Cosmarium* (рис. 91).** До цього роду належать кокоїдні мікроскопічні прісноводні водорості, що мають клітини з двох симетричних напівклітин. Останні з'єднуються між собою широким або вузьким перешийком. Напівклітини не розсічені на лопаті, хоча їх форма може бути дуже різноманітною (наприклад, округлою, еліпсоїдною, майже квадратною, кутастою тощо).

Клітинні оболонки зазвичай скульптуровані бородавками, шипами, шипиками, нерідко просякнуті солями заліза. Клітини мають складний поровий апарат, що складається з багатьох дрібних та двох-чотирьох великих слизових пор, розташованих на полюсах клітин. Слизові пори забезпечують рух клітини, механізм якого такий самий, як і у *Closterium*. Кожна напівклітина містить один або два хлоропласти з піреноїдами, а в зоні перешийку – одне ядро.

Розмножується космаріум вегетативним поділом або внаслідок кон'югації. При вегетативному поділі у перешийку за способом фрагмопласту утворюється клітинні перегородка. Кожна молода клітина розростається у зоні перешийку, внаслідок чого половини перешийку перетворюються на нові напівклітини. Під оболонкою кожної молодої напівклітини утворюється типова для десмідіальних водоростей тришарова оболонка. Далі зовнішній шар оболонки нової напівклітини скидається, і клітини роз'єднуються.

Життєвий цикл водоростей роду *Cosmarium* гаплофазний, без чергування поколінь, з зиготичною редукцією.

На території України водорості цього роду дуже поширені і різноманітні за видовим складом. Більшість видів належить до  $\beta$ -мезосапробів і мешкає у прісних водоймах різного типу (річках, озерах, ставках, калюжах). Проте, найчастіше види космаріуму зустрічаються у сфагнових болотах. Частіше за інші трапляються космаріум ниркоподібний (*C. reniforme*), к. пірамідальний (*C. pyramidatum*), к. перламутровий (*C. margaritifera*) та к. вирізаний (*C. caelatum*).

Рис. 91. *Cosmarium*: А – клітина в оптичному розрізі; Б – вигляд з поверхні. 1 – хлоропласт; 2 – піреноїди; 3 – ядро

### Порядок Клебсормідіальні – Klebsormidiales

Об'єднує водорості з нитчастим типом структури. Джгутикові стадії є, представлені зооспорами та гаметами з асиметричним цитоскелетом. Мітоз відкритий, відбувається за участю центріолей. Цитокінез здійснюється шляхом утворення кільцевої борозни, напрямок руху пухирців з матеріалом поперечної клітинної перегородки визначається залишками телофазного веретена. Пори з плазматесмами не утворюються. Клітинні оболонки гладенькі та суцільні. Статевий процес – гетерогамія. До порядку належить біля 40 видів, більшість з яких представляє рід *Klebsormidium*.

**Рід клебсормідій – *Klebsormidium* (рис. 92).** Талом має вигляд нерозгалуженої однорядної нитки, що зовні дуже подібна до *Ulothrix* (значна частина видів клебсормідію була спочатку описана саме як види роду улотрикс, і лише спеціальні цитологічні та молекулярні дослідження дозволили визначити їх справжнє систематичне положення). Інколи у ниток можна спостерігати зачаткове галуження, проте всі клітини нитки залишаються морфологічно та функціонально однакові. Кожна клітина містить один пристінний хлоропласт з піреноїдом, одну-дві великі вакуолі з клітинним соком, розміщені переважно на полюсах клітини; в центральній частині є досить широкий цитоплазматичний місток, в якому знаходиться ядро.

Розмножується *Klebsormidium* фрагментацією ниток, акінетами, зооспорами та статевим шляхами. При утворенні монадних клітин – зооспор або гамет – одна материнська клітина дає початок лише одній рухливій клітині.

Статевий процес гетерогамний. Гамети, крім того, здатні партеногенетично проростати у нові гаметоспорофіти, тобто виконувати функцію зооспор. Життєвий цикл гаплофазний, з зиготичною редукцією і без чергування поколінь

Види *Klebsormidium* надзвичайно широко поширені у ґрунтах (особливо степових та лучних), в аерофітоні, зрідка зустрічаються у прісних водоймах. На поверхні ґрунту та на старих плодівих тілях трутовиків водорість може викликати зелене "цвітіння". Деякі види (зокрема, *K. mucosum*) відіграють важливу роль у заростанні незадернованих пісків у заплавах річок та на приморських дюнах. Масово розвиваючись, вони утворюють чорні товсті кірки (інколи до кількох см завтовшки), закріплюючи пісок та створюючи передумови для поселення вищих рослин.

Рис. 92. *Klebsormidium*: А – гаметоспорофіт; Б – зачаткове галуження; В – утворення зооспори; Г – вихід зооспори; Д – акінети; Е, Є – мікро- та макрогамети; Ж – початкова стадія проростання зиготи; З – апланоспора та її проростання

### **Порядок Колеохетальні – *Coleochaetales***

Об'єднує водорості з гетеротрихальними таломами, які мають вигляд розгалужених сланких ниток або одношарових паренхіматозних платівок. Джгутикові стадії представлені зооспорами та гаметами з асиметричним цитоскелетом. Мітоз відкритий, відбувається за участю центріолей. Цитокінез здійснюється шляхом утворення клітинної платівки за участю фрагмопласту. Клітини пов'язані між собою за допомогою плазматесм, які проходять через пори у поперечних перегородках. Клітинні оболонки гладенькі. Статевий процес – оогамія. Типовий представник порядку – *Coleochaete*.

**Рід колеохете – *Coleochaete* (рис. 93).** До цього роду належать прісноводні, переважно епіфітні гетеротрихальні водорості, які мають макроскопічні таломі у вигляді розгалужених сланких ниток або одношарових паренхіматозних платівок. Від окремих клітин таломів, як правило, догори піднімаються волоски (хети). У кожній хеті при основі є комірець. Таломі водорості прикріплюються до субстрату без допомоги ризоїдів.

У вегетативних клітинах, які мають ізодіаметричну або злегка видовжену форму, розрізняється пристінний пластинчастий хлоропласт з одним-двома піреноїдами та одне



ядро. При тривалих спостереженнях за живим матеріалом можна помітити, що протопласти клітин під оболонкою здатні до обмеженого обертового руху.

Розмножуються колеохетальні водорості фрагментацією таломів, голими дводжгутиковими зооспорами та статевим шляхом.

Статевий процес – оогамія. Яйцеклітина розвивається в оогонії, який у деяких видів має довгу шийку – трихогіну. В одноклітинних антеридіях утворюється по одному дводжгутиковому сперматозоїду. Цікаво, що сперматозоїди, як і у *Klebsormidium*, здатні проростати партеногенетично.

Після запліднення зигота переходить у стан спокою, при цьому від клітини з оогонієм та сусідніх клітин починають відростати гілочки, щільно притиснені до поверхні оогонію. Через це оогоній з заплідненою яйцеклітиною дещо нагадує архегоній примітивних вищих рослин. По закінченні періоду спокою у зиготі відбувається мейоз і зигота проростає у гаплоїдний спорофіт. Спорофіт має вигляд диску з 8-16 клиноподібних клітин. З кожної такої клітини утворюється по одній дводжгутиковій зооспорі, яка проростає у новий гаплоїдний гаметоспорофіт. Таким чином, життєвий цикл у *Coleochaete* гаплофазний, з зиготичною редукцією та гетероморфним чергуванням поколінь.

На території України зустрічається шість видів цього роду, які мешкають переважно в обростаннях вищих водних рослин у прісних континентальних водоймах різних типів. Найбільш поширеними серед них є колеохете щитовидна (*C. scutata*) з таломами у формі паренхіматозних дисків, та колеохете подушковидна (*C. pulvinata*) з ниткоподібними розгалуженими таломами.

Дослідження видів роду колеохете відіграли важливу роль у формуванні сучасних уявлень про походження вищих рослин: порядок Coleochaetales після відкриття схожості будови джгутикових стадій харофіцієвих водоростей та вищих спорових рослин розглядався як лінія, що дала початок мохоподібним та судинним рослинам. Наявність гетероморфної зміни поколінь, гетеротрихальної будови зі здатністю формувати паренхіматозні диски, оогонію з трихогіною, архегоній-подібної будови оогоніїв з заплідненими яйцеклітинами суттєво підкріплювали це припущення. Проте молекулярно-філогенетичні реконструкції показали, що лінія, яка призвела до виникнення вищих рослин відокремилась не від самих колеохетальних, а від їх прашура.

Рис. 93. *Coleochaete*: А, Б – зовнішній вигляд гаметоспорофіту у видів з таломами пластинчастої (*C. scutata*) та розгалужено-ниткоподібної (*C. pulvinata*) форми; В – антеридії та вихід сперматозоїду; Г – зрілий оогоній, вкритий корою; Д – восьмиклітинний спорофіт, що розвивається з зиготи; Е – проростання спорофіту зооспорами; початкові стадії розвитку гаметоспорофіту

## Розділ 2. Гриби

У широкому розумінні, гриби - це філогенетично гетерогенна група еукаріотичних безхлорофільних гетеротрофних організмів, які живляться переважно осмотрофно, здатні розмножуватись за допомогою спор та мають, як правило, гіфальну будову вегетативного тіла.

Від водоростей гриби відрізняються, в першу чергу, відсутністю фотосинтетичного апарату; від тварин - переважанням осмотрофного типу живлення, розмноженням за допомогою спор та наявністю клітинних оболонок. Проте такі відміни грибів від тварин не є універсальними. Наприклад, до об'єктів, які за назвами визнаються Міжнародним кодексом ботанічної номенклатури (МКБН) грибами, належать міксомікотові слизовики. Вони позбавлені клітинних оболонок і здатні до фаготрофного живлення (хоча розмножуються за допомогою спор). Крім того, серед грибів, що живляться осмотрофно, виділяються відділи, що походять від гетеротрофних пращурів (т.зв. справжні гриби - Chytridiomycota, Zygomycota, Ascomycota, Basidiomycota), та відділи, що ймовірно походять від водоростей, які вторинно втратили пластиди. Останніх часто називають псевдогрибами, і включають у цю групу відділи Oomycota, Nuhrhocytriomycota та Labyrinthulomycota.

На філогенетичному дереві відділи грибів представлені серед царств дискокрістат, тубулокрістат та платикрістат. Зокрема, до дискокрістат належить відділ акразіомікотових слизовиків (Acrasiomycota). Серед тубулокрістат відділ справжніх слизовиків (Мухомycota) входить до підцарства амебо-флагелат, а всі три відділи псевдогрибів - оомікотові (Oomycota), гіфохітриомікотові (Nuhrhocytriomycota) та лабірінтуломікотові гриби (Labyrinthulomycota) - до підцарства страменопілів. Гриби з царства платикрістат є найчисленішими. До них належить відділ плазмодіофоромікотових слизовиків (Plasmodiophoromycota) та чотири відділи справжніх грибів - хітридіомікотові (Chytridiomycota), зигомікотові (Zygomycota), аскомікотові (Ascomycota) та базидіомікотові (Basidiomycota) гриби.

Зазвичай, слизовики та псевдогриби об'єднують під загальною назвою "грибоподібні організми". Справжні гриби розглядаються як самостійне підцарство Fungi, яке разом з підцарствами Plantae та Animalia складають царство Платикрістат. Нижче, оперуючи терміном "гриби", ця група приймається у широкому розумінні, і включає відділи слизовиків, псевдогрибів та справжніх грибів.

Гриби поширені в усіх типах біотопів – ґрунтах, морях, континентальних водоймах, у повітрі тощо. Вони розвиваються на різноманітних природних субстратах рослинного та тваринного походження, на штучних матеріалах, створених людиною та ін. Серед грибів відомі сапротрофи, симбіонти рослин та тварин, а також паразити рослин, грибів, комах, тварин та людини. Багато грибів є їстівними, проте відомо також чимало їх отруйних видів.

Сьогодні описано приблизно 100 тис. видів грибів, які об'єднані у 10 відділів різних царств. Проте їх очікуване різноманіття, за оцінками різних авторів, становить від 300 тис. до 1,5 млн. видів.

### Основні систематичні ознаки грибів різних відділів

#### Біохімічні ознаки

До комплексу провідних біохімічних ознак відділів грибів належать, в першу чергу, шляхи біосинтезу амінокислоти лізину, а також способи синтезу триптофану, здатність до синтезу сидерамінів, склад продуктів асиміляції.

**Біосинтез лізину.** Ця амінокислота належить до незамінних, багатоклітинними тваринами не синтезується. В еукаріотичному світі відомо два основних шляхи біосинтезу лізину: через  $\alpha$ -аміноадипінову кислоту (т.зв. ААА-шлях) та через діамінопімілінову кислоту (ДАП-шлях).

Лізін за ААА-шляхом синтезується з ацетилкофермента А та  $\alpha$ -кетоглутарової

кислоти. Вони утворюють  $\alpha$ -аміноадипінову кислоту, що надалі перетворюється на лізин. Цей шлях також називають грибним шляхом біосинтезу, оскільки за ним лізин синтезується у справжніх грибів (відділи Chytridiomycota, Zygomycota, Ascomycota та Basidiomycota), хоча цей шлях біосинтезу притаманний також еугленофітовим водоростям.

Синтез за ДАП-шляхом відбувається з аспартата та пірувата через діамінопімелінову кислоту. Цей шлях біосинтезу називають також рослинним, оскільки саме за ним відбувається біосинтез лізину у всіх еукаріотичних водоростей (крім еугленофітових) та вищих рослин, а також у псевдогрибів з відділів Oomycota та Rhizophytriumycota.

Для частини грибів лізин є незамінною амінокислотою, яку організм сам не здатний синтезувати. Зокрема, це спостерігається у псевдогрибів з Labyrinthulomycota.

**Біосинтез триптофану.** У грибів ця амінокислота внаслідок роботи специфічних груп ферментів. Загалом у грибів відомо п'ять таких груп ферментів. Перші чотири групи притаманні грибам – платикристам, п'ята група – оомікотовим грибам. Ферментні комплекси першої групи виявлено у плазмодіофорових, хітридіомікотових та аскомікотових грибів. Друга група – у шапінкових базидіомікотових грибів. Третя група характерна для дріждеподібних аскомікотових, а четверта – для зигомікотових та базидіомікотових грибів (крім шапінкових).

**Утворення сидерамінів.** Сидерамінами називають складні органічні сполуки, які транспортують у клітину залізо. Сидераміни синтезують всі справжні гриби, крім зигомікотових. Далі молекули цих речовин виділяються у зовнішнє середовище, зв'язуються з іонами заліза, і знов поглинаються клітиною гриба. У псевдогрибів (зокрема, оомікотових) сидераміни не утворюються, і поглинання іонів заліза здійснюється іншими способами.

**Продукти асиміляції.** Основними продуктами асиміляції майже в усіх грибів є  $\beta$ -1,4-глюкани, представлені тваринним глікогеном. У акразіомікотових слизовиків основним продуктом асиміляції є близький до парамілоу  $\beta$ -1,3-глюкан або  $\beta$ -1,6-глюкан. У оомікотових грибів основний продукт асиміляції - це також  $\beta$ -1,3-глюкан, який, проте, близький до ламінарину та хризоламінарину, і має назву міколамінарин. Найпоширенішим додатковим асимілятом виступає олія, яка запасується в великих кількостях переважно у спорах та старіючих клітинах.

### Фізіологічні ознаки, пов'язані із живленням

Всі гриби є облігатно гетеротрофними організмами. Проте поглинання органічних речовин у них може здійснюватись двома шляхами - осмотрофно та фаготрофно.

При осмотрофному живленні організм або його окремі клітини (наприклад, клітини трофічних гіф - гаусторій) поглинають розчинену органічну речовину шляхом абсорбції, без утворення травних вакуолей. Зазвичай абсорбуються низькомолекулярні органічні речовини, які утворюються при розщеплення високомолекулярних сполук різноманітними гідролітичними екзоферментами. Грибні екзоферменти здатні розкладати до мономерів такі біополімери як целюлозу, лігнін, хітин, білки, нуклеїнові кислоти тощо.

При фаготрофному живленні органічна речовина поглинається у вигляді твердих часток за допомогою псевдоподій, і надалі перетравлюється або у травних вакуолях, або в лізосомах. Осмотрофний тип живлення притаманний всім грибам, тоді як фаготрофний - лише міксомікотовим слизовикам.

### Цитологічні ознаки

До комплексу провідних цитологічних ознак, за якими гриби відрізняються на рівні відділів, належать: тип клітинних покривів, особливості організації ядерного апарату, тип мітохондріального апарату, наявність та будова джгутикових стадій.

**Клітинні покриви.** У справжніх грибів та грибоподібних організмів клітини можуть бути: а) голими; б) вкритими ектоплазматичним ретикулюмом; в) мати клітинну оболонку.

Голі клітини, які вкриті лише плазмалею, зазвичай здатні до амебоїдного руху та фаготрофного живлення. Відсутність клітинних покривів характерна для вегетативних тіл акразіомікотових, міксомікотових та плазмодіофоромікотових слизивиків та для частини справжніх грибів з відділу хітридіомікотових. Голі клітини мають також зооспори псевдогрибів та справжніх грибів.

У плазмодіофоромікотових слизивиків вегетативне тіло, представлене багатоядерним плазмодієм, перед початком утворення спор вкривається тонкою оболонкою нез'ясованої хімічної природи, розташованою назовні від плазмалеми. Цей покрив помітний лише при електронній мікроскопії. Плазмодії плазмодіофоромікотових, хоча і є голими, не здатні до фаготрофного живлення і не утворюють псевдоподій.

У лабіринтуломікотових псевдогрибів над плазмалею розташовується ектоплазматичний ретикулум. Він являє собою додатковий зовнішній одномембранний покрив, що утворює численні довгі тонкі випини, які анастомозують між собою та з ектоплазматичним ретикулумом інших клітин, утворюючи складну сітчасту структуру. Простір між мембраною ектоплазматичного ретикулуму та плазмалею виповнений однорідним аморфним матриксом. Мембрани ектоплазматичного ретикулуму продукуються особливими одномембранними органелами - ботросомами (сагеногеносомами). Крім того, на поверхні клітин лабіринтуломікотових виявлені субмікроскопічні лусочки, які утворюються у везикулах, похідних від комплексу Гольджі.

Найпоширенішим типом клітинних покривів, який притаманний більшості псевдогрибів та справжніх грибів, є клітинна оболонка. У грибів вона здійснює не лише захисну, але й ряд інших важливих функцій, зокрема, є місцем локалізації гідролітичних екзоферментів, бере участь в абсорбції поживних речовин із субстрату, в морфогенетичних та ростових процесах, надає форму клітинам грибних гіф та органам розмноження. Зовні клітинна оболонка може бути вкрита шаром слизу, який утворює капсулу.

Основу клітинної оболонки складають мікрофібрилярні скелетні компоненти - хітин або целюлоза. Над ними розташовується зовнішній аморфний матрикс, утворений глюканами, хітозаном або маннаном. З мікрофібрилярними та аморфними компонентами пов'язані різні білки та ліпіди, а також пігменти (меланіни, хінони), розчинні цукри, амінокислоти, різноманітні іони та солі.

В межах конкретних відділів грибів хімічний склад оболонки вважається консервативною ознакою високої таксономічної ваги. Зокрема, скелетним компонентом оболонок псевдогрибів є целюлоза, а справжніх грибів - хітин. Структурні компоненти аморфного матриксу у різних відділах кожної з цих груп різні.

Загалом за хімічним складом мікрофібрилярного та аморфного компонентів оболонки грибів поділяють на целюлозно-глюканові (Oomycota), целюлозно-хітинові (Niphochytriomycota), хітин-глюканові (Chytridiomycota, Basidiomycota), хітин-глюканові, інколи - з мананами (Ascomycota) та хітин-хітозанові (Zygomycota). Проте відомо також ряд виключень з правила сталості типу клітинної оболонки в межах відділу. Зокрема, у дріждзів, які належать до аскомікотових грибів, в оболонках може бути відсутній хітин, а у представників порядку моноблефаридальних з відділу хітридіомікотових виявлено целюлозу.

У слизивиків, вегетативні стадії яких позбавлені клітинних покривів, оболонками вкриті спори. Зокрема, у спор слизивиків з Mucormycota та представників порядку Acrasiales з Acrasiumycota основу оболонки складає целюлоза, а у слизивиків з Plasmodiophoromycota - хітин.

**Ядерний апарат.** Ядро грибів має типову еукаріотичну будову - воно оточене двомембранною ядерною оболонкою, містить одне або рідше - кілька ядерець; ядерна ДНК пов'язана з гістонами і має хромосомну організацію.

Різнманітність ядерного апарату у грибів різних відділів проявляється, в першу чергу, у кількості ядер в клітині та в особливостях мітозу.

Кількість ядер. Вегетативні тіла грибів можуть бути одно- та багатоклітинними, або мати неклітинну будову. Клітини одно- та багатоклітинних грибів зазвичай або одноядерні або містять два генетично неоднакових ядра, які називають дикаріоном. Дикаріони є асоціацією двох ядер, що утворилися після злиття цитоплазм двох клітин без подальшої каріогамії. Одноядерні та дикаріонтичні клітини характерні для вегетативних стадій лабіринтуломікозових, аскомікозових та базидіомікозових грибів. Крім того, одноядерними є вегетативні амебоїдні клітини акразіомікозових слизовиків, а також спори більшості грибів.

Неклітинний план будови тіла, при якому в одній клітині міститься багато ядер, відомий у ряді відділів слизовиків, псевдогрибів та справжніх грибів. Багатоядерні клітини за ступенем генетичної неоднорідності ядер поділяють на три групи: а) ті, що містять лише генетично однакові ядра; б) ті, що містять багато пар дикаріонів, тобто є полідикаріонтичними; в) ті, що містять багато генетично відмінних ядер, тобто гетерокаріонтичні.

Багатоядерні клітини з генетично однаковими ядрами утворюються тоді, коли багатоядерність виникає внаслідок серії мітозів лише одного вихідного ядра (наприклад, ядра спори). Такі вегетативні клітини мають оомікозові, гіфохітриомікозові, хітридіомікозові, зигомікозові та деякі аскомікозові гриби.

Клітини з багатьма дикаріонами утворюються тоді, коли при статевому процесі після плазмагамії каріогамія одразу не відбувається, а ядра щойно утвореного дикаріону починають синхронно мітотично ділитися. Саме такий тип клітин мають вторинні плазмодії плазмодіофромікозових слизовиків. Первинні плазмодії представників цього відділу утворюються внаслідок серії послідовних мітозів ядра однієї зооспори, і, таким чином, всі ядра в первинному плазмодії, на відміну від вторинного, є генетично однаковими.

Гетерокаріонтичність характерна для плазмодіїв більшості міксомікозових слизовиків, оскільки багатоядерність у цих організмів розвивається не лише внаслідок багатьох мітозів, але й злиття з цитоплазмами інших (часто багатьох) одно- та багатоядерних особин.

Різноманітність мітозу у грибів простежується, в першу чергу, за наявністю центріолей, поведінкою ядерної оболонки та ядерця.

У акразіомікозових та плазмодіофромікозових слизовиків, всіх псевдогрибів, а також хітридіомікозових грибів мітоз відбувається за участю центріолей. Цікаво, що представники цих відділів в життєвому циклі мають репродуктивні джгутикові стадії. У тих відділах справжніх грибів, де монадні стадії повністю відсутні, а саме - у *Zygomycota*, *Ascomycota* та *Basidiomycota* - відсутні також і центріолі. У слизовиків з *Mucormycota* центріолі переважно є, але стають центрами організації веретена поділу і приймають участь у мітозі лише при поділі ядра одноядерних клітин - зооспор чи міксамеб; в багатоядерних плазмодіях мітоз відбувається без участі центріолей навіть в тих випадках, коли вони наявні.

Більшість грибів під час мітозу зберігає ядерну оболонку. У акразіомікозових, міксомікозових, оомікозових, зигомікозових та аскомікозових грибів вона залишається інтактною, і мітоз, таким чином, є закритим. Крім того, на зовнішній ядерній мембрані у зигомікозових грибів в метафазі з'являється специфічна дископодібна структура. У плазмодіофромікозових, лабіринтуломікозових, гіфохітриомікозових та хітридіомікозових біля кожного полюсу веретена в ядерній оболонці утворюється по одній великій перфорації, тобто мітоз є напівзакритим. Відкритий мітоз виявлений лише у міксомікозових слизовиків (на стадії одноядерних міксамеб) та у деяких шапінкових базидіомікозових грибів.

Ядерце у грибів при мітозі демонструє три варіанти поведінки. При першому варіанті воно зникає на початку мітозу і відновлюється після його закінчення (*Mucormycota*, *Labryntulomycota*, *Hyphochytriumycota*). При другому варіанті ядерце не зникає, і на певній стадії ділиться перешнуровкою: у профазі - у акразіомікозових, у метафазі - в плазмодіофромікозових, на початку телофази - у оомікозових та більшості видів зигомікозових грибів. У частини видів з *Chytridiomycota*, *Ascomycota* та *Basidiomycota*

наявний третій варіант поведінки ядерця: на початку мітозу воно виштовхується з ядра у цитоплазму, де і зберігається до закінчення поділу.

**Мітохондріальний апарат.** Всі гриби мають мітохондрії типового для еукаріот плану будови - вони оточені двомембранною оболонкою, внутрішня мембрана утворює інвагінації – кристи. Матрикс мітохондрій містить мітохондріальну ДНК, прокаріотичні рибосоми з коефіцієнтом седиментації 70S, комплекс різноманітних ферментів, більшість з яких забезпечує процес дихання.

Різнманітність організації мітохондріального апарату, як і у водоростей, простежується, в першу чергу, за морфологією крист. Зокрема, акразіомікотові слизовики, подібно до еугленофітових водоростей, мають кристи трьох типів - дископодібні, трубчасті та пластинчасті. Міксомікотові слизовики та псевдогриби містять мітохондрії з трубчастими та пластинчастими кристами або виключно з трубчастими. У плазмодіоформікотових слизовиків та всіх справжніх грибів (*Chytridiomycota*, *Zygomycota*, *Ascomycota*, *Basidiomycota*) кристи лише пластинчасті.

**Джгутикові стадії.** Представники всіх відділів слизовиків, псевдогрибів та одного з відділів справжніх грибів (*Chytridiomycota*) в життєвому циклі здатні утворювати джгутикові стадії, представлені зооспорами або гаметами. У справжніх грибів з відділів *Zygomycota*, *Ascomycota* та *Basidiomycota* відсутні не лише джгутикові стадії, але й центріолі - органели, похідні від базальних тіл джгутиків.

У найзагальнішому вигляді джгутикові стадії грибів поділяють на три основні типи: а) з двома ізо- або гетероконтними передніми гладенькими джгутиками (інколи один із джгутиків може бути редукованим, але зберігається його базальне тіло); б) з двома гетероконтними передніми або бічними джгутиками, з яких довший вкритий тричленими волосками - ретронемами (другий джгутик може бути редукованим до базального тіла); в) з одним заднім бичоподібним гладеньким джгутиком.

Джгутики першого типу характерні для всіх слизовиків. При цьому акразіомікотові мають монадні клітини з двома ізоконтними джгутиками, міксомікотові - з двома гетероконтними, плазмодіоформікотові - з двома гетероконтними або одним джгутиком.

Монадні клітини другого, страменопільного плану будови, характерні для псевдогрибів. Утворення ретронем, які вкривають один із джгутиків, починається в міжмембранному просторі ядерної оболонки. Далі від зовнішньої мембрани ядра у цитоплазму відшнуровуються пухирці з зачатковими ретронемами. Після дозрівання везикули рухаються до поверхні клітини, зливаються з плазмалею біля базальних тіл джгутиків і виводять, таким чином, ретронемами на плазмалему при основі аксонем джгутика. Монадні клітини у різних відділах псевдогрибів відрізняються, в першу чергу, за кількістю джгутиків: у оомікотових та лабіринтуломікотових монадні стадії дводжгутикові, довший джгутик, вкритий ретронемами і направлений вперед; короткий гладенький, і орієнтований назад. Монадні клітини гіфохітриомікотових мають лише один передній пірчастий джгутик; від другого джгутика залишається тільки базальне тіло, видозмінене в поодинокую центріолу.

Монадні стадії третього типу - з гладким заднім бичоподібним джгутиком - називають інколи опістоконтними. Ультратонка будова таких клітин дуже схожа з будовою сперматозоїдів багатоклітинних тварин. Вважають, що опістоконтні клітини виникли від дводжгутикових внаслідок редукції одного з джгутиків. Це підтверджується наявністю у клітині поодинокій центріолі, розташованій поблизу базального тіла джгутика, яка, ймовірно, є видозміненим базальним тілом другого джгутика. Опістоконтні джгутикові стадії у грибів представлені лише у відділі *Chytridiomycota*, і розглядаються як один із доказів походження справжніх грибів та багатоклітинних тварин від спільного пращура.

**Інші нуклеоцитоплазматичні органели та структури.** Ендоплазматична сітка представлена в усіх грибах, але розвинена в різних відділах неоднаково. Зокрема, у справжніх грибів з відділів аскомікотових та базидіомікотових вона, крім каналів, часто утворює

цистерни, які можуть асоціюватись одна з одною, набуваючи деякої подібності до комплексу Гольджі.

У деяких хітридіомікотових грибів ендоплазматична сітка утворює систему сотоподібно розміщених цистерн, що прилягають до одного з її каналів. Ця структура відома під назвою румпосоми, але функція її не з'ясована. У зооспор представників цього відділу ядро повністю або частково оточено каналами ендоплазматичної сітки, що відмежовують ділянку цитоплазми, відому під назвою ядерний ковпачок. Ядерний ковпачок виповнений великою кількістю рибосом, рибосомальною РНК та рибосомальними білками, і, ймовірно виконує функцію ядерця, яке, проте, розташовано поза межами ядра. Система, яка нагадує ядерний ковпачок, виявлена також у зооспор гіфохітриомікотових грибів.

Для базидіомікотових грибів досить характерною є видозміна ендоплазматичної сітки, відома під назвою парентосоми. Вона являє собою одномембранну структуру, яка закриває пору у поперечній перегородці і ймовірно приймає участь у транспорті речовин між сусідніми клітинами. До аналогічних структур належать тільця Вороніна - електронно-щільні структури, які закривають пору у поперечних перегородках деяких аскомікотових грибів.

Комплекс Гольджі розвинений не у всіх грибів. Зокрема, його немає у акразіомікотових слизивиків та справжніх грибів (хітридіомікотових, зигомікотових, аскомікотових та базидіомікотових). У аскомікотових та базидіомікотових в клітинах замість комплексу Гольджі інколи спостерігаються цистерни ендоплазматичної сітки, що утворюють невеликі стопки. Проте такі комплекси цистерн обов'язково асоціюються принаймі з одним з каналів ендоплазматичної сітки. Добре розвинені типові комплекси Гольджі наявні у плазмодіоформікотових слизивиків та псевдогрибів (оомікотових, гіфохітриомікотових та лабіринтуломікотових). Зазвичай у цих грибів комплекс Гольджі притиснутий до поверхні ядерної мембрани.

До органел, які приймають участь у процесі росту апікальних клітин гіф аскомікотових та базидіомікотових грибів належать літичні пухирці та хітосоми. Літичні пухирці - це дрібні численні одномембранні везикули, які містять гідролітичні ферменти, здатні розчиняти хітинову оболонку в зоні росту, обумовлюючи тим самим можливість апікального росту протопласту. Хітосоми - це великі везикули, виповнені матеріалом майбутньої клітинної стінки, з якого утворюється хітинова оболонка. Завдяки хітосомам протопласт, що росте, формує нові ділянки оболонки.

Специфічною органелою справжніх грибів є ломасоми - одномембранні губковидні електронно-прозорі везикули, що розміщуються між плазмалею та клітинною оболонкою. Функція ломасом поки що не встановлена.

Мікротільця, що мають вигляд одномембранних везикул з електронно-щільним вмістом, виявлені у більшості відділів грибів. У хітридіомікотових вони асоційовані з великими ліпідними глобулами, і утворюють специфічний везикулярно-ліпідний комплекс. У гіфохітриомікотових мікротільця притиснуті до ядерної оболонки.

Клітини майже всіх грибів при старінні здатні утворювати велику вакуолю з клітинним соком. Вона відмежовується від цитоплазми вакуолярною мембраною - тонопластом, і містить резервні поживні речовини, а також токсичні продукти метаболізму. В молодих клітинах цитоплазма заповнює весь простір, і в ній можна спостерігати лише дрібні вакуолі. До найпоширеного типу включень у грибів належать ліпосоми, які являють собою великі або дрібні краплини ліпідів.

## Морфологія вегетативного тіла

Вегетативні тіла грибів макро- або мікроскопічними, і мають один з двох основних варіантів будови: або амебоїдний, або міцеліальний.

**Амебоїдна будова.** Амебоїні таломи позбавлені твердих клітинних покривів, здатні до метаболічних змін форми, можуть утворювати справжні або несправжні псевдоподії. Амебоїдні таломі характерні для всіх слизивиків, лабіринтуломікотових та

гіфохітриомікотових та багатьох хітридіомікотових грибів. Залежно від кількості ядер амебоїдні вегетативні тіла поділяють на міксамеби, міксофлагеляти, плазмодії та псевдоплазмодії.

Міксамеби завжди мікроскопічні, одноядерні або зрідка дикаріонтичні, позбавлені джгутиків, здатні до активного руху за допомогою псевдоподій. За відносними розмірами та кількістю псевдоподій міксамеб поділяють на видовжені вузькі та зазвичай численні філоподії та короткі широкі поодинокі лобоподії. Філоподії здатні захоплювати тверді частки їжі, тобто крім локомоторної виконують ще й трофічну функцію. Міксамеби з філоподіями притаманні міксомікотовим слизивакам.

Міксамеби з поодинокую лобоподією, яка здійснює лише локомоторну функцію, характерні для акразіомікотових слизивиків. Лобоподія у міксамеб акразіомікотових розташовується на передньому кінці клітини. Задня частина міксамеби утворює лопать, в якій розташовуються видільні вакуолі, і називається уроїдною зоною.

Міксофлагеляти також мікроскопічні, утворюють філоподії, але крім того мають два гетероконтних джгутики, і, таким чином, представляють особливий варіант монадних клітин. Залежно від наявності крапельно-рідкої води та концентрації іонів кальцію міксофлагеляти здатні перетворюватись на міксамеби, і навпаки. Серед грибів вегетативні клітини, представлені міксофлагелятами, зустрічаються лише у відділі *Mucoromycota*.

Псевдоплазмодії являють собою агрегати міксамеб, які зберігають свою індивідуальність. Утворюються псевдоплазмодії внаслідок об'єднання у колонії поодиноких міксамеб, при цьому цитоплазми останніх між собою не зливаються. Псевдоплазмодії відомі у акразіомікотових слизивиків, лабіринтуломікотових псевдогрибів та міксомікотових слизивиків з класу диктіостеліоміцетів. Псевдоплазмодії кожного з цих таксонів відрізняються за способом агрегації клітинних індивідів, їх здатністю до руху взагалі та зкоординованого руху зокрема.

Плазмодії мають неклітинну будову: вони схожі на міксамеби, але містять багато ядер – від чотирьох до десятків та навіть сотень тисяч. Розміри плазмодіїв коливаються в широких межах – від мікроскопічних (наприклад, у плазмодіофоромікотових слизивиків) до макроскопічних (у багатьох міксомікотових). Плазмодії можуть бути нерухомі або здатними рухатись за допомогою псевдоподій. Відомо два способи утворення плазмодіїв: по-перше, з одноядерних міксамеб або репродуктивних клітин (зокрема, зооспор) внаслідок серії послідовних мітотичних поділів ядра; по-друге, внаслідок злиття між собою кількох (інколи – багатьох) амебоїдних одно- або багатоядерних індивідів. Плазмодії можуть також утворюватись внаслідок комбінації обох цих шляхів.

Зі способом утворення плазмодію пов'язана ступінь генетичної однорідності його ядер, у відповідності з чим плазмодії поділяють на генетично однорідні, полідикаріонтичні та гетеродикаріонтичні (див. вище). За розмірами, формою та наявністю в плазмодіях закономірного руху цитоплазми (т.зв. човникових рухів), плазмодії поділяють на протоплазмодії, афаноплазмодії та фанероплазмодії.

Протоплазмодії мікроскопічні, зазвичай без певної форми або неправильно сітчасті, без човникових рухів цитоплазми. Такий тип плазмодіїв притаманний деяким міксомікотовим, плазмодіофоромікотовим слизивикам та частині хітридіомікотових грибів.

Афаноплазмодії макроскопічні, неправильно-віялоподібної форми, з цитоплазмою, що здійснює човникові рухи. Афаноплазмодії зовні нагадують губчасту протоплазматичну масу. Характерні для частини міксомікотових слизивиків.

Фанероплазмодії також макроскопічні. На відміну від афаноплазмодіїв вони мають досить щільну консистенцію і майже правильну віялоподібну форму. У фанероплазмодіях є система розгалужених жилок, по яких цитоплазма здійснює човникові рухи. Зовні фанероплазмодії вкриті шаром ущільненого слизу. Як і афаноплазмодій, цей тип вегетативного тіла зустрічається лише у представників *Mucoromycota*.

Особливим варіантом вегетативного тіла, який часто розглядають як перехідний між амебоїдним та міцеліальним планами будови, є ризоміцелій. Ризоміцелій складається з



багатоядерної вкритої клітинною оболонкою центральної частини, від якої відходять голі тонкі розгалужені ризоподії, що позбавлені ядер. Такий тип вегетативного тіла відомий у представників відділів *Hyphochytriomycota* та *Chytridiomycota*.

**Міцеліальна будова.** Вегетативне тіло переважної більшості грибів являє собою систему вкритих клітинними оболонками ниток, яка називається міцелій. Окрема нитка є елементарною одиницею міцелію і називається гіфою. Зрідка міцелій складається лише з однієї гіфи, тобто є нерозгалуженим (у деяких хітридіомікозових грибів). Проте у більшості випадків міцелій галузиться і складається з великої кількості гіф.

Гіфи мають вигляд циліндричних трубок, діаметр яких коливається в межах 2-150 мкм, проте найчастіше становить 5-10 мкм. Гіфа здатна до необмеженого росту в довжину, причому цей ріст завжди апікальний, і обумовлений, в першу чергу, роботою літичних пухирців та хітосом, або їх аналогів. За будовою гіфи поділяють на два типи - несептовані та септовані.

Несептовані гіфи багатоядерні і позбавлені поперечних перегородок, тобто мають неклітинну будову. Міцелій, який утворений несептованими гіфами, називають неклітинним міцелієм. Такий тип міцелію притаманний майже всім оомікозовим грибам, частині хітридіомікозових та більшості зигомікозових грибів.

Міцелій, який складається з гіф, що рівномірно поділені на клітини поперечними перегородками - септами, називається клітинним, або септованим міцелієм. Клітини гіф септованого міцелію можуть містити або лише одне ядро, або один дикаріон, або кілька ядер. Септи, які розмежовують сусідні вегетативні клітини гіфи, майже завжди мають поровий апарат, завдяки якому міцелій являє собою фізіологічно цілісний багатоклітинний організм. Структура порового апарату септ у грибів різних таксономічних груп різна. За будовою пор септи поділяють на мікропорові, прості та доліпорові.

*Мікропорові септи* перфоровані багатьма дрібними порами. Септи такого типу зустрічаються зрідка, і відомі лише у деяких представників хітридіомікозових, зигомікозових та аскомікозових грибів.

*Прості септи* мають лише одну досить велику центральну пору. Септа у напрямку до пори потоншується. Пору в простій септі може бути відкрита (у сажкових грибів з *Basidiomycota*) або прикрита спеціальними структурами - дрібними вакуолями (наприклад, у іржастих базидіомікозових грибів) або тільцем Вороніна (у багатьох аскомікозових).

*Доліпорові септи* також мають лише одну велику центральну пору, проте, на відміну від простих септ, поперечна перегородка навколо пори потовщена. Пору в доліпорових септах може бути відкритою, закритою пробкою з аморфної електронно-щільної речовини або прикрита пористим мембранним ковпачком - парентосою. Доліпорові септи з парентосою характерні для більшості базидіомікозових грибів з макроскопічними плодовими тілами. Доліпорові септи без парентосом поширені переважно серед зигомікозових грибів із септованим міцелієм.

У деяких грибів вегетативне тіло має вигляд поодиноких клітин, що брунькуються. Якщо дочірні клітини після утворення септи не відокремлюються від материнської, то утворюється ланцюжок фізіологічно не пов'язаних між собою клітин, який називають псевдоміцелієм. Такий тип вегетативного тіла властивий деяким аскоміцетам, зокрема він характерний для дріжджів.

## Розмноження

Гриби розмножуються нестатевим та статевим шляхами. Способи розмноження грибів, в цілому різноманітніші, ніж у водоростей.

**Нестатеве розмноження**, аналогічно до водоростей, поділяють на два основних типи - вегетативне, яке здійснюється переважно за рахунок різних варіантів фрагментації вегетативного тіла, та справжнє нестатеве, яке відбувається за допомогою спеціалізованих

репродуктивних клітин. Зазвичай в мікології під терміном "нестатеве розмноження" розуміють лише справжнє нестатеве розмноження, не приєднуючи до нього вегетативне.

*Вегетативне розмноження* може відбуватись внаслідок поділу одноклітинних індивідів (міксамеб та міксофлагелят), фрагментацією плазмодіїв та міцелію. До способів вегетативного розмноження відносять також розмноження шляхом утворення артроспор та хламідоспор. Артроспори виникають внаслідок фрагментації гіфи на окремі короткі клітини. Хламідоспори утворюються подібно до артроспор, але, на відміну від останніх, мають темнобарвлені, переважно потовщені клітинні оболонки, і є аналогом акінет у водоростей. Брунькування, яке супроводжується відокремленням дочірніх клітин, також вважається одним із способів вегетативного розмноження.

*Нестатеве розмноження* здійснюється спеціалізованими клітинами - спорами, які, на відміну від водоростей, можуть утворюватись не лише ендогенно у спорангіях, але й екзогенно, відокремлюючих від спеціалізованих гіф - конідієносців.

До спеціалізованих клітин нестатевого розмноження, що мають ендогенне походження, належать спори міксомікотових слизовиків (за винятком диктіостеліоміцетових), міксамеби, зооспори, а також спорангіоспори зигомікотових грибів.

Спори міксомікотових нерухомі, вкриті целюлозною оболонкою, і утворюються у спорангіях або всередині плодових тіл. У еугамних слизовиків утворенню спор передують редукційний поділ ядер; такі спори мають гаплоїдний набір хромосом. Залежно від наявності у середовищі крапельно-рідкої води спора проростає поодинокую міксамебою, міксофлагелятою або зооспорою.

Розмноження за допомогою міксамеб притаманне акразіомікотовим та міксомікотовим слизовикам. Міксамеби утворюються при проростанні ендогенних (у міксомікотових) або екзогенних (у акразіомікотових) спор.

Зооспори відомі в усіх відділах слизовиків, псевдогрибів та у справжніх грибів з відділу хітридіомікотових. Зооспори грибів завжди позбавлені клітинної оболонки. Ультратонка будова зооспор є однією з найвагоміших таксономічних ознак, яка використовується при поділі грибів на відділи (див. вище). В різних відділах грибів зооспори утворюються в спорангіях різних типів. Зокрема, у слизовиків зооспори розвиваються із ендогенних (міксомікотові) або екзогенних (акразіомікотові та плазмодіоформікотові) нерухомих спор, причому з однієї спори виходить лише одна зооспора (фактично нерухома спора слизовиків являють собою спорангій з однією зооспорою або міксамебою). Зооспори лабіринтуломікотових утворюються з сорусів цист. Такі цисти виникають всередині однієї клітини після серії мітозів, які завершуються редукційним поділом. Одна циста дає початок одній зооспорі з гаплоїдним набором хромосом.

У гіфохітриомікотових, оомікотових та хітридіомікотових грибів в одному зооспорангії утворюється багато зооспор. Гриби, у яких на зооспорангій перетворюється все вегетативне тіло називають холокарпічними. Представників, у яких спорангієм стає лише частина вегетативного тіла, належать до еукарпічних форм. Зокрема, всі гіфохітриоміцети є організмами холокарпічними. У хітридіомікотових відомі як холо-, так і еукарпічні представники.

Оомікотові належать до еукарпічних грибів. Причому спорангії оомікотових здатні розвиватись або безпосередньо з верхівкової частини вегетативної гіфи, яка відокремлюється від решти міцелію септою (переважно у тих видів, що мешкають у водному середовищі), або відшнуровуватись від спеціалізованої гіфи - спорангіофора<sup>5</sup> (у більшості наземних представників). Спорангій, який розвивається на спорангіофорі, є багатоядерним, і, залежно від умов зволоження, проростає або зооспорами, або амебоїдним протопластом, або

<sup>5</sup> Спорангіофор та спорангій наземних оомікотових грибів у вітчизняній літературі часто називають конідієносцем із конідією, хоча ці репродуктивні утвори принципово відрізняються від конідієносців та конідій справжніх грибів.

неклітинною гіфою. У водних оомікотих зооспори здатні змінювати свою морфологію. Це явище отримало назву дипланетизму: зооспора, яка виходить зі спорангію, має апікальні джгутики; після деякого періоду активного руху вона інцистується; при проростанні зооспора виходить з оболонки цисти, але тепер її джгутики розташовуються латерально.

Спорангіоспори також утворюються ендогенно, але, на відміну від зооспор, міксамеб та спор слизовиків, позбавлені джгутиків, вкриті міцною оболонкою, і проростають у гіфи міцелію. Спорангіоспори формуються всередині спорангіїв, які знаходяться на верхівках спеціалізованих гіф - спорангієносців, які піднімають органи нестатевого спороношення над субстратом.

До спеціалізованих клітин нестатевого розмноження, що мають екзогенне походження, належать спори плазмодіоформікотих та акразіомікотих слизовиків та конідії.

Спори плазмодіоформікотих та акразіомікотих слизовиків розвиваються внаслідок трансформації та фрагментації частин плазмодіїв та псевдоплазмодіїв без утворення спорангіїв. Подібно до спор міксомікотих, вони проростають поодинокими міксамебами або зооспорами.

Конідії. Розмноження конідіями є основним і найбільш поширеним способом нестатевого репродукції переважної більшості справжніх грибів. Конідії - це нерухомі, вкриті оболонкою клітини, що утворюються екзогенно, відокремлюючись від спеціалізованих гіф міцелію - конідієносців. На відміну від артроспор та хламідоспор, які проходять стадію диференціації лише після відокремлення від вегетативної гіфи, диференціація конідій розпочинається ще на міцелії: верхівкова частина конідієносця перетворюється на зачаток конідії, часто збільшується у розмірах, інколи синтезує додаткові шари оболонки, і далі відокремлюється від гіфи.

Конідії, які спочатку відокремлюються від конідієносця септою, а далі дозрівають на ньому, називають алевроконідіями. Перед відокремленням від материнської гіфи пори, які з'єднали зачаткову алевроконідію з протопластом конідієносця, закриваються пробками.

Конідії, які спочатку проходять стадію диференціації, і лише потім відокремлюються септою від конідієносця, називають бластоконідіями.

Конідієносці мають різноманітну форму - від поодиноких нерозгалужених до складно багаторазово розгалужених. Конідії на конідієносцях можуть бути поодинокими або утворювати довгі ланцюжки.

По відношенню один до одного конідієносці можуть розташовуватись різними способами. За характером розташування конідієносців виділяють кілька типів конідіальних спороношень: поодинокі конідієносці, коремії, спородохії, ложа та пікніди.

Поодинокі конідієносці щільних груп не утворюють. Якщо конідієносці розвиваються щільною групою, склеюючись боками за допомогою слизу і утворюючи колонку з головкою конідій на верхівці, то таке спороношення називають коремієм. Суцільні шари конідієносців, які розвиваються у вигляді подушечок на опуклій системі щільно переплетених гіф утворює спородохії. Ложа нагадують спородохії, але тут конідієносці розвиваються не на опуклому, а на плоскому переплетенні гіф. Якщо переплетення гіф, на якому розвиваються конідієносці, глибоко увігнуте і нагадує горщик, занурений у субстрат або у структуру з видозмінених вегетативних гіф (т.зв. струму), то таке спороношення називають пікнідою.

Типи конідіальних спороношень є важливою ознакою в таксономії справжніх грибів на рівнях, починаючи з класів і закінчуючи видами. Проте особливого значення морфологія конідіальних спороношень набуває у таксономії т.зв. мітоспорових грибів - тих аскомікотих та базидіомікотих, у яких статеві спороношення не відомі, і місце у системі поки що є нез'ясованим. У справжніх грибів вегетативну стадію, яка утворює лише нестатеве (переважно - конідіальне) спороношення, називають анаморфною, на відміну від вегетативної стадії, яка приймає участь у статевому процесі і утворюють статеві спороношення - т.зв. телеоморфної. Разом анаморфна та телеоморфна стадії складають повний цикл розвитку гриба - голоморфу.

**Статеве розмноження** відбувається внаслідок статевого процесу, який, як і у інших евкаріот, обумовлює підтримання певного рівня рекомбінантної мінливості популяцій. Статевий процес серед грибів не виявлений лише у акразіомікотових слизивиків, і достовірно не описаний у лабіринтуломікотових (хоча ультраструктурні дані свідчать про наявність в останньому відділі мейозу, який відбувається при утворенні цист).

Як і у випадку нестатевого розмноження, статеві процеси у грибів різноманітніші, ніж у водоростей, і представлені хологамією, різними варіантами гаметогамії, гаметангіогамією та соматогамією.

Хологамія характерна для слизивиків з відділу Мухомусота, де відбувається внаслідок злиття вегетативних амебоїдів (переважно міксамеб).

Гаметогамія, як і у водоростей, представлена ізо-, гетеро- та оогамією. *Изогамія* виявлена у міксомікотових та плазмодіофоромікотових слизивиків, а також у гіфохитріомікотових псевдогрибів та більшості еугамних хітридіомікотових. *Гетерогамія* в цілому у грибів зустрічається зрідка, і відома лише у деяких хітридіомікотових.

*Оогамний* статевий процес зустрічається у частини хітридіомікотових з порядку моноблефаридальних та у абсолютної більшості оомікотових (останній відділ отримав назву саме за типом статевого процесу). У цих відділах оогамія здійснюється по різному. У хітридіомікотових нерухома яйцеклітина запліднюється рухливими сперматозоїдами, що мають джгутики, тобто представлена типовим варіантом. У оомікотових нерухомі яйцеклітини запліднюються не сперматозоїдами, а вмістом недиференційованих на клітини багатоядерних чоловічих гаметангіїв, які переливають свій вміст в яйцеклітини через спеціальні вирости клітинної оболонки.

Гаметангіогамія являє собою процес злиття вмісту недиференційованих на гамети двох гаметангіїв. Варіанти статевого процесу цього типу відомі у зигомікотових (під назвою зигогамії) та у аскомікотових.

При *зигогамії* зливаються дві багатоядерні клітини, які розташовуються на верхівках гіф неклітинного міцелію, від якого відокремлюються септами. Морфологічно ці клітини виглядають однаково, але їх ядра мають різні статеві знаки. Після плазмагамії ядра різних статевих знаків попарно зливаються, і утворюється зигота з багатьма диплоїдними ядрами. Вона одягається багаточисловою щільною оболонкою і перетворюється на зигоспору. Після періоду спокою в зигоспорі відбувається мейоз, і вона гаплоїдною гіфою, на верхівці якої формується спорангій з гаплоїдними спорангіоспорами.

*Гаметангіогамія з утворенням дикаріонів* притаманна аскомікотовим грибам. Тут також зливаються гаметангії, вміст яких не диференційований на гамети. Проте, на відміну від зигогамії, плазмагамія не супроводжується каріогамією. Крім того, хоча гаметангії багатоядерні, в статевому процесі приймає участь лише по одному ядру з кожного гаметангію, які утворюють дикаріон. З такої клітини злиття з дикаріонтичним ядром, як правило, розвиваються гіфи дикаріонтичного міцелію. Згодом ядра дикаріону зливаються, утворюючи диплоїдне зиготичне ядро. Далі відбувається мейоз і розвивається статеве спороношення, представлене сумкою (аском). В аску ендогенно розвиваються гаплоїдні аскоспори.

Соматогамія, при якій також утворюються дикаріони, характерна для базидіомікотових грибів. Спеціалізовані статеві органи в цьому випадку повністю втрачені, а їх функцію виконують соматичні клітини вегетативного міцелію. Копуляція відбувається між двома вкритими оболонками клітинами гаплоїдних гіф. При цьому плазмагамія не супроводжується каріогамією, натомість утворюються дикаріони. З клітин з дикаріонами розвивається основних тип міцелію базидіомікотових - дикаріонтичний септований міцелій. Наприкінці дикаріонтичної фази ядра дикаріонів зливаються, утворюється диплоїдне зиготичне ядро, відбувається мейоз і розвивається статеве спороношення - базидія з розташованими на її поверхні гаплоїдними базидіоспорами.

Серед грибів з соматогамним статевим процесом відомі як гомоталічні, так і гетероталічні форми. У гомоталічних грибів до статевий процес може відбуватись між клітинами одного й того ж міцелію. У гетероталічних зливаються тільки клітини різних статевих знаків, які утворюються на різних міцеліях. Гетероталізм може бути двох типів: біполярний, при якому стать визначається однією парою аллелей, та тетраполярний, коли стать визначають дві пари аллелей, локалізовані в різних хромосомах. Такі алельні пари комбінуються незалежно, і як наслідок, клітини, які беруть участь у копуляції, мають не два (чоловіча або жіноча), а чотири статевих знаки.

Таким чином, відділи грибів добре відрізняються за типом статевого процесу. Зокрема, серед слизовиків у акразіомікотових він відсутній, у міксомікотових - хологамний або ізогамний, у плазмодіофоромікотових - ізогамний. Серед псевдогрибів статевий процес у гіфохітриомікотових представлений ізогамією, а у оомікотових - оогамією, яка здійснюється без участі чоловічих гамет. У справжніх грибів в межах відділу хітридіомікотових статевий процес являє собою різні типи класичної гаметогамії - ізо-, гетеро- та оогамію; у зигомікотових - гаметангіогамію за типом зигогамії, у аскомікотових - також гаметангіогамію, але без утворення справжніх зигот. Для базидіомікотових характерна соматогамія.

**Статеві спороношення.** Кінцевим продуктом статевого процесу у грибів є утворення диплоїдних або гаплоїдних спор, які внаслідок рекомбінації ДНК у диплоїдній фазі стають генетично відмінними від батьківських геномів. Такі спори "тиражують" результати статевого процесу. Структури, де утворюються ці спори, називають органами статевого спороношення грибів, або статевими спороношеннями. В різних відділах грибів статеві спороношення відмінні, і завдяки цьому широко використовуються в систематиці як одна з головних таксономічних ознак на рівні відділів.

Статеві спороношення відсутні у акразіомікотових слизовиків. У міксомікотових статеве спороношення представлено спорокарпами зі спорами. Спорокарпи являють собою плодові тіла, в яких утворюються спори. Статеве спороношення розвивається після статевого процесу не одразу, оскільки зигота без періоду спокою перетворюється на міксамебу або міксофлагеляту з диплоїдним ядром, і внаслідок серії мітозів або злиття з іншими амебоїдами дає початок гомо- або гетерокаріонтичному плазмодію з диплоїдними ядрами. В таких плазмодіях надалі відбувається мейоз, і плазмодії перетворюються на плодові тіла з гаплоїдними спорами.

У плазмодіофоромікотових статеве спороношення - це зооспорогенні цисти, що утворюються зі вторинного плазмодію. Подібно до міксомікотових, статеве спороношення після статевого процесу розвивається не одразу: після злиття ізогамет утворюється дикаріонтична чотиридигутикова клітина злиття, яка надалі внаслідок синхронних поділів ядер дикаріону розвивається в дикаріонтичний вторинний плазмодій. З часом ядра дикаріонів зливаються, утворюючи диплоїдне зиготичне ядро. Далі відбувається мейоз, і плазмодій повністю розпадається на однадерні, вкриті клітинними оболонками гаплоїдні цисти, які також називають спочиваючими спорами. На відміну від міксомікотових, плодові тіла у плазмодіофоромікотових не утворюються.

У оомікотових зиготи (ооспори) після періоду спокою або безпосередньо перетворюються на зооспорангій з гаплоїдними зооспорами, або проростають у спорангіофор з одним чи кількома зооспорангіями на верхівці. Таким чином, статеве спороношення оомікотових представлено зооспорангіями з зооспорами.

Статеве спороношення гіфохітриомікотових залишається остаточно не з'ясованим. Відомо, що після статевого процесу зигота збільшується у розмірах, її диплоїдне ядро багаторазово ділиться, і один з поділів є редуційним. Далі протопласт розпадається на однадерні ділянки, подальша доля яких незрозуміла - за даними одних авторів, ці ділянки перетворюються на однадерні спочиваючі спори, з яких врешті решт утворюються зооспори; за даними інших дослідників, такі ділянки одразу перетворюються на зооспори.

Таким чином статеве спороношення гіфохітриомікозових являє собою спорангій, але нез'ясованого типу.

Лабіринтуломікозові внаслідок статевого процесу утворюють багато диплоїдних цист. В кожній цисті відбувається мітоз, потім - мейоз, і з цисти розвивається вісім зооспор з гаплоїдними ядрами. Таким чином, статеве спороношення представлено диплоїдними зооспорогенними цистами.

У хітридіомікозових відомо два варіанти поведінки після статевого процесу. При першому варіанті (хітридіальні гриби) після статевого процесу утворюються дикаріонтичні зимові цисти; в них ядра дикаріонів при проростанні зливаються, далі редуційно діляться, після чого циста перетворюється на зооспорангій з гаплоїдними зооспорами. При другому варіанті (бластокладіальні та моноблефаридальні гриби) ядра гамет зливаються одразу, без утворення дикаріонів; зигота після періоду спокою проростає гіфою - спорофітом, на якій утворюються зооспорангії з диплоїдними зооспорами. Таким чином, статеве спороношення у хітридіомікозових представлено або зооспорогенними цистами, або зооспорангіями з зооспорами, які утворюються на гіфах спорофіту.

Статеве спороношення зигомікозових являє собою спорангій зі спорангіоспорами, який розвивається із зигоспори. Спорангіоспори нерухомі, вкриті клітинною оболонкою і мають гаплоїдний набір хромосом.

Аскомікозовим притаманне статеве спороношення, яке називається аском з аскоспорами. Після злиття гаметангіїв одна пара несестринських ядер утворює дикаріон, з якого, як правило, розвивається дикаріонтичний міцелій. В клітинах гіф такого міцелію відбувається каріогамія, і після певних морфогенетичних процесів (наприклад, з утворенням гачка, див. нижче), під час яких здійснюється редуційний поділ ядра, клітина перетворюється на ендогенний статевий спорагій - аск (сумку), вередині якої розвиваються гаплоїдні аскоспори. Аски можуть розвиватися безпосередньо на міцелії, або розташовуватися на поверхні чи всередині спеціалізованих видозмін міцелію, які називають плодовими тілами, і поділяють на закриті (клеїстотеції), напіввідкриті (перитеції), відкриті (апотеції) чи несправжні (псевдотеції). Гриби, у яких плодові тіла макроскопічні, називають макроміцетами (на відміну від мікроскопічних грибів – мікроміцетів).

У базидіомікозових статеве спороношення представлено базидією з базидіоспорами. Після злиття цитоплазм вегетативних клітин міцелію (соматогамії), як і у аскоміцетів, каріогамія одразу не відбувається, а утворюється дикаріон, з якого розвивається дикаріонтичний міцелій. Згодом окремі клітини гіф такого міцелію починають перетворюватися на органи статевого спороношення. Під час цього процесу відбувається каріогамія, далі - мейоз, і врешті решт з таких клітин розвивається гаплоїдна базидія. У випини, які утворює оболонка базидії, мігрують дочірні гаплоїдні ядра. Випини відділяються від базидії септами, і перетворюються на одноядерні вкриті оболонкою гаплоїдні базидіоспори. Таким чином, базидіоспори, на відміну від аскоспор, утворюються екзогенно. Базидії можуть розташовуватися безпосередньо на міцелії або на поверхні відкритих (гімнокарпних), напіввідкритих (геміангіокарпних) чи всередині закритих (ангіокарпних) плодових тіл. У багатьох базидіомікозових базидії розвиваються зі спочиваючих дикаріонтичних клітин - телейтоспор.

## Життєві цикли

Подібно до водоростей, у грибів розрізняють два основних типи життєвих циклів: цикли агамних грибів, які представлені цикломорфозом, та цикли еугамних грибів, які мають статевий процес.

*Цикломорфоз* є єдиним типом життєвого циклу лише у акразіомікозових грибів. Здатність до статевого розмноження не виявлена або повністю втрачена у багатьох грибів, які за комплексом морфологічних, цитологічних та молекулярно-генетичних ознак належать до аскомікозових та базидіомікозових грибів. Оскільки системи цих відділів базуються, в

першу чергу, на ознаках, пов'язаних з органами статевого спороношення, для агамних представників не вдається визначити чіткого місця у системі цих відділів. Такі гриби об'єднані у штучну групу грибів з нез'ясованим систематичним положенням, яку сьогодні називають групою мітоспорових грибів, а також незавершеними грибами (*Fungi Imperfecti*) чи класом дейтеромицетів (*Deuteromycetes*). Мітоспорові гриби розмножуються виключно нестатевим шляхом, переважно за допомогою конідій. Таким чином, цикломорфоз є основним типом життєвого циклу у анаморфних грибів.

Хоча у більшості мітоспорових грибів статевий процес відсутній, рівень рекомбінантної мінливості є досить високим. Він обумовлений явищами гетерокаріозису (різноядерності) та парасексуальним циклом. При гетерокаріозісі в різних клітинах одного міцелію можуть знаходитися генетично неоднакові ядра, які через анастомози переходять з однієї клітини міцелію в іншу. Хоча "мігруючі" ядра зазвичай не зливаються з ядрами клітини-реципієнта, але привносять нову генетичну інформацію і розширюють тим самим адаптивні можливості гриба по відношенню умов зовнішнього середовища.

В окремих випадках "мігруючі" ядра зливаються з ядрами клітини-реципієнта. Таке явище називають парасексуальним циклом. Воно призводить до утворення диплоїдних ядер, що забезпечують генетичні зміни грибного організму. Парасексуальний цикл включає кілька етапів: злиття ядер гетерокаріона і утворення диплоїдного гетерозиготного ядра; розмноження таких гетерозиготних ядер в міцелії; мітотична рекомбінація при розмноженні диплоїдних ядер; вегетативна гаплоїдація диплоїдних ядер внаслідок втрати хромосом.

В інших відділах принаймі у окремих представників виявлено статеве розмноження, тобто існують життєві цикли зі зміною ядерних фаз. Проте конкретні типи життєвих циклів не завжди визначені через брак експериментальних даних щодо окремих стадій онтогенезу. Зокрема, така ситуація має місце для лабіринтуломікотових та гіфохітриомікотових псевдогрибів, де спостереженнями охоплені не всі стадії, незважаючи на відомості про наявність статевого процесу.

*Життєві цикли еугамних грибів*, порівняно з водоростями, можуть бути ускладнені наявністю в онтогенезі вегетативної стадії, представлені особинами з дикаріонтичними клітинами. В таких випадках після статевого процесу утворюється не зигота, а клітина злиття з дикаріонтичними ядрами. Зигота у класичному розумінні цього терміну в онтогенезі може бути взагалі відсутня, хоча замість неї після каріогамії обов'язково утворюються диплоїдні зиготичні ядра. Такі ядра є гомологами зиготи, і при розрахунку схеми життєвого циклу саме їх визначають як зиготу. Присутність у життєвому циклі грибів дикаріонтичних поколінь обов'язково відзначають у назві типу життєвого циклу.

В межах конкретних відділів грибів життєві цикли за їх типом є переважно досить одноманітними, що дозволяє використовувати цю ознаку при характеристиці грибних таксонів найвищого рангу.

Зокрема, для міксомікотових характерні диплофазні життєві цикли з гаметиною редукцією та без зміни поколінь або гаплодиплофазні цикли зі споричною редукцією та неправильним чергуванням ізоморфних поколінь без дикаріонтичних фаз. У плазмодіофромікотових життєві цикли гаплофазні, з зиготичною редукцією та чергуванням однаядерного гаметофіту та дикаріонтичного спорофіту. Оомікотові гриби мають диплофазні життєві цикли з гаметиною редукцією та без зміни поколінь.

Для справжніх грибів у більшості випадків характерні життєві цикли з наявністю дикаріонтичних поколінь, і лише у частини хітридіомікотових та зигомікотових грибів такі покоління відсутні. Аскомікотові та базидіомікотові мають переважно гаплофазні життєві цикли з зиготичною редукцією та чергуванням міцеліїв з однаядерними та дикаріонтичними клітинами. У частини хітридіомікотових грибів життєвий цикл гаплофазний з зиготичною редукцією та чергуванням однаядерного плазмодію з літніми цистами та дикаріонтичного плазмодію з зимовими цистами. У іншій частині представників цього відділу життєвий цикл диплофазний з гаметиною редукцією та неправильним чергуванням поколінь і без стадій

дикаріонів. Для зигомікотових характерні гаплофазні життєві цикли з зиготичною редукцією та без зміни поколінь.

Часто один і той же гриб в життєвому циклі може мати декілька типів спороношення: нестатеве та статеве, які послідовно змінюють одне одного. Таке послідовне чергування анаморф та теломорф у грибів отримало назву плеоморфізму. Явище плеоморфізму широко представлено у грибів різних відділів, проте найбільшого розвитку воно отримало у аскомікотових.

### **Еколого-трофічні групи грибів**

Гриби зустрічаються у біотопах всіх типів. За середовищем існування гриби поділяють на наземні та водні (прісноводні та морські) гриби.

За трофічною приуроченістю до субстрату гриби поділяють на еколого-трофічні групи. У найзагальнішому випадку гриби поділяють на сапротрофів, паразитів та симбіотрофів. Сапротрофи отримують поживні речовини з мертвої органічної речовини, поселяючись на різноманітних рослинних та тваринних залишках і розкладаючи її. Гриби-паразити поселяються на інших організмах (рослинах, тваринах, інших грибах) і споживають органічну речовину господаря. Симбіотрофи отримують органічні речовини внаслідок симбіозу з іншими організмами (переважно вищими рослинами та водоростями), не завдаючи партнеру помітної шкоди, а навпаки, забезпечуючи його водою та мінеральними речовинами чи надаючи йому укриття.

Загально визнаними групами сапротрофів є, зокрема, гриби-ксилотрофи, які розвиваються на деревині, гумусні та підстилкові сапротрофи, що зростають у ґрунті або у лісовій підстилці, відповідно, копротрофи, що утилізують екскременти тварин, та ін.

Серед паразитичних грибів основними групами вважаються фітопатогенні гриби, які паразитують на вищих рослинах - фітотрофи, альготрофи, які живляться за рахунок водоростей, зоотрофи, що розвиваються на різноманітних тваринах (в межах цієї групи окремо виділяють ентомофільні гриби, що уражують комах), мікотрофи, що паразитують на інших грибах, а також гриби-паразити людини. За характером зв'язку з господарем гриби поділяють на факультативних та облігатних паразитів. Факультативні паразити для господаря є небезпечнішими від облігатних, оскільки спричинивши загибель господаря, продовжують свій розвиток, споживаючи його органічну речовину як сапротрофи. За топологією паразитичні гриби поділяють на внутрішньоклітинних та внутрішньотканинних паразитів.

Найбільш відомими та численими групами грибів-симбіотрофів є мікоризоутворюючі та ліхенізовані гриби. Перші розвиваються в ризосфері вищих рослин, утворюючи зовнішню (екторофні), внутрішню (ендотрофну) або змішану мікоризи. Ліхенізовані гриби живуть у симбіозі з мікроскопічними водоростями, і утворюють симбіотичні асоціації, відомі під назвою лишайників.

Існує ряд специфічних екологічних груп грибів, які розвиваються на різноманітних матеріалах, створених людиною: металах, пластмасах, полімерних плівках, тканинах, клею, гумових виробках, склі, лакофарбових покриттях, а також на папері, книгах, рукописах, картинах тощо, викликаючи їх псування або біологічне пошкодження.



## Гриби дискокрисмати

В межах дискокрисмат присутні три основні групи таксонів, серед яких еугленофітові представляють рослинний світ, кінетопластиди – тваринний, акразіомікотові – грибний. Віднесення акразіомікотових до грибів є вельми дискусійним через їх високу морфологічну схожість з амебами. До аргументів на користь грибної природи акразіомікотових належать їх грибний (осмотрофний) тип живлення та розмноження за допомогою спор. За науковими назвами таксонів різного рівня, які запропоновані для даних організмів, Acrasiomycota підпадає під керівництво Міжнародного Кодексу Ботанічної Номенклатури, тобто розгляд цієї групи серед грибів номенклатурно є законним.

### Відділ акразіомікотові слизовики – Acrasiomycota

Евкаріотичні первинно-гетеротрофні дискокрисмати, у яких клітини голі, а вегетативне тіло представлено амебоїдами (міксамебами).

Відділ нараховує менше 20 видів мікроскопічних амебоїдних організмів. На початку репродуктивної фази клітини цих слизовиків утворюють псевдоплазмодії, які перетворюються на спороношення – соруси або сорокарпи зі спор. Акразіомікотові є сапротрофами, що мешкають на рослинних рештках, у ґрунті, на екскрементах трав'янистих тварин та на плодівих тілах грибів-макроміцетів.

**Біохімічні особливості та живлення.** У акразіомікотових слизовиків основним продуктом асиміляції є схожий із парамілоном  $\beta$ -1,3-глюкан або специфічний полісахарид, представлений  $\beta$ -1,6-глюканом. Відомості щодо шляхів біосинтезу лізину та триптофану відсутні.

Живлення у акразіомікотових відбувається осмотрофно, шляхом поглинання розчиненої органічної речовини всією поверхнею клітин. Фагоцитоз та травні вакуолі у цих слизовиків не виявлені.

**Цитологічні особливості.** Вегетативні амебоїдні клітини акразіомікотових вкриті лише плазмалемою. Проте у монадних стадій поверхня клітини має тонку спіральну посмугованість, і в оптичний мікроскоп нагадує пелікулу еугленофітових. При цьому схожість з клітинами первинно гетеротрофних еугленофітових підсилюється наявністю поздовжньої борозенки.

Міксамеби акразіомікотових здатні до активного руху за допомогою однієї широкої передньої лобоподії. Вона прозора і не містить органел чи включень. При електронній мікроскопії в псевдоподії виявлено пучки цитоскелетних мікрофіламентів, побудованих з актину (і ймовірно – центрину). З мікрофіламентами також асоційовані мікротрубочки. Задній кінець клітини називають уроїдною зоною, оскільки там розташовуються одна-дві видільні вакуолі з рідкими продуктами метаболізму. Центральна частина клітини містить одне ядро, зазвичай з одним ядерцем.

Ядерний апарат евкаріотичний. В процесі мітозу ядерна оболонка залишається інтактною. Ядерце у профазі переважно ділиться перешнуровкою. Веретено поділу внутрішнє, і в його утворенні бере участь пара центріолей.

Мітохондрії акразіомікотових мають щонайменше два типи крист - дископодібні та трубчасті. Специфічною особливістю мітохондріального апарату є те, що кожний мітохондріальний профіль оточений шерхатою ендоплазматичною сіткою, яка утворює структуру, схожу на додаткову мітохондріальну оболонку. Комплекс Гольджі у акразіомікотових не виявлений.

Джгутикові стадії, представлені зооспорами, відомі у двох родах – *Acrasis* та *Pochenia*. Монадні клітини мають два передні гладенькі джгутики неоднакової довжини. На зооспори

здатні перетворюватись міксамеби або ними за певних умов проростають спори сорусів чи сорокарпів.

**Вегетативне тіло** акразіомікотових представлено міксамебами, які перед початком спороношення агрегуються разом, утворюючи нерухомі псевдоплазмодії. При агрегації міксамеби рухаються одна до одної, зближуються і врешті решт утворюють щільну масу у вигляді щитка. У стані псевдоплазмодія клітини не зливаються між собою, кожна клітина зберігає свою індивідуальність. Об'єднавшись у псевдоплазмодій, міксамеби припиняють житись. Перехід у стан псевдоплазмодію є зворотнім, проте механізми, що контролюють агрегацію та дезінтеграцію у акразіомікотових залишаються нез'ясованими.

Всі представники акразіомікотових є мікроскопічними організмами.

**Розмноження та життєвий цикл.** Акразіомікотові розмножуються поділом міксамеб надвоє та за допомогою спор, що екзогенно утворюються з псевдоплазмодіїв. Псевдоплазмодії розвиваються при нестачі поживних речовин або води.

При утворенні спор псевдоплазмодій підіймається над субстратом, набуває напівсферичної форми. У найпростішому випадку (зокрема, у роду *Pochenia*) на цій стадії міксамеби, які утворили псевдоплазмодій, округлюються, вкриваються целюлозними оболонками, і перетворюються на спори. Скупчення спор при такому типі спорогенезу називають сорусом.

У складніших випадках міксамеби переміщуються у напівсферичній масі від її основи до верхівки, через що спороношення набуває вигляду сфери на стебельці, тобто диференціюється на спороносний відділ та ніжку. Таким тип спороношення у акразіомікотових називають сорокарпом. Інколи міксамеби, що утворюють ніжку, виділяють багато слизу (наприклад, у *Guttulinopsis*). У роду *Acrasis* міксамеби спороносного відділу після утворення головки продовжують рухатись таким чином, що врешті решт утворюють деревовидно розгалужений сорокарп.

По завершенні формування спороношення всі міксамеби (включаючи клітини ніжки) перетворюються на спори, і сорокарпи, як і соруси, розпорошуються. Спори поширюються вітром, водою, тваринами. Потрапивши у сприятливе для живлення середовище, спори проростають поодинокими міксамебами. У деяких видів зі спор, що потрапили у воду, після мітотичного поділу ядра виходить дві зооспори.

Статевий процес у акразіомікотових не виявлений, і життєвий цикл, таким чином, представлений цикломорфозом. Він включає стадії міксамеби, псевдоплазмодія та спори. При несприятливих умовах поодинокі міксамеби можуть вкриватись оболонкою, і перетворюватись на спочиваючі клітини – мікроцисти, поминаючи стадію агрегації. Мікроцисти є гомологами спор псевдоплазмодію.

**Система відділу.** Відділ включає один клас – Acrasiumycetes, та два порядки – Acrasiales та Guttulinales. Поділ на порядки проводять за будовою оболонки спор та наявністю слизу у ніжки сорокарпу.

#### **Порядок Акразіальні - Acrasiales**

Об'єднує види, у яких оболонка спор одношарова, ніжка сорокарпів позбавлена слизу і складається лише із щільно розташованих міксамеб. Типовий представник порядку – рід *Acrasis*.

**Рід акразіс – *Acrasis*** (рис. \*\*\*). Характерним видом цього роду є дуже поширений слизовик акразіс рожевий - *Acrasis rosea*. Він повсюдно мешкає у вологих умовах на гниючих рослинних залишках, але через мікроскопічні розміри зазвичай залишається непоміченим. За результатами спостережень у природі відомо, що спороношення акразіс

утворює вранці, після випадання роси; вдень, коли вологи недостатньо, слизивик перебуває у стані мікроцист.

Акразіс можна легко виявити культуральним методом, якщо у вологій камері у чашці Петрі провести інкубацію залишків листя, гнилої деревини або опалої деревної кори.

Міксамеби акразіса на передньому кінці мають широку безбарвну лобоподію, за допомогою якої рухаються. Решта цитоплазми забарвлена у рожевий колір. Задній кінець клітини відтягнутий у дещо звужену лопать з кількома вакуолями, що утворюють уроїдну зону. При виведенні з вакуолей їх вмісту на кінці лопаті з'являються короткі тонкі волоскоподібні випини цитоплазми, що нагадують ризоподії. В центрі міксамеби можна інколи розрізнити досить велике світле ядро з темнуватим ядрцем. При підсиханні міксамеби припиняють рух, одягаються оболонкою і перетворюються на неправильні або більш-менш сферичні мікроцисти. Розсіяне світло та зволоження субстрату, на якому знаходяться мікроцисти, викликають їх проростання міксамебами. Вони починають активно рухатись та ділитись.

Міксамеби при агрегації об'єднуються в рожеві псевдоплазмодії 0.5-1 мм в діаметрі, з яких утворюється один або кілька сорокарпів. Вони піднімаються над субстратом на ніжках-колонках, які складаються з багатьох щільно з'єднаних між собою міксамеб. На верхівці ніжки знаходяться прості або розгалужені ланцюжки спор, де кожна спора являє собою вкриту оболонкою міксамебу. В місцях з'єднання сусідніх спор на оболонках залишаються характерні круглі рубці - хілуми. При підвищенні вологи спори проростають міксамебами.

Деякі спори, потрапивши у краплинки води, здатні проростати парою зооспор з двома нерівними передніми джгутиками. Після деякого періоду активного руху зооспори перетворюються на міксамеби.

### **Порядок Гуттулінальних - Guttulinales**

Об'єднує два роди, у яких оболонка спор двошарова (утворена полісахаридами, але целюлоза серед них не виявлена). Ніжка сорокарпів складається з нечисленних міксамеб, занурених у слиз. Характерний представник – рід гуттулінопсис (*Guttulinopsis*) - є копротрофом, який мешкає на екскрементах тварин, а також у ґрунті.

## Гриби тубулокрисмати

Мікологічні об'єкти в межах цього царства представлені, з одного боку, міксомікотовими слизівиками, що належать до підцарства амебо-флагелят і споріднені з евгліптовими амебами та хлорарахніофітовими водоростями, з іншого – трьома відділами псевдогрибів, які входять до підцарства страменофілів і споріднені з групою відділів хромофітових водоростей.

### *Амебо-флагеляти*

Підцарство амебо-флагелят об'єднує переважно гетеротрофні організми, за винятком відділу хлорарахніофітових водоростей. У життєвому циклі представників цього підцарства обов'язково є амебоїдна вегетативна стадія. Система родинних зв'язків таксонів високих рангів в межах цієї групи поки що з'ясована недостатньо. Ряд таксонів (наприклад, евгліптові амеби, формаменіфери, радіолярії, сонячники-актинофрідії) одностайно визнаються тваринами, і підпорядковані Міжнародному Кодексу Зоологічної Номенклатури. Інші таксони – наприклад, церкомонади та диктіостеліди – розглядаються переважно у системі тваринного світу, хоча відомі системи, де ці організми віднесені до ботанічних об'єктів. Міксомікотові слизівики розглядаються як в зоологічних, так і в ботанічних системах, причому експериментальні дослідження цих організмів традиційно здійснюють ботаніки.

### **Відділ міксомікотові слизівики – Мухомycota**

Евкаріотичні первинно-гетеротрофні тубулокрисмати, вегетативне тіло яких представлене багатоядерними плазмодіями, які розвиваються з міксамеб або зооспор. Статеве спороношення - спорокарпи з ендогенними спорами. Відділ нараховує біля 800 видів.

Слизівики були описані у системі грибів у 1833 р. під назвою Мухомycetes. Після з'ясування типу живлення і доведення здатності до фаготрофії видатний міколог А. Де Барі у 1887 р. запропонував для слизівиків назву Мусcetozoa, тобто, "грибо-тварини", підкреслюючи їх подвійну природу. 1969 р. видатним американським філогенетиком Уїттеккером слизівики були виділені в відділ Мухомycota.

**Біохімічні особливості та живлення.** Живляться міксомікотові осмотрофно та фаготрофно. В останньому випадку джерелом їжі є бактерії, клітини грибів та найпростіші. Захоплення їжі здійснюється псевдоподіями, а її перетравлення – у травних вакуолях. Вирощування міксомікотових на штучних поживних середовищах з глюкозою та без зовнішніх джерел амінокислот свідчить про здатність цих організмів синтезувати лізин, хоча конкретний шлях його біосинтезу залишається нез'ясованим. Продукт асиміляції – це справжній тваринний глікоген.

**Цитологічні особливості.** Міксамеби та плазмодії міксомікотових вкриті лише плазмалею, через що здатні до метаболічних змін форми та активного амебоїдного руху. Локомоторними структурами є тонкі філоподії, у складі яких виявлено скоротливий цитоскелетний білок актин. У деяких видів на поверхні клітин виявлені субмікроскопічні лусочки, що утворюються в пухирцях, похідних від комплексу Гольджі. Спори міксомікотових вкриті клітинними оболонками, основу яких складає целюлоза.

Ядерний апарат типово евкаріотичний. Процес мітозу у міксамеб та зооспор, з одного боку, і плазмодіїв, з іншого, різні. Міксамеби та зооспори одноядерні, мітоз відкритий, центрами організації веретена є центріолі. На стадії багатоядерних плазмодіїв ядерна оболонка або лишається інтактною, або на її полюсах утворюється по одній великій

перфорації. Центріолі в плазмодіях участі в утворенні веретена не приймають, натомість всередині ядра, в місцях, що відповідають полюсам веретена виявляються електронно-щільні структури – полярні тіла, які стають центрами організації мікротрубочок. Таким чином, мітози в плазмодіях або закритий, або напівзакритий, а веретено внутрішньоядерне. Ядерце у міксомікотових на початку мітозу зникає, і відновлюється по його завершенні.

Мітохондрії у плазмодіях численні, і мають трубчасті кристи. Комплекс Гольджі у клітинах наявний.

Джгутикові стадії представлені зооспорами з двома гладкими нерівними джгутиками. Базальні тіла орієнтовані одне до одного під майже прямим кутом. У перехідній зоні розташовується базальна платівка або циліндричне тіло. Цитоскелетна система містить зазвичай п'ять мікротубулярних коренів. Один з цих коренів дуже широкий, він складається з великої кількості мікротрубочок, огортає базальні тіла і простягається в напрямку до заднього кінця клітини. Один із джгутикових коренів пов'язує базальні тіла з ядром, виконуючи тим самим функцію ризопласту (проте такий корінь не виявлений у видів роду *Ceratomyxa*). Залежно від умов зволоження, зооспори можуть втягувати джгутики і перетворюватись на міксамеби, і навпаки, міксамеби здатні виробляти джгутики і перетворюватись на зооспори.

**Вегетативне тіло міксомікотових** – одноядерні гаплоїдні міксамеби та багатоядерні гетерокаріонтинчі плазмодії з диплоїдними ядрами. Плазмодії розвиваються внаслідок багаторазових синхронних поділів ядер, які починаються з поділа ядра однієї міксамеби та внаслідок злиття між собою міксамеб або зооспор.

Плазмодій на 75% складається з води, іншу частину вегетативного тіла становлять органічні речовини та солі. Для деяких міксомікотових характерна наявність вапна. Плазмодії також містять пігменти, які надають їм різноманітне забарвлення – від жовтого та білого до рожевого та червоного.

Плазмодії здатні до активного руху за допомогою псевдоподій і володіють різними таксисами – позитивними гідро- та трофотаксисами таксисами, негативним фототаксисом. Тому плазмодії у вегетативному стані мешкають у темних вологих місцях, багатих розчинною органічною речовиною або об'єктами фаготрофного живлення. Розміри плазмодіїв коливаються від мікро- до макроскопічних (інколи – до 50 см у діаметрі), і можуть бути представлені прото-, афано- або фанероплазмодіями.

**Розмноження та життєвий цикл.** Міксамеби та зооспори здатні розмножуватись вегетативним поділом надвоє. При цьому зооспори перед поділом втягують джгутики, і перетворюються на міксамеб.

Плазмодії, які являють собою спорофіти, утворюють гаплоїдні спори, які розвиваються ендогенно в плодкових тілах – спорокарпах. Переходячи в стадію спороношення плазмодії припиняють жити. Їх позитивний гідротаксис та негативний фототаксис змінюється на протилежні. Як наслідок, плазмодії виповзають на світлі сухі ділянки, і починають перетворюватись на спорокарпи.

Нижня частина плазмодію дає початок стерильній основі спорокарпу – плівчастому або сітчастому гіпоталюсу (підшарку). На ньому розвивається спороносна частина спорокарпу, яка вкривається хрящуватою оболонкою – перидієм. Він складається з ущільненого слизу та мікрофібрили целюлози. Цитоплазма плазмодію на початку спороутворення вакуолізується і розпадається на фрагменти з поодинокими диплоїдними ядрами. Вміст вакуолей частково кристалізується та випадає в осад, утворюючи капілі іцій – систему ниток, здатних до гігроскопічних рухів. Кожне диплоїдне ядро редуційно ділиться, утворюючи чотири гаплоїдних ядра. Три з них дегенерують, а четверте перетворюється на ядро спори. Цитоплазма навколо нього ущільнюється і розвивається целюлозна оболонка зі специфічною орнаментациєю.

Спорокарпи поділяють на три основні типи: плазмодіокарпи, спорангії та еталії. Плазмодіокарпи мають неправильну, розгалужену або сітчасту форму, і нагадують плазмодії, вкриті перидієм.

Спорангії характеризуються формою, сталою для певного виду, і обов'язково мають більш-менш округлу спороносну головку. Спорангії можуть бути сидячими або розташовуватись на ніжках-стебельцях. Ніжка може утворюватись або зі спороносної частини плазмодію як продовження перидію (субгіпоталічний спосіб), або зі стерильного гіпоталюса і заходить у спороносну частину спорангій, утворюючи колонку (колумелу) – епігіпоталічний спосіб.

Якщо кілька спорангіїв з'єднуються між собою боками, зберігаючи при цьому власні перегородки, то такі скупчення спорангіїв інколи називають псевдоеталіями.

Справжні еталії являють собою групи спорангіїв, які зливаються у велике сидяче переважно сферичне або напівсферичне плодове тіло, вкрите загальним покривом – кортексом. Залишки перидію окремих спорангіїв, що злилися, зберігаються в еталіях у вигляді псевдокапіліцію. Псевдокапіліцій, на відміну від капіліцію, не здатний до гігроскопічних рухів, і, таким чином, не приймає безпосередньої участі у розсіюванні спор, а лише надає еталіям додаткової механічної міцності.

Після руйнування перидію або кортексу спори висіваються зі спорокарпів і проростають гаплоїдними міксамебами або зооспорами. Через кілька годин вони виділяють назовні т.зв. фактор статевої зрілості – речовину з гормональною дією, яка ініціює початок статевого процесу. Міксамеби та зооспори різних статевих знаків попарно копулюють, утворюючи диплоїдну зиготу. Її ядро незабаром починає мітотично ділитися, даючи початок новому плазмодію. Молоді плазмодії здатні зливатись один з одним, утворюючи гетерокаріонтичні плазмодії.

В деяких випадках міксамеби можуть проростати у плазмодії апоміктично - без копуляції з іншими одноядерними індивідами. В таких випадках внаслідок ендомітозу гаплоїдне ядро міксамеби диплоїдується, і далі ділиться звичайним мітотичним способом, утворюючи диплоїдний плазмодій.

Таким чином, у життєвому циклі слизовиків чергується стадія гаплоїдних одноядерних (зрідка – багатоядерних) міксамеб чи похідних від них зооспор, які при цьому виконують функцію гамет, та диплоїдних спорифітів – плазмодіїв. Тобто життєвий цикл міксомікотових є диплогаплофазним, зі споричною редукцією, гетероморфною зміною поколінь і без стадії дикаріонів.

При несприятливих умовах міксомікотові здатні утворювати спочиваючі стадії. Зокрема, поодинокі міксамеби можуть вкриватись оболонкою і перетворюватись на сферичні мікроцисти, що проростають зооспорами. Плазмодії здатні розпадатись на окремі багатоядерні фрагменти, які вкриваються оболонкою і перетворюються на макроцисти (сферули). Фанероплазмодії здатні цілком вкриватись оболонкою із галактозамінів і перетворюватись на спочиваючі інцистовані плазмодії – склероції.

**Екологічні особливості.** Слизовики поширені на рослинних, рідше на тваринних залишках, на екскрементах тварин, на базидіальних грибах, на мохах, лишайниках, на корі живих дерев та чагарників, на травах, в ґрунті.

**Система відділу.** У відділі Мухомусота розглядаються 2 класи – Protosteliomycetes та Мухомусетес. Класи відрізняються за переважаючими типами плазмодіїв, кількістю спор, які утворює поодинокий спорокарп, наявністю спеціалізованих структур для відокремлення спор від спорокарпів (апофіз та газових пухирців). Крім того, до міксомікотових умовно відносять також Dictyosteliomycetes.

### **Клас Протостеліоміцети - Protosteliomycetes**

Об'єднує біля 40 видів слизовиків, у яких спорофіт представлений мікроскопічним багатоядерним протоплазмодієм. Органами спороношення є спорангії на ніжках, що утворюються зі спороносної частини плазмодія, тобто субгіпоталічним шляхом. Спорангії можуть бути поодинокими або утворюватись у великій кількості на макроскопічному комірчастому підшарку. В одному спорангії розвивається лише одна спора, яка може бути двоядерною або восьмиядерною. Відділення спори від ніжки в багатьох випадках відбувається завдяки спеціалізованим структурам - апофізам або газовим пухирцям. Капіліцій у протостеліоміцетів відсутній.

Клас включає два основні порядки. Перший порядок - протостеліоміцетальні (Protosteliomycetales) об'єднує слизовиків, у яких підшарок нерозвинений, і спорангії є поодинокими. Для другого порядку - цераціоміксальних (Ceratomyxales) характерна наявність великих макроскопічних розгалужених гіпоталюсів, на яких розвивається багато поодиноких спорангіїв.

Найпоширенішим видом класу є цераціомікса фруктова - *Ceratomyxa fruticulosa* (рис. - зробити). Цей слизовик зустрічається повсюдно на гнилій деревині та в лісовій підстилці. Протоплазмодій цераціомікси утворює макроскопічний гіпоталюс, що має вигляд системи білих розгалужених губчатих трубок, на яких на довгих ніжках знаходяться спорангії з поодинокими спорами.

Рис. \*\*. *Ceratomyxa fruticulosa*: А - зовнішній вигляд гіпоталюса; Б - спорангії з поодинокими спорами.

### Клас Міксоміцети - Мухомycetes

Об'єднує понад 700 видів слизовиків, у яких спорофіт представлений мікроскопічними або макроскопічними прото-, афано - та фанероплазмодіями. Органами спороношення є плазмодіокарпи, спорангії та еталії, в яких утворюється багато спор. Спори однадерні.

В межах класу за морфологією плазмодія, типом розвитку спорофору, планом будови капіліцію, наявністю вапна в структурах спорокарпу виділяють до восьми порядків, з яких нижче розглядаються чотири – Liceales, Trichiales, Physarales та Stemonitales.

### Порядок Ліцеальні – Liceales

Порядок об'єднує види, у яких спорофіт представлений прото- або фанероплазмодієм. Спорокарпи різноманітні, і являють собою плазмодіокарпи, спорангії (сидячі або на ніжці, що розвивається субгіпоталічно і не утворює колонки) або еталії. Капіліцій завжди відсутній, проте у видів з еталіями часто наявний псевдокапіліцій. Спори утворюються у великій кількості, є безбарвними або лише злегка забарвлені. Характерний представник порядку - *Lycogala*.

**Рід лікогала – *Lycogala* (рис. ?).** Слизовик мешкає у лісових фітоценозах під поваленими деревами, пеньками та у підстилці. Спороношення лікогали, представлені еталіями, часто можна зустріти на пеньках, повалених стовбурах або навіть на ґрунті протягом усього літа. Зазвичай плоді слизовика напівкулясті, до 1.5 см у діаметрі, і переважно утворюють щільні групи, які розташовуються на дуже тонкому, майже непомітному підшарку.

Молоді еталії добре помітні завдяки яскравому червонувато-рожевому забарвленню, м'які на дотик. При найменшому ушкодженню з плодівих тіл виступає червонувата або рожева рідина. При дозріванні перидій еталію твердіє і набуває оливкового, коричневого або майже чорного забарвлення. Далі перидій потоншується, і після дозрівання спор розкривається на верхівці неправильною тріщиною, через яку висіваються спори. Їх оболонки мають сітчастий візерунок, який добре помітний на великих збільшеннях мікроскопу.

Еталії розвиваються з груп щільно розміщених спорангіїв, які частково зливаються боками. Залишки перидію окремих спорангіїв утворюють цілу систему розгалужених стрічок псевдокапіліцію, що пронизує вміст еталія. Кожна стрічка одним кінцем прикріплюється до кортексу, інший кінець залишається вільним.

Найвідоміший вид роду - лікогала деревна (*Lycogala epidendrum*) - відомий під народною назвою “вовче вим’я”, зустрічається в Україні повсюдно у лісових фітоценозах різних типів.

### **Порядок Трихіальні - Trichiales**

Спорофіт представлений афано- або фанероплазмодієм, спорокарпи - плазмодіокарпами, спорангіями (сидячими або на субгіпоталічних ніжках) та еталіями. Найяскравішою ознакою порядку є наявність у плодових тілах розвиненого суцільного або трубчастого розгалуженого капіліцію, нитки якого скульптуровані спіралями, кільцями, рідше - шипами та шипиками. Інколи нитки капіліцію представлені поодинокими нерозгалуженими елатерами. Спорангії завжди позбавлені колонки. Спори трихіальних яскраво забарвлені, переважно у жовтий або червоний колір.

Характерними представниками порядку є роди *Arcyria* та *Trichia*.

**Арцирія - *Arcyria*** розрізняється за будовою спорангіїв та капіліцію. Спорангії невеликі, до 2 мм заввишки, утворюються на короткій ніжці. Перидій тоненький, пливчастий, і після дозрівання спор руйнується, за винятком базальної частини спорангію. Тут залишки перидію зберігаються у вигляді маленької чашечки. Капіліцій утворений багатьма дуже розгалуженими нитками, які інкрустовані шипами, шипиками та напівкільцями. Типовим видом роду є арцирія гола (*Arcyria denudata*), яка має яскраво-червоні спорангії.

**Трихія - *Trichia*** також утворює спорангії на ніжках, а залишки перидію зберігаються у вигляді чашечок. Проте на відміну від арцирії, капіліцій складається з багатьох нерозгалужених елатер, які орнаментовані спіральними потовщеннями. На корі дерев часто можна знайти забарвлені у жовтий колір спорангії трихії варіюючої (*Trichia varia*), висота яких становить біля 1 мм.

### **Порядок Фізаральні – Physarales**

Найчисленіший порядок класу, який характеризується наявністю макроскопічних фанероплазмодіїв, яскраво забарвлених у різні відтінки червоного, жовтого, рожевого або коричневого кольорів. Плодові тіла представлені плазмодіокарпами, еталіями та спорангіями. Капіліцій майже нерозгалужений, гладкий або має вузликподібні потовщення, утворені відкладами вапна. Перидій та ніжки спорангіїв також містять вапно. У видів, що утворюють спорангії на ніжках, часто наявна колонка, яка, проте, як і ніжка, утворюється субгіпоталічним шляхом. Спори темнозабарвлені.

До порядку належать види, які зустрічаються зазвичай на гнилій деревині, в лісовій підстилці або на піднятих над землею гілочках. Найвідомішими представниками є роди *Physarum*, *Fuligo* та *Mucilago*.

**Рід фізарум - *Physarum*** утворює макроскопічні, добре помітні фанероплазмодії. Вони мають віялоплідну форму і складаються з системи розгалужених жилок. Жилки товсті при основі, далі рівномірно, переважно дихотомічно галузяться і потоншуються. Кожна жилка складається з периферичного шару гелеподібної, обмежено рухомої цитоплазми та центральної зони з рідкої і дуже рухливої цитоплазми, яка по чергово пульсуюче рухається вперед та назад, обумовлюючи явище, відоме під назвою човникових рухів цитоплазми. Рух у передньому напрямку дещо довший, ніж у зворотньому, і завдяки цьому на передньому боці цитоплазми утворюються псевдоподії, за допомогою яких плазмодій рухається.



Плодові тіла фізаруму - це переважно сферичні спорангії на видовженій ніжці, рідше - плазмодіокарпи. Перидій та капіліцій спороншення слизівика містять багато вапна, яке легко виявляється простою реакцією на скипання зі слабким розчином соляної кислоти. Одним з найпоширеніших видів є фізарум зелений (*Physarum viride*), що утворює великі скупчення з численних зеленкуватих спорангіїв на видовжених ніжках. Перидій розтріскується на неправильні фрагменти, капіліцій в місцях галуження має вузлики з аморфного вапна.

**Рід фуліго** — *Fuligo* є одним з найпоширеніших фізарових слизівиків. Він належить до відомих їстівних представників міксомікотових. Яскраво-жовті фанероплазмодії фуліго септичного (*Fuligo septica*), які сягають 20 см у ширину та до 5 см завтовшки, на території Українських Карпат місцеві жителі вживають у їжу. У смаженому вигляді вегетативне тіло цього слизівика за смаком нагадує яєшню.

Плодові тіла слизівика представлені еталіями. Вони мають подушковидну форму, вкриті досить товстим щільним і ламким кортексом, який може бути забарвлений у білуватий, сірий, жовтий, бурий і навіть червонуватий колір. Кортекс просякнутий вапном, яке відкладається на поверхні у вигляді добре помітних дрібних кристалів. Всередині еталій виповнений спорами, скупчення яких мають зеленувато-сірий або чорно-фіолетовий колір. Нитки капіліцію розгалужені, безбарвні, і в місцях галужень інкрустовані веретеневидно здутими вапняковими вузликами. Еталії фуліго часто можна зустріти на пеньках, відмерлих рослинних залишках (листі, опалих гілках) або прямо на землі влітку та на початку осені.

**Рід муциляго** - *Mucilago* також утворює еталії. Вони забарвлені у білий, сірий або кремовий колір, і утворюються після злиття багатолопатевого спорангіїв, внаслідок чого набувають характерної форми намету з багатьма поверхневими складками. Всередині еталію розташовуються темнуваті спори та капіліцій, утворений звапняковілими платівками, які позбавлені вапнякових вузликів.

Муциляго часто можна зустріти в лісах, особливо - хвойних. Переходячи у стан спороншення слизівик часто виповзає на гілочки, які по відношенню до поверхні ґрунту розташовуються більш-менш вертикально.

### **Порядок Стемонітальні – Stemonitales**

Включає види, у яких спорофіти представлені афаноплазмодіями, плодові тіла - переважно спорангіями на ніжках, що утворюються зі стерильного підшарку, тобто епігіпоталічним способом, і, як правило, продовжуються у колонку (рідше спорангії зливаються в еталії). Капіліцій добре розвинений, має вигляд рясно розгалуженої сітки і не містить вапна. Спори темнозабарвлені. Найхарактернішим представником порядку є *Stemonitis*.

**Рід стемонітіс** – *Stemonitis* (рис. \*\*). Види цього роду широко розповсюджені в світі, і ростуть на гнилій деревині або під корою гнилих стовбурів дерев, в тріщинах пнів, у вологій лісовій підстилці тощо. Найпоширенішим видом у флорі України є стемонітіс жовтий (\*\* ? - переклад епітету) - *Stemonitis fusca*.

Афаноплазмодії цього слизівика переважно білі або жовтувато-зелені. Плодові тіла досить великі (від 0,5 до кількох см), коричневі або темно-фіолетові, і представлені видовженими прямостоячими циліндричними спорангіями з заокругленими верхівками. Спорангії розташовуються на ніжках і зазвичай утворюють щільні групи.

Ніжка кожного спорангіїю має всередині порожнину і відходить від стерильного тонкого плівчастого підшарку - гіпоталюсу. Спорогенна частина спорангіїю Тонка плівчаста оболонка спорофора – перидій, дуже рано зникає, тому спори у вигляді буруватого пилу вільно розносяться вітром. Циліндрична ніжка продовжується у спорогенну частину спорангіїю, утворюючи колонку (колумелу), яка, поступово витончуючись, доходить до

вершини плодового тіла. Від колонки беруть початок темно-бурі розгалужені гладкі нитки капіліцію, що при зміні вологості здатні здійснювати гігроскопічні рухи, сприяючи, таким чином, рівномірному висіванню спор. Спорогенна частина спорангію вкрита тонким перидієм, який не містить вапна і при дозріванні спор швидко зникає. Спори стемонітісу округлі і забарвлені у коричневий колір.

Потрапивши у придатні умови, спори стемонітісу проростають міксамебами або дводжгутиковими зооспорами, які здатні до вегетативного поділу. Якщо зустрічаються міксамеби або зооспори різних статевих знаків, вони копулюють, утворюючи диплоїдну зиготу. Внаслідок багатьох мітотичних поділів ядра з зиготи розвивається диплоїдний спорофіт, представлений афаноплазмодієм. Різні афаноплазмодії здатні зливатися між собою, внаслідок чого утворюється гетерокаріонтичний плазмодій з різними диплоїдними ядрами. По завершенні періоду росту, як правило - внаслідок зниження вологи та зменшення кількості об'єктів живлення, плазмодій переходить до утворення плодових тіл. На цій стадії відбувається мейоз, і врешті решт утворюються спорангії з гаплоїдними спорами.

#### Додаток до відділу Мухомусота: клас Диктіостеліоміцети - *Dictyosteliomycetes*

Представників цього класу раніш розглядали серед акразіомікотових слизовиків. Проте за сучасними молекулярними даними цей клас являє собою одну з гілок найпримітивніших тубулокрістат з групи амебо-флагелат, яка віддалено споріднена з міксомікотовими слизовиками та деякими філозними амебами.

Для диктіостеліомікотових характерними ознаками є наявність рухливих псевдоплазмодіїв, які утворюються внаслідок агрегації одноядерних міксамеб. Агрегація відбувається за допомогою хемотактичних реакцій, пов'язаних із секрецією окремими міксамебами циклічного аденозинмонофосфату - акразину, та схожих з ним за характером дії інших органічних сполук. Органами спороношення є сорокарпи на ніжках. Спори утворюються екзогенно і мають целюлозну оболонку. Джгутикові стадії та центріолі в життєвому циклі відсутні.

Клас представлений одним порядком *Dictyosteliales*, в межах якого відомо біля 60-и видів. Типовим представником порядку є диктіостелій дискovidний (*Dictyostelium discoideum*), який зустрічається на рослинних залишках. Цей вид добре розвивається в культурі на агаризованих середовищах, через що його широко використовують в різноманітних експериментах по дослідженню механізмів таксисів, морфогенезу, поведінці ядер при агрегації міксамеб, та ін.

### **Страменопіли. Група відділів псевдогрибів**

Страменопіли являють собою досить чітко молекулярно відокремлену гілку тубулокрістат. Організми, які належать до страменопілів, мають яскраву фенотипічну ознаку: їх монадні клітини на поверхні джгутиків несуть мастигонеми тричленної будови (ретронеми), що утворюються у перинуклеарному просторі - між зовнішньою та внутрішньою мембранами ядерної оболонки. У фотоавтотрофних організмів ретронеми можуть утворюватись також у перипластидному просторі хлоропластної еноплазматичної сітки, який є похідним від перинуклеарного простору.

До страменопілів належать організми з рослинною, тваринною та грибною стратегіями живлення, а саме група відділів хромофітових водоростей, група відділів псевдогрибів (зокрема, оомікотові, лабіринтуломікотові та гіфохітриомікотові) та деякі найпростіші (опаліни та бікосоециди).

Питання про походження псевдогрибів поки що залишається дискусійним - за однією з гіпотез, псевдогриби є первинними гетеротрофами, що близько споріднені з найпростішими з групи страменопілів, за іншою - вторинними гетеротрофами, що походять від хромофітових водоростей, які з різних причин втратили здатність до фотосинтезу.

## Відділ оомікотові гриби – Oomycota

Евкаріотичні осмотрофні страменофіти, у яких клітини вкриті целюлозно-глюкановою оболонкою, а вегетативне тіло представлено багатоядерним розгалуженим неклітинним міцелієм. Монадні стадії джгутікові. Відділ нараховує понад 800 видів прісноводних, морських та наземних організмів, які ведуть паразитичний або сапротрофний спосіб життя.

**Біохімічні особливості та живлення.** За комплексом провідних біохімічних ознак оомікотові більше схожі із рослинами, ніж із справжніми грибами. Зокрема, оомікотовим притаманний рослинний шлях біосинтезу лізину - через діамінопімелінову кислоту. У представників відділу, так само, як і у хромофітових водоростей, не виявлено здатності до синтезу сидерамінів, і йони заліза поглинаються рослинним способом. На відміну від справжніх грибів, у оомікотових відсутні такі багатоатомні спирти (поліоли) як манніт та арабіт. Основним продуктом асиміляції оомікотових є близький до хризоламінаріну  $\beta$ -1,3-глюкан - міколамінарін.

До унікальних ознак оомікотових належить спосіб синтезу амінокислоти триптофану, який відбувається за участю комплексу ферментів т.зв. п'ятої групи. Цікавою особливістю оомікотових є відсутність у них цитохрому C1, який характерний для інших грибів та багатьох рослин. Відсутня також здатність до синтезу стероїдів. Гормоном, який індукує статевий процес у оомікотових, є антеридіол.

Живлення представників цього відділу відбувається виключно осмотрофним шляхом.

**Цитологічні особливості.** Оомікотові гриби мають міцеліальну будову. Гіфи оомікотових вкриті клітинною оболонкою, каркасною основою яких є целюлоза, а поверхневий шар утворений глюканами. Є також відомості про знахідки у деяких оомікотових хітину. Однією з характерних особливостей оомікотових є наявність у цитоплазмі мембранних везикулів з шаруватою периферичною та гомогенною електронно-щільною центральною частиною. Ці везикули містять глюкани та фосфоглюкани, і приймають участь у побудові клітинної стінки, особливо - у молодих зигот.

Ядерний апарат оомікотових евкаріотичний. Гіфи цих грибів не поділені септами на окремі клітини і містять багато ядер. При утворенні зооспор у перинуклеарному просторі починається збірка ретронем, які надалі дозрівають у цитоплазмі у везикулах, похідних від зовнішньої мембрани ядра, і далі виводяться на поверхню монади поблизу місця розташування джгутіків. До ядра щільно притиснутий один або два комплекси Гольджі.

Мітоз закритий, здійснюється за участю центріолей. Ядерце у профазі, метафазі та анафазі залишається інтактним, а на початку телофазі ділиться перетяжкою.

Мітохондрії поодинокі або численні, і мають трубчасті кристи.

Джгутікові стадії представлені зооспорами з двома гетероконтними гетероморфними та гетеродинамічними джгутіками. Один із джгутіків спрямований вперед і є локомоторним. На його поверхні розташовуються ретронемі. Другий джгутік гладенький, спрямований назад і виконує функцію керма.

Перехідна зона джгутіків містить кілька кілець і позбавлена спіралеподібної структури, характерної для багатьох хромофітових водоростей. Цитоскелет, досліджений на прикладі видів роду *Phytophthora*, складається з чотирьох мікротубулярних коренів. Два з них спрямовані вперед і складаються з трьох та двох мікротрубочок, два інших спрямовані назад, і містять відповідно три та вісім мікротрубочок. Від базальних тіл джгутіків також віялоподібно розходяться поодинокі мікротрубочки, частина з яких поєднує базальні тіла з ядерною оболонкою, виконуючи, таким чином, функції ризопласту. Самі базальні тіла утримуються разом поперечно-смуғастим волокном, побудованим зі скоротливого білку центрину.

**Вегетативне тіло** представлено багатоядерним розгалуженим неклітинним міцелієм. Септами відділяються лише спорангії та гаметангії. У представників, які ведуть паразитичний спосіб життя, окремі гіфи міцелію видозмінюються у короткі трофічні гіфи - гаусторії. Вони проникають у цитоплазму клітини-господаря і споживають органічну речовину клітини, виконуючи, таким чином, функцію органу живлення.

**Розмноження** здійснюється нестатевим та статевим шляхом.

*Нестатеве розмноження* відбувається за допомогою зооспор, що утворюються або у спорангіях, розташованих на верхівках вегетативних гіф міцелію, або в екзогенних спорангіях, які розвиваються на спеціалізованих гіфах - спорангіофорах. Спорангіофори оомікозових зі спорангіями в літературі часто називають конідієносцями з конідіями, хоча ці структури принципово відрізняються від тих, які притаманні справжнім грибам.

Зооспорогенез у оомікозових еукарпічний - при утворенні зооспор весь вміст спорангію витрачається на побудову репродуктивних клітин. Зооспори оомікозових можуть бути двох типів - первинні та вторинні. Первинні зооспори завжди розвиваються у багатоядерних спорангіях, вони овальні, і мають джгутики, розташовані апікально. Первинні зооспори або безпосередньо проростають в гіфу нового міцелію, або переходять у стан цисти, після чого проростають однією вторинною зооспорою. Вторинна зооспора має нирковидну форму і джгутики у неї розміщені латерально. При проростанні вторинні зооспори завжди дають початок гіфам нового міцелію. Явище чергування у життєвому циклі первинних та вторинних зооспор отримало назву дипланетизму. Воно спостерігається переважно у водних оомікозових, у яких зооспорангії утворюються на верхівках вегетативних гіф міцелію.

У тих оомікозових, які паразитують на наземних рослинах, найчастіше розвиваються зооспорангії на спорангієносцях. Такі зооспорангії проростають зооспорами лише тоді, коли потрапляють у водне середовище. Поза межами води, але при високій вологості повітря, зооспорангій проростає голим багатоядерним протопластом, який за рахунок амебоїдного руху потрапляє у міжклітинний простір майбутнього господаря, далі синтезую оболонку і починає розвиватися у гіфу неклітинного міцелію. У посушливих умовах спорангій одразу проростає неклітинною гіфою.

У деяких оомікозових існує додатковий спосіб нестатевого розмноження за допомогою хламідоспор. Хламідоспори оомікозових (геми) – це неправильної форми фрагменти гіфи, які відокремлюються від талому і ростуть, утворюючи зародкові трубки. Такі трубки надалі проростають у гіфи.

*Статевий процес* - оогамія. Жіночі статеві органи - оогонії - утворюються переважно з котоких бічних здутих гіф, що відокремлюються від міцелію септою. У водних оомікозових весь вміст оогонію використовується на побудову кількох яйцеклітин. У більшості наземних оомікозових в оогонії утворюється лише одна яйцеклітина, причому частина цитоплазми оогонію зберігається навколо яйцеклітини у вигляді т.зв. периплазми. Периплазма забезпечує зиготу, що розвивається після запліднення, поживними речовинами та приймає участь у формуванні її оболонки.

Антеридії також утворюються як короткі бічні багатоядерні гіфи, і також відокремлюються від основної частини міцелію септами. Вміст антеридію не диференціюється на гамети. Антеридіальні гіфи ростуть в напрямку оогонію. Далі антеридії утворюють короткі копуляційні відростки, які контактують з оогонієм, проростають крізь оболонку жіночого гаметангію до яйцеклітини, і переливають в неї свій вміст. Чоловіче та жіноче ядро зливаються, і утворюється зигота - ооспора. Вона вкривається товстою оболонкою і переходить у стан спокою. Після завершення періоду спокою ооспора проростає або новим міцелієм, або спорангіофором з зооспорангіями.

Життєвий цикл у оомікозових диплофазний, без зміни поколінь. Мейоз відбувається під час формування статевих органів, тобто є гаметичним.

**Екологічні особливості.** Більшість представників відділу є паразитами прісноводних тварин та наземних вищих рослин. Значно менша кількість видів належить до прісноводних та ґрунтових сапротрофів. Чимало видів завдають значної шкоди промислового рибоводству та сільському господарству. Зокрема, водні ооміцети спричиняють небезпечні хвороби риб - сапролегніози. Наземні паразити вищих рослин викликають захворювання, відомі під загальною назвою несправжньої борошністої роси.

**Система відділу.** Відділ включає лише один клас - ооміцетові (Oomycetes), в межах якого виділяють вісім порядків. Провідними та найважливішими у практичному відношенні серед них є три порядки - Saprolegniales, Peronosporales та Pythiales. Ці порядки розрізняються, в першу чергу, за особливостями нестатевого розмноження, будовою оогоніїв, а також за екологічними особливостями їх представників.

#### Порядок Сапролегніальні – Saprolegniales

Міцелій добре розвинутий, багатоядерний, несептований. Безстатеве розмноження дводжгутиковими зооспорами, часто двох типів, які формуються в циліндричних видовжених зооспорангіях. Переважно паразити водоростей та водних тварин, поширені в прісних водоймах, рідше в морях.

**Рід сапролегнія – *Saprolegnia*.** (рис. 34). Міцелій сапролегнії несептований, складається із слабо розгалужених безбарвних гіф, які вкриті тонкою ніжною оболонкою. Цитоплазма зерниста, з добре помітними продовгуватими вакуолями. На кінцях гіф утворюються зооспорангії – довгі булавовидні здуття, відокремлені клітинною перегородкою від решти гіфи. Зооспори після дозрівання виходять через отвір на верхівці зооспорангія. Після виходу зооспор від зооспорангія лишається порожній чохол, в який може врости наступний зооспорангій від цієї ж гіфи. Цей процес називається проліферацією, іноді він може повторюватись 5-6 разів. Зооспори, що вийшли з спорангію, мають грушовидну форму і два передні джгутики різної довжини та будови (один гладенький, інший перистий). Після нетривалого періоду активного руху ці зооспори зупиняються, вкриваються оболонкою і, внаслідок проростання, дають початок вторинним зооспорам нирковидної форми. Наявність двох різних за морфологією джгутикових стадій в життєвому циклі називають дипланетизмом. Нирковидні зооспори прямують до субстрату і проростають міцелієм. Оогонії та антеридії утворюються на коротких бокових гіфах поблизу субстрату. Перш за все помітні кулясті оогонії, які в зрілому стані вповнені темними сферичними яйцеклітинами. У сапролегнії в одному оогонії утворюється до восьми яйцеклітин. Антеридії розташовуються поряд з оогоніями. Окремий антеридій являє собою розширений кінець бокової гіфи і відокремлений від неї перегородкою. Антеридій прикладається до оогонія, дає кілька запліднюючих відростків, які проходять через пори у товстій оболонці оогонія, і переливає в яйцеклітини частину свого вмісту з одним ядром. Зазвичай кілька антеридіїв обростає один оогоній. Після запліднення яйцеклітини утворюється зигота, яка вкривається щільною двошаровою оболонкою (такі зиготи часто називають ооспорами або зигоспорами), і після деякого періоду спокою проростають, утворюючи зооспорангій з зооспорами. В деяких оогоніях ооспори утворюються партеногенетично.

Представників цього роду завжди можна зустріти у вигляді ватоподібного пуху на органічних залишках тваринного походження в річці або ставку. Найчастіше вони розвиваються сапротрофно на мертвій рибі, комах, жабах, раках, але можуть і паразитувати на ікрі риби та жаб, а також мальках риб, наносячи цим значні збитки рибним господарствам. Найпоширенішим видом, що паразитує на рибах та їх ікрі, є *S. parasitica*.

**Порядок Пероноспоральні – *Peronosporales*.** Самий великий за чисельністю видів порядок в складі відділу Оомусота. Об'єднує біля 250 видів. Безстатеве розмноження – спорангіями (конідіями), які утворюються на спеціалізованих гіфах – конідієносцях (або спорангієносцях).

**Рід плазмодіа – *Plasmopara*** (рис. 35). Види цього роду викликають захворювання вищих рослин – несправжню борошністу росу. Один із видів – *P. viticola* – п. виноградова – викликає захворювання винограду, яке відоме також під назвою "мільдю". Міцелій гриба міжклітинний, розпростертий, з дрібними присосками. Конідіеносці (спорангіеносці) виходять пучками через продихи, ближче до верхівки моноподіально, майже під прямим кутом розгалужені, кінцеві розгалуження мають зубоподібні короткі гілочки. Конідії (спори) яйцеподібні, на верхівці без горбочка. Оогонії круглі, оболонка багат шарова, безбарвна або жовтувата, ооспори – жовтуваті або коричневі з гладенькою або складчастою оболонкою. Ооспори проростають навесні ниткоподібною гіфою із здуттям на кінці – первинний зооспорангій. У ньому утворюється 8-10 дводжгутикових зооспор. Зооспори, потрапляючи в краплину води на листку чи іншій тканині рослини, прямують до продихів, втягують у себе джгутики, вдягаються тонкою оболонкою і проростають нитковидною гіфою. Гіфа проникає в тканини рослини через продихи і за допомогою гаусторіїв присмоктується до клітин листка. Ріст міцелію в рослині продовжується тривалий час. Потім гриб спороносить (конідіально) і за вегетаційний період дає 7-11 поколінь безстатевого спороношення. Конідії можуть проростати зооспорами, якщо потрапляють у краплину води, або безпосередньо гіфою, якщо вони не у водному середовищі. Ооспори утворюються всередині уражених тканин і зимують в опалому листі.

Гриб уражає всі нездерев'янілі наземні органи винограду. Захворювання проявляється навесні появою на молодому листі блідо-зелених або жовтуватих плям, які з часом стають маслянистими і буріють. На нижньому боці листків, на пошкоджених ділянках листа, з'являється рясний білуватий наліт – пучки конідіеносців. Основні заходи боротьби з мільдю винограду – обприскування виноградників "Бордоською сумішшю" та введення стійких до захворювання сортів винограду.

**Порядок пітіальні – *Pythiales*.** Порядок об'єднує види, які мають безстатеве спороношення у вигляді зооспорангіїв або конідій, які, в залежності від умов, проростають зооспорами або гіфами. Спорангіеносці розгалужені, добре відрізняються від вегетативних гіф міцелію.

**Рід фітофтора – *Phytophthora*.** Найпоширеніший вид роду – *Ph. infestans* – ф. інфекційна або ф. картоплі – дуже небезпечний паразит картоплі та інших пасльонових, зокрема, помідорів, може спричинити повну втрату врожаю. Захворювання, яке викликає цей гриб, має назву "фітофтороз". Збудник захворювання поширений скрізь, найбільш інтенсивно розвивається у вологу погоду.

Цікавим фактом, пов'язаним з цим грибом, є його безпосередній вплив на історичні процеси людства, зокрема, цей гриб знищив плантації картоплі в Ірландії та Німеччині у ХІХ ст., викликавши масову еміграцію населення з цих країн.

### **Відділ лабіринтуломікотові гриби – *Labyrinthulomycota***

Евкаріотичні осмотрофні страменофіти, у яких голі клітини вкриті мікроскопічними лусочками. Вегетативне тіло представлено поодинокими або з'єднаними у сітчасті псевдоплазмодії клітинами з ектоплазматичним ретикулюмом, який утворюють спеціальні органели – ботросоми. Монадні стадії дводжгутикові. Відділ включає біля 50-и видів псевдогрибів, поширених переважно у морських біотопах.

**Біохімічні особливості та живлення.** За метаболізмом лізину лабіринтуломікотові схожі з тваринами, оскільки самі не синтезують лізін, а отримують його у складі білків в процесі живлення. Основний продукт асиміляції - глікоген, додатковий - олія.

Органічні речовини поглинаються осмотрофно. Процеси абсорбції здійснюються за участю ектоплазматичного ретикулюму.

**Цитологічні особливості.** Вегетативне тіло лабіринтуломікотових представлено поодинокими клітинами, які здатні утворювати надклітинні агрегати у вигляді псевдоплазмодіїв. Найяскравіша особливість лабіринтуломікотових - наявність ектоплазматичного ретикулуму, що розташовується назовні від плазмалеми і утворюється унікальними клітинними структурами - ботросомами (сагеногеносомами, сагеногенами). Ботросоми мають вигляд невеликих внутрішніх інвагінацій плазмалеми, на дні яких розташовується електронно-щільне тіло, до якого з внутрішнього боку клітини підходить один-два мембранних канали, а з зовнішнього боку у вигляді сплющеної цистерни відходить мембрана ектоплазматичного ретикулуму. Такі цистерни сусідніх ботросом зливаються одна з одною, утворюючи навколо клітини додатковий зовнішній двомембранний покрив - ектоплазматичну обгортку. В середині цієї обгортки знаходиться позбавлений органел матрикс ектоплазми. В ньому розміщуються пучки скоротливих мікрофібрил, одним з компонентів яких є актин, завдяки чому клітина здатна пересуватись всередині ектоплазматичної обгортки. Скорочення мікрофібрил є кальцій-залежним.

Зовнішні мембрани ектоплазматичного ретикулуму різних клітин, контактуючи між собою, частково зливаються, утворюючи анастомози і об'єднуючи клітини у сітчастий псевдоплазмодій. У деяких лабіринтуломікотових ектоплазматичний ретикулум не охоплює всю клітину, а розташовується лише на одному її боці, трансформуючись у сітчасту ризоїдоподібну структуру. В цих випадках клітини залишаються поодинокими і псевдоплазмодіїв не утворюють.

На поверхні плазмалеми під внутрішньою мембраною ектоплазматичного ретикулуму знаходяться субмікроскопічні лусочки, які утворюються у комплексі Голджі та секретуються на поверхню плазмалеми.

Ядерний апарат еукаріотичний, клітини у вегетативному стані одноядерні. В інтерфазі в ядрі є одне ядро та периферичні скупчення рибонуклеопротеїду, до ядерної оболонки прилягає один - два розвинених комплекси Гольджі, а у одноклітинних (траустохітридіальних) представників - також пара центріолей та електронно-щільне лопатеве парануклеарне тіло, утворене комплексом сплюснених цистерн ектоплазматичної сітки. Як і у інших псевдогрибів, при утворенні джгутикових стадій ядерна оболонка приймає участь у формуванні ретронем.

Мітоз напівзакритий, здійснюється за участю центріолей. Останні або присутні у клітині протягом всього клітинного циклу, або з'являються безпосередньо перед початком поділу ядра. Ядро у профазі зникає, і відновлюється лише після завершення каріокінезу.

Мітохондріальні профілі у клітинах численні, кристи трубчасті. Цікавими цитоплазматичними структурами лабіринтуломікотових є мультивезикулярні тіла та кортикальні глобули. Мультивезикулярні тіла являють собою одномембранні пухирці, всередині яких знаходиться кілька дрібніших мембранних пухирців. Кортикальні глобули утворені ліпідами, які розташовуються під плазмалею на периферії клітини.

Монадні стадії представлені зооспорами з двома латеральними гетероконтними гетероморфними та гетеродинамічними джгутиками. Довший джгутик пірчастий, він направлений вперед і вкритий ретронемами. Коротший - гладенький і спрямований назад. У деяких видів (зокрема, *Labyrinthula*) при основі коротшого джгутика знаходиться парабазальне потовщення, до якого прилягає вічко. Парабазальне потовщення є фоторецептором, а вічко виконує функцію ширми. Ядра зооспор мають гаплоїдний набір хромосом.

**Вегетативне тіло** може бути представлено двома варіантами. Перший варіант представлений поодинокими клітинами з однією ризоїдоподібною ектоплазматичною цистерною (у траустохітридіальних). Ці вегетативні тіла нагадують ризоміцелій, через що таких лабіринтуломікотових ще наприкінці ХХ ст. розміщували серед оомікотових або навіть хітридіомікотових грибів. Другий варіант - це сітчастий псевдоплазмодій, характерний для лабіринтуляльних псевдогрибів.

**Розмноження** відбувається нестатевим та статевим шляхом. Найпростіший спосіб нестатевого розмноження - це вегетативний поділ клітин надвоє. У складніших випадках лабіринтуломікотові утворюють зооспори. У представників з поодинокими клітинами зооспорангії розвиваються переважно еукарпічно: ядро клітини багаторазово мітотично ділиться, далі навколо більшості ядер уособлюються ділянки цитоплазми, які надалі трансформуються у голі нерухомі спори. Решта частини цитоплазми відмежовується від спорангії плазмалею. Після розриву покриву спорангії спори звільнюються, швидко виробляють джгутики і перетворюються на зооспори. Після періоду активного руху зооспори осідають на субстрат (переважно - на вищу водну рослину або макроскопічну водорість), втягують джгутики і розвивають ризоїдоподібну ектоплазматичну сітку.

У видів з псевдоплазмодіями на спорангій перетворюється вся вегетативна клітина, тобто розвиток холокарпічний. Після серії мітотичних поділів ядра весь вміст клітини розпадається на однадерні диплоїдні цисти. Після руйнування покривів материнської клітини цисти звільнюються, в них відбувається один мітоз та мейоз, і з кожної цисти виходить вісім гаплоїдних зооспор.

Статевий процес за деякими спостереженнями нагадує ізогамію, при якій зооспори можуть виконувати функції гамет. Проте деталі цього процесу залишаються нез'ясованими.

**Екологічні особливості.** Лабіринтуломікотові мешкають переважно на морських рослинах: макроскопічних водоростях, морській траві зостері, а також на їх відмерлих рештках. Більшість лабіринтуломікотових є сапротрофами, які розкладають детрит та рослинні залишки. Проте відомі випадки паразитизму, коли розвиток цих організмів в естуаріях спричинював хворобу та загибель водоростей з родів *Bryopsis* та *Laminaria* та епіфітотії морської квіткової рослини *Zostera marina*. Є повідомлення про знахідки лабіринтуломікотових у прісних водоймах та на вологому ґрунті, де ці гриби розвиваються на таломмах жовтозеленої водорості *Vaucheria*.

**Система відділу.** Відділ включає один клас - лабіринтуломіцетові (*Labyrinthulomycetes*) та два порядки - лабіринтуляльні (*Labyrinthulales*) та траустохітридіальні (*Traustochytridiales*). Порядки відрізняються за кількістю ботросом у однієї клітини, будовою ектоплазматичної сітки (утворює вона псевдоплазмодій чи ризоїдоподібні вирости), цитологічними особливостями (наявність в інтерфазі центріолей, парануклеарного тіла), способом утворення зооспор (еукарпічно без стадії цисти чи холокарпічно зі стадією цисти).

#### **Порядок Лабіринтуляльні - *Labyrinthulales***

Об'єднує організми, у яких ботросоми числені, ектоплазма повністю вкриває клітину і здатна агрегувати клітини у сітчасті псевдоплазмодії. Центріолі та парануклеарні тіла в інтерфазі відсутні. Зооспори утворюються холокарпічним шляхом і мають вічко.

Характерним представником порядку є збудник епіфітотії морської трави зостери - **лабіринтуля макроцистна** (*Labyrinthula macrocystis*) (рис. \*\*\*\*).

#### **Порядок Траустохітридіальні - *Traustochytridiales***

Включає гриби з поодиноким ботросомом, яка утворює ризоїдоподібну ектоплазму, що не вкриває клітину і не агрегує окремі клітини у псевдоплазмодії. Центріолі та парануклеарні тіла в інтерфазі наявні. Зооспори утворюються переважно еукарпічним шляхом і позбавлені вічка.

Найвідоміший представник порядку - **траустохітриум проліферуючий** (*Traustochytrium proliferum*) (\*\*\*) (рис. з Горленко, с.307), який часто оселяється на таломмах сифональних морських водоростей з роду *Bryopsis*.



## Відділ гіфохітриомікотові гриби – *Hyphochytriomycota*

Евкаріотичні осмотрофні страменофіли, у яких клітини у дорослому стані повністю або частково вкриті целюлозно-хітиною оболонкою, а вегетативне тіло представлено поодинокими багатоядерними клітинами або ризоміцелієм. Монадні стадії одноджгутикові. Відділ нараховує лише біля 30 видів, які належать до п'яти родів. Більшість видів є ґрунтовими сапротрофами (розвиваються на мертвих тілах безхребетних тварин та грибів, відмерлих рослинах) або паразитами наземних та водних організмів (оомікотових та аскомікотових грибів, зелених та бурих водоростей, ракоподібних).

**Біохімічні особливості та живлення.** Представники відділу синтезують лізин рослинним шляхом – з аспартага та пірувата через діамінопімелінову кислоту (ДАП шлях). На відміну від оомікотових, гіфохітриомікотові здатні до біосинтезу стероїдів. Споживання органічних речовин здійснюється виключно шляхом абсорбції. Фагоцитоз та травні вакуолі, незважаючи на наявність у ряду представників ризоподіподібних виростів ризоміцелію, відсутні. Як джерело вуглецю гіфохітриомікотові здатні використовувати різноманітні прості цукри, а також целюлозу та крохмаль. Нітроген ці організми засвоюють виключно у вигляді органічних сполук, зокрема у складі пептону або аспарагіну. Продукт асиміляції – олія. Відомості про запасні полісахариди відсутні.

**Цитологічні особливості.** У дорослому стані всі представники відділу повністю або частково вкриті целюлозно-хітиновими оболонками. На ранніх стадіях розвитку вегетативне тіло гіфохітриомікотових може бути представлено голими протопластами.

Ядерний апарат евкаріотичний. Зооспори одноядерні, дорослі вегетативні клітини містять багато ядер з одним ядерцем в центрі. Особливістю інтерфазних ядер в зооспорах та дорослих вегетативних клітинах є наявність навколо зовнішньої мембрани ядерної оболонки щільного кільця рибосом, які утворюють т.зв. перинуклеарну рибосомальну зону. До ядерної оболонки також притиснутий комплекс Гольджі та одне або кілька мікротілець (припускають, що це пероксисоми). На периферії рибосомальної зони розташовується кілька мітохондріальних профілів, які мають трубчасті кристи.

Мітоз напівзакритий, веретно утворюється за участю центріолей. Ядерце у профазі зникає, і відновлюється лише по закінченні каріокінезу.

Зооспори гіфохітриомікотових мають лише один апікальний джгутик, вкритий двома рядами ретронем. Перехідна зона джгута містить термінальну платівку. Біля базального тіла джгута знаходиться одна центріоля, яка є залишком базального тіла другого, редуваного джгута. Від базального тіла беруть початок три джгуткових кореня, два з яких спрямовані вперед і з'єднані з гребінчасто розташованою системою мікротрубочок. Третій корінь спрямований назад і проходить вздовж ядерної оболонки. До базального тіла щільно притиснута верхівка ядра. У цитоплазмі зооспор знаходяться мультивезикулярні тіла, схожі з такими у лабіринтуломікотових псевдогрибів, а також велика краплина олії та електронно-щільні дрібні везикули.

**Вегетативне тіло** гіфохітриомікотових у зрілому стані представлено або поодинокую багатоядерною сферичною клітиною, або ризоміцелієм. Останній може бути простим або складним. Простий ризоміцелій складається із вкритої оболонкою багатоядерної центральної частини та голого розгалуженого ризоїду. У складного ризоміцелію від центральної багатоядерної частини відходить кілька ризоїдів. На верхівці кожного ризоїду може розвиватись нова здута багатоядерна частина, яка надалі утворює нові ризоїди. Як наслідок, вегетативне тіло поступово набуває вигляду справжнього міцелію.

**Розмноження** нестатевим шляхом відбувається зооспорами, які утворюються холокарпічно. Статевий процес – ізогамія. Гамети, що копулюють, представлені двома

голими протопластами, що виходять з молодих вегетативних клітин. Статеве спороношення – багатоядерна спочиваюча спора, яка згодом перетворюється на зооспорангій.

**Життєвий цикл** агамних видів та цикл нестатевого розмноження еугамних представників включає стадії: а) зооспори; б) молоді клітини, вкритої оболонкою; в) дорослого талому; г) зооспорангій.

Наприклад, у видів роду анісольпідіум (*Anisolpidium*), які розвиваються переважно на водоростях, зооспора осідає на придатний субстрат, втрачає джгутик, вкривається целюлозно-хітиною оболонкою, розчиняє оболонку господаря. Через такий отвір протопласт молоді клітини перетікає у клітину господаря. Гриб починає жити та рости. Ядра при цьому мітотично діляться, талом стає багатоядерним. Згодом ріст уповільнюється, протопласт вкривається оболонкою і перетворюється на дорослу багатоядерну сферичну клітину. Згодом ця клітина утворює шийку, яка прориває назовні оболонку господаря. Вміст клітини розпадається на багато зооспор. Після розриву шийки спорангій зооспори виходять назовні і уражують нові водоростеві клітини.

Якщо на одну клітину осідає дві зооспори, то їх протопласти після проникнення у клітину можуть копулювати, утворюючи зиготу. Вона одразу розвивається в багатоядерний зооспорангій, і далі переходить у стан спокою. По його завершенні за непрямыми даними відбувається мейоз і утворюються гаплоїдні зооспори.

Види роду ризидіоміцес (*Rhizidiomyces*) уражують оомікотові, хітридіомікотові та оомікотові гриби. Їх зооспори осідають на тіло господаря, втрачають джгутик та одягаються оболонкою, за винятком місця контакту із субстратом. З цієї точки гриб утворює ризоїд простого ризоміцелію, що проникає у тіло господаря і споживає його органічні речовини. Зовнішня частина паразита розростається, стає багатоядерною, і згодом перетворюється на зооспорангій.

Схожий цикл розвитку має гіфохітриум пенілли (*Hyphochytrium penillae*), який викликає масову загибель планктонного рачка *Penilia avirostris*. Відміни полягають в тому, що під час росту гіфохітриум утворює складний ризоміцелій, ріст якого і обумовлює смерть господаря.

**Система відділу** включає лише один клас гіфохітридіоміцетових (*Hyphochytriomycetes*) та один порядок гіфохітридіальних (*Hyphochytridiales*).

## Гриби платикристати

До грибів-платикристат належать п'ять відділів осмотрофних гетеротрофів - плазмодіофоромікотові, хітридіомікотові, зигомікотові, аскомікотові та базидіомікотові. Серед цих відділів за комплексом фенотипічних ознак, які корелюють з молекулярно-філогенетичними даними, відокремлену позицію не філогенетичному дереві займають плазмодіофоромікотові слизовики, які більш-менш рівновіддалені від підцарства рослин, з одного боку, та підцарства справжніх грибів, з іншого. У грибів-платикристат в клітинних оболонках вегетативних тіл або спор каркасным елементом є хітин. Основний продукт асиміляції - глікоген. Мітохондріальні кристи у плазмодіофоромікотових двох типів - пластинчасті та трубчасті, у всіх справжніх грибів - лише пластинчасті. Кристи при основі, незалежно від їх форми, не мають базальної перетяжки.

### Відділ плазмодіофоромікотові слизовики – *Plasmodiophoromycota*

Евкаріотичні первинно-гетеротрофні твариноподібні платикристати, вегетативне тіло яких представлено голим внутрішньоклітинним плазмодієм. Джгутикові стадії представлені зооспорами з двома гладкими нерівними джгутками. Відділ об'єднує біля п'ятидесяти видів облігатних внутрішньоклітинних паразитів вищих рослин, водоростей та грибів.

За результатами молекулярно-філогенетичних реконструкцій плазмодіофоромікотові розташовуються при основі дерева платикристат, більш-менш рівновіддалено від справжніх грибів та справжніх рослин. Найближчими родичами цього відділу є, з одного боку, гаптофітові водорості, з іншого - хітридіомікотові гриби. Цікавим є те, що подібно до гаптофітових, у багатьох плазмодіофоромікотових в мітохондріях наявні кристи двох типів - як пластинчасті, так і трубчасті. Проте за наявними електронограмами трубчасті кристи при основі не перетягнуті, тобто гомологічні до типовим пластинчастим кристам інших платикристат.

**Біохімічні особливості та живлення.** Відомості щодо ранніх стадій метаболізму лізину у плазмодіофоромікотових відсутні. Біосинтез триптофану відбувається за допомогою ферментів першої групи, аналогічно до хітридіомікотових та частини аскомікотових грибів. Основний продукт асиміляції - глікоген, додатковий - олія.

Незважаючи на наявність плазмодіїв, живлення плазмодіофоромікотових відбувається виключно осмотрофно, абсорбційним шляхом. Ці гриби не утворюють травних вакуолей, хоча при розростанні плазмодії здатні неповністю охоплювати своєю цитоплазмою протопласт клітини-господаря.

**Цитологічні особливості.** Вегетативне тіло, яке представлено внутрішньоклітинним плазмодієм, вкрито лише плазмадемою, тобто є голим. Перед утворенням спор таке тіло вкривається тонким шаруватим зовнішнім покривом, але його природа залишається нез'ясованою. Спори плазмодіофоромікотових вкриті хітиновою оболонкою.

Ядерний апарат евкаріотичний. У репродуктивних клітин (зооспор та міксамеб) ядро одне, вегетативні стадії - первинні та вторинні плазмодії - багатоядерні, причому первинні плазмодії мають ядра генетично однакові, а вторинні містять багато пар дикаріонів. В інтерфазі ядра плазмодіїв мають одне ядрце; до поверхні ядерної мембрани притиснута пара центріолей, які розташовуються на одній вісі і майже стикаються базальними частинами. Кут між центріолями становить 180°. До протилежного боку ядерної оболонки прилягає комплекс Гольджі.

Мітоз напівзакритий, здійснюється за участю центріолей. Під час мітозу в метафазі ядрце ділиться перешнуровкою, причому поділ відбувається у площині, перпендикулярній до вісі веретена. В анафазі, коли хромосоми розходяться до полюсів веретена, як наслідок, всередині ядра спостерігається структура, яка нагадує хрест (т.зв. хрестоподібний мітоз

плазмодіофоромікозових): на полюсах ядра біля отворів ядерної оболонки розташовується хроматин, а латерально до вісі веретена - по одному ядерцю.

Мітохондріальні профілі численні, і мають трубчасті та пластинчасті кристи, які не перетягнуті при основі.

Джгутикові стадії представлені зооспорами з двома передніми гладенькими джгутками нерівної довжини. Базальні тіла джгутиків орієнтовані одне до одного під кутом  $40-60^{\circ}$ , тобто їх розташування не повторює орієнтацію базальних тіл. У зооспорах на стадії підготовки до інфікування клітини рослини-господаря з'являється специфічна паличкоподібна органела, яка надалі розвивається в складний апарат проникнення в клітину-господаря - адгезорій.

**Вегетативне тіло** представлене внутрішньоклітинними багатоядерними первинними та дикаріонтичними вторинними плазмодіями. Плазмодії не здатні до активного руху за допомогою псевдоподій, хоча у молодому віці можуть переноситись в інші клітини господаря через пори по плазмодесмах.

**Розмноження** відбувається нестатевим шляхом за допомогою первинних зооспор, що утворюються з нерухомих спор. Статеве процес - ізогамія. Гамети морфологічно схожі з первинними зооспорами і називаються також вторинними зооспорами, завдяки їх здатності проростати партеногенетично.

**Життєвий цикл** гаплофазний з зиготичною редукцією та чергуванням первинних гаплоїдних та вторинних дикаріонтичних плазмодіїв.

У загальному вигляді життєвий цикл наступний: вторинний плазмодій холокарпічно розпадається на вкриті оболонками спори. Після руйнування клітини-господаря спори звільняються, і за певних умов окрема спора проростає дводжгутиковою первинною зооспорою. Вона після періоду активного руху осідає на придатний субстрат, вкривається оболонкою, розвиває адгезорій, за допомогою якого пробуравлює оболонку клітини-господаря і переливає свою цитоплазму у клітину господаря.

Протопласт первинної зооспори росте, споживаючи органічні речовини господаря; його ядро багаторазово мітотично ділиться, внаслідок чого розвивається первинний плазмодій. Після споживання органічних речовин господаря первинний плазмодій вкривається шаруватою оболонкою, часто утворює вивідні трубки, які проривають покриви мертвої клітини-господаря і утворюють канали для виводу назовні майбутніх репродуктивних клітин. Після цього вміст первинного плазмодію розпадається на одноядерні ізогамети (т.зв. вторинні зооспори), які здатні також проростати партеногенетично.

Гамети виходять у зовнішнє середовище. Далі вони попарно копулюють, утворюючи дикаріонтичну клітину злиття. Така клітина зберігає дві пари джгутиків, активно рухається, далі осідає на придатний субстрат, розвиває адгезорій, і переливає свій вміст у клітину господаря. Клітина злиття росте, її ядра синхронно діляться. Як наслідок, утворюється вторинний дикаріонтичний плазмодій. При вичерпанні поживних речовин клітини-господаря дикаріони вторинного плазмодію зливаються, відбувається мейоз, і плазмодій розпадається на одноядерні вкриті оболонками спори. Після руйнування покривів мертвої клітини-господаря спори звільняються, і можуть проростати первинними зооспорами.

**Система відділу** включає один клас Плазмодіофороміцетових (Plasmodiophoromycetes) та один порядок - плазмодіофоральних (Plasmodiophorales). До найпоширеніших та найбільш важливих у практичному відношенні належать роди *Plasmodiophora*, *Polymyxa* та *Spongospora*.

## **Справжні гриби**

Справжні гриби (підцарство Fungi) являють філогенетично відособлену велику групу еукаріотичних первинно гетеротрофних платикристати, що живляться осмотрофно. Для справжніх грибів характерний є грибний шлях синтезу лізину - через  $\alpha$ -аміноадипінову кислоту (AAA-шлях), біосинтез триптофану за допомогою ферментів пешої-четвертої груп. Крім того, справжні гриби (за винятком зигомікотових) здатні синтезувати спирт манітол (його наявність у крові або екстрактах тваринних тканин є індикатором грибної інфекції). У справжніх грибів відсутні комплекси Гольджі (його функції виконують різноманітні видозміни ендоплазматичної сітки). В межах цієї філи чітко окреслюються тенденції прогресуючого розвитку дикаріонтичної фази у життєвому циклі.

Справжні гриби мають чимало спільних рис зі справжніми тваринами (включаючи багатоклітинних - Metazoa): утворення сечовини як одного з кінцевих продуктів метаболізму, накопичення глікогену як основного резервного полісахариду, наявність клітинних покривів, каркасною основою яких є хітин. Монадні клітини справжніх грибів, представлені у найпримітивнішому в даній групі відділі хітридіомікотових, подібно до сперамтозоїдів багатоклітинних тварин мають лише один задній гладкий джгутик.

На молекулярних деревах справжні гриби утворюють компакту монофілітичну групу. За системами різних авторів відділи, що належить до справжніх грибів, виділяються у таксон найвищого систематичного рангу - царство або підцарство.

Нижче справжні гриби (відділи Chytridiomycota, Zygomycota, Ascomycota та Basidiomycota) розглядаються як окреме підцарство Fungi, яке є сестринським до підцарства тварин (Animalia). Філа, яка надалі розділяється на Fungi та Animalia, споріднена також із підцарством рослин (Plantae), до якої належать фотоавтотрофні платикристати.

Цікаво, що у молекулярну кладу, яку утворюють представники підцарства Fungi, потрапляє також тип внутрішньоклітинних паразитичних тварин - мікроспоридії. Проте цей таксон досі не знаходиться під керуванням МКБН, тому нижче характеристика мікроспоридій не наводиться.

### **Відділ хітридіомікотові гриби – Chytridiomycota**

Справжні гриби, специфічною ознакою яких є наявність монадних репродуктивних клітин з одним заднім гладеньким джгутиком. Відділ нараховує біля тисячі видів.

Включає переважно морських та прісноводних (рідше - ґрунтових) паразитів водоростей, квіткових рослин, безхребетних та грибів, а також сапротрофів, що розвиваються на субстратах, багатих на хітин, целюлозу, кератин.

**Біохімічні особливості та живлення.** Хітридіомікотові синтезують лізин через через  $\alpha$ -аміноадипінову кислоту (AAA-шлях), триптофан - виключно за допомогою ферментів першої групи. Іони заліза поглинаються за участю сидерамінів. Як джерело вуглецю використовують широкий спектр оліго- та полісахаридів (від глюкози та фруктози до целюлози та хітину). Азот здатні засвоювати у вигляді амінокислот, пептидів, мінеральних сполук (солей амонію, нітратів, деякі види - також і нітритів).

Поглинання органічних сполук здійснюється виключно шляхом абсорбції. Травні вакуолі у хітридіомікотових не утворюються.

**Цитологічні особливості.** Клітини хітридіомікотових принаймі на заключних стадіях розвитку вкриті хітин-глюкановими клітинними оболонками.

Ядерний апарат еукаріотичний. Кількість ядер у різних представників варіює від одного до багатьох. Ядра зазвичай мають по одному ядерцю.

Мітоз напівзакритий, відбувається за участю центріолей. При мітотичному поділі ядерце у різних представників веде себе по різному. У більшості випадків ядерце у профазі

зберігається, і зникає в метафазі або анафазі. Рідше ядерце у профазі виштовхується з ядра у цитоплазму, і там наприкінці мітозу зникає. Відомі також поодинокі представники, у яких ядерце одразу зникає у профазі, і відновлюється у дочірніх ядрах лише в ранній інтерфазі.

Мітохондрії хітридіомікозових мають пластинчасті кристи. Комплекс Гольджі відсутній. До специфічних структур належать асоціації ліпідних глобул з мікротільцями. У деяких видів виявлено цікаві сотоподібні мембранні структури - румпосоми, проте їх функції залишаються нез'ясованими.

Монадні стадії представлені голими зооспорами та гаметами, які мають один гладенький задній джгутик. Крім того, в таких клітинах зберігається видозмінене базальне тіло другого джгутика, яке називають нефункціонуючою центріолею. Перехідна зона джгутика містить термінальну платівку, інколи також спіралеподібну структуру. Від мікротрубочок верхівки базального тіла до плазмалеми в місці її джгутикового випину відходять дев'ять радіальних підпорок. Така структура дещо нагадує опори базального тіла у гіфохітриомікозових, хоча не є їх гомологом. Базальне тіло з'єднується з ядерною оболонкою або кількома мікротубулярними коренями, або поперечно-смугастим ризопластом, або безпосередньо контактує з поверхнею ядра.

**Вегетативні тіла** хітридіомікозових досить різноманітні і можуть бути представлені амебоїдом, ризоміцелієм або несептованим міцелієм. Амебоїди мікроскопічні, містять багато гаплоїдних ядер, і наприкінці ростової фази одягаються хітин-глюкановою оболонкою, перетворюючись на зооспорангії.

Складнішим варіантом є ризоміцелій. Він утворений великою одно- або багатоядерною вкритою оболонкою клітиною, від якої відгалужуються тонкі, позбавлені ядер та клітинних оболонок трофічні ризоїди, схожі на ризоподії. Зазвичай ризоїди заглиблюються всередину субстрату, звідки абсорбують поживні речовини.

Найскладнішим варіантом вегетативного тіла є міцелій, що складається з багатоядерних трубчастих гіф. Окремі ділянки таких гіф можуть відмежовуватись перегородками і перетворюватись на зооспорангії. Тоді такий міцелій здається септованим і злегка розгалуженим.

**Розмноження.** Нестатеве розмноження відбувається одноджгутиковими зооспорами. Статевий процес – гаметогамія, яка представлена різними варіантами (ізо-, гетеро- або оогамією) та досить проста гаметангіогамія. Крім того, у окремих видів виявлено соматогамний статевий процес, при якому копулюють ризоїди двох різних ризоміцеліїв. В зону контакту мігрують ядра. Там вони зливаються, утворюючи диплоїдне зиготичне ядро.

**Життєві цикли** у хітридіомікозових досить різноманітні. За ядерними фазами, наявністю дикаріонтичних стадій та наявністю чергування поколінь вони представлені п'ятьма варіантами:

1. Гаплофазні без дикаріонтичних стадій та без чергування поколінь (наприклад, у *Monoblepharis*);
2. Гаплофазні без дикаріонтичних стадій та з гетероморфною зміною поколінь (*Rhizophyidium*);
3. Гаплофазні з дикаріонтичною стадією зиготичної цисти, без чергування поколінь (*Polyphagus*);
4. Гаплофазні з дикаріонтичною стадією та гетероморфним чергуванням поколінь: гаметоспорофітів, що утворюють зооспорангії (наприклад, літні цисти), та дикаріонтичних спорофітів, що перетворюються на дикаріонтичні зиготичні цисти (зимові цисти) (типовий представник - *Synchytrium*);
5. Гаплодиплофазні без дикаріонтичних стадій та з ізоморфною зміною поколінь (*Allomyces*).

При гаплофазних циклах мейоз зиготичний, при гаплодиплофазних - споричний. Зазвичай гамети морфологічно не відрізняються від зооспор.

**Система відділу.** Відділ представлений класом Chytridiomycetes. На основі ультраструктурних особливостей зооспор (взаємне положення базального тіла та нефункціонуючої центіолі, організація зони навколо ядра, цитоскелетної системи, наявності румпосом, кількості, розмірів та характеру асоціації ліпідних глобул з мікротільцями та мітохондріями), частково - будови вегетативного тіла, статевого процесу, клас поділяють на 4 порядки - Chytridiales, Spizellomycetales, Blastocladales, Monoblepharidales.

### **Порядок Хітридіальні – Chytridiales**

Нефункціонуюча центріоля розміщується паралельно до базального тіла джгутіка. Центр зооспори зайнятий комплексом компактно розміщених та притиснутих одна до одної органел - ядра, мітохондрії, великої ліпідної глобули, мікротіла та багатьох рибосом, і оточений оболонкоподібною цистерною ендоплазматичної сітки. На цій цистерні з боку ліпідної глобули розташовується притиснута до плазмалеми румпосома. Базальне тіло пов'язане з румпосоною мікротубулярним коренем.

До порядку входять гриби з вегетативним тілом у вигляді або амебоїду, або ризоміцелію.

Більшість видів паразитує на водоростях, вищих наземних рослинах та інших грибах. Деякі види є водними та ґрунтовими сапротрофами, і розвиваються на субстратах, що містять переважно целюлозу, хітин та кератин. До найпоширеніших родів належать *Synchytrium*, *Rhizophyidium* та *Polyphagus*.

**Рід синхітріум – *Synchytrium*** (рис. 38). Представники цього роду – внутрішньоклітинні паразити вищих рослин. Їх вегетативне тіло представлене багатоядерним плазмодієм, який наприкінці фази росту вкривається оболонкою. Ці гриби викликають утворення галів у вигляді бородавок, желваків чи наростів, розмір та колір яких залежить від виду рослини. Найважливішим у практичному відношенні видом є збудник раку картоплі - синхітріум ендобіотичний (*S. endobioticum*).

Життєвий цикл цього гриба розпочинається зі стадії зооспори. Вона осідає на клітину епідермісу бульби картоплі, вкривається власною оболонкою, розчиняє оболонку клітини-господаря, і переливає в неї свій вміст. Протопласт паразита починає рости, його ядро мітотично ділиться. Утворюється мікроскопічний багатоядерний плазмодій. Під час росту плазмодію клітина господаря збільшується у розмірах – гіпертрофується. Далі плазмодій вкривається оболонкою, і перетворюється на літню цисту – заключну стадію розвитку вегетативного тіла, гомологічну нерозгалуженому неклітинному міцелію. Циста виділяє фітогормони, які стимулюють прискорений поділ сусідніх здорових клітин тканини господаря – гіперплазію. Клітини господаря, що інтенсивно діляться, поступово виштовхують цисту на поверхню вегетативного тіла господаря, утворюючи характерну розетку навколо хворої клітини з цистою. Потім оболонка цисти розривається, з отвору виходить міхуроподібний виріст. Протопласт цисти переходить у цей виріст і розпадається на 5-7 багатоядерних ділянок, кожна з яких перетворюється на зооспорангій з кількома сотнями зооспор. Таку групу спорангіїв називають сорусом. Оболонка соруса руйнується, далі розриваються оболонки спорангіїв, і назвні виходять зооспори, що знов уражують здорові клітини.

Наприкінці вегетаційного сезону літня циста замість зооспор утворює ізогамети, морфологічно ідентичні до зооспор. Гамети копулюють, утворюючи дикаріонтичну рухливу клітину злиття – планозиготу. Вона як і зооспора, уражує здорову клітину господаря, розростається у дикаріонтичний плазмодій, і далі перетворюється на вкриту шаруватою кутастою оболонкою темно-жовту зимову цисту, що переходить у стан спокою. Навесні ядра дикаріонів зливаються, далі відбувається мейоз, і циста перетворюється на зооспорангій.

Розетки та соруси при цьому не утворюються. Таким чином, у життєвому циклі *Synchytrium* чергуються гаплоїдний гаметоспорофіт, представлений плазмодієм, що утворює літні цисти, та дикаріонтичний спорофіт, який представлений плазмодієм, що утворює зимові цисти.

Синхітріум ендобіотичний є надзвичайно небезпечним патогеном. Втрати врожаю від раку картоплі можуть сягати 40-60%. Основний захід боротьби з цією хворобою - виведення стійких до ураження патогеном сортів картоплі. Ефективним заходом профілактики захворювання є також правильне ведення сівозмін. У надзвичайних випадках вдаються до протруювання ґрунту дезінфікуючими речовинами, зокрема - розчином формальдегіду.

**Рід ризофідіум - *Rhizophydium*** об'єднує гриби, що паразитують переважно на водоростях, найпростіших та пилку вищих рослин. В межах роду відомі також види-сапротрофи, що мешкають на різноманітних рослинних та тваринних залишках. Вегетативне тіло цих грибів представлено ризоміцелієм. До найбільш поширених та детально вивчених видів належить ризофідіум пилковий (*R. pollinis*), який масово розвивається на пилку сосни, що потрапив у воду.

Зооспора гриба осідає на пилкове зерно, втягує джгутик, вкривається оболонкою і утворює голі ризоїдальні вирости, що проривають покриви пилку і занурюються в його цитоплазму. Зовнішня вкрита оболонкою частина колишньої зооспори росте, стає багатоядерною, і разом із ризоїдами утворює ризоміцелій. Далі зовнішня (екстратрикаріальна) частина ризоміцелію перетворюється на зооспорангій, вміст якого розпадається на зооспори. Через пору на верхівці зооспорангія зооспори виходять назовні і уражують нові пилкові зерна.

При статевому розмноженні, яке зазвичай пов'язане із зменшенням на поверхні води кількості пилкових зерен, одна з зооспор (її умовно вважають чоловічою) осідає на клітину пилку, вкривається оболонкою і без поділу ядра розвиває ризоїди, проростаючи в одноядерний чоловічий гаметофіт. Він виділяє феромони, що приваблюють жіночу зооспору. Вона сідає на чоловічий гаметофіт, вкривається оболонкою і перетворюється на жіночий гаметофіт. В зоні контакту між гаметофітами утворюється отвір, через який протопласт чоловічої клітини перетікає в жіночу. Таким чином, гаметофіти під час статевого процесу ведуть себе як гаметангії, вміст яких не диференціюється на гамети, тобто статевий процес представлений гаметангіогамією. Ядра гаметангіїв зливаються, і зигота перетворюється на товстостінну цисту, яка є гомологом зимової цисти синхітріуму. Після періоду спокою, який може тривати рік і більше, ядро зиготи редуційно ділиться, далі відбувається серія мітозів, і вміст цисти розпадається на численні гаплоїдні зооспори. Через пору в оболонці цисти во ни виходять назовні, і уражують новий пилок, що потрапляє у воду. Таким чином, в життєвому циклі *Rhizophydium* наявна стадія гаплоїдного спорофіту, представленого багатоядерним ризоміцелієм, та гаплоїдних одноядерних чоловічих та жіночих гаметофітів. Стадія дикаріонів відсутня, а статевий процес – гаметангіогамія.

**Рід поліфагус – *Polyphagus*** (рис. 37). Найбільш відомий та досліджений вид цього роду – поліфагус евгленовий (*P. euglenae*), який паразитує на евгленах. Вегетативне тіло гриба - це ризоміцелій з багаторазово розгалуженими ризоїдами.

Розвиток гриба починається зі стадії зооспори. Вона знаходить скупчення інцистованих евглен, зупиняється, втягує джгутик, вкривається оболонкою і розвиває багато ризоїдів ризоміцелію, що проникають всередину багатьох клітин господарів (інколи уражується водночас до кілької десятків евглен). Згодом від центральної частини ризоміцелію відбруньковується випин, в яке переходить ядро. Воно багаторазово ділиться, і випин перетворюється на великий міхуроподібний зооспорангій. Зооспори надалі уражують нових евглен.

Статеве розмноження починається при нестачі їжи. В цьому випадку від двох різних ризоміцеліїв в напрямку один до одного починають утворюватись довгі копуляційні відростки. Відросток одного з ризоміцеліїв на верхівці здутий, має шипасту оболонку, і в



ньому знаходиться ядро. Після контакту відростків між ними утворюється кон'югаційний канал, через який ядро з другого ризоміцелію переходить у здуття з шипастою оболонкою. Здуття відмежовується від батьківських ризоміцеліїв септами, і перетворюється на дикаріонтичну цисту. При проростанні цисти ядра зливаються, відбувається мейоз та серія мітозів, і циста перетворюється на зооспорангій з багатьма зооспорами. Таким чином, життєвий цикл гаплофазний, з зиготичною редукцією, без чергування поколінь та зі стадією дикаріонтичної зиготичної цисти; статевий процес - соматогамія.

### **Порядок Спіцеломіцетальні - Spizellomycetales**

Нефункціонуюча центріоля розміщується до базального тіла джгутика під кутом біля 45°. Центральний комплекс органел, оточених цистерною ендоплазматичної сітки, відсутній. Рибосоми та мікротільця розміщені в цитоплазмі дифузно. Мітохондрії розташовані біля базального тіла джгутика і пов'язані з ним багатьма поодинокими мікротрубочками. Ядро має довгий випин, який майже контактує з базальним тілом або переходить у поперечно-смугастий ризопласт. Ліпідних глобул кілька, вони дрібні, розташовуються на передньому (протилежному від джгутика) боці клітини. Румпосома відсутня. Вегетативне тіло - плазмодій або ризоміцелій.

Характерний представник порядку - *Olpidium*. Вегетативне тіло цього гриба - плазмодій, а життєвий цикл досить схожий із таким у синхітріуму. Види роду уражують переважно різноманітні наземні рослини. До найбільш небезпечних фітопатогенних видів належить ольпідіум капустияний (*Olpidium brassicae*), який паразитує на хрестоцвітних, і викликає хворобу капусти, відому під назвою "чорна ніжка капустияної розсади".

**(дати опис циклу. Звернути увагу на наявність у зооспорангіїв вивідної трубки та на те, що зиготична циста містить лише один дикаріон)**

**Представники роду є збудниками небезпечної хвороби рослин, яка відома під назвою "чорна ніжка". На коренях, кореневих волосках та кореневій шийці рослини-господаря з'являються бурі плями, тканини в цих місцях швидко загнивають і рослина гине. На відміну від попереднього представника види роду ольпідіум не утворюють соруси зооспорангіїв.**

### **Порядок Бластокладіальні - Blastocladales**

Нефункціонуюча центріоля розміщується під прямим кутом до базального тіла джгутика. Центральний комплекс органел включає ядро, яке з одного боку асоційоване з базальним тілом, а з протилежного - т.зв. ядерним ковпачком (рибосомальною зоною, оточеною ендоплазматичною сіткою і притиснутою до поверхні ядерної оболонки). На латеральному боці клітини є складний комплекс, який утворений притиснутою до плазмалеми цистерною ендоплазматичної сітки, видовденим мікротільцем, яке асоціюється з кількома дрібними лінійно розміщеними ліпідними глобулами; останні асоційовані з видовженою мітохондрією, верхівка якої оперезує базальне тіло.

Вегетативне тіло - плазмодій, ризоміцелій або несептований міцелій. Статевий процес - ізо- та гетерогамія. Життєвий цикл - гаплодиплофазний.

Характерним представником є рід алломіцес - *Allomyces*, вегетативне тіло якого має міцеліальну будову. Гриб розвивається як водний або ґрунтовий сапротроф, оселяючись на рослинних залишках та трупах тварин. Спорофіт гриба - це мало розгалужений неклітинний міцелій з перетяжками та несправжніми септами. Ядра спорофітів диплоїдні. На верхівках бічних відгалужень після відокремлення їх від міцелію мікропоровими септами розвиваються тонкостінні або товстостінні зооспорангії, які також часто називають цистами. В кожному зооспорангії утворюється багато зооспор. Зооспори з тонкостінних зооспорангіїв проростають у нові диплоїдні спорофіти.

У товстостінних зооспорангіях перед утворенням зооспор відбувається мейоз, і як наслідок, в них утворюються гаплоїдні зооспори. Вони проростають у гаплоїдні гаметофіти, що морфологічно не відрізняються від спорофітів. Проте на верхівках бічних відгалужень замість зооспорангіїв утворюються або чоловічі, або жіночі гаметангії, які відокремлюються

від гіфи мікропоровими септами. Після виходу у зовнішнє середовище гамети, що морфологічно не відрізняються від зооспор, копулюють. Копуляція пов'язана з реакцією на статевий гормон - сиренін. Далі ядра гамет зливаються, і зигота без періоду спокою розвивається у новий диплоїдний спорофіт. Таким чином, життєвий цикл гаплодиплофазний зі споричною редукцією та ізоморфною зміною поколінь.

### **Порядок Моноблефаридальні - Monoblepharidales**

Нефункціонуюча центріоля розміщується паралельно до базального тіла джгутика. Центральний комплекс органел наявний, але представлений лише ядром та рибосоальною зоною, які оточені цистернами ендоплазматичної сітки. Ліпідних глобул кілька, вони дрібні, розташовуються на передньому боці клітини і асоціюються з багатьма видовженими мікротільцями. Мітохондрії розташовані біля базального тіла джгутика і пов'язані з ним багатьма поодинокими мікротрубочками. Ядро не має прямого зв'язку з базальним тілом. Румпосома наявна, розташовується латерально і асоційована з плазмалею та одним з мікротілець.

Вегетативне тіло - нерозгалужений або мало розгалужений неклітинний міцелій. Статевий процес - оогамія.

Типовим представником є рід **моноблефаріс - Monoblepharis**. Гриб належить до прісноводних сапротрофів, і розвивається на різноманітних рослинних та тваринних рештках, утворюючи на них білуваті повсті.

Гаметоспорофіт гриба представлений мало розгалуженим неклітинним міцелієм, диференційованим на довгі тонкі ризоїди та широкі висхідні нерозгалужені гіфи. При нестатевому розмноженні верхівка висхідної гіфи відмежовується від міцелію септою, видовжується і перетворюється на зооспорангій. Зооспори після періоду активного руху знаходять придатний субстрат, осідають на нього і проростають у новий міцелій.

При статевому розмноженні верхівка висхідної гіфи відмежовує мікропоровими септами дві клітини, з яких одна розвивається в оогоній з однією яйцеклітиною, а друга – в антеридій з чотирма-вісьмома сперматозоїдами. Після звільнення з антеридію сперматозоїди підпливають до оогонію, осідають на нього, один з них проникає в оогоній і запліднює яйцеклітину. Утворюється диплоїдна зигота, яка вкривається товстою оболонкою і переходить у стан спокою. По завершенні періоду спокою ядро редукційно ділиться, оболонка зиготи тріскається, і зигота проростає у новий міцелій. Таким чином, життєвий цикл гаплофазний, з зиготичною редукцією, без чергування поколінь та без дикаріонтних стадій.

### **Відділ зигомікотові гриби – Zygomycota**

Справжні гриби, для яких характерні вегетативні тіла у вигляді несептованого, рідше септованого міцелію. Ядра у вегетативних клітинах гаплоїдні. Статевий процес – зигогамія, статеве спорошення – спорангій зі спрангіоспорами. Монадні стадії повністю відсутні.

Відділ нараховує біля 1100 видів та майже 200 родів. Зигомікотові – це переважно сапротрофи, що розвиваються на різноманітних субстратах. Рідше паразитують на різних організмах або вступають із ними у симбіоз. Частина зигомікотових представлена хижими грибами.

**Біохімічні особливості та живлення.** За комплексом біохімічних ознак зигомікотові є справжніми грибами. Зокрема, вони синтезують лізин грибним шляхом - через  $\alpha$ -аміноадіпінову кислоту. Синтез триптофану відбувається за допомогою четвертої групи ферментів, подібно до деяких базидіомікотових грибів. Кінцевим продуктом метаболізму є сечовина, а запасною поживною речовиною - глікоген.

Живлення зигомікотових виключно абсорбційне, причому як джерело вуглецю та азоту використовується широкий спектр органічних сполук.

На відміну від інших відділів справжніх грибів, зигомікотові не синтезують сидерамінів, а у серед поліолів, які продукують види цього відділу, маніт не виявляється взагалі або утворюються лише у слідових кількостях.

Гормоном, який індукує статевий процес - зигогамію - у зигомікотових є триспорова кислота, яка не виявлена у інших справжніх грибів. З іншого боку, у зигомікотових не знайдені мікоспоріни – гормони, що ініціюють утворення органів спороношення, хоча в інших відділах справжніх грибів вони є.

**Цитологічні особливості.** Клітинні покриви зигомікотових найчастіше представлені хітин-хітозановими оболонками, хоча у одного з порядків (Zoopagales) оболонки хітин-глюканові. Міцелій або несептований, або поділений септами на окремі клітини. В останньому випадку септи можуть бути мікропоровими, хоча частіше вони доліпорові (або відкриті, або з електронно-щільною пробкою, проте завжди без пареносом).

Ядро еукаріотичне. Центріолі на всіх стадіях клітинного циклу відсутні. Мітоз закритий. Його цікавою особливістю є поява у метафазі на ядерній оболонці дископодібної структури. Ядерце зберігається майже на всіх стадіях каріокінезу, і дезінтегрується лише у телофазі.

Мітохондрії мають пластинчасті кристи. Комплекс Гольджі, як і у всіх справжніх грибів, відсутній. В клітинах наявні літичні везикули та хітосоми, які концентруються на верхівках вегетативних гіф і обумовлюють їх апікальний ріст. Крім того, в цитоплазмі виявляються мікротільця, а також є відомості щодо наявності ломасом.

Джгутикові стадії у зигомікотових повністю відсутні.

**Вегетативне тіло** найчастіше представлене розгалуженим багатоядерним несептованим міцелієм. При старінні у такому міцелії можуть утворюватись септи. У деяких зигомікотових міцелій септований, причому клітини є одноядерними.

Гіфи міцелію можуть бути функціонально та морфологічно диференційованим, наприклад - на темно забарвлені повітряні гіфи - столони, на системи ризоїдів, на спорангієносці, ловчі гіфи хижих грибів та ін.

**Розмноження.** Нестатеве розмноження здійснюється як вегетативним шляхом внаслідок фрагментації міцелію, так і за допомогою ендогенних спор, що утворюються в спорангіях - спорангіоспор.

Статевий процес – зигогамія. Він здійснюється шляхом копуляція двох багатоядерних клітин, що утворюються на верхівках гіф. В результаті статевого процесу розвивається товстостінна зигота з багатьма диплоїдними ядрами - зигоспора. Після періоду спокою і редукційного поділу ядер вона проростає у спорангій з гаплоїдними спорангіоспорами.

**Життєвий цикл** гаплофазний, з зиготичною редукцією, без зміни поколінь та без дикаріонтичних стадій.

**Екологічні особливості.** Зигомікотові гриби є сапротрофами або паразитами рослин, тварин та грибів. Деякі з них утворюють мікоризу з трав'янистими рослинами. Серед зигомікотових грибів є енто- та екзосимбіонти членистоногих, а також хижі гриби, що уловлюють ґрунтових безхребетних (амеб, нематод, кліщів) за допомогою спеціальних ловчих гіф.

**Система відділу.** Відділ включає один клас – зигоміцети (*Zygomycetes*). Крім того, до зигомікотових як групу з нез'ясованим місцем у системі відносять т.зв. трихоміцетів, яких часто розглядають як формальний клас *Trichomycetes*.

### **Клас Зигоміцети - *Zygomycetes***

Об'єднує зигомікотові гриби, у яких наявний статевий процес зигогамія. Цей клас різні автори поділяють на 7-10 порядків, серед яких найпоширенішими є три - Mucorales, Entomophthorales та Zoopagales. В основу поділу на порядки покладено, в першу чергу, тип нестатевого спороношення, будова повітряних гіф, наявність чи відсутність септ та їх ультраструктура, морфологія зигоспор, а також екологічні особливості.

### Порядок Мукоральні – Mucorales

Представники порядку мають ценоцитний міцелій. Органи безстатевого розмноження – багатоспорові або декілька споріві спорангії (спорангіоли). Переважно сапротрофи (зустрічаються в ґрунті, на рослинних залишках), деякі паразитують на мукорових та інших грибах, деякі викликають мікози тварин та людини. Найпоширенішим родом порядку є *Rhizopus*.

**Рід ризопус – *Rhizopus*** (рис. 39). Деякі види цього роду викликають гниття плодів, овочей та хлібопродуктів при їх зберіганні. Вони утворюють плісень темно-сірого кольору. Спорангієносці ризопуса утворюються пучечком на видозмінених частинах міцелію – столонах, які розповсюджуються над поверхньою субстрату. В місцях, де столони стикаються з субстратом, утворюються розетки спорангієносців, які піднімаються над поверхньою субстрату та розгалужені ризоїди, які занурюються у субстрат. Зрілі спорангіїї мають чорний колір від спорової маси, яка просвічується крізь оболонку спорангія. В народі гриби цього роду відомі під збірною назвою "чорна плісень". Деякі представники роду *Rhizopus* мають високу ферментативну активність, або здатні утворювати різноманітні органічні кислоти, завдяки чому мають практичне застосування.

Спорідненими родами є **мукор (*Mucor*)** та **пілоболус (*Pilobolus*)**. Представники роду мукор, на відміну від ризопуса, не утворюють столони, а їхні спорангієносці розвиваються на розгалуженому міцелії вегетативного тіла. Види роду пілоболус є копрофілами і розвиваються на навозі травоядних тварин. Спорагієносці цих грибів здатні відстрілювати спорангії на значну відстань.

### Порядок Ентомофторальні – Entomophthorales

Порядок об'єднує вузькоспеціалізовану групу облігатних паразитів членистоногих, для яких характерне активне звільнення спор (конідій) безстатевого розмноження, які утворюються екзогенно. Типовим представником порядку є рід *Entomophthora*.

**Рід ентомофтора – *Entomophthora***. Найбільш відомий вид цього роду – *E. muscae* (е. мушина). Цей паразитичний гриб викликає хворобу кімнатних мух, яка має назву "осінньої або сонної хвороби мух". Зараження комах відбувається конідіями, які, потрапивши на муху, проростають в септовану гіфу. В жировому тілі мухи гіфа розпадається на багатоядерні клітини неправильної форми – гіфенні тільця. Кількість цих тілець збільшується в результаті їхнього поділу або брунькування, з током крові вони розносяться по всьому тілу комахи. Через декілька днів після зараження комаха гине, а на ній з'являються булавовидні конідієносці, які виходять через дихальні отвори та тонкі місця хітинового покриву. На конідієносцях утворюються кульовидні конідії, оточені шаром слизу, які відстрілюються на 1-2 сантиметра, утворюючи борошнистий наліт біля мухи, який добре помітний на віконному склі. Якщо конідія не потрапила на муху, то вона може проростати новим конідієносцем з конідією, але меншого розміру ніж попередня, яка також відстрілюється. Так може відбуватися декілька разів.

### Порядок Зоопагальні - Zoopagales

(дати)

## Додаток до відділу Zygomycota: клас Трихоміцети - *Trichomycetes*

До зигомікотових також традиційно включають групу організмів нез'ясовного систематичного положення, які є облігатними екто- або ендосимбіонтами, що мешкають у шлунку або на хітинових покривах членистоногих, переважно комах - т.зв. трихоміцетів.

Характерна ознака трихоміцетів - будова вегетативного тіла. Воно являє собою одноклітинний або багатоклітинний розгалужений міцелій з мікропоровими септами, який, на відміну від зигоміцетів, прикріплюється до кутикули членистоногих особливою клітиною-підшвою. Органами нестатевого розмноження є односпорові спорангіоли або багатоспорові спорангії. У грибів цього класу, за винятком представників порядку *Harpellales*, статевий процес не виявлений.

Хімічний склад оболонки досить різноманітний, і використовується як систематична ознака на рівні порядку. Зокрема, в порядках та *Asellariales* оболонки хітин-глікозамінові, в *Ecscrinales* - целюлозні, а в *Amoebidiales* - галактанові та галактозамінові.

## Відділ аскомікотові гриби – *Ascomycota*

Справжні гриби, у яких вегетативне тіло представлено розгалуженим клітинним міцелієм (зрідка – міцелієм, що брунькується). Вегетативні клітини з генетично однаковими гаплоїдними ядрами (гомокаріонтичні) або дикаріонтичні, причому гаплоїдна стадія за тривалістю, як правило, переважає. Статевий процес – гаметангіогамія, як виняток – соматогамія. Статеве спороношення – аск з аскоспорами. Монадні стадії повністю відсутні.

За видовим багатством аскомікотові є найчисельнішим відділом грибів. До нього належить біля 50 тис. видів (включаючи 16 тис. видів, що утворюють лишайники). Аскомікотові поширені на всіх континентах та практично в усіх основних біотопах.

**Біохімічні особливості та живлення.** Біосинтез лізину відбувається грибним шляхом (AAA-шлях). Триптофан у аскомікотових синтезується за допомогою ферментів або першої (у більшості представників), або третьої групи (у сахароміцетів). Іони заліза поглинаються за допомогою сидерамінів. Поліоли (включаючи маніт) наявні у досить значних кількостях, і є речовинами, у вигляді яких по гіфах транспортується вуглець.

Живлення виключно осмотрофне. Абсорбції органічних речовин зазвичай передують їм частковий розклад за допомогою екзоферментів та ферментних комплексів клітинних оболонки. Джерелом вуглецю є різноманітні органічні сполуки, а у деяких анаморфних аскоміцетів (зокрема, в родах аспергіл, кладоспоріум, коніофора) – навіть вуглекислий газ. Азот поглинається у складі органічних сполук.

Гормонами, що здатні ініціювати спороношення, є мікоспорини. Функції гормонів, що ініціюють статевий процес, у аскомікотових можуть виконувати ацетат та гліцин.

Важливими вторинними метаболітами аскомікотових можуть бути антибіотики, мікотоксини, речовини психотропної дії, речовини-інгібітори розвитку вищих рослин, фітогормони.

Біотехнологічно важливою властивістю є здатність деяких аскомікотових (особливо – серед сахароміцетів) отримувати необхідну для розвитку енергію внаслідок процесів бродіння (в першу чергу – спиртового).

**Цитологічні ознаки.** Клітини аскомікотових вкриті оболонками, які утворені переважно хітином та глюканами, а у сахароміцетів – мананом та глюканами. Оболонки аскомікотових двошарові: зовнішній шар тонкий та електронно-щільним; внутрішній – товстий та електронно прозорий. Септи між клітинами можуть бути мікропоровими, простими (часто – з тільцями Вороніна) або доліпоровими з простими пробками.

Ядерний апарат еукаріотичний. Переважаючий у життєвому циклі тип міцелія складається з гіф, утворених одноядерними клітинами, проте після статевого процесу з клітини злиття як правило розвиваються гіфи, що складаються з дикаріотичних клітин. На окремих фазах розвитку клітини інколи стають багатоядерними, проте в цілому неклітинна будова для аскомікотових нетипова.

Мітоз закритий. Центріолі відсутні, а центрами організації мікротрубочок веретена є аморфні скупчення нуклеопротеїду. Ядерце зазвичай є; на початку мітозу воно зазвичай виштовхується в цитоплазму, де і зберігається до завершення поділу ядра.

Мітохондрії мають пластинчасті кристи. Комплекс Гольджі відсутній, проте у деяких аскомікотових (зокрема, у лабульбеніальних грибів) ендоплазматична сітка відшнуровує цистерни, що нагадують типові диктіосоми. Аскомікотові мають розвинену систему хітосом та літичних везикулів, що концентруються на верхівках гіф і обумовлюють апікальний їх ріст. Під оболонкою наявні ломасоми, в цитоплазмі – численні мікротільця, ліпідні глобули, вакуолі з клітинним соком, що відмежовуються тонопластом.

Джгутикові стадії повністю відсутні.

**Вегетативне тіло** найчастіше представлено розгалуженим септованим міцелієм, рідше (особливо у сахароміцетів) – псевдоміцелієм.

Окремі гіфи міцелію можуть бути видозмінені, найчастіше – в апресорії та гаусторії. Апресорії є органами прикріплення міцелію до субстрату, вони одноклітинні і нагадують присоски. Гаусторії – видозмінені гіфи, що проникають всередину клітини господаря і абсорбують з неї поживні речовини. До видозмінених гіф також належать перфоруєчі гіфи – багатоклітинні утвори, що виконують одразу кілька функцій – прикріплення до субстрату, проникнення в нього та поглинання поживних речовин. Перфоруєчі гіфи характерні для багатьох грибів – збудників дерматомікозів тварин і людини.

У аскомікотових спостерігається чимало варіантів видозмін не лише гіф, але й міцелію. Серед останніх найбільш поширеними є склероції, строми та плодові тіла. Всі ці видозміни пов'язані з утворенням гіфами щільних переплетень, які називають несправжньою тканиною – плектенхімою.

Склероції – це щільні переплетення міцелію, у стані яких гриб переносить несприятливі умови. Зазвичай у склероціях спостерігається диференціація плектенхіми на кору та внутрішню плектенхіму. Гіфи кори товстостінні, забарвлені меланіном у темний колір. Внутрішні гіфи світлі, тонкостінні. У клітинах склероціїв накопичується велика кількість запасних поживних речовин.

Строми також утворені щільним переплетенням гіф гіф, але їх основна функція – це захист (а інколи – і піднесення над субстратом) органів нестатевого або статевого спороношень. Тому анатомічна будова стром складніша, і включає захисний шар корових гіф, внутрішні гіфи, та органи спороношень – пікніди з конідіями, або плодові тіла з асками.

Плодові тіла – це також видозміни міцелію, утворені плектенхімою. У аскомікотових розрізняють чотири типи плодових тіл: закриті (клеїстотеції), напівзакриті (перитеції), відкрите (апотеції) та несправжнє (псевдотеції). Плодові тіла аскомікотових переважно мікроскопічні (виняток становлять пециціальні гриби).

Справжні плодові тіла утворюються з гаплоїдних гіф, з яких частина надалі розвивається в аскогони та антеридії (після статевого процесу з клітин злиття утворюються аскогенні гіфи, що дають початок аскам з аскоспорами), а решта – у захисні структури органів статевого спороношення – плектенхіму плодового тіла. Вона тіла може повністю обростати аски з аскоспорами (тоді утворюються замкнуті плодові тіла – клеїстотеції), обростати статеве спороношення лише частково (в цьому випадку утворюються напівзакриті плодові тіла – перитеції, що зазвичай мають вигляд глечика), або розростатися, і підносити аски з аскоспорами над субстратом (відкриті плодові тіла – апотеції). Зовнішній шар плектенхіми плодового тіла видозмінюється у його захисну оболонку – перидій. З внутрішнього шару утворюються додаткові захисні структури (найчастіше – парафізи).

Несправжні плодові тіла – псевдотеції - на відміну від справжніх, не мають перидію. Перед їх утворенням гаплоїдні гіфи міцелію розростаються і видозмінюються у строму. Далі в ній утворюються аскогони ті антеридії, відбувається статевий процес, і утворюються аскогенні гіфи та аски. Вони розсувають гіфи строми або частково їх руйнують, внаслідок чого утворюються порожнини – локули. Саме в цих локулах і розміщуються аски.

**Розмноження.** У більшості аскомікотових у життєвому циклі спостерігаються два типи розмноження – нестатеве та статеве, внаслідок яких розвиваються відповідно два типи спороношень – нестатеве (анаморфа) та статеве (теломорфа).

*Нестатеве розмноження* відбувається вегетативним шляхом (фрагментацією справжнього міцелію, брунькуванням, артроспорами, хламідоспорами) або за допомогою різних типів конідій – алевроконідій та бластоконідій. З особливих варіантів бластоконідій у аскомікотових досить поширеними є пороспори (конідії, які виникають через пори в оболонці конідієносця) та фіалоспори (конідії, які утворюються на верхівці особливих виростів конідієносця – фіалідах). Конідії можуть утворюватись на поодиноких конідієносцях, в кореміях та спородохіях, на ложах або в пікнідах.

*Статеве розмноження* відбувається аскоспорами, які утворюються в асках (сумках) внаслідок статевого процесу.

Статевий процес у більшості представників відділу – це *гаметангіогамія*, при якій зливаються протопласти двох недиференційованих на гамети гаметангіїв - аскогону та антеридію. Рідше плазмोगамія відбувається між аскогоном та вегетативною клітиною міцелію, оскільки антеридій не утворюється. У деяких аскомікотових статевий процес - це *соматогамія*, при якій копулюють або звичайні вегетативні гіфи, або аскоспори (інколи навіть не виходячи за межі аску). В окремих групах аски утворюються партеногенетично.

**Життєвий цикл та розвиток статевих спороношень.** В життєвому циклі аскомікотових розрізняють три головні події, які інколи називають кардинальними: статевий процес, внаслідок якого відбувається злиття протопластів клітини статевих партнерів (*плазмोगамія*). Після нього або одразу, або після певного періоду існування у дикаріонтичному стані гаплоїдні ядра зливаються (*каріогамія*), утворюючи диплоїдне зиготичне ядро. Воно одразу або після певного періоду існування у диплоїдному стані редуційно ділиться (*мейоз*), після чого починається утворення статевих спороношень - аску з гаплоїдними аскоспорами. Аскоспори або проростають гаплоїдним міцелієм, на якому утворюються статеві органи, або одразу копулюють, розпочинаючи новий життєвий цикл.

У аскомікотових життєві циклі різноманітні, але найбільш поширеними та детально дослідженими є три типи: а) гаплодиплофазні без утворення дикаріонтичних поколінь; б) гаплогамієні з партеногенетичним утворенням псевдодикаріонтичного покоління; в) гаплогамієні з чергуванням гаплоїдного та дикаріонтичного поколінь.

Перший тип характерний для сахароміцетів: дві гаплоїдні клітини псевдоміцелію копулюють, їх ядра зливаються, утворюючи диплоїдну зиготу. Вона брунькується, утворюючи диплоїдний псевдоміцелій. Далі в одній з клітин відбувається мейоз, і клітина перетворюється на молодий аск. В ньому цитоплазма розмежовується на одноядерні ділянки, що одягаються оболонками і перетворюються на аскоспори. Після звільнення з аску вони діляться або брунькуються, розвиваючи новий гаплоїдний псевдоміцелій.

Другий тип досліджений на прикладі тафринальних грибів. Тут гаплоїдні клітини, що утворюються внаслідок брунькування аскоспор, після одного з мітозів стають двоядерними. Хоча вони нагадують дикаріон, проте містять два генетично однакових ядра, тобто є псевдодикаріонтичними. Внаслідок поділу таких клітин утворюється розгалужений клітинний псевдодикаріонтичний міцелій, який у життєвому циклі є переважаючим поколінням. Далі в окремих клітинах такого міцелію згодом відбувається каріогамія, утворюється зиготичне диплоїдне ядро і клітина перетворюється на молоді сумки. Її ядро

редукційно ділиться, навколо гаплоїдних дочірніх ядер уособлюється власна цитоплазма, розвиваються клітинні оболонки, і в утворюються аскоспори.

Третій тип життєвого циклу серед аскомікотових є найпоширенішим. На гіфах гаплоїдного міцелію, який є переважаючою вегетативною стадією гриба, розвиваються багатоядерні антеридії та аскогони з трихогінами (у грибів з порядку еуроціальних трихогіна відсутня). Ядра в гаметангіях гаплоїдні. Аскогон (або його трихогіна) контактує з антеридієм, у місці контакту утворюється кон'югаційний канал, по якому ядра з антеридію переходять в аскогон, і утворюють дикаріонтичні пари. З заплідненого аскогону розвиваються дикаріонтичні гіфи, які дають початок аскогенним гіфам, верхівки яких згодом перетворюються на аски з аскоспорами. Такий життєвий цикл притаманний більшості аскомікотових, що мають плодові тіла.

В межах цієї групи у деяких грибів плазмोगамія може відбуватися між аскогоном та вегетативною клітиною міцелію, тобто антеридій не утворюється і статевий процес є проміжним між гаметангіогамією та соматогамією (наприклад, у сордаріальних (*Sordaria fimicola*) та сферіальних (*Neurospora sitophila*) грибів). Крім того, досить поширеною є справжня соматогамія, при якій не утворюється ані аскогон, ані антеридій, і плазмोगамія відбувається між двома клітинами вегетативних гаплоїдних гіф (наприклад, у гелоціальних (*Sclerotinia sclerotiorum*) та дотидеальних (*Comoclathrus*) грибів).

*Розвиток аску.* Цикл розвитку теліоморф закінчується утворенням асків з аскоспорами. Під час цього процесу зазвичай дикаріонтичні або псевдодикаріонтичні ядра аскогенних гіф зливаються (відбувається каріогамія), утворюється зиготичне ядро, яке редукційно ділиться, і далі в аску утворюються гаплоїдні аскоспори.

У більшості аскомікотових аск розвивається за способом гачка: верхівкова дикаріонтична клітина аскогенної гіфи загинається (утворює т.зв. гачок), причому ядра дикаріону розташовуються у зоні загину. Далі вони одночасно мітотично діляться. Пара ядер різної статі залишається в зоні загину гачка, третє ядро переходить у кінчик гачка, а четверте мігрує до базальної частини клітини. Після цього гачок розділяється двома поперечними перегородками на три клітини - верхівкову одноядерну, середню дикаріонтичну, базальну одноядерну. Далі верхівкова та базальна клітини гачка зливаються, ядро з верхівкової клітини переходить у базальну, відновлюючи дикаріон. Така клітина надалі може утворювати новий гачок. Середня дикаріонтична клітина гачка розвивається в сумку: вона збільшується в розмірах, ядра дикаріона зливаються, утворюючи зиготичне диплоїдне ядро. Воно одразу редукційно ділиться. Далі зазвичай відбувається один мітоз. Навколо кожного з ядер уособлюється цитоплазма, яка вкривається оболонкою. Як наслідок, в аску виникає вісім гаплоїдних аскоспор.

У тафриноміцетів розвиток аску простіший: тут ядра верхівкової клітини псевдодикаріонтичного міцелію зливаються, диплоїдне ядро один раз мітотично ділиться, клітина розділяється поперечною перегородкою на нижню диплоїдну клітину-ніжку та верхівкову клітину майбутнього аску. В останній відбувається мейоз і утворюється чотири гаплоїдні аскоспори. Вони здатні брунькуватись, як у середині аску, так і після виходу з нього, обумовлюючи розвиток гаплоїдного псевдоміцелію.

У сахароміцетів, які не мають у циклі розвитку дикаріонтичної стадії, спосіб утворення аску є найпростішим - диплоїдна клітина, що утворилась після статевого процесу, одразу або після кількох циклів мітозів редукційно ділиться і перетворюється на аск з чотирма аскоспорами.

*Розвиток аскоспор.* В молодому аску з ядрами майбутніх аскоспор починається формування їх оболонок. Плазмалеми аскоспор можуть утворюватись двома шляхами: з інвагінацій плазмалеми аску та з інвагінацій мембранного навколяядерного мішка.

Перший тип характерний для сахароміцетів та тафриноміцетів. Тут плазмалема аску утворює внутрішні інвагінації, які оточують кожне ядро та частину цитоплазми майбутньої аскоспори, і далі відшнуровуються від плазмалеми сумки. Внутрішня мембрана відшнурованої інвагінації стає плазмалемою аскоспори, простір між внутрішньою та



зовнішньою мембранами виповнюється полісахаридами, які полімеризуються, утворюючи оболонку аскоспори. Після цього зовнішня мембрана інвагінації руйнується.

При розвитку за типом ядерного мішка навколо диплоїдного зиготичного ядра молоді сумки вздовж плазмалеми ендоплазматична сітка утворює численні цистерни, що зливаються між собою, утворюючи внутрішній відкритий двомембранний циліндр. Після мейозу та утворення гаплоїдних ядер майбутніх аскоспор верхівки циліндру замикаються, і всі гаплоїдні ядра майбутніх аскоспор виявляються оточеними великим двомембранним навколоядерним мішком. Внутрішня мембрана мішка утворює інвагінації, які аналогічно до попереднього типу оточують кожне ядро з частиною цитоплазми подвійною мембраною. Внутрішня мембрана стає плазмалемою аскоспори, у просторі між нею та зовнішньою мембраною утворюється оболонка аскоспори.

Таким чином, аскоспори в аску розвиваються ендогенно, проте плазмалеми перших можуть бути похідними або від плазмалеми аску, або від ендоплазматичної сітки.

*Типи асків.* Залежно від будови аску, аскоспори з нього звільнюються або пасивно (внаслідок ослизнення або автолізу оболонки сумки), або активно викидаються з аску.

Механізм активного звільнення пов'язаний з тим, що після завершення утворення аскоспор розпочинається гідроліз глікогену цитоплазми аску до простих цукрів. Як наслідок, аск за рахунок осмосу починає стрімко виповнюватись водою, тургорний тиск в ньому швидко зростає, оболонка аску розривається, і аскоспори активно викидаються назовні, інколи на досить значну відстань.

Аски, з яких аскоспори звільнюються пасивно, називають прототунікатними, а ті, з яких аскоспори викидаються примусово - еутунікатними. Еутунікатні аски, залежно від будови їх оболонки, поділяють на унітунікатні та бітунікатні.

Унітунікатними називають такі аски, які мають лише одну оболонку. Вона може бути одно- або багатошаровою, проте в останньому випадку шари зростаються між собою і не можуть зміщуватись один по відношенню до іншого.

На верхівках унітунікатних асків часто знаходяться додаткові спеціальні структури, які обумовлюють лише апікальний розрив оболонки сумки, і тим самим, визначають напрям відстрілу аскоспор. Сумки, які відкриваються на верхівці кришечкою, називають оперкулятними, а ті, які розриваються щілинами - іноперкулятними. Особливий варіант унітунікатного аску притаманний лишайниковим грибам-леканороміцетам: тут на верхівці аску знаходиться спеціальне фібрилярне кільце, яке при розриві оболонки аску розпрямляється як пружина, і витягує за собою назовні плазмалему аску разом з заключеними у нею аскоспорами (т.зв. леканоровий тип унітунікатної сумки).

Бітунікатні аски мають дві оболонки - зовнішню (екзоаск) та внутрішню (ендоаск). На верхівці сумки у просторі між цими оболонками також знаходиться мікрофібрилярне кільце. При розриві оболонки екзоаску фібрилярне кільце розпрямляється і частково підтягує до отвору ендоаск з аскоспорами. Останній під впливом внутрішнього тиску розтягується, далі розривається, і знов скорочується, додаючи додатковий імпульс аскоспорам, що викидаються.

**Екологічні особливості.** Хоча аскомікотові гриби представлені в усіх еколого-трофічних групах та в усіх основних типах біотопів, проте їх переважна більшість мешкає на суходолі, де веде сапротрофний спосіб життя, паразитує на різних організмах (найчастіше – на вищих рослинах) або вступає у різноманітні симбіози (в першу чергу, з водоростями, утворюючи лишайники).

**Система відділу.** За молекулярними даними, з якими корелюють важливі фенотипні ознаки, в межах відділу виділяється шість досить чітко відокремлених філ, які розглядаються як таксони рангу класів<sup>6</sup>. До провідних фенотипних ознак цих класів належать: а) наявність

<sup>6</sup> За системами різних авторів, у відділі виділяють від 6 до 12 класів та до 50-55 порядків.

справжніх плодових тіл; б) тип асків. Крім того, важливими систематичними ознаками класів є специфічні особливості, пов'язані зі здатністю утворювати симбіотичні комплекси з водоростями (ліхенізація), хімічним складом клітинних оболонок, особливостями поведінки аскоспор (зокрема, їх здатністю до брунькування).

За цими ознаками, з якими корелює ряд інших ознак, виділяються наступні класи:

1. Сахароміцети - *Saccharomycetes*. Плодові тіла відсутні. Аски прототунікатні. Покриви аскоспор утворюються з плазмалеми аску. Специфічна особливість - клітинні оболонки є мананово-глюкановими.

2. Тафриноміцети - *Taphrinomycetes*. Плодові тіла відсутні. Аски унітунікатні, проте двошарові. Покриви аскоспор утворюються з плазмалеми аску. Специфічна особливість - здатність аскоспор до брунькування.

3. Сордаріоміцети, або аскоміцети - *Sordariomycetes (Ascomycetes)*. Плодові тіла наявні (клеїстотеції, перитеції, апотеції). Аски унітунікатні. Покриви аскоспор утворюються з мембран навколядерного мішка.

4. Леканороміцети - *Lecanogomycetes*. Плодові тіла наявні (апотеції, рідше перитеції). Аски унітунікатні, леканорового типу. Покриви аскоспор утворюються з мембран навколядерного мішка. Специфічна особливість - утворення симбіотичних комплексів із водоростями - лишайників.

5. Локулоаскоміцети, або дотідеомицети - *Loculoascomycetes (Dothideomycetes)*. Плодові тіла наявні (переважно - псевдотеції). Аски бітунікатні. Покриви аскоспор утворюються з мембран навколядерного мішка.

6. Євроціоміцети - *Eurotiomycetes*. Плодові тіла наявні (переважно клеїстотеції). Аски прототунікатні. Покриви аскоспор утворюються з мембран навколядерного мішка. Специфічна особливість - відсутність у карпогону трихогони.

### **Клас Сахароміцети - *Saccharomycetes***

До цього класу включені гриби, які мають міцелій у вигляді поодиноких клітин, що розмножуються вегетативним поділом надвоє та брунькуванням. Плодові тіла та дикаріонтична фаза в циклі розвитку відсутні.

На біохімічному рівні сахароміцети відрізняються від інших класів наявністю третього комплексу ферментів синтезу триптофану, мананово-глюкановими клітинними оболонками. Багато представників класу здатні отримувати енергію шляхом зброжування простих цукрів. Септи сахароміцетів мають мікропори. Статевий процес - соматогамія. Аски розвиваються найпростішим способом, без стадії гачка та без утворення диплоїдних клітин-ніжок. Аски прототунікатні, аскоспори звільняються пасивно, переважно внаслідок ослизнення оболонки сумки. Покриви аскоспор розвиваються з інвагінацій плазмалеми аску. Анаморфи представлені псевдоміцелієм, що брунькується. Справжні конідіальні спороношення відсутні.

Типовим порядком є *Saccharomycetales*.

### **Порядок Сахароміцетальні – *Saccharomycetales***

Ознаки порядку повторюють ознаки класу. Сахароміцетальні гриби є переважно сапротрофами, що мешкають в ґрунті, на поверхні плодів та на інших субстратах, багатих на прості цукри. Деякі сахароміцети у стадії анаморфи здатні викликати хвороби людей (наприклад, рід кандіда - *Candida*), а також викликати біокорозію пластмас, біопошкодження бітумних покриттів, тощо. Значна кількість видів мають важливе практичне значення та використовуються в різних галузях промислової діяльності людини.

**Рід сахароміцес або дріжджі – *Saccharomyces*** (рис. 40). Представники роду *Saccharomyces* не мають справжнього міцелію, існують у вигляді поодиноких клітин, розмножуються брунькуванням. При цьому на поверхні клітини утворюється невелика

брунька, яка з часом збільшується у розмірах, відривається від материнської клітини і, у свою чергу знову може починати брунькуватись. У сприятливих умовах (достатня кількість цукру, оптимальна температура, аерація) брунькування відбувається настільки швидко, що клітини не встигають відокремлюватись одна від одної й утворюють короткі неміцні ланцюжки несправжнього міцелію (псевдоміцелій).

Якщо поживних речовин мало, а кисень надходить в достатній кількості, клітини можуть перетворюватись на аски (сумки) з 4-ма, рідше 8-ма аскоспорами.

Рід *Saccharomyces* об'єднує вільноіснуючі види природної мікофлори, так і "культурні" (або виробничі), існування яких тісно пов'язано з бродильною промисловістю. У практичній діяльності людини найширше використання мають цукрові дріжджі (*S. cerevisiae*). Вони викликають бродіння і їх різні штами застосовуються у хлібопекарській та кондитерській промисловості, а також у пивоварінні та виноробстві.

### Клас Тафриноміцети - *Taphrinomycetes*

Об'єднує гриби, у яких в життєвому циклі наявна коротка гаплоїдна фаза, представлена аскоспорами або міцелієм, що брунькується, та псевдодикаріонтична фаза, протягом якої розвивається розгалужений міцелій, що уражує вищі рослини. Статевий процес - або соматогамія, при якій копулюються клітини, що утворюються внаслідок брунькування аскоспор, або партеногамія, при якій дикаріонтизація відбувається внаслідок мітотичного поділу гаплоїдного ядра клітини міцелію, що брунькується. Плодові тіла відсутні, аски унітунікатні, проте двошарові, і аскоспори звільняються активно. При утворенні аску гачок не розвивається, але під сумкою часто зберігається диплоїдна клітина - ніжка. Покриви аскоспор формуються з плазмалеми аску. Клас представляє порядок *Taphrinales*.

### Порядок тафринальні – *Taphrinales*

Об'єднує виключно облігатних паразитів судинних рослин. Переважаючою стадією в життєвому циклі є розгалужений міцелій з двоядерними клітинами, який розвивається у міжклітинному просторі тканин рослини-господаря. Аски з аскоспорами утворюються щільним шаром на поверхні такого міцелію. Спочатку вони прикриті епідермісом та кутикулою рослини-господаря, далі проривають це покриття та виступають через розриви назовні. Справжні конідіальні спороношення, як і у сахароміцетів, відсутні.

Більшість видів тафринальних грибів порушують гормональний баланс рослини - вони або безпосередньо синтезують  $\beta$ -індолілоцтову кислоту та цикокініни, або спричиняють гіперсинтез цих гормонів самою рослиною. Як наслідок, уражені органи гіпертрофуються, на них розвиваються різноманітні деформації, або починається ріст сплячих бруньок, через що розвиваються симптоми хвороби, відомої в народі під назвою "відьмини метли".

Порядок включає лише один рід - *Taphrina*, до якого входить біля 100 видів.

**Рід тафрина – *Taphrina*** (рис. 41). До найвідоміших представників роду належить тафрина сливова (*Taphrina pruni*). Гриб є облігатним паразитом рослин, який завдає великої шкоди плодовництву, уражуючи сливу, вишню, аличу, терен та ін. На сливі спричиняє утворення здутих, неїстівних плодів.

Плодові тіла відсутні, сумки з аскоспорами утворюються щільним шаром безпосередньо на міцелії, під кутикулою уражених органів рослини. Гіфи сливової тафрини проникають через квітконіжки в зав'язь і при сприятливих умовах (підвищена волога, температура 17-19°C), через два-чотири тижні після зараження, викликають появу деформованих плодів. Перші ознаки захворювання проявляються через 12-15 днів після цвітіння. Заражені плоди вкриваються білуватим воскоподібним нальотом (сумчасте

спороношення), в них розростається перикарпій, кісточка та зародок не утворюються, замість них утворюється велика порожнина.

**(\*\*Дати цикл розвитку - дріжжеподібна фаза гаплоїдного псевдоміцелію, дикаріонтизація, розвиток псевдодикаріонтичного міцелію, утворення аску, брунькування аскоспор).**

Через подібність уражених плодів до роздутих кишень, хворобу, яку викликає *T. pruni*, називають "кишеньки плодів" або "дуті плоди". Наприкінці літа уражені плоди підсихають і опадають з дерев. Такі плоди непридатні в їжу, їх слід збирати і знищувати. Зимуює гриб у тріщинах кори, бруньках і тканинах уражених пагонів.

До інших поширених збудників хвороб рослин належать тафрина деформуюча (*T. deformans*), що паразитує на персиках і викликає деформацію їх листків (ця хвороба відома під назвою "кучерявість листків персику") та тафрина грабова (*T. carpini*), що уражує широколистяні деревні породи, переважно - граб, і викликає утворення "відминих метел".

### **Клас Сордаріоміцети, або Аскоміцети - Sordariomycetes (Ascomycetes)**

Переважаючою стадією життєвого циклу є гаплоїдний розгалужений септований міцелій, гіфи якого складаються з одноядерних клітин. Септи між клітинами прості, їх центральні пори закриті тільцями Вороніна. Статевий процес - гаметангіогамія, аскогони мають трихогіну. Аски унітунікатні, аскоспори звільняються активно. Сумки утворюються з дикаріонтичних аскогенних гіф, переважно - за способом гачка. Покриви аскоспор розвиваються з мембран навколоядерного мішка аску. Аски у сордаріоміцетів розвиваються у плодових тілах різних типів - клейстотеціях, перитеціях або апотеціях.

В межах класу анаморфи представників більшості порядків (за винятком пециціальних) мають добре розвинені конідіальні спороношення, які утворюються на гаплоїдному міцелії.

В екологічному відношенні сордаріоміцети дуже різноманітні - серед них багато сапротрофів (як ґрунтових, так і ксилотрофів), паразитів вищих рослин та комах, є певна кількість мікоризоутворюючих симбіотрофів, проте відсутні ліхеноутворюючі гриби.

Сордаріоміцетів поділяють на порядки, в першу чергу, за типами плодових тіл, видозмінами міцелію (зокрема, наявністю стром та їх забарвленням), наявністю конідіальних спороношень та частково - за екологічними особливостями. Провідними та найбільш важливими у практичному відношенні є сім порядків, які представляють три філогенетичні лінії в межах цього класу. Ці лінії розглядають як підкласи - Leotiomycetidae, Sordariomycetidae та Pezizomycetidae:

а) Leotiomycetidae - гриби з мікроскопічними плодовими тілами клейстотеціями та апотеціями, у яких строми або відсутні, або мікроскопічні; аски іноперкулятні; конідіальні спороношення наявні; анаморфи є переважно облігатними паразитами рослин, тоді як телеоморфи - як паразити, так і сапротрофи. Цікавою особливістю є чутливість цих грибів до сірки, на чому базується один з найпоширеніших засобів боротьби з ними - окурювання сірчанним газом або обробка сірковмісними препаратами. Характерні порядки - Erysiphales, Rhytismatales та Helotiales;

б) Sordariomycetidae - гриби з мікроскопічними плодовими тілами перитеціями, що розвиваються у стромах (часто макроскопічних); аски іноперкулятні; конідіальні спороношення наявні; сапротрофи та паразити рослин. Підвищена чутливість до сірковмісних препаратів у цих грибів не зареєстрована. Провідні порядки - Nurocreales та Xylariales.

в) Pezizomycetidae - гриби з макроскопічними плодовими тілами апотеціями; аски оперкулятні; строми та конідіальні спороношення відсутні; переважно сапротрофи та мікоризоутворюючі гриби. Включають порядки Pezizales та Tuberales.

### **Порядок Еризифальні, або Борошнисторосяні гриби – Erysiphales**

Порядок об'єднує виключно облігатних паразитів, які викликають захворювання вищих рослин, відоме під назвою "борошниста роса". У класі сордаріоміцетів це єдиний порядок, що має закриті плодові тіла - клейстотеції. Вони мікроскопічні, утворюються на міцелії, що розвиваються на поверхні листків вищих рослин. Сумки еризифальних унітунікатні, але їх стінка має два шари, що нездатні рухатись один по відношенню до другого. Страми завжди відсутні. Конідіальні спороношення наявні. Анаморфи представлені переважно видами роду *Oidium*. Теломорфи в межах порядку розглядаються на прикладі родів *Microsphaera*, *Blumeria*, *Phyllactinia*.

**Рід мікросфера – *Microsphaera*.** Найпоширенішим видом роду є мікросфера дубова (*Microsphaera alphitoides*) (рис. ...). На листках і стеблах молодих пагонів дуба утворюється характерний білий борошністий наліт з міцелію гриба та конідій. Живлення гриба відбувається за допомогою гаусторіїв, які проникають в тканину рослин. До поверхні листя та інших органів рослин грибниця прикріплюється спеціальними присосками – апресоріями.

В циклі розвитку мікросфери є дві стадії: конідіальна і сумчаста. Конідіальна з'являється на початку літа і може продовжуватись до кінця серпня в залежності від кліматичних умов регіону. Поширюється гриб еліпсоїдними конідіями, які утворюються поодинокі на верхівках видовжених циліндричних конідієносців.

Сумчаста стадія розвивається в кінці періоду вегетації. На міцелії гриба утворюються статеві органи. Чоловічий орган (антеридій) складається з двох клітин, жіночий (аскогон) – з однієї клітини без трихогони. Вміст верхньої клітини антеридія переливається через спеціальний отвір в аскогон, відбувається запліднення. Після статевого процесу з нижньої сторони листків утворюються чорні плодові тіла – клейстотеції, всередині яких утворюються сумки (аски) (6-20) з аскоспорами (4-8). Клейстотеції мають короткі, товсті придатки в кількості 8-15, які на верхівці дихотомічно галузяться. Розвиток клейстотецій та сумок – тривалий процес. Сумки дозрівають тільки восени. Перезимовує збудник у вигляді клейстотецій на рослинних залишках.

Гриб є дуже небезпечним, особливо для молодої порослі дуба. Часто хвороба набуває характеру епіфітотій, призводячи до всихання дубових насаджень.

**Рід блюмерія – *Blumeria* (рис. ...).** Серед нечисленних паразитів на однодольних рослинах велику шкоду наносить збудник борошністої роси злаків – *B. graminis* – б. злакова. Міцелій гриба спочатку павутинистий, білий, борошністий від конідій, згодом ущільнюється. Клейстотеції занурені в міцелій, мають численні, короткі, світло-коричневі прості придатки. Аски від 9 до 30 в клейстотеціях, циліндричні або яйцевидні чи еліпсоїдні, з ніжкою.

**Рід філактинія – *Phyllactinia* (рис. ...).** Представники цього роду борошністоросяних грибів мають клейстотеції з придатками складної будови. Придатки двох типів: на верхівці клейстотецію у вигляді тонких гілок, що рясно галузяться та виділяють слиз, а по екватору клейстотецію – у вигляді шипів, які загострені на кінцях та здуті біля основи у вигляді цибулини. Зазвичай придатки другого типу розташовані горизонтально. При зменшенні вологості частина оболонки розширеної частини придатків зморщується, придатки опускаються та впираються гострими кінцями в субстрат, піднімаючи клістотецій над поверхньою субстрату. Клейстотецій легко здувається вітром, відривається від субстрату та переноситься на інше місце. При цьому у повітрі клейстотецій перевертається верхівкою донизу, і, потрапляючи на будь-який придатний субстрат, приклеюється до нього за допомогою слизу, який виділяють придатки першого типу. Види роду *Phyllactinia* паразитують на деревах та чагарниках, переважно на представниках родини березових (*Betulaceae*).

### Порядок Ритизматальні – *Rhytismatales*

Порядок об'єднує гриби з плодовими тілами – мікроскопічними апотеціями, які бувають округлі або лінійні, спочатку закриті, а при дозріванні розкриваються шляхом щілиновидного або лопатевидного розриву верхньої частини оболонки. Аски утворюються за способом гачка, розкриваються щілиною або кільцевидним розривом, проте кришечка відсутня. Конідіальні спороношення наявні, представлені переважно (\*\* чим?). Розвиваються ритизматальні гриби як сапротрофи або паразити на різноманітних субстратах рослинного походження.

**Вид ритизма кленова – *Rhytisma acerinum* (рис. ...).** Гриб паразитує на листках різних видах клену. На листках утворюються округлі, смолисто-чорні, блискучі плями – строми. Якщо плям на листку утворюється так багато, що для гриба не вистачає поживних речовин, то плями не стають смолисто-чорними, а залишаються недорозвиненими, неправильно крапчастими або як побурілі ділянки листової пластинки. Влітку в цих стромах розвивається конідіальне спороношення – анаморфна стадія *Melasmia acerina*. Хворе листя передчасно всихає та опадає. На плямах опалого листя, яке перезимувало, навесні утворюється сумчасте спороношення – лінійно-звивисті апотеції з восьмиспоровими булавовидними сумками. Апотеції розкриваються щілиною, краї апотецію відгортаються назовні. Спори одноклітинні, безбарвні, голковидні. Між сумками завжди присутні нитковидні, на верхівці зігнуті парафізи. Гриб широко розповсюджений в парках та широколистяних лісах, є збудником чорної плямистості листя клена. Найчастіше гриб зустрічається в насадженнях, де не здійснюється уборка опалого листя.

**Вид лофодермій сосновий – *Lophodermium pinastri* (рис. ....).** Лофодермій сосновий є збудником дуже небезпечного захворювання хвої різних видів сосен, яке відомо під назвою "шютте". Хвороба вперше була виявлена в Німеччині наприкінці XVIII ст., тому свою назву отримала від німецького слова "scütten", що означає "сипати". Гриб розповсюджений в розсадниках та молодих соснових культурах. Дуже небезпечний особливо для молодих рослин сосни віком до 5 років, може призводити до повного відмирання хвої. Зараження сосни відбувається в середині літа, коли дозрівають апотеції та звільняються спори з сумок. При проростанні спор міцелій гриба проникає в хвоїнки крізь продихи. Восени на хвої можна спостерігати перші ознаки хвороби – дрібні жовтуваті плями в місцях проникнення спор та пожовтіння кінчиків хвої. В березні-квітні після першого потепління хвоя набуває червоно-бурого забарвлення, і в цей період з'являються пікніди у вигляді дрібних чорних точок. Проте роль конідій у зараженні сосни не відома. Наприкінці весни хвоя опадає, протягом літа на опалих хвоїнках в місцях колишніх пікнід утворюються апотеції. Апотеції еліпсоїдні, лінійні, занурені в субстрат, чорні, при дозріванні з отвором у вигляді щілини. Сумки в апотеціях багаточисленні, булавовидні. Кожна сумка містить 8 спор. Спори нитковидні, довжина їх дорівнює довжині аска, безбарвні. Парафізи на кінцях загнуті. Характерною ознакою хвороби є також утворення на хвоїнках чорних поперечних смуг, що відокремлюють апотеції один від одного. Апотеції дозрівають в кінці червня, після чого відбувається звільнення спор та зараження хвої. Хвороба "шютте" відома в усіх районах, де вирощують сосну.

### Порядок Гелоціальні – *Helotiales*

Види цього порядку мають плодові тіла апотеції дуже маленьких розмірів. Сумки унітунікатні, іноперкулятні, на верхівці розкриваються тріщиною, через яку виходять спори. Конідіальні спороношення наявні, часто представлені (\*\*\*) чим?). Практично всі гелоціальні – сапротрофи на гнилих рослинних залишках, проте поряд з сапротрофами зустрічаються і паразити рослин, які найбільшої шкоди завдають в конідіальній стадії.

**Рід монілінія – *Monilinia* (рис. ...).** Гриби цього роду утворюють склероції в плодах різних рослин з родин розоцвітих та брусничних. Багато грибів були вперше детально вивчені російським мікологом М.С.Вороніним.

Цей рід включає один з найбільш поширених паразитичних видів – *M. fructigena* (м. плодова). В циклі розвитку гриба завжди зустрічається конідіальна стадія типу монілія (*Monilia*) – подушечки коротких конідіоспів, на яких утворюються довгі ланцюжки конідій. *M. fructigena* викликає плодову гниль яблук і груш. Гриб проникає в плоди через пошкодження. На уражених плодах з'являються плями відмерлої тканини, від них концентричними кільцями розвиваються жовтуваті подушечки конідіального спороношення. Конідії поширюються вітром, дуже часто переносяться жуком казаркою. Заражені плоди опадають з дерев і слугують джерелом інфекції. Плоди, що залишаються на деревах, перетворюються в склероції. Кулясті склероції чорного кольору утворюються під епідермісом, внаслідок чого плоди мають чорне забарвлення. Склероції зимують, а весною в них знову розвивається конідіальне спороношення. Апотеції у цього виду утворюються рідко.

**Рід склеротинія – *Sclerotinia* (рис. ...).** Найбільш важливий вид цього роду – *S. sclerotiorum* – збудник білої гнилі різних сільськогосподарських рослин. Цей грибок уражує вегетативні органи рослин, а також овочі при збереженні. Грибок розвивається на стеблах і суцвіттях соняшника, на плодах кабачків, томатів, моркви, буряку і качанах капусти при зберіганні. На поверхні уражених частин рослин утворюється повстистий білий міцелій, на якому формуються склероції. Апотеції утворюються завжди зі склероціїв весною, поодинокі або групами, коричнюваті, сіруваті або жовтуваті, на видовженій циліндричній ніжці. Аски циліндричні. Спори еліпсоподібні або видовжені, прямі або зігнуті, одноклітинні, безбарвні. Парафізи нитковидні, розгалужені або на верхівці розширені. Конідіальне спороношення у видів цього роду відсутнє.

### Порядок Гіпокреальні – *Hypocreales*

Порядок об'єднує види, у яких плодові тіла – перитеції, переважно світло забарвлені, м'якої консистенції, завжди занурені в стромі найрізноманітнішого забарвлення, які складаються виключно з гіф гриба. Сумки еутунікатні. В складі порядку переважають паразити рослин, зокрема збудники хвороб культурних рослин, паразити членистоногих, паразити на плодових тілах базидіальних грибів тощо; зустрічаються також сапротрофи на рослинних залишках.

**Рід клавіцепс – *Claviceps*.** Багато представників цього роду розвиваються на злаках. Найбільш поширеним і важливим у господарському відношенні є вид *C. purpurea* – к. пурпуровий ("ріжки злаків") (рис. ...). На уражених цим збудником суцвіттях рослин добре помітні склероції, які мають вид ріжків чорно-фіолетового кольору. Вони являють собою зимуючу стадію гриба. Спочиваючі склероції містять біля 3-4% цукрів (трегалози, глюкози та ін.), до 1% багатоатомних спиртів і велику кількість ліпідів. Склероції зимують в ґрунті, куди вони потрапляють при зборі урожаю з хворих культурних або дикоростучих злаків. Весною склероції проростають головчастими стромами (червонуваті, мають голівку до 0,5 см у діаметрі, кулясті, горбкуваті). Довжина останніх залежить від рослини-живителя та умов розвитку і складає від кількох міліметрів до 5 см. По периферії головок стром розвиваються плодові тіла – перитеції. Перитеції пляшковидні або ширококонусовидні, виступають на поверхню стромі верхівкою з округлим отвором. Аски вузько-булавовидно-циліндричні. Спори нитковидні.

Клавіцепс пурпуровий має досить складний життєвий цикл (рис. ...). Аскоспори уражують злаки в період цвітіння. Після звільнення з перитеціїв аскоспори поширюються вітром і потрапляють на рослини. Якщо аскоспори потрапили на квіткові луски, їх росткова

трубка не здатна через них проникнути і зараження не відбувається. У випадку, коли квіткові луски відкриті, аскоспори потрапляють на приймочку маточки або в нектар, проростають, і їх росткові трубки досягають зав'язі. Через декілька днів після ураження на рослинах розвивається конідіальна стадія гриба – *Sphacelia* (сфацелія). В зав'язі утворюється щільна маса міцелію, вкрита шаром конідіеносців, на яких утворюється велика кількість конідій, що занурені у краплини “медяної роси”. “Медяна роса” відіграє суттєву роль у поширенні конідій гриба. Вона має неприємний запах і містить велику кількість цукрів. Конідії можуть поширюватися краплинами дощу, вітром та комахами. Склероції розвиваються повільно. Спочатку вони жовтувато-коричневі, потім мають сіро-фіолетове або чорно-фіолетове забарвлення. Повне їх дозрівання відбувається при досяганні зерна. Розвиваючись на культурних злаках, гриб значно знижує їх урожай. Проте, практичне значення збудника “ріжків злаків” визначається не тільки зниженням урожаю або погіршенням якості насіння, а також токсичною дією алкалоїдів, які містяться в його склероціях.

*S. purpurea* – один з давно відомих токсичних грибів. В наш час токсикози у людей, викликані алкалоїдами гриба, який потрапляє в зерно, а потім муку та продукти з неї, спостерігаються дуже рідко. Однак у минулому токсикоз був дуже поширений в Європі і в періоди сильних спалахів забирав життя великої кількості людей. Клавіцепсотоксикоз, або ерготизм, обумовлений здатністю алкалоїдів гриба викликати скорочення гладеньких м'язів, судин, а також діяти на нервову систему. Відомі дві його форми: гангренозна (“антонів вогонь”) і конвульсивна (“злі корчі”).

Алкалоїди клавіцепса пурпурового широко застосовують у сучасній медичній практиці для лікування серцево-судинних і нервових захворювань. В офіційну медицину гриб був введений на початку XIX сторіччя, тоді ж було розпочато вивчення алкалоїдів. Однак в акушерстві склероції широко застосовували ще раніше.

На Україні цей вид є широко розповсюдженим, особливо у Карпатах, на Поліссі, Правобережному та Лівобережному Лісостепу.

**Вид епіхлое рогозovidний – *Epichloë typhina* (рис. ...).** Характерним для цього виду є утворення на стеблах злаків широко розпростертих стром у вигляді чохлика. На його поверхні навесні утворюються дрібні одноклітинні конідії. В липні-серпні конідіальна строма ущільнюється, потовщується, набуває оранжевого кольору; в ній розвиваються багаточисельні перитеції. Міцелій паразита розповсюджується в рослині дифузно, по міжклітинниках. Гриб є збудником чохловидної хвороби багаторічних злаків, зокрема, найчастіше зустрічається на грестиці збірній (*Dactylis glomerata*) та на видах тонконогу (*Poa*). Хвороба завдає значної шкоди при культивуванні трав на насіння.

**Рід кордицепс – *Cordyceps* (рис. ...).** Представники цього роду – паразити комах, павуків та, інколи, грибів.

Строма кордицепсу розвивається на муміфікованих комах або грибах, має циліндричну ніжку і округлу (циліндричну, булавовидну) голівку, яка завжди м'ясиста, світло або яскраво забарвлена – пурпурова, оранжева, сіра, жовта, рідше червона. Перитеції занурені, еліпсоїдні. Аски циліндричні. Спори нитчасті з численними поперечними перегородками.

Один з найпоширеніших видів роду – кордицепс військовий (*Cordyceps militaris*), який розвивається на личинках та лялечках метеликів, що зимують в ґрунті. Аскоспори цього гриба потрапляють на зовнішні покриви лялечки, проростають гіфальними трубками, гідролізують хітинові покриви та занурюються в тіло господаря. Гіфи гриба інтенсивно розвиваються в тілі комах, перетворюючи його на тверду муміфіковану масу гіф, т.зв. псевдосклероцій. Восени псевдосклероцій проростає жовтогарячими головчастими стромами.



**Рід нектрія – *Nectria* (рис. ...).** Види цього роду мають світлі перитеції м'яккої консистенції, які сидять групами на поверхні стерильної подушки - строми, утвореній виключно гіфами гриба, або занурені в строми. Типовим видом роду є *N. cinnabarina*, яка поширена на сухих гілках дерев. Проте в стадії анаморфи *Tubercularia vulgaris* гриб викликає небезпечні захворювання рослин та призводить до їх загибелі.

### **Порядок Ксиларіальні – *Xylariales***

Перитеції темного забарвлення, шкірястої або вуглистої консистенції, сферичні або глекоподібні, з вузьким отвором на верхівці, розташовані переважно в крупних стромах. Сумки унітунікатні. Переважно сапротрофи.

**Рід ксиларія – *Xylaria* (рис. ...).** Характерною ознакою роду є наявність добре розвинутих стром, що утворені виключно гіфами гриба. Строми прямостоячі, булавовидні, темнозабарвлені, чорні, вуглистої консистенції, зазвичай утворюються по декілька. Перитеції занурені в строму. Дуже поширений рід, зокрема в листяних лісах, розвивається на гнилій деревині, переважно на старих стовбурах та пнях дерев.

**Рід гіпоксилон – *Huroxylon* (рис. ...).** У представників цього роду строми червоні, бурі, коричневі, круглої та напівсферичної форми, поодинокі або зростаються, утворюючи суцільні кірки. Перитеції занурені в строму, їх отвори (носики) виступають із строми. Всі види цього роду є сапротрофами на деревині.

### **Порядок Пецицальні – *Pezizales***

Порядок характеризується наявністю плодових тіл – апотецій, розміри яких можуть коливатись від 1 мм до 10 см. У деяких видів плодове тіло крупних розмірів, диференційовані на шляпку та ніжку, інші мають підземні (гіпогейні) апотеції. Аски еутунікатні, оперкулятні, на верхівці відкриваються кришечкою.

(Додати - анаморфи відсутні. Є мікоризоутворювачі. Строми відсутні (?).

**Рід пецица – *Peziza* (рис. ...).** Для розвитку цих грибів потрібна підвищена вологість, тому основна їх кількість розвивається весною. Для цього роду характерні блюдцевидні або чашовидні апотеції діаметром 1-5 см, переважно бурого або коричневого кольору, розташовані групами, сидячі, м'яккі, спочатку кулясті, пізніше розкриваються, нерідко з нерівним краєм. Аски циліндричні, оперкулятні (відкриваються на верхівці кришечкою), 8-спорові. Спори еліпсоїдні, рідше веретеновидні, одноклітинні, з 1-2 краплями олії, гладенькі або бородавчасті, безбарвні. Парафізи розгалужені, на верхівці розширені, безбарвні або забарвлені.

Більшість пецицових грибів відомі лише к сумчастій стадії, у деяких в циклі розвитку відомо конідіальне спороношення. Аски утворюються на тому ж міцелії, що й конідії.

Рід об'єднує більш 100 видів. Сюди відносяться гриби – сапротрофи. Зустрічаються на ґрунті (гумусові та підстилкові сапротрофи), на гнилій деревині (лігнотрофи), серед мохів, на вологих кам'янистих стінах, на згаищах (карботрофи), на екскрементах тварин (копротрофи). Найбільш поширеними в природі видами є *P. badia* (п. коричнева), *P. violacea* (п. фіолетова) та ін.

**Рід гелвела – *Helvella* (рис. ...).** Плодове тіло прямостоячі, до 10 см заввишки. Шапинка спочатку ввігнута, пізніше опукла. дво- або чотирилопатева, сідловидна, гладенька, з вільним нижнім краєм або приросла до ніжки, сірувато-бкра, коричнювата. Ніжка циліндрична, гладенька або трохи опушена, часто борозенчаста, порожниста., білувата. Аски циліндричні, на верхівці заокруглені, восьмиспорові. Спори одноклітинні, еліпсоїдні, безбарвні, з крупною краплею олії, розташовані в один ряд. Парафізи завжди присутні, розгалужені, на

верхівці розширені і дещо забарвлені. Гелвела – типовий сапротроф на ґрунті, зростає в лісах, на світлих галявинах серед трав'янистого покриву. Плодові тіла їстівні, з'являються переважно восени.

**Рід зморшок – *Morchella* (рис. ...).** Це весняні гриби, що ростуть у хвойних та листяних лісах, на галявинах, парках, у садах. Всі представники роду їстівні. У видів цього роду плодові тіла – апотеції, великі (6-12 см заввишки), м'яксто-восковидні, мають конусовидну або яйцевидну шапинку, яка зростається з ніжкою. Шапинка має сітку складок, які утворюють комірочки. Поверхня цих комірок вислана гіменієм. Колір шапинки зморшок коричневих відтінків, каротиноїди відсутні. Ніжка біла, складчаста або гладенька, порожниста. Аски циліндричні, 8-спорові. Спори еліпсоїдні, закруглені, гладенькі, одноклітинні, безбарвні або трохи забарвлені, розташовані в один ряд. Парафізи розгалужені, на верхівці розширені й забарвлені.

Найбільш розповсюдженим видом є *M. esculenta* – з. їстівний, який має приємні смакові якості та використовується в їжу гурманами.

**Рід строчок – *Gyromitra* (рис. ...).** Для цього роду характерні прямостоячі, м'яксті апотеції. Шапинка неправильно куляста або яйцевидна, місцями зростається з ніжкою, мозковидна, з глибокими звивистими складками, бура або темно-бура, рідше світла. Ніжка потовщена, порожниста. Аски циліндричні, 8-спорові. Спори еліпсоїдні або веретеновидні, одноклітинні, з 1-2 краплинами олії, на кінцях з бородавчастими потовщеннями, гладенькі, безбарвні або жовтуваті, розташовані в один ряд. Парафізи розгалужені, на верхівці розширені і трохи забарвлені.

Види цього роду – ґрунтові сапротрофи, зустрічаються переважно весною. На відміну від зморшок, **строчки є отруйними грибами, завдяки токсину гіромітрину, подібного до токсину білої поганки (деталізувати! Токсин не є аналогом аманітину та фалюїдину!).**

### Порядок Туберальні - Tuberales

Апотеції вторинно замкнуті, макроскопічні, підземні. Симбіотрофи - ектотрофна мікориза з деревними породами.

**Рід трюфель – *Tuber* (рис. ...).** Трюфелі утворюють підземні (гіпогейні) плодові тіла, які в дозрілому віці замкнуті. Плодові тіла округлі, бульбовидні, м'яксті або роговидні, гладенькі або з бородавчастою поверхнею, всередині з жилками, між якими знаходиться гіменіальний шар. Аски грушовидні, широко еліпсоїдні, рідше кулясті, сітчасті або щетинисті, жовтувато-коричневі або коричневі, які містять 2, 4 або 8 спор. Аскоспори завжди одноклітинні, безбарвні або бурі, кулевидні або еліпсоїдні. Звільнення спор відбувається пасивно.

На молодих стадіях розвитку гриба зачатки плодівих тіл закладаються у вигляді відкритого блюдцевидного утворення, на увігнутій і дещо складчастій поверхні якої формуються зачатки гіменіального шару. В подальшому таке плодове тіло, яке знаходиться в ґрунті, не може рости в ширину, на поверхні його гіменія розвиваються багаточисельні складки (зморшки), а потім воно замикається. Зморшки перетворюються у внутрішні, а щілини між ними – в зовнішні вени. Останні заповнюються пухкою тканиною з переплетених парафіз. У основи парафіз пізніше утворюються сумки.

Трюфелі – гриби, що дуже цінуються гурманами багатьох країн. Серед них найбільше практичне значення має справжній чорний французький трюфель (*T. melanosporum*). На Україні поширені два види – *T. brumale* – справжній чорний трюфель, *T. aestivum* – літній трюфель. Всі трюфелі є облігатними мікоризоутворювачами.

### Клас Леканороміцети - Lecanoromycetes

Плодові тіла наявні (апотеції, рідше перитеції). Аски унітунікатні, леканорового типу. Покриви аскоспор утворюються з мембран навколоядерного мішка. Специфічна особливість - утворення симбіотичних комплексів із водоростями - лишайників.

(\*\*\*додати систему порядків)

### **Клас Локулоаскомицети, або Дотідеомицети - *Loculoascomycetes (Dothideomycetes)***

Плодові тіла наявні, представлені псевдотеціями. Аски бітунікатні. Покриви аскоспор утворюються з мембран навколоядерного мішка. Конідіальні спороношення розвинуті.

#### **Порядок Плеоспоральні – *Pleosporales***

Псевдотеції кулеподібні або грушоподібні, з однією або декількома локулами, занурені в тканину рослини-господаря. Сумки в локулах або утворюють шар гіменію, або зібрані у пучки. Сумки завжди бітунікатні. Відомі як сапротрофи на різноманітних рослинних залишках, а також паразити рослин.

**Вид вентурія грушова – *Venturia pirina* (рис. ...).** Гриб паразитує на груші і викликає захворювання, яке відоме під назвою „парша”. Паразитує гриб в конідіальній стадії, яка має назву фузикладій грушовий (*Fusicladium pirinum*). Уражує гриб листки, плоди, пагони. На листках утворюються плями невизначеної форми, чорнувато-оливкові; на них з'являються дернинки конідіального спороношення. Конідієносці прості, оливкові. Конідії утворюються на їх верхівці, поодинокі, обернено-булавовидні, видовжено-грушовидні, одноклітинні, згодом двоклітинні, оливкові або майже безбарвні. На плодах спочатку утворюються дрібні чорно-оливкові плями. Згодом вони розростаються, зливаються. Тканина плода під плямою корковіє. Уражені плоди розвиваються ненормально, викривляються, розтріскуються, втрачають смакові якості й товарну цінність. Сумчасте спороношення розвивається в сапротрофних умовах на опалих уражених листках, що перезимували. Плодові тіла – псевдотеції – виступають назовні верхівкою, оточеною бурими щетинками. Сумки 8-ми споріві, оточені парафізами. Спори оливкові, видовжені, з однією перегородкою. Верхня клітина спори часто довша і ширша.

### **Клас Євроціомицети - *Eurotiomycetes***

Плодові тіла наявні (переважно клейстотеції). Аски прототунікатні. Покриви аскоспор утворюються з мембран навколоядерного мішка. Специфічна особливість - відсутність у карпогону трихогін. Тенденція до втрати теломорф і переважного розвитку анаморф.

#### **Порядок євроціальні – *Eurotiales***

Характеризуються наявністю плодових тіл – клейстотеціїв. Сумки прототунікатні, розташовані в плодових тілах безладно. Аскоспори звільняються пасивно після руйнування оболонки сумки.

Клейстотеції з безладно розташованими сумками утворюються безпосередньо на міцелії. В життєвому циклі більшості єуроцієвих грибів суттєву роль відіграє безстатеве розмноження за допомогою конідій. Конідіальні стадії належать до родів *Aspergillus*, *Penicillium*, *Acremonium* (див. Анаморфні гриби, або "Deuteromycetes").

Типовим представником порядку є рід *Eurotium*, що зустрічається в природі в ґрунті, на рослинних залишках, на продуктах, що зберігаються, викликаючи їх цвіль.

Інший представник порядку – **елафоміцес зернистий, або трюфель оленьчий** (*Elaphomyces granulatus*) (рис. ...) є рідкісним, знайти його в природі досить важко, оскільки його макроскопічні плодові тіла – клейстотеції з товстим щільним перидієм – розвиваються під землею. Клейстотеції кулясті, жовто-коричневі, 1-5 см, з дрібно бородавчастою поверхньою. Міцелій елафоміцеса характерного жовтого кольору, оплітає коріння дерев. Зустрічається гриб переважно восени, в хвойних лісах, особливо на піщаних ґрунтах. Він утворює мікоризу з хвойними та деякими листяними деревами.

### **Відділ базидіомікотові гриби – Basidiomycota**

Гриби, у яких вегетативне тіло представлено розгалуженим клітинним міцелієм. Вегетативні клітини гаплоїдні або дикаріонтичні, причому дикаріонтична стадія за тривалістю переважає. Статевий процес – соматогамія. Статеве спороношення – базидія з базидіоспорами. Монадні стадії повністю відсутні.

Відділ нараховує близько 30 тис. видів і є другим за кількістю видів після аскомікотових. Еволюція базидіомікотових відбувалася паралельно до аскомікотових. В складі відділу представлені майже всі екологічні групи грибів, в тому числі сапротрофи на різноманітних субстратах, паразити вищих рослин, мікоризоутворювачі, дереворуйнуючі гриби тощо. Зустрічаються також копротрофи та мікотрофи. Серед базидіальних значна кількість видів належить до їстівних або отруйних грибів. Деякі представники мають цінні лікарські властивості.

**Біохімічні особливості та живлення.** Базидіомікотові синтезують лізин за грибним шляхом (AAA-шлях). Синтез триптофану відбувається по різному - у шапинкових грибів з загниваючими плодовими тілами він синтезується за допомогою другого комплексу ферментів, у всіх інших - за допомогою четвертого комплексу. Іони заліза поглинаються за допомогою сидерамінів. Поліюли (включаючи маніт) наявні у досить значних кількостях.

Споживання органічних речовин відбувається виключно шляхом абсорбції. Багатьом базидіомікотовим притаманні потужні екзоферментні системи, за допомогою яких поза межами клітин відбувається гідроліз целюлози та лігніну (целюлази, пероксидази, оксидази), білків (різноманітні пептидази), жирів (ліпази). здатні. Джерелом вуглецю та азоту є різноманітні органічні сполуки.

Метаболізм стероїдів регулюється мікоспоринами, які у багатьох базидіомікотових здатні ініціювати статевий процес.

Грибам цього відділу притаманний широкий спектр вторинних метаболітів, до яких належать антибіотики, мікотоксини, інгібітори росту вищих рослин, фітогормони та ін.

**Цитологічні ознаки.** Клітини базидіомікотових вкриті оболонками, основу яких складають хітин та глюкани. Оболонки, на відміну від аскомікотових, багатошарові. Септи між клітинами прості або доліпорові з відкритою порою (в устоміцетів), прості з порою, закритою дрібними вакуолями (теліоміцети) або доліпорові з парентосою (базидіоміцетові). Парентосома може мути суцільною і не мати перфорації, бути перфорованою або складатись з численних фрагментів-пухирців (ця ознака використовується при поділі базидіоміцетових на порядки).

Ядерний апарат еукаріотичний. Міцелій, що розвивається з базидіоспор, має клітини переважно з одним ядром, і існує лише короткий час. Переважаюча стадія у циклі розвитку - це дикаріонтичний септований міцелій, де пари ядер утворюються при статевому процесі внаслідок плазмогамії, що одразу не супроводжується каріогамією.

Мітоз відкритий (у шапинкових грибів) або закритий (у всіх інших), центріолі відсутні, а центрами організації мікротрубочок, подібно до аскомікотових, є полярні скупчення аморфного нуклеопротейду. Ядерце на початку мітозу переважно дезінтегрується, рідше виштовхується у цитоплазму, де зберігається до початку або завершення телофази.

Мітохондрії з пластичастими кристами. Комплекс Гольджі відсутній. Одномембранні органели подібні до аскомікотових - це літичні пухирці, хітосоми, ломасоми, мікротільця, вакуоля з клітинним соком. Найпоширенішими типами включень є краплини олії та глобули глікогену.

Джгутикові стадії повністю відсутні.

**Вегетативне тіло** представлено короткоіснуючим гаплоїдним та довгоіснуючим дикаріонтичним міцелієм. Міцелій, що розвивається із спор статевого спороношення - базидіоспор - гаплоїдний, і часто утворений клітинами, що здатний до брунькування, внаслідок чого може мати габітус псевдоміцелію. Переважаючим у циклі розвитку типом вегетативного тіла є дикаріонтичний міцелій, що розвивається після статевого процесу. Такий міцелій, як правило, рясно розгалужений, багатоклітинний та септований.

У більшості базидіомікотових дикаріонтичний міцелій має пряжки – особливі дугоподібні клітини, що розташовані біля поперечної перегородки гіфи та з'єднують її дві клітини. Пряжка гомологічна гачку аскогенної гіфи і виконує функцію відновлення двоядерності клітини. Наявність пряжок на міцелії є стабільною ознакою для груп різного рангу – від порядку до виду (наприклад, пряжки відсутні у представників порядків *Uredinales*, та *Russulales*, багатьох видів роду *Tricholoma*).

Найбільш відомою видозміною міцелію у базидіомікотових є плодові тіла (див. нижче). На відміну від аскомікотових, вони утворюються виключно гіфами дикаріонтичного міцелію. До інших видозмін належать ризоморфи - тяжі зі щільно переплетених гіф, за допомогою яких міцелій здатний швидко переміщуватись у просторі.

**Розмноження.** Основним способом розмноження базидіомікотових є розмноження за допомогою спор статевого спороношення - базидіоспор. У меншому ступені представлене вегетативне розмноження - частинами міцелію та поодинокими спеціалізованими клітинами, що утворюються внаслідок фрагментації гіф - телейтоспорами, уредоспорами або спочиваючими акінетоподібними товстостінними клітинами - хламідоспорами. Значно рідше зустрічається нестатеве розмноження за допомогою конідій.

*Статеве розмноження.* На відміну від аскоміцетів, у базидіальних грибів відсутні диференційовані статеві органи. Статевий процес - соматогамія. Вона відбувається або шляхом злиття двох вегетативних клітин гаплоїдного міцелію, або двох базидіоспор чи продуктів їх брунькування. Клітини, що приймають участь у копуляції, переважно мають різні статеві знаки: "+" та "-". У деяких видів статевий процес відбувається шляхом копуляції базидіоспор або продуктів їх брунькування.

Після плазмогамії ядра об'єднуються в дикаріони, які згодом синхронно діляться, утворюючи дикаріонтичний міцелій. Такий міцелій може існувати довгий час, і є переважаючою стадією життєвого цикла базидіомікотових. З дикаріонтичних клітин розвивається статеве спороношення - базидія з базидіоспорами.

**Життєвий цикл та розвиток статевих спороношень.** У найбільш загальному вигляді життєвий цикл базидіомікотових включає наступні етапи: з гаплоїдної базидіоспори розвивається гаплоїдний міцелій. Його клітини копулюють, при цьому відбувається плазмогамія, що не супроводжується каріогамією, і утворюється дикаріонтична клітина злиття. З неї розвивається дикаріонтичний міцелій, що є основним вегетативним поколінням базидіомікотових. Окремі дикаріонтичні клітини розвиваються у базидію: в них ядра дикаріону зливаються (каріогамія), відбувається мейоз, і на базидії утворюються гаплоїдні базидіоспори. Таким чином, життєвий цикл гаплофазний, з зиготичною редуцією та гетероморфною зміною поколінь - гаплоїдного та дикаріонтичного міцеліїв, причому дикаріонтична фаза є переважаючою.

У деяких грибів (наприклад, іржастих) дикаріонтична фаза може утворювати додаткові нестатеві спороношення - ецидіоспори (весняні спори), уредоспори (літні спори), телейтоспори (зимові спори), або розвивати конідіальні спороношення.

*Розвиток базидій.* Відомо два основні варіанти розвитку базидій: з поодиноких спочиваючих клітин - телейтоспор та з верхівкових клітин гіф дикаріонтичного міцелію (переважно за способом пряжки).

При розвитку базидії з телейтоспор її дикаріонтичні ядра зливаються, з телейтоспори виростає диплоїдна базидія, далі в ній відбувається мейоз і оболонка утворює випини - стеригми, в кожній з яких заходить одне гаплоїдне ядро з частиною цитоплазми. Стеригма відділяється від базидії септою, розростається на верхівці і перетворюється на одноядерну гаплоїдну базидіоспору.

При розвитку з дикаріонтичних гіф міцелію на базидії перетворюються верхівкові дикаріонтичні клітини таких гіф: від оболонки верхівкової клітини гіфи відходить невеликий бічний виріст – пряжка, яка загинається донизу. В цей же час відбувається поділ ядер дикаріону, і в клітині утворюються чотири ядра. Два різностатевих ядра прямують до верхівки гіфи, третє ядро пересувається до основи клітини, а четверте заходить у виріст пряжки. Одночасно з поділом ядер відбувається поділ самої клітини, утворюються дві перегородки – одна відділяє пряжку, друга ділить клітину навпіл. Таким чином, утворюється три клітини: верхня, яка містить два різностатевих ядра, нижня клітина з одним ядром та клітинка-виріст або пряжка, яка також містить одне ядро протилежного статевих знаку. Згодом виріст пряжки доростається до стінки нижньої клітини і через отвір ядро мігрує в цю клітину, відновлюючи її двоядерність або дикаріонтичний стан.

З верхньої клітини з двома різностатевими ядрами утворюється базидія. Ця клітина поступово розростається, в ній відбувається каріогамія і утворюється диплоїдне ядро. Воно майже одразу редуційно ділиться, утворюючи чотири гаплоїдних ядра. Оболонка майбутньої базидії розвиває випини – стеригми. В кожну стеригму переходить частина цитоплазми базидії та одне ядро. Поступово розростаючись, верхівки стеригм здуваються і перетворюються на базидіоспори.

Таким чином, в обох варіантах базидіоспори розвиваються екзогенно, на відміну від аскоспор, що утворюються ендогенно.

Базидії можуть бути поодинокими (якщо вони розвиваються з телейтоспор), або утворюватись на гіфах розвиненого дикаріонтичного міцелію, складаючи основу гіменію.

Гіменій - це шар базидій з базидіоспорами та стерильних захисних елементів. Стерильні елементи, що утворюються в гіменіальному шарі, представлені, в першу чергу, парафізами (вони відокремлюють базидії одну від одної та запобігають злипанню базидіоспор) та цистидами (захищають гіменіальний шар від тиску зверху). Зрідка гіменій розвивається на вегетативному міцелії (зокрема, в екзобазидіальних грибів), проте у більшості випадків він формується на поверхні або всередині плодкових тіл. Наявність плодкових тіл є головною ознакою класу базидіоміцетів (*Basidiomycetes*).

*Типи базидій.* За морфологічною будовою базидії поділяють на одноклітинні - холобазидії, та на базидії з септами - фрагмобазидії. Септи у фрагмобазидії можуть бути поздовжніми або поперечними. Фрагмобазидії з поздовжніми перегородками зазвичай поділені септами на чотири клітини (така будова характерна для тремеляльних грибів). Варіанти з поперечними септами різноманітніші: в деяких порядках базидія має лише одну септу, і поділена на дві клітини - верхню епібазидію, та нижню гіпобазидію. У аурикуляріальних грибів та багатьох сажкових і іржастих грибів кількість поперечних септ дорівнює трьом, тобто базидія складається з чотирьох клітин, розміщених одна над одною.

За характером розташування веретена поділу під час мейозу (фаза мітоз I) та рівнями розташування ядер після другого поділу (фази мітоз II), базидії поділяють на хіастичні та стихічні.

В хіастичних базидіях під час мейозу диплоїдне ядро розташовується на верхівці базидії, веретено орієнтується перпендикулярно до поздовжньої вісі базидії. Як наслідок,

після другого поділу (фаза мітоз II) всі чотири гаплоїдних ядра розташовуються на верхівці базидії приблизно на одному рівні.

У стихічних базидіях під час мейозу ядро знаходиться приблизно у центрі базидії, а веретно орієнтується паралельно до її поздовжньої вісі. Як наслідок, після другого поділу дочірні гаплоїдні ядра розміщуються у базидії на різних рівнях.

*Типи базидіоспор.* Хоча всі базидіоспори утворюються екзогенно і мають одне гаплоїдне ядро, проте є досить різноманітними багатьма морфологічними ознаками (зокрема, за формою, кольором, розмірами, поверхнею оболонки, за наявністю проросткової пори, та ін.). До провідних ознак базидіоспор, що використовуються при поділі базидіомікотових на таксономічного та середнього рангів (зокрема, на порядки та родини) належать їх здатність активно відокремлюватись від базидії та забарвлюватись певними барвниками, в першу чергу, тими, що містять йод.

Базидіоспори, що активно відстрілюються від базидій, називають балістоспорами. Такий відстріл пов'язаний з утворенням у стеригмах вакуолі, де відбувається гідроліз глікогену до простих цукрів, і як наслідок, розвивається високий тургорний тиск.

За здатністю до забарвлення розчином Люголя або реактивом Мельцера базидіоспори поділяють на амілоїдні та неамілоїдні. В амілоїдних спорах наявний розчинний крохмаль, який з йодом дає брудно-фіолетове забарвлення.

**Система відділу.** За наявністю плодових тіл, типами базидій, місцем їх утворення, типами септ, здатністю базидіоспор до брунькування, наявністю у циклі розвитку стадії псевдоміцелію, відділ поділяють на три класи: Basidiomycetes, Teliomycetes та Ustomycetes.

### **Клас Базидіоміцети - Basidiomycetes**

Провідний клас, до якого входить переважна більшість представників відділу. Головна ознака - наявність плодових тіл (саме їх у побуті зазвичай називають грибами). Базидії одноклітинні (холобазидії), рідше септовані (фрагмобазидії), розвиваються у гіменії. Базидіоспори не здатні до брунькування. Стадія псевдоміцелію в цілому не характерна, оскільки базидіоспори дають початок розвиненому септованому міцелію (хоча ця фаза є короткочасною і швидко переходить у дикаріонтичну). Клітинам базидіоміцетів притаманні дольорові септи з парентосомами різних типів (суцільними, перфорованими, фрагментованими на системи пухирців).

*Плодові тіла* базидіоміцетів - карпофори - завжди диференційовані на стерильну та фертильну частини. Стерильну частину плодового тіла - траму - утворюють дикаріонтичні вегетативні гіфи. Фертильна частина утворена гіменієм. Відкрита поверхня плодового тіла, на якій розташовується гіменій, називається гіменофором. Якщо гіменій розвивається всередині плодового тіла, то гіменофор не утворюється, а плектенхіму з гіменієм називають спороносною "тканиною" - глебою. Базидіомікотові гриби, у яких плодові тіла закриті і замість гіменофора мають глебу, називають гастероміцетами, а ті, у яких плодові тіла мають гіменофор - гіменоміцетами.

Плодове тіло закладається на дикаріонтичному міцелії у вигляді зачатків – примордіїв, і далі розвиваються за одним з трьох способів: гімнокарпним, геміангіокарпним або ангіокарпним.

При гімнокарпному типі розвитку гіменіальний шар з самого початку закладається на поверхні примордіїв, і до дозрівання спор залишається відкритим. При такому способі розвитку плодове тіло позбавлено будь-яких покривал, і називається відкритим, або гімнокарпним. Прикладом є плодові тіла білого гриба, лисички, сирожки.

При геміангіокарпному способі розвитку гіменій закладається на бічній поверхні примордію, але зовні захищається шкірястими сплетеннями гіф - покривалами. Якщо покривало охоплює весь примордій, його називають загальним, або вольвою. Покривало, яке закриває лише гіменій, є частковим. У процесі росту плодового тіла під покривалами

диференціюється гіменофор, далі покривала розвиваються. Залишки загального покривала часто залишаються на верхньому боці на плодовому тілі у вигляді пластівців, та при його основі у вигляді піхви. Часткове покривало після розриву, як правило, зберігається під гіменофором у вигляді кільця (наприклад, у мухомора). Інколи гіменофор прикрити й лише тонким павутинистим сплетенням гіф, які називають кортиною (такі плодові тіла характерні для грибів - павутинників).

При ангіокарпному розвитку гіменій закладається всередині примордіїв. Гіменофор при цьому не утворюється, а замість нього розвивається глеба. Такі плодові тіла називають закритими - ангіокарпними. Звільнення базидіоспор відбувається лише після їх повного дозрівання та подальшого руйнування зовнішніх оболонок плодового тіла.

Плодове тіло не лише захищає гіменій від пошкоджень, але й підіймає його над субстратом, сприяючи тим самим розповсюдженню базидіоспор. Ступінь прояву останньої функції простежується за формою плодового тіла. Найпростішим морфологічним типом плодового тіла є розпростерте (ресупінатне, кортиціоїдне). Воно має вигляд щільної плівки, на поверхні якої розташовується гіменій. Якщо така шкірка відгинається від бічної поверхні субстрату або набуває вигляду копитоподібного утвору, прикріпленого до субстрату боком, то карпофор називають консолевидним. Ще вище підносяться над субстратом клаваріоїдні плодові тіла, що мають паличок або розгалужених кущиків з гіменофором у верхній частині. У шапинкових грибів гіменофор розташовується на нижньому боці шапинки, яку підіймає над субстратом стерильна ніжка (т.зв. агарикоїдний карпофор). Плодові тіла у вигляді закритих сидячих або піднесених на ніжці кулястих утворів з глебою всередині називають гастероїдними та секотоїдними, відповідно. Ресупінатні, консолевидні, клаваріоїдні та агарикоїдні плодові тіла притаманні лише гіменоміцетам, а гастероїдні та секотоїдні - гастероміцетам.

За консистенцією плодові тіла поділяють на здерев'янілі, корковидні, м'ясисті та желеподібні. За тривалістю існування - на багаторічні та однорічні. Серед однорічних виділяють ті, що існують протягом короткого часу (від кількох годин до 10-15 діб) - їх часто називають загниваючими, та такі, термін існування яких зазвичай відповідає більшій частині одного вегетаційного сезону, а їх загибель не супроводжується загниванням.

*Типи гіменофору.* Поверхня плодових тіл, яка у гіменоміцетів несе гіменій - гіменофор - різноманітна за формою, і використовується як одна з систематичних ознак при поділі їх на порядки. Прийнято вважати, що еволюція гіменофору у напрямку збільшення його поверхні певним чином пов'язана з напрямками еволюції класу. За загальноживаними класифікаціями, до основних морфологічних типів гіменофору належать: гладкий, складчастий, шипастий, ячеїстий (дедалієвидний), трубчастий та пластинчастий.

*Типи глеби.* У гастероміцетів розташування у глебі гіменію є основою для виділення певних морфологічних типів, аналогічних до типам гіменофору. Глебу поділяють на однорідну (базидії розміщуються рівномірно і не утворюють правильного гіменію), лакунарну (у глебі без певного порядку розвиваються порожнини - лакуни, на поверхні яких безладно розташовуються базидії), коралоїдну (центральна частина глеби стерильна і суїльна, до периферії від неї радіально відходять щілиноподібні лакуни, на поверхні яких розташовується правильний одношаровий гіменій), багатошапинкову (глеба має кілька правильно розміщених ізольованих лакун, вкритих одношаровим гіменієм), одношапинкову (глеба має лише одну кільцевидну конусоподібну лакуну і диференційована на плодоносну ніжку - рецептакул, та шапинкоподібну частину, на поверхні якої розвивається гіменій).

**Система класу.** За сучасними молекулярними даними, в межах класу виділяється вісім основних ліній та 14 великих відокремлених молекулярних клад, які розглядають як порядки.

Фенотипічна відокремленість порядків простежується, в першу чергу, за наступними ознаками: тип базидії (холо- чи фрагмобазидія; хіастична чи стихічна), наявність перфорацій у парентосом, тип плодового тіла (ангіокарпне чи ні), його консистенція (загниваюче чи ні),



тип гіменофору, особливості базидіоспор, еколого-трофічна причетність, а також деякі додаткові специфічні особливості (наявність телефорової кислоти, щетинок у гіменії, сфероцист, та ін.).

Система фенотипічних ознак, яка відображує родинні зв'язки між порядками, сьогодні зрозуміла недостатньо і лише обмежено узгоджується із класичними морфологічними системами. На молекулярно-філогенетичних деревах порядки групуються парадоксально: самостійними гілками розташовуються Polyporales та Thelephorales. Досить компакту групу утворюють Agaricales, Fistulinales, Lycoperdales та Nidulariales. Близько спорідненими є Boletales та Sclerodermatales. Уособлену позицію займає Russulales. В одному кластері розташовуються такі морфологічно несхожі порядки як Hymenochaetales, Cantharellales та Phallales. Найвідділенішими від інших базидіоміцетів є Auriculariales та Tremellales.

Нижче для зручності викладання матеріалу порядки згруповані за традиційними морфологічними групами у відповідності із типом базидії - холо- чи фрагмобазидія (з цією ознакою добре корелює консистенція плодового тіла - драглиста вона чи ні). Холобазидіоміцети розділені на гіменоміцети та гастероміцети. Гіменоміцети поділені на тих, що мають незагниваючі плодові тіла (більшість з них традиційно називають трутовиками) - т.зв. афілофороїдні гіменоміцети, та гриби з загниваючими плодовими тілами (традиційна назва - шапінкові гриби), або агарикоїдні гіменоміцети.

1. Афілофороїдні гіменоміцети (Polyporales, Thelephorales, Fistulinales, Hymenochaetales, Cantharellales);

2. Агарикоїдні гіменоміцети (Boletales, Agaricales, Russulales);

3. Гастероміцети (Lycoperdales, Sclerodermatales, Nidulariales, Phallales).

4. Фрагмобазидіоміцети з драглистими плодовими тілами (Auriculariales, Tremellales).

Слід пам'ятати, що такий поділ не відповідає системі родинних зв'язків між порядками, а відображає переважно ступінь їх морфологічної конвергентної схожості.

### ***Афілофороїдні гіменоміцети***

#### **Порядок Поліпоральні - Polyporales**

Плодові тіла гімнокарпні, незагниваючі (однорічні або багаторічні, здерев'янілі, корковидні, або м'ясисті незагниваючі, з гіменофором різних типів); щетинки в гіменофорі відсутні; базидія хіастична, проста (холобазидія); парентосоми з перфораціями; спори гладкі, неамілоїдні, циліндричні. Ксилотрофи та факультативні паразити. Викликають білу або коричневу гниль деревини.

Плодові тіла гімнокарпні, одно- або багаторічні, надзвичайно різноманітні за формою, розмірами та забарвленням – розпростерті (резупінантні), циліндричні, булавовидні, копитовидні, у вигляді шапки – сидячої, бічної або з ніжкою, шкірясті, м'ясисті, коркуваті, дерев'яністі. Септи доліпорові, з мультиперфорованою парентесоною. Гіменофор гладенький, шипастий, зубчастий, лабіринтовидний, складчастий, трубчастий, пластинчастий. Голобазидія. Базидіоспори проростають гіфою. Серед афілофоральних грибів багато їстівних грибів, є неїстівні та отруйні. Численні види – сапротрофи, які розвиваються на відмерлих стовбурах, гілках, листі, спричинюючи їх гниття. Велика кількість видів є дереворуйнівними грибами, які паразитують на стовбурах, гілках, корінні живих дерев, руйнуючи їх і спричиняючи гнилі різних типів.

- Polyporaceae: група 1 (Sparassis, Laetiporus), група 2 (Fomitopsis, Piptoporus, Daedalea, Trametes - коричнева гниль, біполярне схрещування); група 3 (Polyporus, Ganoderma, Lentinus, Lenzites (?), Fomes (?), Irpex (?)) - біла гниль, тетраполярне схрещування, сполучні гіфи)

**Вид трутовик сірчано-жовтий – *Laetiporus sulphureus*.** Плодові тіла – сидячі, водянисто-м'ясисті оранжеві або сірчано-жовті шапки, зібрані у великі групи, які розташовуються черепичасто на одній основі. Тканина плодового тіла м'яка, у сухому стані дуже ламка, біла або жовтувата. Гіменофор трубчастий, трубочки короткі, сірчано-жовті. Спори безбарвні. Дуже поширений вид, особливо в дубових лісах. Трутовик сірчано-жовтий є паразитом багатьох листяних дерев, найчастіше розвивається на стовбурах дуба, тополі, верби, акації білої, рідше уражує хвойні дерева. Спричиняє центральну буру деструктивну гниль. Після відмирання дерева продовжує свій розвиток як сапротроф. Молоді плодові тіла гриба їстівні.

**Вид пітопор березовий, або губка березова – *Piptoporus betulinus* (рис. ...).** Плодові тіла однорічні. Шапинки м'ясисті, м'ясисто-коркові, приплюснuto-копитовидні, подушковидно-опуклі, сидячі або із зачатковою ніжкою. Верхня поверхня шапинки гладенька, з тонкою шкірочкою, жовтувато-коричнева або жовтувато-сіра. Тканина біла, м'якокоркова. Гіменофор трубчастий, трубочки спочатку білі, потім жовтіють, розташовані в один ряд, у старих грибів іноді відділяються від тканини плодового тіла. Спори циліндричні, зігнуті, безбарвні. Губка березова – факультативний паразит. Зростає у листяних та мішаних лісах, на мертвих та живих стовбурах та гілках берези. Дуже поширений вид. Спричиняє жовто-буру гниль, яка швидко поширюється від периферії стовбура до центру.

**Вид трутовик справжній – *Fomes fomentarius* (рис. ...).** Це надзвичайно поширений дереворуйнуючий гриб. Міцелій гриба розвивається в середині деревного субстрату, а на поверхні ураженого дерева формуються багаторічні плодові тіла. Оселяючись на живому дереві, трутовик справжній паразитує на ньому, спричинює задуху деревини (або побуріння, підпар з білими смугами, мрамур, білу гниль з розтріскуванням). Хвороба, розвиваючись, призводить до загибелі дерева. Деструкція деревини здійснюється за допомогою целюлази та оксидаз.

Після загибелі дерева трутовик справжній продовжує розвиватись на вже мертвій деревині, живлячись при цьому сапротрофно. Плодові тіла трутовика справжнього здерев'янілі, копитовидної форми, однією стороною прикріплюються до субстрату. Здерев'яніла частина – трама, до якої кріпиться гіменофор. Гіменофор трубчастий, розташований на нижньому боці плодового тіла. Щороку, починаючи з весни, минулорічний гіменофор починає вкриватись шаром нових переплетених між собою гіфів, який з часом ущільнюється. В цьому ущільненому шарі нових гіф формується трубчастий гіменофор. Завдяки такому наростанню, на поверхні плодового тіла формуються концентричні зони, за якими, певною мірою, можна судити про вік плодового тіла.

Деяку іншу будову має плодове тіло **трутовика лакованого (*Ganoderma lucidum*) (рис. ....)**. Його лискувате плодове тіло плескатої форми кріпиться до субстрату за допомогою доволі помітної, досить довгої ніжки, яка може бути боковою, іноді вертикальною, рідко центральною або ексцентричною. Шапинка і ніжка вкриті червоною або темно-бурою, блискучою, ніби лакованою, кіркою. Гіменофор трубчастий. Поверхня трубчастого шару білувата, кремова, потім коричнева, при натискуванні і висиханні буріє. Спори жовто-бурі, яйцевидні або майже овальні, ніби зрізані, з безбарвним овальним виразним придатком, бородавчасті. Трутовик лакований є сапротрофом, розвивається на пнях дуба, ялиці та інших дерев. Зустрічається в природі поодинокі, зрідка. З давніх-давен відомі лікарські властивості цього гриба. Сьогодні *G. lucidum* є одним з основних об'єктів досліджень медичної мікології. Трутовик лакований відноситься до рідкісних грибів.

**Рід лентин – *Lentinus* (рис. ...).** Близький до роду *Pleurotus*, проте легко відрізняється від нього жорстко-м'ясистими, коркуватими, не гниючими, при підсиханні твердіючими плодовими тілами та пластинками з зубчастим краєм. Плодові тіла гімнокарпні. Шапка та ніжка гомогенні, пружні, шкірясто- або корково-м'ясисті, опукло-, плоско або увігнуто-розпростерті, лійковидні, з закругленим краєм. Пластинки спускаються на ніжку або при відсутності ніжки вільовидно розміщені, край пластинок зубчатий. Трама пластинок неправильна. Ніжка ексцентрична, бічна, луската або з кільцевидно розміщеними пластівцями. М'якуш жорсткий, пізніше у більшості видів коркуватий. У деяких видів роду є часткове покривало. Цистиди відсутні. Спорова маса біла. Спори гладенькі, видовжено-еліпсоїдні. Ксилотрофи. Їстівні гриби у молодому стані. Найбільш поширеним є лентин тигровий (*L. tigrinus*), що зростає щільними групами на старих пнях та стовбурах листяних дерев, особливо тополі та верби. Цей гриб є їстівним лише у дуже молодому стані.

М'які однорічні плодові тіла **трутовика лускатого (*Polyporus squamosus*) (рис. ...)** часто зустрічаються на живих та мертвих стволах дерев широколистяних порід. Шапинки округлі, нирковидні або увігнуто-вільовидні, з прямою або зігнутою, товстою бічною або ексцентричною ніжкою. Зовні шапинки жовтуваті, з коричневими або темно-бурими, концентрично розташованими лусочками; з тонким, злегка хвилястим, іноді підгорнутим краєм. Тканина спочатку б.-м. м'ясиста, м'яка, потім жорстко м'ясиста, в сухому стані крихка, біла. Гіменофор трубчастий, трубочки одного кольору з тканиною, спускаються на ніжку, при висиханні буріють або стають коричневі. Спори безбарвні, видовжено еліпсоїдні. Зростає гриб на живих та відмерлих гілках, стовбурах дерев, на пнях. Трутовик лускатий є небезпечним руйнівником деревини, спричиняє інтенсивну білу центральну гниль, деревина розпадається на волокна і пластини. Молоді плодові тіла трутовика лускатого можна вживати в їжу.

Вид губка дубова – *Daedalea quercina* (рис. ...). Гриб викликає буру деструктивну гниль деревини. Трапляється переважно на пеньках дуба та на обробленій деревині. Плодові тіла багаторічні, плоскі, напівкруглі або копитовидні, розпростерто-відігнуті або розпростерті, прикріплені боком, часто зібрані черепчастими групами. Зверху плодові тіла горбкуваті, з нечіткими концентричними зонами щорічного наростання, кольору свіжої деревини. Гіменофор лабиринтовидний (у вигляді товстостінних звивистих ходів, що проникають у плодове тіло на глибину 3-5 см). Гіменій поновлюється щороку в тих самих ходах, стінки

яких наростають знизу. Спори еліпсоїдні, біля основи косо загострені, безбарвні. Тканина плодового тіла пружна, корковидна, світло-коричнювата або сірувата, при розрізуванні ножом скрипить (що зумовило народну назву гриба – скрипуха).

**Вид лезитесберезовий – *Lenzites betulina* (рис. ...).** Плодові тіла однорічні, сидячі, черепичасті, іноді зростаються по довжині. Шапинки напівкруглі, половинчасті, прикріплені по всій довжині або центральною дисковидною основою до субстрату. Зовні шапинки повстисто-волосисті, звичайно невиразно зональні, брудно-білі, сірі або буруваті. Тканина плодового тіла шкіряста, при розриві вагоподібна, волокниста, потім жорстка або трохи пружна, біла або палева. Гіменофор виразно пластинчастий. Пластинки розходяться радіально, трохи розгалужені. Спори безбарвні, циліндричні, дещо зігнуті. Зростає гриб на пнях, по валених стовбурах і гілках листяних порід, особливо берези, осики, вільхи. Дуже поширений вид. Спричиняє білу гниль деревини.

### **Порядок Телефоральні - *Thelephorales***

Плодові тіла гімнокарпні, однорічні незагниваючі (переважно коркоподібної консистенції або м'які, з гладким або шипастим гіменофором); щетинки в гіменофорі відсутні; базидія хіастична, проста (холобазидія); парентосоми з перфораціями; спори темнозабарвлені, орнаментовані, в обрисах кутасті. Утворюють ектотрофну мікоризу. Специфічна особливість - наявність телефорової кислоти, яка має характерний неприємний запах (*Thelephora*, *Hydnellum*, *Sarcodon*)

Вид телефора наземна – *Thelephora terrestris* (рис. ...). Плодові тіла з ніжкою, м'які, шкірясті, часто розпростерті та розташовуються розетками або піднімаються по субстрату, з відігнутими, черепичастими, лопатевими, розірваними або суцільними білуватими краями. Плодові тіла темно-коричневі, волосисті. Гіменіальний шар гладенький або нерівногорбкуватий. Спори округлі або кутасті, щетинисті, коричневі. Зростає гриб на ґрунті, на трав'янистих рослинах по всій території України.

### **Порядок Фістулінальні - *Fistulinales***

Плодові тіла гімнокарпні, \*\*\*\*\*, гіменофор трубчастий, легко відділяється від трами (як у *Boletaceae*), трубочки між собою не зростаються.

*Fistulina hepatica*.

**Вид печіночниця звичайна – *Fistulina hepatica*.** Плодові тіла однорічні, у вигляді бічної, сидячої або з короткою ніжкою шапинки, напівкруглі, язиковидні. Шапинки соковиті, м'ясисті, потім сухуваті, щільні, поодинокі або зростаються основами по 2-5-екземплярів, оранжево-червоні, згодом кров'яно-червоні або пурпурово-м'ясо-червоні, з віком темно-бурі. Тканина плодового тіла соковита (з червонуватим соком), з радіально розташованими світлішими прожилками, кислувата на смак. Спори світло-жовто-рожеві, гладенькі, яйцевидні, біля основи гостро звужені. Гіменофор трубчастий. Трубочки на нижньому боці шапинки вільні (не з'єднані між собою). Зростає печіночниця на живих стовбурах дерев, переважно біля основи старих дубів та каштанів, спричиняє буру гниль деревини, відому під назвою "бурий дуб". В природі зустрічається рідко. В молодому віці гриб їстівний.

### **Порядок Гіменохетальні - *Hymenochaetales***

Плодові тіла гімнокарпні, однорічні та багаторічні, здерев'янілі або корковидні, не загниваючі, ресупінатні, відігнуті або копитовидні; гіменофор гладкий, складчастий або трубчастий; характерна особливість - наявність у гіменофорі щетинок; парентосоми без перфорацій; плодові тіла забарвлюються розчином КОН; спори \*\*\*

(*Hymenochaete*, *Phellinus*, \*\*\*\*);

### **Порядок Кантареляльні - *Cantharellales***

Плодові тіла гімнокарпні, однорічні, м'ясисті, але незагниваючі; гіменофор гладкий, складчастий (переважно у вигляді пластинок з анастомозами) або шипастий; базидія стихічна, проста (холобазидія); парентосоми з перфораціями; спори \*\*\*, гладкі або шипасті. Ектомікоризні гриби. Включає дві провідні родини - лисичкові (*Cantharellaceae*) та рогатикові (*Clavariaceae*), які відрізняються, в першу чергу, за типами гіменофору та формою плодового тіла.

## Родина лисичкові, або кантарелові - *Cantharellaceae*

(*Cantharellus*, *Craterellus*, *Clavulina*, *Hydnum*)

**Рід лисичка, або кантарел – *Cantharellus* (рис. ...).** Яскраво-жовті плодові тіла *C. cibarius* (лисичка жовта або звичайна) можна зустріти в хвойних та мішаних лісах з червня по жовтень. Плодові тіла висотою до 12 см, ніжка суцільна, розширюється доверху і переходить в шапінку, гладенька, гола. Шапінка до 10 см в діаметрі, щільно м'ясиста, спочатку опукла, з загнутим краєм, потім майже плеската, згодом воронкоподібна. Гіменофор складчастий, з чисельними анастомозами, заходить вниз по ніжці. М'якуш щільний, неламкий, має приємний аромат та гострий смак.

Лисичка – один з найвідоміших їстівних грибів, який використовують в свіжому або консервованому вигляді. Цікаво, що м'якуш цих грибів майже ніколи не буває поточений хробаками або іншими безхребетними.

Плодові тіла лисички багаті на вітаміни РР та В<sub>1</sub>, мікроелементи (цинк, мідь).

**Вид кратерел попелясто-сірий – *Craterellus cinereus* (рис. ...).** Плодові тіла лійковидні. Шапінка темно-сіра, при підсиханні світлішає, волокнисто-кошлата, в центрі з відкритою порожниною ніжки. Гіменофор складчастий (з пластинковидними анастомозованими складочками), низько спускається по ніжці, сірий. Ніжка кольору шапинки. М'якуш з фруктовим запахом. Спори гладенькі, безбарвні. Рідкісний гриб, зростає у лісах, на ґрунті.

**Вид гіднум виїмчастий, або їжовик жовтуватий – *Hydnum repandum* (рис. ....).** Плодове тіло у вигляді шапки з ніжкою, м'ясисте, в сухому стані крихке. Шапінка опукло- або увігнуто-розпростерта, зрідка лійковидна, часто неправильна, гладенька або злегка опушена, біла, кремова, вохряно-жовта, рудувато-коричнева, з рівним або хвилястим краєм. Гіменофор шипастий, трохи спускається на ніжку. Шипи конусовидні, на кінцях загострені, густо розташовані, білі, кремові, жовтуваті, рудуваті. Ніжка центральна або ексцентрична, іноді при основі розширена. Тканина плодового тіла біла, потім кремова або жовтувата. Спори безбарвні, в масі жовтуваті, гладенькі, яйцевидні або кулясті, із сосочком при основі. Гриб їстівний. Зростає на ґрунті у хвойних, листяних та мішаних лісах.

## Родина рогатикові, або клаварієві - *Clavariaceae*

спори шипасті, жовто-коричневі, забарвлюються солями заліза

Рід рамарія – *Ramaria* (рис. ...). Плодові тіла видів цього роду м'ясисті, дуже розгалужені – кушківидні, деревовидні, переважно великих розмірів, здебільшого яскраво забарвлені. Гіменофор на всій поверхні плодового тіла гладенький. Ніжка б.-м. диференційована, товста, шкіряста, гладенька або зморшкувата. Тканина плодового тіла волокниста, шкіряста, жорстка або драглиста, ламка. Спори видовжені або широкоовальні, яйцевидні, бородавчасті, шипасті, світло-жовті, вохряні, іржаві, часто з однією краплею олії. Зростають у лісах, на ґрунті або гнилій деревині. Серед видів роду *Ramaria* відомі їстівні гриби, найкращим з них є рамарія гроновидна (*R. botrytis*).

Рід клаварія – *Clavaria* (рис. ....). Плодові тіла видів клаварії прості, поодинокі, частіше групами, іноді тісними (пучком); часто м'ясисті, крихкі, різноманітних кольорів – сірі, рожеві, червонуваті, пурпурові, фіолетові, бурі, рідше жовті. Ніжка здебільшого нечітко відмежована від спороутворюючої частини плодового тіла. Гіменофор гладенький. Спори безбарвні, гладенькі, злегка шорсткі, часто з численними краплями. Зростають переважно на ґрунті, рідше на залишках деревини.

### Агарикоїдні гіменоміцети

#### Шапінкові гриби як фактор ризику

Гіменоміцетів з загниваючими карпофорами - т.зв. шапінкові гриби - у повсякденному житті називають грибами і частину видів цієї групи традиційно використовують як цінний харчовий продукт. З іншого боку, саме ця група містить переважну більшість представників, які належать до небезпечних грибів, здатних спричинювати різноманітні отруєння. Грибні отруєння бувають первинними та вторинними. Первинні отруєння пов'язані з вживанням в їжу тих видів, що містять токсини. Вторинні отруєння пов'язані з вживанням в їжу їстівних видів, в яких проте або розпочались процеси розпаду білків, або вторинно накопичились токсичні речовини – отрутохімікати, важкі метали, радіоактивні речовини тощо.

**Отруйні гіменоміцети та їх токсини.** Сьогодні гіменоміцетів з загниваючими плодовими тілами відомо біля 90 видів, які здатні викликати первинні отруєння різної тяжкості. Тяжкість отруєння залежить від двох основних факторів: від типу токсину, який містить даний гриб та кількості отрути, яка потрапила в організм. Загалом при грибних

отруєннях простежується наступна тенденція: отруєння є тим тяжчим, чим довший латентний період, тобто часовий проміжок між споживанням грибів та проявом перших симптомів отруєння.

За характером дії на людину та тривалості латентного періоду отруйні гриби умовно поділяють на чотири групи: а) гриби з локальною збуджуючою дією і коротким (до 0.5 год.) латентним періодом; б) гриби з чітко окресленим впливом на нервові центри та середнім латентним періодом (0.5-8 год.); в) гриби з чітко окресленою плазматоксичною дією та тривалим латентним періодом (8-72 год.); д) гриби з гемолітичною дією та дуже довгим латентним періодом (від кількох тижнів до кількох років).

*Гриби з локальною збуджуючою дією* містять різноманітні слабо токсичні речовини, які майже одразу після вживання спричиняють нудоту, блювання, спітніння, пронос, головний та шлунковий біль. Зазвичай хвороба швидко проходить без будь-яких негативних наслідків. Прикладами грибів цієї групи є *Boletus satanas* (сатанинський гриб), *Boletus erythropus* (синяк вовчий), *Russula emetica* (сироїжка блювотна), *Lactarius helvus* (хрящ-молочник звичайний), *Clitocybe nebularis* (говорушка сіра), *Lepista nuda* (голубінка фіолетова).

Окремі групи грибів з локальною збуджуючою дією складають гриби, що містять коприн – токсин, який викликає отруєння при вживанні з алкоголем, та гриби, що містять галюциногенні речовини псилоцин та псилоцибін.

Копрін виявлений у *Coprinus atramentarius* (гнойовик чорнильний), *C. micaceus* (гнойовик мерехтливий), *Clitocybe clavipes* (говорушка булавиднонога), *Boletus luridus* (дубовик оливково-бурий). При вживанні з алкоголем коприн, що міститься у плодових тілах, розчиняється, всмоктується і блокує роботу ферменту алкогольдегідрогенази. Як наслідок, спирт, що надійшов в організм, окислюється не повністю, в тканинах накопичуються альдегіди, які й обумовлюють типову симптоматичну картину отруєння – шкіра червоніє і вкривається синюшними плямами, прискорюється серцебиття, починається пронос та блювання. Через кілька годин функції організму відновлюються. Але при повторному вживанні алкоголю отруєння повторюється.

Галюциногенні речовини псилоцин та псилоцибін, що є фосфатними ефірами похідних індолу, містять види родів *Psilocybe* (псилоцибе) та *Panaeolus* (панеол). Отруєння цими грибами при надходженні в організм незначних доз токсинів (1-3 мг) викликає появу зорових та слухових галюцинацій, відчуття сп'яніння. У більших дозах (10-20 мг) виникає ілюзорний стан, втрата відчуття часу, відтворюються давно забуті події. Проте у продуцентів псилоцибіну та псилоцину у плодових тілах наявні також алкалоїди беоцистин та норбеоцистин, які спричиняють гіперсинтез серотоніну у корі головного мозку, що призводить до розвитку патологічних процесів у мозку і спричинює психічні захворювання.

*Гриби з чітко окресленим впливом на нервові центри* містять токсини, у яких летальна доза ( $LD_{100}$ ) для людини складає від 0.1 г і вище. Це, переважно, низькомолекулярні органічні сполуки - мускарин, мусцимол, буфотенін, іботенова кислота. Найчастіше симптоми отруєння настають через 0.5-2 год., і пов'язані з порушенням функцій нейромедіаторів у нервових синапсах. Симптомами отруєння є поява холодного поту, уповільнення серцебиття, зниження тиску, звуження зіниць, задуха, різкий біль у шлунку. Антидотом при отруєнні мускарин-подібними токсинами є атропін. Найвищий вміст мускарину виявлений у *Inocybe patouillardii* (плотки Патуйяра), *Amanita pantherina* (мухомор пантерний), *Clitocybe dealbata* (говорушка білувата) – 40-300 мг/кг плодових тіл (для людини летальна доза мускарину -  $LD_{100}$  становить біля 500 мг). Споживання цих грибів навіть у незначній кількості спричинює тяжкі отруєння, а у значній – отруєння з летальним виходом.

На один-два порядки менший вміст мускарин-подібних токсинів у плодових тілах *Amanita muscaria* (мухомор червоний), *Muscena pura* (міцена чиста). Ці гриби спричиняють отруєння, які проте не призводять до смерті людини.

У грибів з плазмолітичною дією виявлено дві групи токсинів: а) циклічні поліпептиди - аматоксини та фаллотоксини; б) ореланін-подібні токсини (ореланін, гржималін, кортинарин).

Аматоксини (аманітин, аманін) та фаллотоксини (фаллоїдин) представляють надзвичайно небезпечну групу токсинів, летальна доза яких для людини складає 20-30 мг. Найвищий вміст цих токсинів мають плодові тіла *Amanita phalloides* (бліда поганка), *A. virosa* (мухомор смердючий), *A. verna* (мухомор білий). Ці три види належать до найнебезпечніших грибів, споживання яких навіть у малих дозах майже завжди призводить до смерті. Значно менша кількість цих токсинів у карпофорах *Hypholoma fasciculare* (несправжня опенька сірчано-жовта), *H. sublateritium* (несправжня опенька цегляно-червона), *Lepiota helveola* (парасолька цегляно-червона), *L. brunneoincarnata* (парасолька коричнево-червона). Отруєння цими грибами проходить важко, але у багатьох випадках при своєчасній медичній допомозі людину вдається врятувати.

Симптоми отруєння ама- та фаллотоксинами з'являються лише через кілька годин після надходження цих токсинів в організм (інколи навіть через 2-4 доби). Протягом латентного періоду ніяких ознак отруєння не спостерігається, але в цей час токсини порушують регуляцію роботи окремих органів і ініціюють набряк та жирове переродження тканин печінки, нирок, серця. По закінченні латентного періоду з'являються перші ознаки отруєння – зневожування організму, синюшність, блювота, пронос. Далі настає параліч нервів, що регулюють роботу кровоносних судин. Стан хворого різко погіршується, і майже завжди настає смерть.

Механізми дії аматоксинів та фаллоїдинів дещо відмінні. Зокрема, фаллоїдин діє швидше, і є менш токсичним порівнянно з аманітніом. Фаллоїдин порушує функції натрій-калієвого насоса і викликає відток іонів калію, а також вихід ферментів лізосом у цитоплазму. Крім того, фаллоїдин полімеризує молекули актину, порушуючи тим самим функції цитоскелету.

Аматоксини діють повільніше, проте є більш токсичними. Ці токсини зв'язуються з РНК-полімеразою, яка забезпечує синтез т-РНК. Як наслідок, порушується регуляція біосинтезу білків.

Ореланін-подібні токсини (ореланін, гржималін, кортинарин), що виявлені у видів роду *Cortinarius* (павутинник) - *Cortinarius orellanus* (павутинник оранжево-червоний), *C. speciosissimus* (павутинник найкрасивіший), подібно до аманітину та фаллоїдину, є високомолекулярними поліпептидами, дія яких схожа з наведеними вище токсинами. Проте при отруєнні павутинниками латентний період дуже довгий – від 3 до 14 діб (найчастіше – 8-11 діб). Зафіксовано, що в середньому 15% випадків отруєння павутинниками закінчуються летальним виходом.

Гриби з гемолітичною дією та дуже довгим латентним періодом (від кількох тижнів до кількох років) представляє *Paxillus involutus* (свинуха тонка). Свинуха містить антиген, що викликає в організмі утворення антитіл, які поступово накопичуються у плазмі крові і руйнують еритроцити. При регулярном споживанні свинухи розвивається жовтуха, анемія, зрідка хвороба закінчується смертю пацієнтів.

Слід відмітити, що простих тестів для виявлення отруйних грибів не існує, і єдиним підґрунтям для профілактики отруєнь токсинами гіменоцетів є вміння ідентифікувати конкретні отруйні та їстівні види. Найменшу кількість небезпечних видів містять представники порядку болетальних, найбільшу - агарикальних (в першу чергу, з родин мухоморових, павутинникових та строфарієвих).

### Порядок Болетальні - Boletales

Плодові тіла гіменокарпні, однорічні, загниваючі. Гіменофор трубчастий або пластинчастий з анастомозами. Щетинки в гіменофорі відсутні. Базидії хіастичні, прості (холобазидії). Парентосоми з перфораціями. Спори темнозбарвлені, гладенькі або з

дрібними бородавками. Утворюють ектотрофну мікоризу. Включає три основні родини, що відрізняються в першу чергу, за типом гіменофору та наявністю несправжнього покривала.

Більшість видів порядку є їстівними. До отруйних грибів з локальною збуджуючою дією належать деякі види роду болетус (сатанинський гриб, синяк, дубовик оливково-бурий), а до небезпечних грибів з гемолітичною дією - свинуха тонка. Представники з нейро- та гепатотоксинами на території Європи не відомі.

**Родина болетові - Boletaceae.** Об'єднує представників з трубчастим гіменофором. До найважливіших родів належать болет, бабка, маслюк, моховик, тилопіл.

**Рід болет – *Boletus*** (рис. ...). Має плодове тіла з м'ясистими шапинками та товстими ніжками. Шапинка гладенька, суха, у вологу погоду лише злегка клейкувата, її шкірка від м'якушу легко не відділяється. Ніжка переважно з нижнім сітчастим візерунком, не луската. Гіменофор дорослих карпофорів світло-жовтий, жовтий або червоний. Спорова маса оливкового кольору. М'якуш білий, на зламі не змінює кольору або жовтіє, синіє чи червоніє.

Всі представники цього роду належать до їстівних грибів. Проте слід пам'ятати, що види, у яких м'якуш карпофорів на зламі змінює колір, у сирому вигляді містять токсини локальної збуджуючої дії (наприклад, сатанинський гриб, синяк, дубовик оливково-бурий). Ці токсини руйнуються при будь-якій термічній обробці. Види, у яких м'якуш на зламі не змінює кольору, можна вживати в їжу навіть у сирому стані (наприклад, білий гриб).

**Білий гриб, або боровик - *Boletus edulis*** (рис. ...) є одним з найвідоміших та найпопулярніших їстівних грибів. Плодове тіла великі, товстом'ясисті. Шапинка 6-20 (30) см в діам., у молодих грибів напівсферична, у дорослих – опукло-розпростерта, коричнева з різними відтінками, гладенька або злегка зморшкувата, гола та суха, в сиру погоду трохи клейка. Гіменофор легко відділяється від м'якоті шапинки. У молодих грибів він білий або світло-кремовий, згодом жовтіє. Спорова маса оливкова, спори світло-коричневі. Ніжка 7-15 (20) x 3-6 (10) см, світла (брудно-біла або сірувата), у верхній частині з тонким білим сітчастим візерунком. М'якуш щільний, білий, на зламі не змінює колір, і має приємний запах і смак.

Росте у листяних та хвойних лісах, утворюючи мікоризу з дубом, буком, грабом, березою, ліщиною сосною, ялиною. Білий гриб має лікарські властивості, містить алкалоїд герцинін, який властивий також столовим бурякам. Плодове тіла білого гриба ( в першу чергу - у вигляді свіжих грибних салатів) рекомендують вживати при стенокардії, туберкульозі, зниженні загального тонуусу, а також для профілактики онкологічних захворювань.

**Боровик зернистоногий, або синяк – *Boletus erythropus*** (рис. ...). За формою плодового тіла схожий із білим грибом, проте добре відрізняється від нього забарвленням шапинки, ніжки та гіменофору, а також зміною кольору м'якушу на зламі. Шапинка у синяка темно-коричнева. Гіменофору молодих карпофорів жовто-червонуватий, у дорослих - темно-червоний або пурпуровий, при дотику синіє. Спорова маса оливкова. Ніжка жовта, з яскраво-червоним візерунком у вигляді сітки або дрібних цяточок, при дотику синіє. М'якуш дуже щільний, жовтий, на зламі швидко синіє, з приємним запахом і добрий на смак.

Зростає синяк у хвойних та листяних лісах, і утворює мікоризу переважно з сосною та буком. У сирому стані гриб отруйний, проте після термічної обробки їх вживають у їжу.

**Сатанинський гриб – *Boletus satanas*** (рис. ...) вельми схожий із синяком. Відміни полягають, в першу чергу, у забарвленні шапинки - у сатанинського гриба вона біла або світло-сіра. Деяко відмінна також зміна кольору м'якушу на зламі - він спочатку злегка червоніє, потім синіє. Ніжка має добре помітний червоний сітчастий візерунок. Росте сатанинський гриб в листяних, рідше мішаних лісах. У сирому вигляді плодове тіла містять токсини локальної збуджуючої дії, які, проте, повністю руйнуються при відварюванні.

**Польський гриб – *Boletus badius*** (рис. ...). Від інших видів роду відрізняється однотонною темно-каштановою гладкою шапинкою та щільним м'якушем та коричнюватою

ніжною. Гіменофор жовтуватих відтінків. Ніжка та гіменофор при натисканні забарвлюється в синювато-зелений колір. М'якуш світло-жовтий, на зламі синіє, з приємним запахом та смаком. Зростає на піщаному ґрунті в хвойних та мішаних лісах, де утворює мікоризу із сосною.

**Рід бабка, або лекцин - *Leccinum*** об'єднує гриби, у яких шапинка гладенька, шкірка не знімається. Ніжка циліндрична, волокниста та луската. Гіменофор не приростає до ніжки, сірий, жовтуватий або світло-коричневий, з дуже довгими трубочками. Спорова маса оливкового кольору. М'якуш білий, на зламі спочатку злегка рожевіє, потім темніє або стає чорним. Всі види цього роду вважаються гарними їстівними грибами, проте як і у всіх болетових грибів з темніючим на зламі м'якушом, споживання сирих плодових тіл може викликати шлункові розлади. Найвідомішими представниками роду є підосичник та підберезовик.

**Підосичник, або бабка червона – *Leccinum aurantiacum*** (рис. ...) від інших видів роду відрізняється шапинками, забарвленими у червоний або жовто-гарячий колір. Поверхня шапинки гладенька. Ніжка біла, вкрита темними волокнистими лусками. М'якуш з приємним запахом та смаком, на зламі спочатку стає рожево-оливковим, потім темніє. Зростає підосичник на ґрунті в листяних та мішаних лісах, переважно під осиками, з якими утворює мікоризу.

**Підберезовик, або бабка темна - *Leccinum scabrum*** (рис. ...) відрізняється від підосичника коричневими шапинками без червоних відтінків, а також тим, що утворює мікоризу переважно з березою.

**Рід моховик, або ксероком - *Xerocomus***. Для видів цього роду характерні плодові тіла середнього розміру. Шапинки у моховиків гладенькі, злегка повстисті або розтріскані. Ніжки зазвичай циліндричні або звужені донизу, гладкі, без сітчастих візерунків або волокнистих лусок. Гіменофор забарвлений у жовті відтінки, його трубочки злегка спускаються на ніжку, і при натисканні синіють. Спорова маса оливково-бура. М'якуш жовтий, на зламі синіє. Всі види роду належать до їстівних грибів, переважно низької якості.

Найпоширенішим видом є **козяк, або моховик тріщинуватий (*Xerocomus chrysenteron*)**. Він добре розпізнається за дуже розтрісканою поверхнею шапинки, великими порами гіменофору, що при дотику синіють, та почервонінням м'якуша у місцях ушкодження личинками.

**Рід масляк - *Suillus***. Має клейку шапинку, у якої шкірка легко знімається. Ніжка гладенька, інколи з кільцем. Спорова маса оливково-жовта. М'якуш жовтий, солодкий, на зламі або на змінює забарвлення, або злегка синіє. Характерний представник - масляк звичайний.

**Масляк звичайний, або масляк осінній – *Suillus luteus*** (рис. ...). Шапинка опукло-розпростерта, жовто-коричнево-бура, у вологу погоду вкрита слизом, клейка. Краї шапинки з'єднані з ніжною білою щільною плівкою, яка з віком розривається, утворюючи навколо ніжки кільце. Ніжка центральна, щільна, гладка, жовто-коричнева. М'якуш білий, на зламі не змінює кольору і має приємний смак та запах. Трубчастий шар шапинки жовтий, при дотику не змінює кольору. Споровий порошок жовто-охряний. Спори темно-жовті, гладенькі. Зростає масляк переважно на піщаному ґрунті у соснових лісах і утворює з сосною мікоризу. Належить до цінних їстівних грибів.

**Рід тилопіл - *Tylopilus***. За зовнішнім виглядом та забарвленням шапинки дуже схожий на білий гриб. Проте відрізняється від нього, в першу чергу, рожевуватим кольором гіменофору. Рисунок на ніжці коричневий і виразніший, ніж у білого гриба. Спорова маса рожева. М'якуш білий, на зламі злегка рожевіє. В Україні зустрічаються два види цього роду. Найбільш поширеним є **жовчний гриб, або гірчак - *Tylopilus felleus*** (рис. ). М'якуш у



карпофорів цього виду дуже гіркий, через що гриб є неїстівним. Гірчак зростає у мішаних та хвойних лісах і утворює мікоризу з сосною, дубом, грабом. Другий вид - **тилопіл солодкий** (*Tylophilus alutarius*) має солодкий м'якуш і є їстівним. Тилопіл солодкий зростає на лісових галявинах, на полонинах у Карпатах. Цей вид є рідкісним і занесений до Червоної книги України.

**Родина свинухові, або паксиллові - Paxillaceae.** Об'єднує болетальні гриби з пластинчастим гіменофором, причому пластинки низько спускаються на ніжку і анастомозують одна з одною (особливо біля ніжки), інколи з'єднуючись виразними перегородками. В останньому випадку на нижніх ділянках гіменофору наявні видовжені пори, що розглядаються як видозмінені трубки трубчастого гіменофору. Гіменофор завжди відкритий, несправжні покривала відсутні, поверхня шапинки суха і забарвлена в темно-жовтий або коричневий колір. Трама пластинок білатеральна. Провідний рід - свинуха.

**Рід свинуха - Paxillus** об'єднує неїстівні та отруйні гриби. Вживання сирих плодових тіл свинух викликає швидкі отруєння, спричинені токсинами з локальною збуджуючою дією. Після відварювання та видалення відвару плодове тіла вважаються умовно їстівними. Проте принаймні у найбільш поширеного виду - свинухи тонкої - карпофори навіть після відварювання проявляють гемолітичну дію, і, таким чином, зберігають отруйні властивості.

**Свинуха тонка – Paxillus involutus** (рис. ....) має увігнуту ліквидну темно-жовту або коричневу гладку та злегка клейкувату шапинку, часто - досить великих розмірів (до 15-20 см у діаметрі), краї якої донизу підігнуті. Пластинки гіменофору також темно-жовті, товсті, з чисельними анастомозами, спускаються на ніжку, яка дещо світліша від шапинки. М'якуш буруватий, на зламі не змінюється, має приємний смак та слабкий запах гнилої деревини. Спорова маса коричнева. Спори охристо-бурі, гладенькі. Зростає свинуха тонка на ґрунті в хвойних та листяних лісах.

Довгий час гриб вважався умовно їстівним, але зараз його отруйність доведено. Тривале вживання в їжу свинухи тонкої призводить до тяжких отруєнь, особливо у людей з хворими нирками.

**Родина мокрухові, або гомфідієві - Gomphidiaceae.** Включає болетальні гриби з пластинчастим гіменофором (анастомози між пластинками виражені нечітко), пластинки якого спускається на ніжку. У молодих карпофорах гіменофор закритий плівчастим несправжнім покривалом, яке утворено клейкими гіфами шкірки шапинки. Шкірка легко відділяється від шапинки, і також клейка. Трама пластинок білатеральна. Всі представники родини є їстівними. Провідний рід - мокруха.

**Рід мокруха – Gomphidius** (рис. ....). У видів цього роду плодове тіла м'ясисті, досить великі. Шапинки клейкі, і на поверхні мають тонкий шар слизу. Краї шапинки з'єднуються з ніжкою слизисто-павутинистим частковим несправжнім покривалом, від якого пізніше на ніжці залишається слизьке невиразне кільце. Пластинки гіменофору товсті, воскової консистенції, рідкі, спочатку світлі, згодом темні (переважно сірі або коричневі). Спорова маса майже чорна. Спори темно-бурі, гладенькі. Всі види мокрух утворюють мікоризу з хвойними деревами.

### **Порядок Агарикальні - Agaricales**

Плодове тіла гімнокарпні або геміангіокарпні, однорічні, загниваючі; гіменофор пластинчастий, без сфероцист; щетинки в гіменофорі відсутні; базидія хіастична, проста (холобазидія); парентосоми з перфораціями; спори різноманітні, але без сітчастої орнаменталії. Ґрунтові сапротрофи, ксилотрофи або мікоризні гриби. Триптофан синтезується за допомогою другої групи ферментів (на відміну від інших порядків).

За ступенем однорідності гіф у ніжці та шапинці агарикальні гриби поділяють на тих, у яких шапка та ніжка гомогенні (утворені однотипними скелетними гіфами, які з ніжки

переходять у шапинку) та тих, у яких вони гетерогенні. Зазвичай гомогенність та гетерогенність добре розрізняються навіть неозброєним на поздовжніх зрізах карпофорів.

Загальне покривало у агарикальних може бути відсутнім або наявним. В останньому випадку загальні покривала поділяють: а) на стійкі - якщо його залишки зберігаються тривалий час, утворюючи при основі ніжки вольву (піхву), а на шапинці - пластівці або лусочки; в) на нестійкі, якщо його залишки швидко зникають у дорослих карпофорах.

Часткове покривало, коли воно наявне, складається з більш-менш щільної плектенхіми, і його залишки, як правило, зберігаються у вигляді кільця на ніжці. У деяких агарикальних часткове покривало тонке і павутинчасте, утворене легко зникаючим плетивом - кортиною.

Різні роди та родини агарикальних мають різну анатомічну будову стерильної тканини, що знаходиться у пластинці між поверхневими шарами її гіменія. Цю тканину називають трамою пластинок. Розрізняють наступні основні типи трам: білатеральна – гіфи трами розміщені більш-менш симетрично в напрямку від центру пластинки вперед до периферії; інверсна – гіфи трами розміщені більш-менш симетрично в напрямку від центру пластинки назад до периферії; правильна – гіфи трами розміщені паралельно вздовж пластинки; неправильна – гіфи трами розміщені без певного порядку; ділянки правильної та неправильної трами в межах однієї пластинки розглядають як траму мішану.

У агарикальних виділяють чотири основних типи забарвлення базидіоспор: а) безбарвні або світло забарвлені; б) рожеваті; в) темно-жовті та коричневі; г) темно-фіолетові та чорні. За формою базидіоспори поділяють на багатокутні та заокруглені (в останніх також виділяють додаткові категорії - циліндричні, еліпсоїдні, субсферичні та сферичні). За наявністю інкрустацій оболонки виділяють гладкі та бородавчасті. З забарвленням базидіоспор зазвичай корелює забарвлення пластинок та спорової маси.

Наведені вище ознаки є провідними при поділі агарикальних на родини. Система порядку розглядається на прикладі 10 родин, до яких входить переважна більшість їстівних та отруйних агарикальних грибів.

**Родина ентоломові, або рожевопластинникові - *Entolomataceae*.** Плодові тіла гімнокарпні, без вольви та часткового покривала. Шапинка та ніжка гомогенні. Трама пластинок правильна. Спори з рожевим відтінком, багатокутні, з товстою оболонкою. Спорова маса також рожева. Містить як їстівні, так і отруйні гриби. Практичне значення у межах цієї родини мають лише види роду **ентолома (*Entoloma*)**, причому тільки ті, у яких плодові тіла досить великі (наприклад, у отруйного рожевопластинника жовтуватого-сизого або їстівного рожевопластинника садового).

**Рожевопластинник жовтуватого-сизий – *Entoloma sinuatum*** (рис. ...). Плодові тіла великі, 6-15 см у діаметрі. Шапинка товста, м'ясиста, опукло-розпростерта, з рівним опушеним краєм, дещо клейкувата, при всиханні блискуча, має брудно-біле, кремово-сіре або жовтуватого-сіре забарвлення. Ніжка циліндрична, значно коротша за діаметр шапинки, біля основи іноді бульбовидно потовщена, біла. М'якуш білий, щільний, свіжий з приємним смаком та ароматом борошна. Пластинки прирослі, широкі, рожеві. Гіменіальний шар з цистидами. Спорова маса рожева. Спори п'ятикутні, товстостінні, рожеві. Зростає на ґрунті в широколистяних лісах. Смертельно отруйний гриб, містить високі концентрації нейротоксинів мускаринової групи.

**Рожевопластинник садовий - *Entoloma clypeatum*** дуже схожий з попереднім видом, від якого відрізняється, в першу чергу, за місцем зростання: він зазвичай росте у садах і утворює мікоризу з вишнею та іншими кісточковими деревами.

**Родина гірофорові - *Hygrophoraceae*.** Плодові тіла гімнокарпні, без вольви та часткового покривала. Шапинка та ніжка гомогенні. Трама пластинок різноманітна - білатеральна, правильна або неправильна. Спори безбарвні, округлі, гладенькі або злегка пунктировані. Спорова маса біла. Характерні особливості - наявність великих базидій (їх довжина понад десять разів більша за довжину спор), товстих пластинок та яскравого

забарвлення карпофорів. Отруйних видів у межах родини немає, хоча смакові якості цих грибів низькі. Провідний рід родини - **гігрофор** (*Hygrophorus*).

**Родина трихоломові - Tricholomataceae.** Плодові тіла гімнокарпні або геміангіокарпні, без вольви та переважно (але не завжди) без часткового покривала. Шапинка та ніжка гомогенні. Трама пластинок правильна або неправильна. Спори безбарвні або світло-забарвлені, округлі, гладенькі або бородавчасті, але не кутасті. Спорова маса біла або блідозабарвлена. Від близької родини гігрофорових відрізняється, в першу чергу, нормальними розмірами базидій. До родини входить чимало їстівних та деякі отруйні види. Багато представників через незначні розміри практичного значення не мають. Найпоширенішими та найвідомішими родами є міцена, маразмій, говорушка, трихолома, опеньок.

**Рід міцена – *Muscena* (рис. ....)** об'єднує гриби з дуже дрібними гімнокарпними карпофорами. Пластинки у видів роду прирослі, шапинки переважно дзвоникоподібні або розпростерті, проте з горбочком у центрі. Ніжка тонка, переважно капілярподібна. Майже всі види міцен є підстилковими сапротрофами.

**Міцена чиста - *Muscena pura*** є одним з найбільших видів роду за розміром карпофорів. Діаметр її шапинки може сягати 7 см. Шапинка забарвлена у бузково-рожевий колір, гладенька, з рубчастим краєм. Ніжка одного кольору з шапинкою, напівпрозора, гладенька. М'якуш тонкий, з неприємним запахом та смаком гнилої картоплі. Пластинки широкі, злегка рожеваті. Зростає гриб на ґрунті в листяних та хвойних лісах. Гриб є отруйним, містить мускарин-подібний токсин.

У деяких видів плодові тіла на зламі виділяють червоний молочний сік (наприклад, у **міцени кривавоногої - *Muscena haematopoda***, яка зростає на гнилій деревині).

**Рід маразмій - *Marasmius*** також має дрібні гімнокарпні плодові тіла. Їх особливістю є здатність переходити у стан анабіозу при відсутності вологи і поновлювати ріст при настанні сприятливих умов. Шапинка у видів роду опукла або дзвоникоподібна, часто рубчаста. Ніжка тонка, капілярвидна, з порожниною. Пластинки приростають до ніжки. Найбільш відомим видом є опеньок лучний.

**Опеньок лучний – *Marasmius oreades* (рис. ....)**. Шапинка може сягати 5-8 см у діаметрі, спочатку опукла, згодом плоска, з бугорком, гладенька, зі слабо рубчастим краєм, забарвлена у світлі кремові відтінки. Ніжка щільна, одного кольору зі шапинкою. М'якуш білий, на зломі кольору не змінює, з приємним запахом та смаком. Пластинки прирослі до ніжки, рідкі, білі або світло-кремові. Споривий порошок білий. Спори гладенькі, безбарвні. Дуже поширений вид в Україні. Він зростає поодинокі або великими групами переважно на пасовищах, на лісових галявинах, на луках, в парках. Часто утворює т.зв. "відьміни кола". Їстівний гриб високих смакових якостей. Містить ряд цінних лікарських речовин.

Деякі види роду характеризуються різким часничним запахом (наприклад, **часничник великий - *Marasmius alliaceus***). Такі гриби, незважаючи на їх дрібні розміри, також належать до їстівних і використовуються як ароматична приправа до страв.

**Рід говорушка - *Clitocybe***. Види цього великого роду мають великі або середні за розміром гімнокарпні плодові тіла з пластинчастим гіменофором, що спускається на ніжку. Серед видів із великими плодовими тілами є як їстівні, так і отруйні. Найбільш небезпечні види роду мають карпофори, забарвлені у білий колір (наприклад, говорушка біла).

**Говорушка біла, або клітоцибе восковий – *Clitocybe cerrusata* (рис. ....)**. Шапинка у цього гриба товстом'ясиста, лійковидна, з віком плоско-розпростерта, з тупим горбочком у центрі, біла, блискуча, гола. Пластинки білі, злегка спускаються на ніжку. Ніжка циліндрична, біла, гола, щільна, пізніше в нижній половині з порожниною. Спори широкоовальні. М'якуш білий, з приємним грибним запахом. Зростає переважно у листяних та хвойних лісах, на ґрунті, досить часто утворює т.зв. "відьміни кільця". Гриб отруйний, містить токсин мускарин.

**Рід трихолома - *Tricholoma*.** Види роду також мають великі або середні за розміром гімнокарпні карпофори з пластинчастим гіменофором, але, на відміну від говорушки, пластинки прирослі і не спускається на ніжку. До цього роду належать біля десяти видів їстівних та три види помірно отруйних грибів, а також біля двадцяти видів, що не мають харчового значення. Найкращі смакові властивості має зеленушка.

**Трихолома зелена, або зеленушка – *Tricholoma flavovirens* (рис. ....).** Добре розпізнається за жовтувато-зеленим або зеленим забарвленням шапинки, гіменофору та ніжки. Трама пластинок правильна. Споривий порошок білий. Спори безбарвні, гладенькі. М'якуш спочатку білий, пізніше жовтуватий, з приємним м'яким смаком та запахом борошна. Зростає зеленушка на піщаному ґрунті в хвойних лісах. Відрізняється від усіх інших пластинчастих грибів тим, що зберігає свій зелений колір навіть після відварювання.

**Рід опеньок - *Armillaria*** - один з небагатьох родів трихоломових грибів, що має часткове покривало, залишки якого на зрілих карпофорах зберігаються у вигляді кільця на ніжці, тобто плодове тіло є геміангіокарпним. Більшість видів є сапротрофами, які розвиваються на відмерлій деревині, або факультативними паразитами. Деякі види належать до добре відомих їстівних грибів, зокрема, опеньок осінній.

**Опеньок осінній – *Armillaria mellea* (рис. ....).** Плодові тіла середнього розміру, рідше великі, з частковим покривалом. Шапка напівкуляста, згодом плоско-розпростерта, іноді з горбочком у центрі, з тонким краєм, рудувато-коричнювата, темнолуската. Шкірка легко знімається. Пластинки густі, тонкі, білуваті, прирослі, іноді злегка спускаються на ніжку. Трама правильна. Спорова маса кремова. Спори безбарвні, еліпсоїдні, гладенькі, неамілоїдні. Ніжка центральна, циліндрична або злегка потовщена донизу, щільна, волокниста, пластівчастолуската, з часом майже гола, кольору шапки або світліша, біля основи жовтувата, густоволокниста або повстиста. Кільце на ніжці білувате, з віком здебільшого зникає. Довгі чорні ризоморфи розвиваються під корою уражених дерев. М'якуш білий, з приємним грибним запахом. Їстівний гриб, зростає переважно великими групами у листяних та хвойних лісах. Паразитує на багатьох видах дерев та чагарників, належить до небезпечних дереворуйнуючих грибів.

**Родина глибові, або плевротові - *Pleurotaceae*** за гімнокарпним розвитком плодкових тіл, гомогенними шапинкою та ніжкою, трамою, спорами та споровою масою повторює ознаки трихоломових. Проте ніжка у глибових або ексцентрична, або взагалі відсутня, і тоді плодові тіла консолевидні. Гриби цієї родини є ксилотрофами, і розвиваються на мертвій деревині або на стовбурах та гілках ослаблених дерев. Сапротрофний спосіб життя, не пов'язаний з необхідністю утворювати мікоризу, та високі смакові якості карпофорів окремих видів, обумовив вибір деяких видів глибових у якості об'єктів промислового грибоводства. Серед них найбільш популярним видом є глива черепащаста.

**Глива черепащаста – *Pleurotus ostreatus* (рис. ....).** Карпофори гімнокарпні, сидячі, ніжка відсутня. Шапинка асиметрична, раковино-, вухо-, язикоподібна, широковоронковидна, гладенька, темнозабарвлена, сіра, сіро-бура, із сизим відтінком. М'якуш білий, спочатку м'яким, пізніше жорсткуватий, без особливого запаху та смаку. Пластинки часті, білі, внизу інколи з анастомозами. Споривий порошок білий. Глива – типовий ксилотроф, зростає на деревині листяних та хвойних порід, часто утворює зростання до 30 та більше карпофорів, нагадуючи черепащу. Їстівний гриб з гарними смаковими якостями. Вирощується у промислових масштабах в багатьох країнах світу, в тому числі в Україні.

(про антагонізм з опенькою - додати)

**Родина печерицеві, або агарикові - *Agaricaceae*.** Плодові тіла геміангіокарпні, завжди без вольви. Гіменофор до моменту дозрівання базидіоспор закритий частковим покривалом, залишки якого зберігаються у вигляді кільця на ніжці. Шапинка та ніжка гетерогенні. Трама пластинок правильна або неправильна. Спори від майже безбарвних до коричневих, гладенькі, округлі. Спорова маса від безбарвної до темно-коричневої, проте без фіолетових відтінків. Родина об'єднує як ґрунтових сапротрофів, так і мікоризоутворюючі гриби. Найвідомішими родами є печериця та макролепіота.

**Рід печериця – *Agaricus* (рис. ...).** Різні види печериць добре відрізняються від інших агарикових грибів кольором пластинок (у молодих карпофорів - рожевуваті, у дорослих - темно-коричневі), темно-коричневим споровим порошком, темними спорами, та збереженням залишків часткового покривала у вигляді прирослого до ніжки кільця.

Ростуть печериці на багатому органічними речовинами лісовому та лучному перегної. Найчастіше карпофори цих грибів зустрічаються на галявинах, уздовж доріг, у лісових полежахисних смугах, парках, садах, на пасовищах. Більшість видів печериць не утворюють мікоризи, що робить їх зручним об'єктом промислового грибівництва. Зокрема, у промислову культуру більш ніж у 70-и країнах світу введено печерицю двоспорову. Деякі види (наприклад, печериця звичайна) належать до цінних їстівних грибів, які поки що у промисловому масштабі не культивуються, і збираються лише у природних місцезростаннях. Відомі також отруйні представники (наприклад, печериця рудіюча).

**Печериця двоспорова - *Agaricus bisporus* (рис. ...)** має карпофори з центральною ніжкою та шапинкою. Спочатку шапинка напівкуляста, згодом опукло або плоско розпростерта, брудно-біла або світло-коричнювата, гола або з малопомітними притиснутими лусочками, блискуча, шовковиста. Пластинки вільні, широкі, густі, у молодого гриба блідо-рожеві, згодом темнішають і набувають темно-бурого, майже чорного кольору. Трама пластинок спочатку правильна, згодом неправильна. Ніжка гладенька, циліндрична, щільна або з порожниною та з залишками часткового покривала. М'якуш білий, на зламі злегка червоніє, з приємним запахом та смаком. Базидії одноклітинні, прості, булавоподібні, і на відміну від інших видів роду несуть лише по дві базидіоспори.

(додати культивування)

**Печериця звичайна - *Agaricus campestris*,** яка масово зростає на полях та луках, і часто утворює "відьміни кола", за смаковими якостями та зовнішнім виглядом карпофорів (за винятком білого забарвлення шапинки) схожий із печерицею двоспоровою. Найсуттєвіші відміни полягають у наявності чотириспорових базидій.

**Печериця рудіюча - *Agaricus xanthodermus*** - представляє отруйні види роду. Вона за забарвленням схожа з їстівною печерицею звичайною. Проте її шапинка при дотику жовтіє, м'якуш також жовтуватий, і має неприємний запах карболової кислоти. Карпофори цього гриба містять мускарин-подібні токсини, що можуть спричинювати тяжкі отруєння, проте без летальних наслідків.

**Рід макролепіота - *Macrolepiota*.** Карпофори мають великі розміри - до 40-50 см заввишки, з шапинками, діаметр яких може сягати 50 см. Пластинки завжди білі, не змінюють забарвлення навіть при старінні. Споровий порошок також білий. Характерною ознакою є збереження залишків часткового покривала у вигляді кільця, що вільно рухається по ніжці. Ніжка при основі бульбовидно потовщена. Всі види роду є маловідомими гарними їстівними грибами. Вони зустрічаються переважно на відкритих місцях - галявинах, узбіччях доріг, в садках, в розріджених акацієвих насадженнях. Один з видів - **макролепіота дівоча (*M. puellaris*)** - занесена до Червоної книги України. Найпоширенішим видом є макролепіота строката.

**Макролепіота строката, або парасолька велика – *Macrolepiota procera* (рис. ....).** Карпофори геміангіокарпні, досить великих розмірів. У молодих грибів шапинка яйцевидна, конусовидна, у дорослих – розпростерта, парасолеподібна, з тупим горбочком, з концентричними зонами з темних прилеглих лусок. У центрі шапинка коричнева, гола, до краю світліша, повстисто-волокниста. Пластинки вільні, широкі, густі, білі. Трама пластинок правильна. Ніжка циліндрична, біля основи з бульбою, спочатку коричнева, згодом сірувата, пізніше коркувата, з порожниною та з широким подвійним нестійким кільцем, яке швидко опадає. М'якуш білий, з віком дуже щільний, у ніжці коркуватий. Страви, виготовлені з шапинок, обсмажених у яйці, вважаються делікатесом.

**Родина мухоморові, або аманітові - Amanitaceae.** Плодові тіла геміангіокарпні, зі стійкою вольвою, залишки якої зберігаються при основі ніжки у вигляді піхви, інколи - також на поверхні шапинки у вигляді білих пластівців. Часткове покривало є, рідше відсутнє. Шапинка та ніжка гетерогенні. Трама пластинок білатеральна. Спори безбарвні, гладкі, переважно з однією великою краплиною зеленкуватої олії. Спорова маса світла. Провідним є рід мухомор.

**Рід мухомор, або аманіта - Amanita.** Серед усіх грибів цей рід вважається найнебезпечнішим, оскільки містить найбільшу кількість отруйних та смертельно отруйних видів. Характерними ознаками роду є наявність загального та часткового покривал, білого (як виняток - лимонно-жовтого) гіменофору з вільними, не прирослими до ніжки пластинками. Ніжка при основі бульбовидно потовщена. Трама білатеральна.

Всі види роду утворюють ектотрофну мікоризу з багатьма деревними породами.

Три види роду - бліда поганка, білий мухомор та мухомор смердючий - містять токсини з групи циклічних поліпептидів з плазмолітичною дією, і належать до найнебезпечніших смертельно отруйних грибів мікофлори України. Чимало інших видів (наприклад, мухомор пантерний) належать до високоотруйних грибів. Деякі (зокрема, мухомор червоний) є помірно отруйними грибами. Відомі також і їстівні представники (зокрема, мухомор цезарів).

**Бліда поганка, або мухомор зелений – Amanita phalloides** (рис. ...). Карпофори геміангіокарпні. Шапинка 4-11 см у діам., зеленувата, оливкувата, кольору бронзи, до центру темніша, гола. Пластинки завжди білі, густі, тонкі. Трама пластинок білатеральна. Ніжка до основи поступово потовщується, біля основи з бульбовидним розширенням, білувата, з порожниною. На ніжці, у верхній частині, завжди є широке, зверху гладеньке, жовтувате, з внутрішнього боку рубчасте біле кільце - залишок часткового покривала. Біля основи ніжки у вигляді білої піхви зберігається залишок загального покривала. Він вільний, широкий, з нерівним лопатевим краєм. Споровий порошок білий. Спори гладенькі, безбарвні, широкоовальні. М'якуш білий, солодкий, з неприємним запахом. Зростає бліда поганка на ґрунті у листяних, переважно дубових, букових з ліщиною та мішаних лісах, зазвичай групами.

Бліда поганка є смертельно отруйним грибом, який містить плазмолітичні токсини – аматоксини (аманітин, аманін) та фаллотоксини (фаллоїдин), що представляють надзвичайно небезпечну групу токсинів. Для людини летальна доза цього гриба складає 2-3 г плодового тіла.

Блідою поганкою найчастіше отруються, помилково приймаючи її за їстівну зеленушку. Хоча зеленушка, від блідої поганки візуально добре відрізняється відсутністю кільця та вольви, а також жовтувато-зеленим кольором пластинок. Проте обидва гриба часто зростають поруч, особливо на піщаних ґрунтах. В цих умовах більша ніжки блідої поганки може залишатись зануреною у ґрунт, включаючи часткове покривало. Тому при зборі трапляються випадки, коли грибники, навіть досвідчені, зрізаючи лише шапинку, не помічають ознак геміангіокарпного плодового тіла. З випадками отруєнь блідою поганкою в деяких регіонах пов'язана традиція збирати гриби, не зрізаючи, а викручуючи їх з ґрунту разом з основою ніжки. При такому способі ймовірність помилкового збору гриба з вольвою та частковим покривалом різко зменшується.

**Мухомор білий - Amanita verna** - відрізняється від блідої поганки білим забарвленням шапинки та ніжки, що знайшло відображення у його назві. Зростає в листяних лісах. Токсичні властивості цього виду ідентичні до блідої поганки.

**Мухомор смердючий – Amanita virosa** (рис. ....) Зростає на ґрунті у листяних та хвойних лісах. За зовнішнім виглядом схожий на бліду поганку, а за забарвленням - на мухомор білий. Від останнього виду мухомор смердючий відрізняється текстурою поверхні ніжки, яка є волокнистою; волокна можуть відстовбурчуватись, набуваючи вигляду числених лусок. Характерна особливість гриба - неприємний запах та смак м'якуша, через що

випадки отруєнь ним нечисленні. Проте за складом та концентрацією токсинів мухомор смердючий майже ідентичний до блідої поганки та білого мухомору.

**Мухомор червоний** – *Amanita muscaria* (рис. ...) має шапинки, забарвлені у різні відтінки цегляно-червоного кольору. На їх поверхні у вигляді білих пластивців зберігаються залишки загального покривала. Ніжка при основі бульбовидно потовщена, з прирослою піхвою, яка має вигляд концентричних бородавчасто-лускатих зон. Мухомор червоний зростає у листяних та хвойних лісах. Плодові тіла містять нейротоксин мускарин.

**Мухомор цезарів** – *Amanita caesarea* (рис. ....). Цінний їстівний гриб, який занесено до Червоної книги України. Шапинка оранжево-жовта або оранжево-червона, залишки загального покривала дуже швидко зникають. Пластинки, ніжка та кільце жовтого кольору. Піхва біла, вільна або напіввільна, шкіряста. Гриб поширений у багатьох країнах світу, зростає в листяних світлих лісах. В Україні зустрічається лише на Закарпатті та в Криму.

**Родина плютейні - Pluteaceae.** Плодові тіла геміангіокарпні, з загальним покривалом, яке дуже швидко зникає (у видів роду **плютей - Pluteus**) або зберігається у вигляді піхви біля основи ніжки (рід **вольварієла - Volvariella**). Часткове покривало відсутнє. Шапинка та ніжка гетерогенні. Трама пластинок інверсна, а самі пластинки мають рожевуватий відтінок. Спори також рожевуваті, гладкі. Спорова маса світло-рожева. До родини належать виключно види-кситрофи, що зазвичай розвиваються на відмерлій деревині. Отруйні представники відсутні. Найбільш відомим видом є **плютей оленьчий (Pluteus cervinus)**, для якого характерні великі плодові тіла з коричневою більш-менш розпростертою шапинкою та білуватою щільною волокнистою ніжкою.

**Родина павутинникові, або кортинарієві - Cortinariaceae.** Плодові тіла геміангіокарпні, загальне покривало переважно відсутнє. Часткове покривало представлене кортиною, яка, як правило, швидко зникає. Шапинка та ніжка **гетерогенні**. Трама пластинок правильна. Спори світлі або темні, коричневих відтінків, гладкі, бородавчасті або кутасті. Спорова маса від жовтої до темно-коричневої. Частина видів родини є їстівними, але більшість належить або до неїстівних, або до отруйних. Найбільш небезпечні види належать до родів павутинник та плютка, які відрізняються між собою за морфологією спор та частково - за текстурою поверхні шапинки.

**Рід павутинник, або кортинарій - Cortinarius.** Хоча карпофори павутинників досить різноманітні, проте шапинки у цих грибів зазвичай з невеликим тупим горбочком у центрі, пластинки прирослі, в молодому віці закриті кортиною. Гіменіальний шар, як правило, з численими цистидами. Від близького роду плютка відрізняється бородавчастими спорами, а також більш-менш гладкою, не волокнистою текстурою поверхні шапинки. Деякі види павутинників (наприклад, **павутинник ліловий - Cortinarius violaceus**) їстівні, але є й небезпечні отруйні представники, серед яких до найвідоміших належить павутинник оранжево-червоний.

**Павутинник оранжево-червоний - Cortinarius orellanus.** Гриб має досить великі карпофори, у яких шапинка забарвлена в рудий колір. Жовта кортина прикриває рідкі оранжеві прирослі до ніжки пластинки, які при старінні набувають коричнювато-червоного відтінку. Ніжка забарвлена у золотисто-жовтий колір і при основі переходить у коренеподібний виріст. Павутинник оранжево-червоний містить небезпечний токсин плазмолітичної дії - ореланін, і належить до смертельно отруйних грибів.

**Рід плютка, або іноцибе - Inocybe** за наявністю кортини, горбочка у центрі шапинки, коричневими тонами забарвлення пластинок, різноманітними та численими цистидами дещо нагадує павутинник. Проте спори у плюток гладкі, а поверхня шапинки радіально розтріскана та радіально волокниста. Більшість видів роду отруйні, оскільки містять високі концентрації мускарин-подібних нейротоксинів. Найбільш небезпечною є плютка Патуїяра.

**Плютка Патуйяра – *Inocybe patouillardii*** (рис. ....). Карпофори у цієї плютки щільном'ясисті. Шапинки тупоконусовидні, згодом розпростерті, з горбочком у центрі, спочатку білі або кремові, пізніше нерівномірно забарвлені у різні червоно-коричневі відтінки. Поверхні шапинок радіально тріщинуваті. Пластинки червонуваті, згодом коричнюваті. Трама пластинок правильна, з великими цистидами. Спори гладенькі, нерівнобоко-овальні. Ніжка циліндрична, кольору шапинки, щільна. М'якуш білий, на зламі ніжки може злега червоніти, з приємним фруктовим запахом.

Зростає у листяних лісах, на узліссях, галявинах, у парках, найчастіше під дубом та липою, з якими утворює мікоризу. Отруйний.

**Родина гноєвикові, або копринові - *Coprinaceae***. Плодові тіла геміангіокарпні, з загальним покривалом, яке дуже швидко зникає. Часткове покривало є або відсутнє. Шапинка та ніжка гетерогенні. Трама правильна. Спори темно-коричневі, гладкі або бородавчасті. Спорова маса чорна. Характерна особливість представників родини - здатність пластинок та плодових тіл до автолізу після дозрівання спор, внаслідок чого зрілі карпофори швидко розпливаються. Провідними родами є гноєвик та псатирела.

**Рід гноєвик, або коприн - *Coprinus***. Види цього роду досить легко розпізнаються за характерною формою карпофорів - шапинки переважно дзвоникovidні, ніжки тонкі, з порожниною в середині. Пластинки швидко набувають темно-фіолетового забарвлення, і у зрілих плодових тілах розпливаються внаслідок процесів автолізу. Поселяються на гної, рідше на ґрунті, збагаченому органічною речовиною, завдяки чому отримали свою назву. Більшість видів роду через дрібні розміри карпофорів харчової цінності не мають. Винятком є гноєвик чубатий та гноєвик чорний.

**Гноєвик чубатий – *Coprinus comatus*** (рис. ....). Плодові тіла досить великі, вкриті загальним покривалом, яке швидко зникає при дозріванні гриба. Пластинки у молодому віці прикриті частковим покривалом. Шапинка видовжено овальна, дзвоникovidна, біла, спочатку гладенька, з часом волокнисто-луската. Пластинки темно-фіолетові, при дозріванні плодового тіла розпливаються. Трама пластинок правильна, без цистид. Ніжка циліндрична, біла, біля основи потовщена. М'якуш світлий. Спорова маса чорна. Спори яйцевидні. Зростає гноєвик чубатий у лісонасадженнях, на відкритих місцях, на ґрунті. Молоді плодові тіла гриба їстівні, проте при вживанні з алкоголем спричинюють отруєння, оскільки містять токсин локальної збуджуючої дії - коприн.

**Гноєвик чорний – *C. atramentarius*** (рис. ....). Карпофори, як і у попереднього представника, досить великі. Але шапинка не овальна, а дзвоникоподібна, не має великих лусок, більш-менш гладка, і лише в центрі несе дрібні лусочки. Пластинки білуваті, з часом чорні, при дозріванні гриба розпливаються. Трама пластинок правильна, без цистид. Ніжка з вузьким, зникаючим кільцем, розташованим у нижній частині ніжки. М'якуш білуватий, у молодих плодових тіл з приємним грибним запахом. Спорова маса буро-коричнева. Спори широкоовальні, коричневі. Гриб вважається їстівним, проте при вживанні з алкоголем викликає отруєння, оскільки подібно до гноєвика чубатого містить коприн. Зростає гриб на угноєному ґрунті, часто на узбіччі доріг.

**Рід псатирела - *Psathyrella*** (рис. ...). Види роду за зовнішнім виглядом карпофорів схожі з дрібними гноєвиками, але в їх пластинках швидкий автолізис не відбувається, і як наслідок, гіменофор не розпливаються до моменту загнивання плодового тіла. Цистиди завжди присутні, і особливо численні на вістрі пластинок (т.зв. хейлоцистиди).

Зростають псатирели у лісах, садах, часто на відкритих місцях, на угноєному ґрунті, зрідка на пнях, і належать до мало відомих їстівних грибів низької якості. Найпоширенішим видом є псатирела Кандолля (*Psathyrella candolleana*), що зростає на ґрунті в лісах та парках, переважно на гнилій деревині, часто великими групами.

**Родина строфарієві - *Strophariaceae***. Плодові тіла геміангіокарпні, з вольвою, що зазвичай швидко зникає. Часткове покривало переважно є, рідше відсутнє. Шапинка та ніжка



гомогенні. Трама пластинок правильна. Спори темні, мають забарвлення з фіолетовими відтінками, гладкі. Пластинки також темні з фіолетовими або брудно-зеленими тонами. Спорова маса фіолетова до чорної. Більшість видів є неїстівними або отруйними. До найбільш небезпечних строфарієвих грибів належить несправжній опеньок сірчано-жовта.

**Несправжній опеньок сірчано-жовтий, або гіфолома групова – *Hypholoma fasciculare*** (рис. ....). Карпофори геміангіокарпні. Шапинка тонком'ясиста, напівсферична, згодом опукло - або плоско-розпростерта, часто з горбочком, сірчано-жовта, в центрі темніша, гола, по краю зазвичай з залишками покривала. Пластинки вузькі, густі, сірчано-жовті, з віком зеленкувато-коричневі. Трама пластинок правильна. Ніжка циліндрична, сірчано-жовта, до основи коричнювата, темноволокниста, з порожниною. М'якуш сірчано-жовтий, гіркий, з неприємним запахом. Спори еліпсоїдні, гладенькі.

Зростає опеньок несправжній у листяних та хвойних лісах, на старих пнях, щільними групами. Гриб отруйний, містить плазмолітичні токсини з групи ама- та фаллотоксинів, і, таким чином, належить до дуже небезпечних грибів. Проте вміст токсинів нижчий, ніж у блідої поганки, білого та смердючого мухоморів, через що випадки смертельних отруєнь несправжнім опеньком відносно нечисленні.

### **Порядок Сироїжкові, або Руссуляльні - *Russulales***

Плодові тіла гімнокарпні, однорічні, загниваючі; гіменофор пластинчастий, з сфероцистами; щетинки в гіменофорі відсутні; базидія хіастична, проста (холобазидія); парентосоми з перфораціями; спори амілоїдні, з сітчастою орнаментациєю. Мікоризні гриби.

Характерною особливістю грибів цього порядку є наявність у плодових тілах великих сферичних клітин - сфероцист. Завдяки сфероцистам карпофори сироїжкових ламкі та хрусткі. Специфічною є також сітчаста орнаментация базидіоспор, завдяки чому вони виглядають гребінчасто-бородавчастими.

Переважає більшість сироїжкових – облигатні мікоризні гриби, що утворюють ектотрофну або ендо-ектотрофну мікоризу з хвойними або листяними деревами. Серед русулальних грибів є цінні їстівні, умовно їстівні та неїстівні види. Порядок включає лише два роди - сироїжка та хрящ-молочник, які, проте, багаті у видовому відношенні. Роди добре розрізняються, в першу чергу, за наявністю молочного соку та за характером приростання пластинок (прирослі чи спускаються на ніжку)

**Рід сироїжка - *Russula*** (рис. ....) Види роду *Russula* позбавлені молочного соку і мають пластинки, що приростають до ніжки. Трама неправильна, спори з сітчастою орнаментациєю. Рід нараховує понад сто видів. До цінних їстівних видів належить сироїжка луската, до неїстівних, які у сирому вигляді здатні спричинювати шлункові розлади - сироїжка блювотна.

**Сироїжка луската, товстуха - *Russula virescens*** має великі хрусткі плодові тіла. Шапинка зелена, луската. Пластинки білі або кремові, приростають до ніжки. Спори мають сітчастий орнамент та короткі шипики. Ніжка товста, біла. М'якуш також білий, з приємним запахом та смаком, без молочного соку. Зростає у листяних та мішаних лісах.

**Сироїжка блювотна - *Russula emetica*** Карпофори середнього розміру. Шапинка рожева або червона, гладка. Пластинки білі, з віком кремові, приростають до ніжки і в середній частині мають виїмку. Спори з тонким сітчастим орнаментом та невеликими шипиками. Ніжка біла, місцями червонувата, у дорослих плодових тіл з порожнинами. М'якуш дуже гіркий та пекучий на смак. Карпофори, крім гірких речовин, містять невелику кількість мускарин-подібних токсинів, через що у сирому вигляді є отруйними. Після відварювання токсини інактивуються, але пекучий гіркий смак зберігається. Росте у листяних та соснових лісах.

**Рід хрящ-молочник - *Lactarius*** (рис. ...). Відрізняється від сироїжки наявністю молочного соку, який виступає на зламі карпофорів. Молочний сік містять товстостінні

молочні гіфи - латицифери. Білий молочний сік у багатьох видів забарвлюється на повітрі. Інша характерна відміна хрящ-молочників від сиріжок пов'язана з тим, що пластинки у перших спускаються на ніжку. Рід за видовим багатством наближується до сиріжки. Серед хрящ-молочників немає отруйних видів, хоча через пекуче-гіркий молочний сік більшість видів роду вважаються лише умовно їстівними. Кілька видів хрящ-молочників, у яких молочний сік солодкий або пряний, проте не гіркий (наприклад, рижик) вважаються делікатесними грибами, які вживають у їжу у сирому вигляді. Інші види (наприклад, чорний груздь, гірчак) потребують видалення гіркоти, наприклад вимочуванням, відварюванням або солінням.

**Рижик, або хрящ-молочник смачний - *Lactarius deliciosus*** має шапинки, забарвлені у рудувато-оранжевий колір, жовто-оранжеві пластинки, що при натисканні зеленіють, оранжеві ніжки та оранжевий солодкий молочний сік з пікантним гоструватим присмаком. Росте у хвойних лісах і утворює мікоризу з сосною та ялиною. Вважається одним з найцінніших їстівних грибів.

**Чорний груздь, або хрящ-молочник оливково-чорний - *Lactarius turpis***. Карпофори цього гриба оливково-коричневі, з концентричними зонами. Молочний сік білий, пекучий. Утворює мікоризу з березою. Є їстівним, і використовується переважно на засолування.

**Гірчак, або хрящ-молочник гіркий - *Lactarius rufus*** дуже часто зустрічається у хвойних та мішаних лісах, де утворює мікоризу із сосною. Карпофори гриба червонувато-коричневі, з шапинкою, яка має горбочок у центрі. Молочний сік білий, пекуче-їдкий. Гриб є їстівним, проте стає придатним до вживання в їжу після тривалих процедур видалення молочного соку, при яких значно втрачає свою харчову цінність.

### *Гастероміцети*

#### **Порядок Дошовикові, або Лікопердальні - *Lycoperdales***

Гастероміцети; плодові тіла ангіокарпні; перидій не ослизнюється, екзо- та ендоперидій не зростаються; глеба коралоїдна або однорідна, світла, базидія хіастична, проста (холобазидія); парентосоми з перфораціями; базидіоспори не відстрілюються, \*\*\*\*, поширюються вітром. Грунтові сапротрофи та мікоризні гриби.

**Рід лікопердон, або дошовик – *Lycoperdon* (рис. ...)**. Плодові тіла дошовика грушовидні, з звуженою несправжньою ніжкою. Якщо плодове тіло розрізати, то можна побачити, що під зовнішнім покривом – перидієм – розташовується коралоїдна глеба – спороносна тканина і трама – стерильна тканина, яка розміщується в нижній частині плодового тіла і формує несправжню ніжку. На розрізі помітно, що перидій складається з двох шарів – зовнішнього (екзоперидія) та внутрішнього (ендоперидія). При дозріванні плодового тіла екзоперидій розтріскується та осипається.

Дозріла трама складається з ниток капіліцію, серед яких розміщуються спори. Після дозрівання плодового тіла ендоперидій розривається на верхівці і плодове тіло порохить, розсипаючи темну спорову масу.

Плодові тіла їстівні в молодому віці. Також білий м'якуш дошовиків (стерильний і гігроскопічний) можна використовувати для зупинки кровотечі.

Схожу будову, але без ніжки мають плодові тіла грибів роду *Bovista* (бовіста або порхавка) (рис. ...).

До порядку відноситься також рід *Calvatia* (кальвація або головач). У цього гриба при дозріванні плодового тіла ендоперидій повністю руйнується і глеба відпадає, а на субстраті залишається тільки чашоподібна трама (рис. ...).

**Рід геаструм, або земляні зірочки – *Geastrum* (рис. ...)**. Плодові тіла спочатку кулясті. Під час дозрівання оболонка плодового тіла розшаровується, товстий шкірястий екзоперидій розривається на кілька лопатей. Лопаті відгинаються і відкривається спороносна кулька з отвором на верхівці, вкрита пергаментовидним ендоперидієм. Розкриті плодові тіла схожі на зірочки. Спори коричневі, бородавчасті або гладенькі. Капіліцій складається із загострених на кінцях ниток. Лопатям екзоперидію властиві гігроскопічні рухи. Від зміни зволоження вони то розпрямляються, то загинаються над спороносною частиною. Сухі плоди тіла зберігаються до весни. Види роду *Geastrum* – ґрунтові сапротрофи, трапляються в лісах, на узліссях, у чагарниках. Види цього роду є рідкісними, отже потребують охорони. \*Глеба коралоїдна.

**Рід тулостома – *Tulostoma* (рис. ...)**. Плодові тіла вкриті подвійною оболонкою, закладаються під землею. Екзоперидій під час дозрівання розкривається, ніжка видовжується і над субстратом підноситься

кулясте плодове тіло 0.6-1 см у діам, вкрите тонким перетинчастим ендоперидієм з отвором на верхівці. Ніжка циліндрична, до 6 см завдовжки. Капалацій та спорова маса вохряні або коричнюваті. Спори бородавчасті, щетинисті або гладенькі; висипаються з плодового тіла як з маківки, через отвір, від коливань плодового тіла на ніжці і від поштовхів. Види цього роду є ґрунтовими сапротрофами. Більшість з них зростають на сухих сонячних місцях, на звалищах цегли і будівельних відходів, інші – вологих місцях, у лісах. Рідкісні. Потребують охорони. \*Глеба рівномірна.

### **Порядок Несправжньодощовикові, або Склеродерматальні - Sclerodermatales**

Гастероміцети. Плодові тіла ангіокарпні; перидій не ослизнюється, екзо- та ендоперидій зростаються; глеба лакунарна, темно-фіолетова або чорна, базидія хіастична, проста (холобазидія); парентосоми з перфораціями; базидіоспори не відстрілюються, \*\*\*\*, поширюються ґрунтовими тваринами. Ґрунтові сапротрофи та мікоризні гриби

**Вид склеродерма оранжева – *Scleroderma aurantiacum* (рис. ....).** Плодові тіла кулясті, бульбовидні, часто приплюснуті, сидячі, біля основи з тонкими міцеліальними тяжами. Перидій одношаровий, до 1.5 мм завтовшки, брудно-білий, жовтуватий, гладенький або лускатий, сухий щільний, згодом буро-жовтий, часом кольору бронзи, при дозріванні плодового тіла розривається на неправильні частки-лопаті. Глеба (спороносний шар) спочатку білувата, дозріла чорнувата, з пурпуровим відтінком, з брудно-білуватими жилками, порошокаста. Спорова маса чорна. Спори кулясті, бородавчато-шипасті, темно-коричневі, чорнуваті. Капіліцій слабозвинутий, розгалужений, ламкий. Вид є дуже розповсюдженим, зростає у листяних та соснових лісах, парках, на піщаних, глинястих та перегнійних ґрунтах. Гриб неістівний.

### **Порядок Гніздієві, або Нідуляріальні - Nidulariales**

Гастероміцети; плодові тіла ангіокарпні, мають форму кошика; перидій не ослизнюється, екзо- та ендоперидій зростаються; глеба лакунарна, світла, поділена на перидіоли, базидія хіастична, проста (холобазидія); парентосоми з перфораціями; базидіоспори не відстрілюються, \*\*\*\*, поширюються вітром (?). Ґрунтові сапротрофи, копротрофи та ксилотрофи

**Рід ціятус – *Cyatrus* (рис. ....).** Плодові тіла спочатку кулясті, згодом бокало- або дзвонovidні, дрібні, до 1.5 м заввишки і 0.5-1 см завширшки, зверху прикриті білою волокнистою плівкою – епіфрагмою. Оболонка "бокальчика" шкіряста, коричнева, зовні рудувато волохата або свинцево-сіра, гладенька. Всередині під епіфрагмою містяться 10-15 сочевицевидних тілець – перидіол, по 2-3.5 мм у діам. На розрізі перидіолі видно щілиновидну камеру з гладенькими яйцевидними базидіоспорами, які випадають, коли загниває оболонка перидіоли. Спори розповсюджуються дуже оригінально. Від ударів дощових крапель по "бокальчику" перидіоли відриваються і шнуром-пуповиною (якою вони раніше були прикріплені до стінки "бокальчика") прикріплюються до навколишніх предметів. Стиснута шнур-пуповина від зволоження ослизнюється, видовжується. Плодові тіла часто зберігаються 1-2 роки. Трапляється гриб в лісах, садах, на рештках деревини, пеняках, сухій траві, звичайно групами з великої кількості плодовых тіл.

### **Порядок Веселкові, або Фаляльні - Phallales**

Гастероміцети; плодові тіла ангіокарпні, зі складною диференціацією; ендоперидій ослизнюється, екзоперидій розривається; глеба багатшапінкова або одношапінкова, темна або яскраво забарвлена, часто з різким неприємним запахом; базидія хіастична, проста (холобазидія); парентосоми з перфораціями; базидіоспори не відстрілюються, поширюються комахами. Ґрунтові сапротрофи та мікоризоутворювачі

#### **Порядок фаляльні – *Phallales***

Плодові тіла в молодому віці закриті, кулеподібні; пізніше розростаються та оголюють плодючий шар – глебу. Септи доліпорові, з мультиперфорованою парентесоною. Голобазидія. Базидіоспори проростають гіфою.

**Вид фалус смердючий або веселка – *Phallus impudicus* (рис. ....).** В лісах часто можна знайти гриб-веселку, який привертає увагу різким, неприємним запахом гнилого м'яса.

Плодове тіло веселки спочатку має вид білої чи злегка сіруватої кулі (5-6 см у діаметрі) на білому міцеліальному тяжі. Зовнішній шар оболонки гладенький, внутрішній – драглистий. Під оболонкою розміщується безплідна (стерильна) частина – рецептакул – у вигляді порожнього всередині стовпчика з пористими стінками. На поверхні рецептакула знаходиться спороносна частина – глеба. При дозріванні рецептакул швидко видовжується (до 30 см), розриває оболонку плодового тіла і підіймає на верхівці чорно-зеленувату глебу у вигляді конусоподібної шапінки, яка на своїй поверхні несе базидії з базидіоспорами. Через

короткий час глеба розпшивається й тхне. Запах гнилого м'яса приваблює мух, які розносять спори гриба і таким чином сприяють розповсюдженню гриба в природі. \*Глеба одношапінкова

Внутрішню слизову оболонку плодового тіла застосовують у народній медицині як протиревматичний засіб. В молодому віці (стадія яйця) – їстівний.

Подібну будову мають і плодові тіла *Mutinus caninus* (мутину собачого) (рис. ...). На відміну від веселки, плодові тіла мутину менші (3-4 см в діаметрі), рецептакул без шапінки, верхівка рецептакулу червонувата, вкрита зеленувато-оливковим спороносним слизистим шаром (глебою). Глеба після озлинення не тхне гнилим м'ясом, а має запах сирого борошна. В Україні гриб зустрічається на ґрунті, у вологих місцях листяних лісів в Закарпатті та на Південному узбережжі Криму. Мутин собачий занесено до Червоної книги України під категорією III – "рідкісні види". \*Глеба одношапінкова

**Вид диктіофора подвоєна – *Dicthyophora duplicata* (рис. ...).** Це єдиний вид роду в складі мікобіоти України. Молоді плодові тіла майже кулясті, яйцевидні, еліпсоїдні, зрідка циліндричні, білі, жовтувато-білі, біля основи з міцеліальним тяжем. Зрілі плодові тіла мають спороносну частину (глеба) у вигляді шапінки і стерильну частину (рецептакул) у вигляді ніжки. Шапінка конічна, з видовженими анастомозуючими заглибленнями, на верхівці з комірцеподібним диском; з віком стає слизуватою, оливково-зеленою. Рецептакул циліндричний, донизу звужується, білуватий, з порожниною, на верхівці з шапінкою, біля основи з білою або коричнюватою вольвою. З-під шапінки звисає біла або жовтувато-біла сітка (індузій) інколи до половини довжини ніжки. Споривий порошок білуватий. Спори еліпсоїдні, гладенькі, безбарвні, розносяться комахами. В зрілому віці гриб має різкий, неприємний запах. Неїстівний. В Україні відоме лише одне місце знаходження цього гриба, зокрема він зростає на ґрунті у мішаних насадженнях інтродукованих рослин у Нікітському ботанічному саду, який знаходиться на Південному березі Криму. Диктіофора подвоєна занесена до Червоної книги України під категорією I – "зникаючі види". \*Глеба одношапінкова

**Вид клатрус червоний – *Clathrus ruber* (рис. ....).** Єдиний представник роду в складі мікобіоти України. Плодові тіла існують на поверхні лише кілька годин. Молоді плодові тіла округлі, кулясті або яйцевидні, 5-10 см заввишки та 5 см завширшки, вкриті білуватою або жовтуватою оболонкою – перидієм, який розривається на верхівці неправильними лопатями. Перидій з віком швидко зникає, оголюючи товстий драглистий середній шар. Лише біля основи плодового тіла залишається чашовидний утвір – залишки перидію, від нього відходять шнури міцелію. Зріле плодове тіло без ніжки, складається з куполовидного сітчастого плодоносця – рецептакула, зверху червонуватого або кіноварночервоного кольору, 5-10 см у діам, з округлими, еліпсоїдними або кустастими порами. Внутрішня поверхня сітки-рецептакулу вкрита слизисто-драглистим, буро-оливковим або сіруватим спороносним шаром – глебою. Глеба має неприємний різкий запах, який приваблює комах, що їй переносять спори. Споривий порошок білий. Спори гладенькі, безбарвні. ґрунтовий сапротроф. Дуже рідкісний гриб. Його плодові тіла з'являються нерегулярно, часто з інтервалом у кілька років. Трапляється виключно на узбережжі Чорного моря, зокрема в Україні – у садах, парках та листяних лісах Південного берега Криму в районі Ялти. Клатрус червоний занесено до Червоної книги України під категорією "рідкісні види". \*Глеба багатошапінкова

**Вид антурус веретеневидний (синонім: квітохвісник веретеневидний) – *Anthurus javanicus* (Syn.: *Pseudocolus fusiformis*) (рис. ...).** Єдиний представник роду в складі мікобіоти України. Молоде плодове тіло кулясте, яйцевидне, білувате. Оболонка плодового тіла (перидій) розривається лопатями і залишається біля основи ніжки. Ніжка ніздрювата, порожниста, коротка. Від неї догори відходять 3-8 лопатей завдовжки 2-3 см, які зростаються на верхівці, внаслідок чого плодове тіло набуває вертикальної форми. Лопаті спочатку білі, згодом рожевувато-червоні, з внутрішнього боку і по краях зморшкуваті. Глеба на внутрішній поверхні лопатей, слизувата, оливкова або майже чорна. Споривий порошок оливковий, спори еліпсоїдні, гладенькі, блідо-оливкуваті, розносяться комахами. Плодові тіла з'являються періодично, з інтервалом у кілька років. Гумусовий сапротроф. Неїстівний. Єдине місце зростання гриба відомо з Південного узбережжя Криму, зокрема з території Нікітського ботанічного саду. Антурус веретеневидний занесено до Червоної книги України під категорією "рідкісні види". \*Глеба багатошапінкова

### **Фрагмобазидіоміцети з драглистими плодовими тілами**

#### **Порядок Аурикуляріальні - Auriculariales**

Гіменомицети; плодові тіла гімнокарпні, драглистої консистенції; базидія стихічна, поділена на клітини трьома поперечними перегородками (фрагмобазидія)

Базидії довгі, циліндричні, мають три поперечні перегородки (фрагмобазидії). Плодові тіла драглистої консистенції, за формою нагадують вушні раковини, інколи булавовидні, на ніжці. Септи доліпорові, з неперфорованою парентесою. Базидіоспори проростають гачковидно зігнутими конідіями, які згодом проростають у міцелій (репетитивне проростання спор).

**Вид аурикулярія іудине вухо – *Auricularia auricula-judae* (рис. ...).** Плодове тіло здебільшого вухоподібне, черепашковидне або у вигляді чапечки, прикріплене звуженою основою до субстрату, 1–8 см у діаметрі, драглистої консистенції, зовні сірувато-коричневе, з короткими волосками, але без концентричних смуг. Гіменій сірувато-фіолетовий або темно-сірий, зі складками. Базидії циліндричні, складаються з гіпобазидії та епібазидії. Епібазидія має декілька поперекових перегородок. Базидії розвиваються на поверхні плодового тіла. Базидіоспори циліндричні, зігнуті.

Зустрічається на деревних залишках — відмерлих гілках, стовбурах та пенях листяних порід дерев з ранньої весни до пізньої осені. В Україні цей гриб поширений здебільшого в тих регіонах, де є ліси – Карпати, Прикарпаття, Полісся, Лісостеп, Крим.

Гриб широко використовується в їжу в традиційній китайській та корейській кухні, а сьогодні його можна зустріти на продуктових прилавках України. Є відомості, що іудине вухо спеціально вирощували в Китаї та Кореї ще у VI столітті нашої ери.

### Порядок Тремеляльні - Tremellales

Гіменоциети; плодове тіло гімнокарпні, драглистої консистенції; базидія стихічна, поділена на клітини трьома поздовжніми перегородками (фрагмобазидія); парентосоми складаються з окремих фрагментів-пухирців.

Базидії кулеподібні, злегка продовгуваті, мають три поздовжні (продольні) перегородки (фрагмобазидії). Септи доліпорові, парентосоми складаються з окремих фрагментів (пухирців). Плодове тіло драглистої консистенції, шкірясті, булавовидні, інколи на ніжці та ін. Проростання базидіоспор репетитивне.

**Рід тремела – *Tremella* (рис. ...).** Плодові тіла, в залежності від вологості оточуючого середовища, можуть виглядати по різному. Так, після дощу тремела має вигляд драглистих округлих, опуклих, мозковидних, з численними звивинами та складками слизистих тіл. Однак, якщо тривалий час стоїть суха погода, плодове тіло тремели висихають, набувають шкірястої консистенції і мають вигляд кірочок темного кольору. Різні види тремели мають різний колір. Наприклад у видів, що дуже часто зустрічаються в Україні, зокрема, *T. lutescens* – т. жовтіюча, плодове тіло світло-жовті, а у *T. fimbriata* (т. торочкувата) – оливково-чорнуваті.

Гіменіальний шар у тремели вкриває всю поверхню плодового тіла.

Види цього роду – сапрофіти, часто зустрічаються на засохлих гілках листяних порід дерев, старих пенях, опалих гілках, а також на корі живих дерев.

Надзвичайно шкодочинним є **справжній домашній гриб (*Serpula lacrymans*) (рис. ...).** Плодове тіло гриба широко розпростерте, до 50 см у діам., м'ясисто-губчасті, до 1–4 см завтовшки, прирослі до субстрату. Гіменофор сітчасто-комірчастий, зрідка поровидний, вохряно-жовтий, яскраво- або темно-іржавий. Спори гладенькі, вохряно-жовті або іржаві. Гриб оселяється на дерев'яних деталях підвалів та нижніх поверхів будинків, викликаючи гниття деревини і швидко руйнуючи субстрат. За допомогою ферменту целюлази гриби споживає целюлозу, викликаючи буру деструктивну гниль деревини, що призводить до зменшення її об'єму.

### Клас Устоміцети - Ustomycetes

Плодові тіла відсутні, базидія одно- або багатоклітинна, базидіоспори здатні брунькуватися. Порисепт прості, шаруваті, рівномірної товщини, проте тільця Вороніна відсутні.

### Порядок устлягінальні або сажкові гриби – Ustilaginales

Плодові тіла відсутні, базидія чотириклітинна, утворюється з телейтоспори. Базидіоспори здатні брунькуватися або попарно копулювати, утворюючи дикаріонтичний міцелій.

**Пухирчаста сажка кукурудзи – *Ustilago maydis* (рис. ...).** Збудник пухирчастої сажки кукурудзи може уражувати різні органи рослини: міжвузля стебел, листки, жіночі та чоловічі квітки. Уражаються як молоді, так і дорослі рослини, проте у дорослих — лише молоді тканини, що ростуть. В хламідоспорах збудника пухирчастої сажки кукурудзи — *U. maydis* відбувається каріогамія, після чого утворюється проросткова гіфа, в ній проходить мейоз, і гіфа перетворюється в чотириклітинний проміцелій, який відповідає базидії. З кожної клітини базидії розвивається тонкостінна базидіоспора, яка починає брунькуватись ще на базидії, утворюючи ланцюжки клітин, що поступово відпадають. Ці клітини переносяться потоками повітря на різні органи кукурудзи, де вони копулюють, маючи різні статеві знаки („+” та „-”). Дикаріонтичний міцелій, що виникає після копуляції спор, заражує рослину. Потрапивши у тканини, міцелій розростається, викликаючи місцеві ураження у вигляді пухлин чи галів, заповнених хламідоспорами паразита. Патологічний ріст пухлин стимулюють утворені грибом ростові речовини. В середині пухлин міцелій рясно розростається, руйнує тканини

пухлини і пізніше розпадається на окремі хламідоспори. На початку утворення пухлини маса спор прикрита епідермісом, який потім розривається і спори розносяться потоками повітря. Хламідоспори здатні одразу проростати, викликаючи нові зараження рослин.

**Летюча сажка пшениці – *Ustilago tritici*** (рис. ...). Збудник летючої сажки пшениці уражує рослини під час цвітіння. Для цього хламідоспора повинна потрапити на прийомку квітучої пшениці, де вона проростає чотириклітинною базидією. Саме в цей момент (формування чотириклітинної базидії) відбувається редуційний поділ і утворення гаплоїдних ядер. Однак базидіоспори тут не розвиваються, а дикаріон виникає шляхом переходу ядер із однієї клітини базидії в іншу, або копулюють сусідні клітини базидій, або клітин сусідніх базидій. З клітини базидії, яка стала двоядерною, виростає дикаріонтичний міцелій, який по пилковій трубці проникає в зав'язь квітки. Проте це не заважає розвитку насінини, яке зовні здається нормальним, хоча в тканинах його ендосперма та в зародку знаходиться міцелій паразита. Заражене зерно, потрапивши в ґрунт, нормально проростає і з нього спершу розвивається зовні нормальна рослина. Проте, разом із розвитком рослини, росте й міцелій гриба, поширюючись у тканинах по міжклітинниках, особливо багато його накопичується у конусі наростання. Потім міцелій потрапляє у колос, що закладається, рясно там розростається, руйнує зерна і колоски та зрештою розпадається на окремі хламідоспори. У колоска, що виходить з листової піхви, зберігається лише стержень. Решта частин колоска перетворюється на сажкоподібну масу хламідоспор. Останні здатні до проростання без періоду спокою, розносяться вітром на квітучі в цей час колоски, заражуючи зав'язь так, як зазначено вище.

### **Порядок тілетіальні – *Tilletiales***

Базидії одноклітинні (голубазидії), без стеригм. Плодові тіла відсутні. Базидіоспори здатні брунькуватися. Септи доліпорові, без парентосом.

**Вид тверда сажка пшениці – *Tilletia caries*** (рис. ...). Збудник небезпечного захворювання пшениці. При цьому захворюванні в колосках уражених рослин замість зернівок утворюється щільно складена маса хламідоспор, які під час обмолоту зерна висипаються, потрапляють на здорове насіння і зимують на насінні. Навесні хламідоспори проростають базидіями, де ядро ділиться редуційно, а гаплоїдні ядра переходять до видовжених базидіоспор різних знаків („+” та „-”). Базидіоспори або безпосередньо копулюють між собою завдяки утворенню копуляційних місточків, або спершу брунькуються, а потім копуляція відбувається між клітинами, що брунькуються. В обох випадках після копуляції розвивається дикаріонтичний міцелій. Гриб прориває тканини молодих проростків. Потім міцелій проникає в конус наростання, просувається вгору, пронизуючи вузли міжвузля. На цій стадії ураження ніяких видимих ознак ураження рослина не виявляє. На момент формування колоска в уражених рослинах замість зернівок розвивається міцелій, активно використовуючи поживні речовини рослини. Згодом міцелій розпадається на окремі товстостінні хламідоспори. Візуально уражені колоски відрізняються тим, що не схилиються до землі під вагою зрілого зерна, до того ж мають дещо "неохайний" пом'ятий вигляд.

### **Клас Теліоміцети - *Teliomycetes***

Плодові тіла відсутні, базидія багатоклітинна (фрагмобазидія), утворюється з телейтоспори. Базидіоспори завжди проростають гіфою. Септи прості, шаруваті, біля пори дещо звужені.

### **Порядок уредінальні, або іржасті гриби – *Uredinales***

**Вид пукцинія злакова або збудник стеблової, лінійної або чорної іржі злаків – *Puccinia graminis*** (рис. ...). Гриб паразитує на барбарисі та багатьох хлібних, кормових чи дикоростучих злаках. Такі види іржастих грибів, що розвивають стадії спороношення на різних рослинах-господарях, називають різнодомними. Розвиток патогену починається з проростання зимуючих на соломі товстостінних спочиваючих спор – телейтоспор, і утворення базидій з базидіоспорами. Перед цим спершу в телейтоспорі відбувається каріогамія (утворення диплоїдного ядра), а потім редуційний поділ. Гаплоїдні ядра по одному потрапляють в кожну клітину базидії і кожна з них формує одну базидіоспору, куди й переходять гаплоїдні ядра. При дозріванні базидіоспори відкидаються на певну відстань і розносяться потоками повітря. Для подальшого розвитку базидіоспори повинні потрапити на листя барбарису, де формується весняна фаза розвитку збудника стеблової іржі злаків. Після проникнення проростка базидіоспору у тканини листка, спершу з'являються оранжеві плями, утворені гіпертрофованою тканиною листка, пронизаною по міжклітинниках міцелієм гриба з гаусторіями, зачленими клітини. Гіфи складаються з однадерних клітин із оранжевими краплинами олії і налягають до гаплоїдної стадії розвитку гриба. На такому міцелії в тканинах закладаються два типи спороношень: на верхньому боці листка пікніди (або спермогонії), на нижньому – ецидії. Спершу обидва типи спороношень являють собою сферичні клубки гаплоїдних гіф. Пікніди зрештою набувають виду глечиків, в порожнині яких

від стінок виростають короткі спорноспці, що утворюють дуже дрібні сферичні спори – пікноспори або спермації. Пікніди, розвиваючись, дають на верхній епідерміс листка, проривають його і висовуються назовні у вигляді коротких гіф, що називаються перифізами. До цих гіф прилипають пікноспори. Між перифізами назовні виступає цукриста пахуча рідина з масою занурених у неї пікноспор. Ця рідина приваблює комах, які на черевці та лапках переносять пікноспори з однієї пікніди на іншу. Нових уражень пікноспори не викликають, але відіграють певну роль у поновленні дикаріонтичного міцелію.

Базидіоспори іржастих грибів різностатеві. На базидії утворюється по дві спори різних статевих знаків (всього чотири спори). Кожна з них дає гаплоїдний міцелій свого статевого знаку, який сам по собі не може перейти в дикаріонтичний стан, оскільки клітини одного й того ж статевого знаку не можуть зливатися одна з одною. Для того, щоб утворився дикаріонтичний міцелій, необхідно, щоб пікноспори з пікніди одного статевого знаку потрапили на пікніду протилежного статевого знаку. В рідині чужої пікніди пікноспори проростають, утворюючи там гаплоїдний міцелій, що проникає в листок. Там його гіфи, зростаючись з гіфами іншого знаку, утворюють зачатки ецидіального спорношення.

Можливо також, що на одному й тому ж листку з'являється два спермогонії, утворені внаслідок ураження базидіоспорами різних статевих знаків. В такому випадку, їх міжклітинні міцелії копулюють, утворюючи дикаріонтичний міцелій, який дає початок двоядерним гіфам, на яких розвиваються ецидіоспори (ецидіальне спорношення).

Спочатку ецидії диференціюються на дві частини: спрямовану до нижнього епідермісу — стерильну, утворену крупними, бідними на вміст здутими клітинами, та плодючу, складену з гіф, багатих на цитоплазму. Кожна двоядерна клітина, яку називають базальною, починає відшнуровувати на своєму кінці ланцюжок ецидіоспор, або весняних спор. При цьому обидва ядра базальної клітини діляться одночасно і паралельно, її кінчик відділяється у вигляді двоядерної клітини, яка є материнською клітиною ецидіоспори. Далі в такий же спосіб відшнуровується друга клітина, за нею третя і т. д. Материнська клітина ецидіоспори ділиться (кожна) на дві двоядерні клітини з нерівним об'ємом. У верхній (більшій) клітині виробляється товста оболонка, і вона перетворюється на ецидіоспору, нижня – проміжна клітина – лишається тонкостінною і пізніше руйнується.

Крайові базальні клітини, що розміщені кільцем навколо всього палисадного шару, також відшнуровують ланцюжки двоядерних клітин, які, зростаючись один з одним, утворюють одношарову оболонку, або перидій. Кінцеві ецидіоспори також видозмінюються – утворюють дах перидія, зростаючись із його боковими стінками. Ецидіоспори, оточені перидієм та його дахом, називаються ецидіями. Базальні клітини наростають своєю основою і, зрештою, розриваючи нижній епідерміс листка, висовуються назовні. Кришка перидія розривається, її краї розвертаються у вигляді лопатей, а ецидій набуває форми урни виповненої оранжевими ецидіоспорами. По мірі дозрівання ецидіоспори випадають і поширюються токами повітря.

Ецидіоспори не можуть уражувати барбарис і для подальшого розвитку повинні потрапити на листячи стебла злаків, наприклад пшениці. Тут ецидіоспори проростають ростковими гіфами, які через продихи проникають у тканини злаку, де формують міжклітинний дикаріонтичний міцелій з гаусторіями. На такому міцелії розвивається лігне спорношення гриба — уредоспори. Кожна уредоспора сидить на клітині-ніжці. Під тиском уредоспор епідерміс листка чи стебла розривається, оголюючи жовті, бурі, цегляно-червоні або оранжеві подушечки уредоспор — те, що називають іржею. Уредоспори відриваються від своїх ніжок, розсіюються в повітрі й можуть знову уражувати злаки. Проростаючи, вони розвивають дикаріонтичний міцелій, який проникає через продихи в тканини злаку. Через кілька днів знову утворюються уредоспори, викликаючи нові ураження рослин. Таких нових поколінь уредоспор за літо може бути до десяти.

По мірі виснаження поживного субстрату (рослини) на тому ж дикаріонтичному міцелії формуються нові спорношення – телейтоспори, або зимові спори. У збудника стеблової іржі вони двоклітинні, сидять на ніжці, кожна клітина спершу має по два ядра, які пізніше зливаються в одне диплоїдне. Оболонки телейто спор товсті, темно-бурі, з однією ростковою порою в кожній клітині. При ураженні зліків стебловою іржею під кінець вегетації подушечки телейтоспор укривають стебла та листові піхви чорними поздовжніми полосами. Тому цей вид іржі називають також чорною або лінійною.

Телейтоспори збудника стеблової іржі слугують для зимівлі гриба, проростаючи лише після періоду спокою. Зимують вони на стерні або соломі (в скиртах), а на диких злаках також на стоячих зимуючих стеблах. На соломі, що лежить на землі, телейтоспори навесні майже завжди гинуть під впливом ґрунтових мікроорганізмів. Навесні кожна клітина телейтоспори проростає чотириклітинною базидією, куди переходить диплоїдне ядро, яке ділиться потім редуційно два рази. Далі утворюються базидіоспори, які в свою чергу уражують барбарис, де розвиваються пікніди та ецидії.

Отже, цикл розвитку збудника стеблової іржі включає декілька типів спорношень, які позначаються відповідно: 0 – пікніди з пікноспорами, не викликають ураження рослин, але приймають участь у статевому процесі (диплоїдизація міцелію); I – ецидії з ецидіоспорами; II – уредоспорношення (кілька поколінь); III – телейтоспорношення; IV – базидії з базидіоспорами. Таким чином, *Puccinia graminis* є різнодомним іржастим грибом з повним циклом розвитку.

*Puccinia graminis* – облігатний паразит, який знижує продуктивність рослин-господарів. Для запобігання масового ураження посівів злаків лінійною іржею необхідно вилучати одного з хазяїв (барбарис) із лісосмуг між сільськогосподарськими угіддями та поблизу них, а також виводити стійкі до цього захворювання сорти зернових культур злаків.

**Пукцинія Комарова – *P. Komarovii***. Ще один широко розповсюджений представник іржастих грибів з повним циклом розвитку, проте, на відміну від *P. graminis*, всі стадії свого розвитку розвиває на одній рослині – на розрив-траві дрібноквітковій (*Impatiens parviflora*). Отже, за цією ознакою *P. Komarovii* вважається однодомним. Ецидії утворюються на стеблах і черешках, скупчені, спочатку занурені, потім виступають, чашовидні. Уредоложа зазвичай на нижньому боці листків, округлі, порошисті, коричневі. Уредоспори майже кулясті, шпигуваті, світло-коричневі. Телейтоложа на нижньому боці листків, звичайно утворюються на дрібних жовтих плямах, розкидані або розташовані кругами, дрібні, округлі, каштаново-коричневі. Телейтоспори еліпсоподібні, на верхівці з безбарвним сосочком, майже не перешнуровані, гладенькі, каштаново-коричневі. Ніжка телейтоспори безбарвна, коротка, ламка.

Інший представник роду *Puccinia*, а саме досить поширена в природі **пукцинія копитнякова – *P. asarina*** є представником із скороченим циклом розвитку. В цьому випадку та чи інша стадія спороношення ще не виявлена, або ж не існує зовсім. Такі види називають ще мікроциклонами. *P. копитнякова* утворює лише III та IV стадії спороношення. Телейтоложа з'являються з обох боків листків, на округлих плямах величиною до 1 см, дрібні, округлі. Вкриті епідермісом, зібрані в округлі групи до 5 мм у діам., потім відкриваються і зливаються, порошисті, коричневі. Телейтоспори двоклітинні, еліпсоподібні, яйцевидно-видовжені, коротковеретеновидні або несиметричні, із сосочковидною звуженою верхівкою, біля основи більш-менш закруглені. Клітини телейтоспори не перешнуровані, майже однакові, оболонка гладенька, світло-жовто-коричнева. Ніжка телейтоспори безбарвна, ламка. Гриб паразитує на копитняку європейському (*Asarum europaeum*).

**Рід фрагмідій – *Phragmidium*** (рис. ...). Види цього роду – однодомні (або одноживильні) повноциклові паразити. Ецидіальна стадія розвивається на листках, частіше на стеблах. На стеблах утворюються розпливчасті, невирадної форми пустули до 10 см завбільшки. Вони розривають покривні тканини, рясно порошать золотисто-оранжевими ецидіоспорами і часто оперізують стебло. Ця стадія найнебезпечніша, вона спричиняє відмирання пагонів, що містяться вище від рани. При висиханні яскраве забарвлення спор швидко зникає. Незабаром з'являються уредоложа, в яких спори оточені парафізами. Там же, на нижньому боці листків, розвиваються і телейтоспори. На перших етапах можна бачити телейтоложе з поодинокими телейтоспорами. Згодом спороложе темнішає і цілком перетворюється на телейтопустулу. Телейтоспори видовжені, мають 8-13 клітин, розміщених стовпчиком одна над одною, каштаново-бурі, часто з безбарвним сосочком на верхівці. Оболонка їх спочатку світло-коричнева, згодом темно-бура, бородавчата. Ніжка безбарвна, внизу розширена. Живильними рослинами для видів роду фрагмідій виступають представники родини розоцвітих (*Rosaceae*), зокрема троянди, шипшини, ожини, перестач, суниці та ін.

## Анаморфні гриби, або "Deuteromycetes"

Під цією назвою, тобто анаморфні гриби (або незавершені гриби відділу Deuteromycota, або група Fungi Imperfecti, або мітоспорові гриби) розглядають традиційну групу дейтероміцетів або конідіальних грибів, яка налічує понад 15 тис. назв. Ця група об'єднує організми, що розповсюджуються спорами, які сформовані з клітин, в яких не відбувався мейоз. Група об'єднує гриби з багатоклітинним міцелієм, які розмножуються нестатевими спорами – конідіями. Конідії утворюються на відгалуженнях міцелія – конідієносцях або просто шляхом розчленування гіф на окремі клітини-артроспори. Вищі форми спороношення, які пов'язані зі статевим процесом, відсутні. Більшість представників анаморфних грибів є стадією розвитку (анаморфою) в життєвому циклі аскоміцетів, рідше – базидіоміцетів.

Анаморфні гриби широко поширені в природі і мають велике значення в практичній діяльності людини. Вони мешкають як сапротрофи в ґрунті та на рослинних залишках, значна кількість видів серед них паразитує на рослинах, викликаючи різноманітні плямистості (некрози) листя, увядання та всихання гілок, гниття плодів та ін. ґрунтові сапротрофи приймають участь в процесах розкладу органічної речовини в ґрунті. Ряд видів анаморфних грибів є збудниками алергій у людини та тварин, або викликають досить небезпечні захворювання останніх (мікотоксикози та мікози). Деякі представники цієї групи грибів утворюють антибіотики або є антагоністами фітопатогенних мікроорганізмів та використовуються як біологічні агенти боротьби зі шкідниками.

**Рід *Penicillium* – пеніцил** (рис. ...). Конідієносці у грибів цього роду на верхівці китицевидно розгалужені, конідії утворюються в ланцюжках. Іноді конідієносці з'єднані у пучки (коремії). Система тика цього роду грибів базується на будові китиці, формі та розмірах конідій, морфології колоній (колонії зональні, азональні, складчасті, повстисті тощо), на забарвленні та, часом, фізіологічних властивостях, здатності розріджувати желатину тощо. Гриби роду *Penicillium* є продуцентами ефективних антибіотичних препаратів, зокрема пеніциліну та мікроциду. Антибіотики, одержані з цих грибів, використовуються в медицині, сільському господарстві та промисловості. У природних умовах види роду *Penicillium* відомі як сапротрофи в ґрунті, на харчових продуктах, зерні хлібних злаків, сіні, соломі та інших грубих кормах. Більшість представників роду *Penicillium* є анаморфами в циклі розвитку аскоміцетів з порядку Eurotiales.



**Рід *Aspergillus* – аспергіл** (рис. ...). Конідієносці прості, безбарвні або світлозбарвлені, іноді буруваті, гладенькі або горбкуваті, на верхівці з булавовидним, грушовидним, напівкулястим або кулястим здуттям (пухирем), на якому утворюються стеригми. Стеригми еліпсоподібні, циліндричні або пляшковидні, розташовані радіально по всій поверхні здуття або тільки на верхній його частині, прості або двоярусні (метули і стеригми). Конідії кулясті, еліпсоподібні, овальні або бобовидні, гладенькі, горбкуваті або шипуваті, безбарвні або світлозбарвлені, утворюють на верхівці стеригм ланцюжки, які потім складаються у радіальну голівку, або склесні у вигляді колонки.

Систематика в межах роду базується на комплексі ознак, зокрема на морфології конідій та конідієносців, а також на забарвленні колоній і споронішнях. Багато представників є сапротрофами на різноманітних субстратах, сільськогосподарських продуктах, у ґрунті, іноді викликають захворювання людини і тварин. Більшість представників роду *Aspergillus* є анаморфами в циклі розвитку аскоміцетів з порядку Eurotiales.

**Рід *Candida* – аспорогенні дріжджіподібні гриби** (рис. ...). Здатні формувати міцелій і псевдоміцелій. Серед них є широко поширені сапрофіти або епіфіти на багатьох видах рослин, фруктах, овочах, у молочних виробках, ґрунті; здавна відомі як збудники “молочниці” у дітей (*Candida albicans*).

**Рід септорія – *Septoria*** (рис. ...). Види цього роду викликають плямистості листя різноманітних рослин. Пікніди з'являються на живих листках, переважно на плямах, спочатку занурені, згодом прориваються і більш-менш виступають. Пікніди кулясті, з округлим широким отвором, темно-бурі, тонко- або товстостінні. Конідієносці нитковидні, прямі, короткі. Конідії безбарвні, циліндричні, нитковидні, прямі або зігнуті, з 1 або кількома перегородками. Види цього роду є конідіальною стадією (або анаморфою) в циклі розвитку аскових грибів родів *Mycosphaerella*, *Leptosphaeria* та ін.

Широко розповсюдженими є септорія тополева (*S. populi*), яка утворює білуваті плями з коричневою облямівкою на верхньому боці листків тополі, для якої характерні циліндричні безбарвні конідії з 1 перегородкою, а також с. грушова (*S. pyricola*), що паразитує на різноманітних видах груші, викликаючи плямистість їх листя. Плями з'являються за звичай з обох боків листка, дрібні, 1-2-мм у діам., сірі або білуваті, з вузькою темно-бурою облямівкою. Конідії зігнуті, з 2 перегородками, оливкуваті. *S. pyricola* є анаморфою аскоміцета *Mycosphaerella pyri* з порядку Dothideales.

**Вид аскохіта горохова – *Ascochyta pisi*** (рис. ...). Гриб паразитує на листках, стеблах і стручках квасолі звичайної (*Phaseolus vulgaris*) та гороху посівного (*Pisum sativum*). Плями блідо-каштанові з темно-каштановою облямівкою, іноді у центрі білуваті. Пікніди скупчені у центрі плями, приплюснута-кулясті, світло- або темно-коричневі. Конідії овальні, з заокругленими кінцями, часто нерівнобокі або зігнуті, трошки перешнуровані, з 1 (зрідка 2 або 3) перегородкою. *A. pisi* є анаморфою аскоміцета *Mycosphaerella pinodes* з порядку Dothideales.

**Вид філостикта закривавлена – *Phyllosticta cruenta*** (рис. ...). Гриб паразитує на живих листках конвалії (*Convallaria majalis*) та купини (*Polygonatum*). Симптоми хвороби – округлі або еліпсоїдні білі плями з темно-червоною облямівкою. Пікніди поодинокі або скупчені, розвиваються на плямах, а в пікнідах утворюються конідії, які занурені в слиз. Конідії одноклітинні, гладенькі, безбарвні. Хвороба, яку викликає грибок, має назву філостиктоз. Слід зазначити, що *P. cruenta* є незавершеною стадією – анаморфою – в циклі розвитку аскоміцета *Guignardia reticulata* з порядку Dothideales.

**Вид церкоспора бурякова – *Cercospora beticola*** (рис. ...). Гриб паразитує на листках видів буряка (*Beta*). Симптоми хвороби – бруднувато-сірі, буруваті або бурувато-жовті розсіяні плями з обох боків листка. При висиханні плями у центрі стають майже білі, оточені червонувато-бурою облямівкою. Конідієносці прямі, світло-коричневі, розташовані пучками з обох боків листка. Конідії обернено булавовидні, майже голковидні, 30-360\*3-5 мкм, з багатьма перегородками, безбарвні. *C. beticola* є збудником церкоспорозу листків буряка, який знижує врожай коренів та їх цукристість.

## Ліхенізовані гриби, або лишайники

Ця група організмів об'єднує гриби, для яких характерне взаємне, мутуалістичне співіснування з синьо-зеленими або зеленими водоростями. Такі гриби (мікобіоти) традиційно розглядають в складі відділу Ascomycota (зокрема, як представників порядків Lecanorales, Lichinales, Peltigerales та ін.), проте їх складна природа, особливості морфології, екології та біохімії істотно відрізняються від інших аскоміцетів. Отже, для зручності ліхенізовані гриби доцільно трактувати як окрему екологічну групу грибів.

Лишайники можна побачити на ґрунті, стовбурах дерев, камінні, створених людиною об'єктах; іноді вони цілком вкривають ці субстрати. Їх вегетативне тіло, що не диференційоване на листя, стебло та корінь, зветься сланню (чи таломом). Слань може бути на кущову – часто у вигляді кірки, зернистого або пилювато-нальоту; листувату – у вигляді лопатевих чи розрізаних платівок різної форми та розміру; кущистою – у вигляді прямостоячих чи звисаючих, розгалужених або нерозгалужених кущиків.

Зазвичай слань розвивається на поверхні субстрату (епіфітні, епілітні, епігейні лишайники); рідше вона занурена в субстрат (ендофітні, ендолітні, ендогенні лишайники). У випадку, коли слань занурена, на поверхні субстрату помітні лише плодові тіла.

У більшості випадків основу слані лишайника складає мікобіонт і він же виконує формуючу функцію. Водоростевий партнер одного й того ж виду лишайника може бути представлений різними видами, хоча часто дуже близькими і подібними. Лише в групі слизистих лишайників основну масу слані формує симбіотична водорість.

Фікобіонт може розміщуватись або в одному шарі – гетеромерні лишайники (з гетеромерним типом слані), або більш-менш рівномірно розподіляється по всій слані – гомеомерні лишайники (з гомеомерним типом слані). Між цими двома типами існує доволі багато перехідних форм. Слань лишайників у примітивних гомеомерних форм має на вертикальному перерізі одноманітну будову. У неї відсутні спеціальні покривні плектенхіми — несправжні тканини, що сформовані щільним переплетенням гіф гриба, а складається з простих плектенхім — сплетення гіф, між якими рівномірно розподілено водорості. У більш високоорганізованих гомеомерних форм з'являється покривна плектенхіма — коровий шар; він може бути представлений лише на верхній стороні слані — верхній коровий шар, чи також на нижній — нижній коровий шар.

У гетеромерних лишайників, за виключенням деяких примітивних форм, слань завжди вкрита верхнім коровим шаром, під яким зазвичай доволі тонким прошарком розміщується зона водоростей. Нижче цієї зони розміщується серцевинний шар, що складається з нещільно перепланих гіф. Знизу слань вкрита нижнім коровим шаром.

Прикріплюються лишайники до субстрату різноманітними способами. У примітивно організованих форм слань приростає до субстрату гіфами серцевинного шару. У більш високоорганізованих лишайників є спеціальні органи прикріплення: ризини, ризоїди, гаптери, гомфи.

Забарвлення слані зумовлене наявністю різноманітних хімічних речовин і може бути різноманітним: сіруватим, сизим, зеленуватим, коричневим, буро-чорним, жовтим, вохряним, помаранчевим, червоним, рідше білим.

У переважної більшості лишайників гриб належить до аскоміцетів (98%), рідше до базидіоміцетів (0,5%), чи мітоспорових грибів (1,5%).

Розмножуються лишайники статевим шляхом з утворенням спор в сумках (аскоспори) або на базидіях (базидіоспори), нестатевим — з утворенням пікноконідій, стилоспор, рідше конідій та вегетативним шляхом — соредіями, ізидіями, бруньками, невеличкими шматками слані (фрагментація).

Зі спори лишайника при проростанні формується одна або декілька росткових гіф, які мають верхівкове наростання, поділяються поперечними перегородками на окремі клітини та утворюють бічні розгалуження, що також наростають верхівково. З цих гіф, що переплетені між собою, але в яких ще не містяться водорості, формується розгалужене гапшпідне сплетення гіф — прототаллус. Він буває помітних у деяких накипних форм, протягом всього існування у вигляді чорнуватого чи синювато-чорного, рідше білуватого віночка по периферії слані. Спочатку гіфи прототаллуса розповсюджуються радіально в усіх напрямках. Якщо при подальшому розростанні гіфи прототаллуса не зустрінуть необхідної для подальшого розвитку лишайника водорості, то, зазвичай, гриб гине. Якщо ж гіфи прототаллуса зустрічають необхідну водорість, вони оточують клітини останньої і починають формувати слань.

Тривалість життя різних лишайників різна. Так, деякі епілітні представники можуть розвиватись на кам'янистому субстраті по кілька тисяч років і такі лишайники використовують у ліхенометрії для датування гірських порід чи споруд із каменю. Деякі лишайники мають тривалість життя в межах від кількох десятих до кількох сотень років, але є й такі, що живуть усього кілька місяців.

Однією з цікавих особливостей лишайників є їх властивість синтезувати і накопичувати вторинні метаболіти — лишайникові речовини, які часто, особливо у старій літературі, називають “лишайниковими кислотами”. Лишайникові речовини дуже часто є специфічними виключно для лишайників і не виявлені в інших організмів, в тому числі й у вільно існуючих водоростей та грибів. У цілому ряду лишайникових речовин виявлені вельми цінні властивості, зокрема, антибіотичні, бактерицидні, онкостатичні, але використання останніх обмежується труднощами у отриманні біомаси лишайників у промислових масштабах. Наприклад, цінний антибіотик уснеїн, який було відкрито ще в середині 20-го століття, добувають з представників роду *Usnea*, а ці лишайники відрізняються не лише тим, що ростуть повільно, а й надзвичайною чутливістю до забруднення атмосферного повітря.

Однією з найперспективніших галузей використання лишайників є ліхеноіндикація. Висока чутливість лишайників до забруднення атмосферного повітря була відмічена вченими понад 200 років тому і з того часу інтенсивно почали розробляти ліхеноіндикаційні шкали, карти, різні методики оцінки стану атмосферного повітря, були відкриті “лишайникові пустелі” в центрі великих міст і т.п. Різні лишайники по-різному реагують на забруднення і якщо одні види через присутність шкідливих речовин зникли навіть з відносно чистих гірських заповідних територій Українських Карпат, а збереглись у високогір'ях Альп, інші — добре себе почувають навіть у центрі Києва.

## **Лишайники - сордаріоміцети**

### **Порядок Артоніальні - Arthoniales**

Ознаки - аски товстостінні, фісцитунікатні (мають зовнішній та внутрішній шари, які перед виходом аскоспор розщеплюються, із цього моменту стають схожими на бітунікатні. Мають куполовидний апарат для відкривання. На відміну від бітунікатних асків, між зовнішнім та внутрішнім шарами не розвинена система пружних мікрофібрил, яка висуває назвні ендоск). Плодові тіла представляють особливий варіант апотеціїв.

**Рід опеграфа – *Opegrapha*** (рис. ). Має накипну, одноманітну, епі- або гіпофлеодну слань, що прикріплена до субстрату гіфами серцевинного шару. Апотеції притиснуті до слані, іноді напівзанурені, овальні до широковеретеновидних, рідше круглі, з вузьким щілиновидним або більш-менш розширеним диском, з помітним власним краєм. Екципул чорний. Види роду поширені на гладенькій корі листяних дерев.

## Лишайники - леканороміцети

Лишайники з класу леканороміцетових характеризуються особливим типом аску, який називають леканоровидний. В оптичний мікроскоп такий аск може виглядати або як унітунікатний, або як бітунікатний. Аск має апікальний апарат для розривання, представлений найчастіше різноманітними амілоїдними апікальними структурами. Товщина та ультратонка будова оболонки сумки (зокрема, за кількістю її шарів) у представників різних порядків різні: сумки можуть бути унітунікатними одношаровими (телосхістальні?), унітунікатними багатшаровими тонкими (леканоральні), унітунікатними багатшаровими товстими (остропальні), бітунікатними (пельтигеральні).

### Порядок Teloschistales

Аски унітунікатні (? одно- чи багатшарові), леканоровидні, з амілоїдним кільцем, плодові тіла - апотеції.

#### Вид ксанторія настінна – *Xanthoria parietina* (рис. ...).

Талом ксанторії настінної листуватий, у вигляді правильних округлих розеток жовтогарячого кольору, складається з великих, широких лопатей. Краї лопатей виємчато-порізані. Апотеції леканорового типу, зазвичай зосереджені в центральній частині талому і забарвлені дещо яскравіше ніж увесь талом. Поверхня талому від КОН миттєво забарвлюється у винно-червоний колір. Фотобіонт – зелена водорість *Trebouxia*.

Ксанторія настінна є епіфітом, часто зустрічається на корі дерев, але може зростати й на обробленій деревині (особливо часто на парканах) та стінах будівель. Цей лишайник поширений по всій земній кулі.

### Порядок Lecanorales

Аски леканоровидні, унітунікатні, їх оболонка складається з багатьох зрослих між собою шарів. Апікальний апарат є, система пружних мікрофібрил відсутня.

**Рід пармелія – *Parmelia***. Талом листуватий, розрізано-лопатовий, у вигляді крупних розеток, прикріплений до субстрату ризинами, рідше вільний. Лопаті різноманітні: вузькі або широкі, сильно- або слабо-розгалужені, плоскі або випуклі, щільно з'єднані або розділені. Верхня сторона від білувато-сіруватої та жовтуватої до коричневої та чорної, матова або блискуча; нижня — від білуватої або світло-коричневої до чорної. Ризини добре розвинені, прості або розгалужені. Часто розвиваються соредії та ізидії різної форми. Апотеції леканорового типу, сидять або на ніжках. Зазвичай види роду розвиваються як епіфіти на корі дерев, рідше на ґрунті, скелях. В Україні найпоширенішим видом роду є п. борідчата (*P. sulcata*).

**Вид кладонія бахромчата – *Cladonia fimbriata* (рис. ...)**. Цей лишайник має мішаний тип слані — листуватий та куцистий. Первинна (горизонтальна, листувата) слань, що довго зберігається, у вигляді дрібних лусочок 2–10 мм довжиною, нерівномірно виємчато посічених, зверху сірувато-зеленого, знизу білого кольору. Подеції (куциста слань) мають вигляд правильних простих сциф сірувато-зеленуватого кольору, 1–4 см заввишки, з густим тонкосередіозним нальотом, іноді в нижній частині з нечисельними філокладіями. Апотеції коричневі, розміщені по краях сциф. Від КОН талом не змінює свій колір.

Поширений цей вид лишайника в північних та помірних широтах. Часто зустрічається на напівгнилих пеньках, повалених стовбурах дерев, рідше — на ґрунті (піщаному, гумусному, торф'янистому), основах живих дерев, у всіх типах лісів (хвойних, мішаних, листяних).

**Рід цетрарія – *Cetraria***. Лишайники з гетеромерною листуватою (у більшості видів) або куцистою дорзовентральною сланню. Апотеції леканорового типу. На Україні відомо 11 видів, які зростають на гілках та стовбурах дерев, ґрунті серед мохів та інших видів лишайників, скелях, камінні та ін. У якості джерела вітаміну С відома цетрарія клубочкова – *C. cucullata*.

**Рід рамаліна – *Ramalina***. Для видів цього роду характерна куциста прямостояча або звисаюча досить жорстка слань. Апотеції леканорового типу, які у деяких видів трапляються дуже рідко. Зростають на корі дерев, ґрунті, камінні. Речовини, що екстрагують з видів роду рамаліна, використовують у парфумерній промисловості.

**Рід евернія – *Evernia*.** Одні з найбільш розповсюджених на Земній кулі лишайників. Мають гетеромерну м'яку куцисту слань, яка прикріплюється до субстрату гомфом або (дуже рідко) ризинами. Апотеції леканорового типу, трапляються рідко. Зустрічаються на корі дерев, оголеній деревині, ґрунті. На території України заготовляють е. сливову (дубовий мох) – *E. prunastri*, екстракти з якої використовують у парфумерній промисловості.

**Рід анаптіхія – *Anaptychia*.** Слань листувата або куциста, у вигляді розеток або звисаючих дуже розгалужених куциків, які прикріплюються до субстрату ризоїдами. Апотеції леканорового типу. Зростають на корі дерев та камінні. Види роду досить стійкі до забруднення навколишнього середовища.

**Рід уснея – *Usnea*.** Слань лишайників куциста, складається з однієї або частіше з багатьох прямостоячих чи звисаючих гілочок, що більш-менш дихотомічно розгалужені. Апотеції леканорового типу. Зростає у хвойних та мішаних рівнинних і гірських лісах. Деякі види, зокрема *U. hirta*, продукують антибіотичні речовини — уснеїнову кислоту. Види роду дуже чутливі до атмосферного забруднення.

**Рід лецідея – *Lecidea* (рис. ...).** Має накипний талом, у вигляді цілісної або потресіканої кірки, з рівною, бородавчастою, зернистою або порошистою поверхнею, рідше у вигляді тонкого борошнистого нальоту. Апотеції лецідеєвого типу, округлі або від взаємного тиску кутасті, чорні, твердої консистенції. Приблизно  $\frac{3}{4}$  видів роду — епіліти. Види цього роду є одними з таких, що серед накипних найважче визначаються.

**Рід леканора – *Lecanora* (рис. ....).** Талом однорідний, накипний, гладенький, зернистий або бородавчастий, іноді у вигляді окремих горбиків або лусочок, часто малопомітний, прикріплений до субстрату. Зростає на різноманітних субстратах. Апотеції сидячі, з плоским або випуклим, рідко увігнутим диском, зазвичай оточені сланевим краєм (лецідеєвого типу). Важкі у визначенні. Дуже поширеним видом, що часто зустрічається на корі листяних дерев є л. різноманітна (*L. allophana*).

#### Порядок Остропальні - *Ostropales*

Аски леканоровидні, товстостінні багаточисельні, унітунікатні, з апікальним апаратом для розкривання. Плодові тіла - апотеції.

**Графіс написаний – *Graphis scripta* (рис. ...).** Талом його накипного типу, дуже тонкий, цілісний або часто зі злитих між собою плям сірого, білувато-сірого до жовтувато-сірого, іноді оливково-сірого до зеленуватого, рідко білого кольору. По краю талом оточений чорною лінією підслани. Апотеції чисельні, розсіяні, в основному зосереджені в центральній частині талому, по відношенню один до одного розміщені більш-менш паралельно або утворюються зірчасті чи неправильної форми групи, іноді зливаються між собою. Молоді апотеції занурені в талом, старі – напівзанурені, видовжені (прямі або звивисті), до 3 мм довжиною та 0,3–0,4 мм шириною, можуть бути простими або розгалуженими. Від КОН талом не змінює свій колір.

Фотобіонт у цього виду лишайника — *Trentepohlia*.

Графіс написаний поширений по всій земній кулі, як на рівнині та передгір'ях, так і високо в горах, на корі дерев та куцив у широколистяних лісах, рідше на корі хвойних порід.

#### Порядок *Peltigerales*

Аски з двома оболонками, і нагадують бітунікатні (але не мають системи пружних мікрофібрил, яка висуває на зовні ендоск). Аски з апікальним апаратом розкривання, і належать до перехідних між уні- та бітунікатними. Плодові тіла - апотеції

**Вид пелтігера собача – *Peltigera canina* (рис. ....).** Слань у цього лишайника листувата крупна, лопаті до 11 см завдовжки і до 3,5 см завширшки. Вершня сторона попелясто- або коричнювато-сіра, з тонким повстистим нальотом, особливо по периферії лопатей, в центрі може злегка виблискувати; нижня — світла, розувато-біла, до центру темнішає, з густою мережею вузьких, сильно виступаючих світлих жилок, в центрі жилки світло-коричневі. Ризини білі, овгі (до 1 см). Апотеції на вертикальних лопатях, випуклі, диск апотеція червоно-коричневий. Зустрічається на ґрунті, моховитих скелях та пенях, в основному в затінених вологих місцях. Пелтігера собача поширена по всій території України.

**Вид лобарія легенева – *Lobaria pulmonaria* (рис. ...).** Має листувату слань до 10-30 см завдовжки та 5-20 см завширшки, що зростається із субстратом лише одним краєм, а більша його частина не прикріплена. Лопаті талому 1-5 см завширшки, по краю вирізблені. Зверху талом світло-коричневий або зеленувато-коричневий, чітко сігчасто-складчастий, з глибокими вдавливами, що розділені ребрами. Цим вдавливами із нижнього боку талому відповідають білуваті голі опуклості, які розділені ділянками з коротким густим опушенням. Уздовж ребер на верхньому боці талому розміщені великі соралі. Апотеції зустрічаються рідко і розміщені уздовж країв лопатей. Зустрічається на корі дерев, рідше на моховитих скелях у лісовій зоні.

Сьогодні л. легенева стала рідкісним лишайником, але в Україні цей вид ще можна зустріти в Українських Карпатах та Криму.

Невизначене положення в складі відділу Ascomycota займає родина Phlyctidaceae, з широко представленим в Україні видом – **пліктис плямовидний (*Phlyctis agelaea*)**. Слань одноманітно накипна, тонка, спочатку більш-менш кругла цілісна, гладенька, з віком у вигляді досить великих плям невизначеної форми, зморшкувата чи місцями дрібно потріскана до потріскано-ареольованої, з дрібними плоскими чи горбкуватими ареолами, сіра, блакитно-сіра, чи білувато-сіра, матова. Апотеції дрібні (0,2-0,3 мм у діаметрі), сидячі, з чорними дисками. Зустрічається по всій Україні на гладенькій корі листяних дерев (особливо грабів, буків, яворів) і чагарників.