

Лекція №4.

Тема. Вищі гриби. Відділи Аскомікотові гриби, Базидіомікотові гриби.

1. Загальна характеристика вищих грибів.
2. Загальна характеристика Відділу Аскомікотові гриби.
3. Загальна характеристика Відділу Базидіомікотові гриби.

1. Загальна характеристика вищих грибів.

Вищі гриби відносяться до справжніх грибів (підцарство Fungi).

Надцарство Евкаріоти

Царство Платикристати

Підцарство Гриби (Fungi)

Надвідділ Дікаріоміцети

Відділ Ascomycota

Відділ Basidiomycota

Несистематична група вищих грибів: Дейтероміцети Deuteromycota (незавершені гриби)

Це евкаріотичні первинно гетеротрофні платикристати, що живляться осмотрофно. У представників цих відділів при статевому розмноженні утворюються двоядерні клітини (дикаріони) і навіть дикаріотичний міцелій, і лише після закінчення деякого часу ядра зливаються, утворюючи діплоїдну зиготу. Міцелій добре розвинутий, розгалужений, септований. Септи між клітинами різних типів, через пори в них можуть мігрувати поживні речовини у зону росту.

Характерний грибний шлях синтезу лізину, здатні синтезувати спирт манітол, відсутній комплекс Гольджі.

Ознаки, які визначають ядерний статус грибів.

Кількість ядер у клітині	одно - монокаріон	два - дикаріон	багато - мультикаріон
Склад ядер	генетично однорідний - гомокаріон		
	різнорідний - гетерокаріон		
Плоїдність	1n — гаплоїди		
	2n — диплоїди		
	>2n — поліплоїди		
Склад хромосом	гомозиготи		
	гетерозиготи		

У вищих грибів виділяють до 5 типів життєвого циклу (за Дж. Рейпером).

1. Безстатевий цикл характерний для кількох десятків тисяч видів аскоміцетів і базидіоміцетів, які втратили статеву стадію - так званих дейтероміцетів. Мейоз у цієї групи відсутній і плоїдність невідома, рекомбінації відбуваються в парасексуальному циклі.

2. Гаплоїдний цикл з обмеженим дикаріоном характерний для більшості аскоміцетів, міцелій їх також найчастіше буває гаплоїдний мультикаріотичний. Гамети або гаметангії. Спочатку зливаються цитоплазми (відбувається

плазмогамія) без злиття ядер (каріогамії) і проростають дикаріотичними гіфами, які називають також аскогенними. На кінцях аскогенних гіф формуються сумки, в яких відбувається каріогамія, потім без періоду спокою диплоїдне ядро ділиться мейозом і дає гаплоїдні аскоспори. Прихована мінливість у цих грибів відсутня, так як всі рецесивні мутації відразу проявляються у фенотипі.

3. Гаплоїдно-дикаріотичний (гапло-дикаріотичний) цикл зустрічається у багатьох базидіоміцетів - гименоміцетів, гастероміцетів, іржастих грибів. Він схожий з попереднім, але характеризується тривалою стадією дикаріону, яка найчастіше буває домінуючою. Стадія первинного гаплоїдного міцелію також може бути тривалою.

4. Дикаріотичний цикл характерний для обмеженої групи базидіоміцетів - головневих грибів. Гаплоїдна фаза у них представлена базидіоспорами, які проростають одноядерними споридіями. Зливаючись попарно, споридії формують дикаріотичний міцелій.

5. Диплоїдний цикл відомий у дріжджів *Saccharomyces cerevisiae* та інших сахароміцетів, крім справжніх грибів характерний також для ооміцетів, наприклад, *Phytophthora infestans*. Переважає диплоїдна стадія клітин, ядра яких в певних умовах (наприклад, виснаження живильного середовища) діляться мейозом і формують гаплоїдні аскоспори. Клітини гаплоїдного покоління також здатні розмножуватися брунькуванням, але частіше диплоїдизуються злиттям, тобто виконують функцію гамет. Рецесивні мутації у цих грибів, як і у вищих еукаріот, можуть зберігатися приховано і з'являтися в потомстві після рекомбінації.

Важливими вторинними метаболітами можуть бути антибіотики, мікотоксини, речовини психотропної дії, речовини-інгібітори розвитку вищих рослин, фітогормони тощо.

2. Загальна характеристика Відділу Аскомікотові гриби.

За видовим багатством аскомікотові є найчисельнішим відділом грибів. До нього належать біля 50 тис. видів (включаючи 16 тис. видів, які входять до складу лишайників). Аскомікотові поширені на всіх континентах та практично в усіх основних біотопах.

Справжні гриби, в яких вегетативне тіло представлене розгалуженим клітинним міцелієм (зрідка – псевдоміцелієм, дріжджі). Вегетативні клітини з генетично однаковими гаплоїдними ядрами (гомокаріонтичні) або дикаріотичні, причому гаплоїдна стадія за тривалістю, як правило, переважає. Живлення виключно осмотрофне. Джгутикові стадії повністю відсутні.

Окремі гіфи міцелію можуть бути видозмінені, найчастіше – в апресорії та гаусторії. **Апресорії** – спеціалізовані одноклітинні гіфи, які мають вздуття на кінці та нагадують присоску. Характерна для грибів-паразитів. Перешкоджають здуванню вітром та змиванню гриба. **Гаусторії** – видозмінені гіфи, що проникають всередину клітини господаря і абсорбують з неї поживні речовини. До видозмінених гіф також належать перфоруючі гіфи – багатоклітинні утвори, що виконують одразу кілька функцій – прикріплення до субстрату, проникнення в

нього та поглинання поживних речовин. Перфоруючі гіфи характерні для багатьох грибів – збудників дерматомікозів тварин і людини.

В аскомікотових спостерігається чимало варіантів видозмін не лише гіф, але й міцелію. Серед останніх найпоширенішими 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 щільними переплетенням гіф, але їх основна функція – це захист (а інколи – піднесення над субстратом) органів нестатевого та 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, які занурені у строми.

Плодові тіла – це також видозміни міцелію, утворені плектенхімою. В аскомікотових розрізняють чотири типи плодових тіл: закрите (клеїстотецій), напівзакрите (перитецій), відкрите (апотецій) та несправжнє (псевдотецій). Плодові тіла аскомікотових переважно мікроскопічні (виняток становлять пецицальні 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 захисті структури органів статевого спороношення – плектенхіму плодового тіла. Вона 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 (вкриті плодові тіла - апотеції). Зовнішній шар плектенхіми плодового тіла видозмінюється у його захисну оболонку – перидій. Із внутрішнього шару утворюються додаткові захисні структури (найчастіше – стерильні парафізи).

Несправжні плодові тіла – псевдотеції – на відміну від справжніх, не мають перидію.

Клітини аскомікотових вкриті оболонками, які утворені переважно хітином та глюканами, а у сахароміцетів – мананом та глюканами. Оболонки аскомікотових двошарові: зовнішній шар тонкий та електронно-щільний; внутрішній – товстий та електронно-прозорий. Септи між клітинами можуть бути простими (часто – з тільцями Вороніна), мікропоровими або доліпоровими з простими пробками.

Мітохондрії мають пластинчасті кристи. Комплекс Гольджі відсутній, проте у деяких аскомікотових (зокрема у лабульбеніальних грибів) ендоплазматична сітка відшнуровує цистерни, що нагадують типові диктіосоми.

Розмноження. 1 - вегетативним шляхом (фрагментацією справжнього міцелію, брунькуванням, артроспорами, хламідоспорами);

2 - за допомогою різних типів конідій – алевроконідій та бластоконідій. Конідії можуть утворюватись на поодиноких конідієносцях, в кореміях та спородохях, на ложах або в пікнідах. Гормонами, що здатні ініціювати спороношення, є мікоспорини.

3 - Статевий процес у більшості представників відділу – це гаметангіогамія, при якій зливаються протопласти двох недиференційованих на гамети гаметангіїв – аскогону та антеридію. Як виняток – соматогамія. Статеве спороношення – аск з аскоспорами. Статеве розмноження відбувається аскоспорами, які утворюються в асках (сумках) внаслідок статевого процесу.

Життєвий цикл та розвиток статевих спороношень. У життєвому циклі аскомікотових розрізняють три головні події, які інколи називають кардинальними: статевий процес, внаслідок якого відбувається злиття протопластів клітин статевих партнерів (плазмогамія). Після нього або одразу, або після певного періоду існування у дикаріотичному 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 статевого спороношення – аску з гаплоїдними аскоспорами. Аскоспори або проростають гаплоїдним міцелієм, на якому утворюються статеві органи, або одразу купулюють, розпочинаючи новий життєвий цикл.

В аскомікотових життєві цикли різноманітні, але найпоширенішими та детально дослідженими є три типи: а) гаплодиплофазні без утворення дикаріотичних поколінь; б) гаплофазні з партеногенетичним утворенням псевдодикаріотичного покоління; в) гаплофазні з чергуванням гаплоїдного та дикаріотичного поколінь.

Розвиток аску. У більшості аскомікотових аск розвивається за способом гачка: верхівкова дикаріотична 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 дикаріотичну, 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 дикаріотична клітина гачка розвивається в сумку: вона збільшується в розмірах, ядра дикаріона зливаються, утворюючи зиготичне диплоїдне ядро. Воно одразу редуційно ділиться. Далі зазвичай відбувається один мітоз. Навколо кожного з ядер утворюється цитоплазма, яка вкривається оболонкою. Як наслідок, в аску виникає вісім гаплоїдних аскоспор.

Розвиток аскоспор. У молодому аску з ядрами майбутніх аскоспор починається формування їх оболонки. Плазмалеми аскоспор можуть утворюватись двома шляхами: з інвагінацій плазмалеми аску та з інвагінацій мембранного навколоядерного мішка.

Типи асків. Залежно від будови аску, аскоспори з нього звільнюються або пасивно (внаслідок ослизнення або автолізу оболонки сумки), або активно викидаються з аску.

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.

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.

Бітунікатні аски мають дві оболонки – зовнішню (екзоаск) та внутрішню (ендоаск). На верхівці сумки у просторі між цими оболонками також знаходяться мікрофібрилярне кільце.

Система відділу. В межах відділу виділяють шість класів. До провідних фенотипних ознак за якими здійснюють поділ на класи належать: а) наявність справжніх плодових тіл; б) тип асків.

Виділяють наступні класи:

1. Сахароміцети – Saccharomycetes. Плодові тіла відсутні. Аски прототунікатні. Покриви аскоспор утворюються з плазмалеми аску. Специфічна особливість – мананово-глюканові клітинні оболонки. Представники: роди ддріджі, кандіда.

2. Тафриноміцети – Taphrinomycetes. Плодові тіла відсутні. Аски унітунікатні, проте двошарові. Покриви аскоспор утворюються з плазмалеми аску. Специфічна особливість – здатність аскоспор до брунькування. Представники: род тафріна.

3. Аскоміцети (сордаріоміцети) – Ascomycetes (Sordariomycetes). Плодові тіла наявні (клеїстотеції, перитеції, апотеції). Аски унітунікатні. Покриви аскоспор утворюються з мембран навколоядерного мішка. Представники: роди клавіцепс, еризіфе, сферотека тощо

4. 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. Представники утворюють симбіотичні комплекси – лишайники.

5. Локулоаскоміцети, або дотідеомицети – Loculoascomycetes (Dothideomycetes). Плодові тіла наявні (переважно псевдотеції). Аски бітунікатні. Покриви аскоспор утворюються з мембран навколоядерного мішка. Сапрофіти та паразити рослин. Представники: род вентурія.

6. Євроціоміцети – Eurotiomycetes. Плодові тіла наявні (переважно клеїстотеції). Аски прототунікатні. Покриви аскоспор утворюються з мембран навколоядерного мішка. Специфічна особливість – відсутність у карпогону трихогони. Представники: род евроцій.

Клас Сахароміцети - Saccharomycetes

Порядок Сахароміцетальні – Saccharomycetales

Сахароміцетальні гриби є переважно сапротрофами, що мешкають у 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*).

Рід *сахароміцес* або *дріжджі* - *Saccharomyces*. Представники роду *Saccharomyces* не мають справжнього міцелію, існують у вигляді поодиноких клітин, розмножуються брунькуванням. У практичній діяльності людини найширше використання мають *S. cerevisiae* – пекарські (пивні) дріжджі. Вони є збудниками бродіння, їх різні штами застосовуються у хлібопекарській та кондитерській промисловості, а також у пивоварінні та виноробстві.

Клас Еуроціоміцети – Eurotiomycetes.

Порядок Еуроціальні - Eurotiales

Рід Аспергіл (*Aspergillus*). Конідієносці прості, безбарвні або світло забарвлені, іноді буруваті, на верхівці з булавовидним здуттям, на якому утворюються фіаліди. Фіаліди розташовані радіально по всій поверхні здуття або тільки на верхній його частині, прості або двоярусні. Це - сапротрофи на різноманітних субстратах, іноді викликають захворювання тварин.

Рід Пеніцил *Penicillium*. Конідієносці на верхівці китицевидно розгалужені, конідії утворюються в ланцюжках на особливих клітинах – фіалідах. Є продуцентами ефективних антибіотичних препаратів.

Клас Сордаріоміцети, або аскоміцети – Sordariomycetes (Ascomycetes).

Порядок Еризифальні або Борошнисторосяні гриби - Erysiphales

Порядок об'єднує виключно облігатних паразитів, які викликають захворювання вищих рослин, відомі 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 не здатні рухатись один відносно іншого. Строми завжди відсутні. Конідіальні спороношення наявні.

Порядок Гіпокреальні - Hypocreales

Порядок об'єднує види, в яких плодові тіла - перитеції, переважно світло забарвлені, м'якої консистенції, завжди занурені у строми найрізноманітнішого забарвлення, які складаються виключно з гіф гриба. Сумки еутунікатні. У складі порядку переважають паразити рослин, зокрема збудники хвороб культурних рослин, паразити членистоногих, паразити на плодкових тілах базидіальних грибів тощо; зустрічаються також сапротрофи на рослинних залишках.

Рід *клавіцепс* - *Claviceps*. Багато представників цього роду розвиваються на злаках. Найпоширенішим і важливим у господарському відношенні є *Claviceps purpurea* – клавіцепс пурпуровий, хвороба, яку він викликає, має назву «ріжки злаків».

Ріжки пурпурові (Claviceps purpurea), паразитує на багатьох видах злаків, особливо часто на житі, тимофіївці, пирії, вражає ячмінь, пшеницю, особливо тверду.

Цикл розвитку ріжок пурпурових вивчено 100 років тому вченим Л. Р. Тюлянем. Він зв'язав в загальний цикл три послідовні стадії (які раніше рахували окремими грибами).

1. Конідіальна стадія сфацелія.
2. Склероції.
3. Головчасті строми з перитеціями.

Наприкінці літа на заражених рослинах добре видно склероції – ріжки чорно-фіолетового кольору – це зимуюча стадія гриба. Склероції складаються з серцевини, яка покрита корою з меланізованих товстостінних клітин. Склероції містять 3-4% цукрів, 1% багатоатомних спиртів та ліпідів. Склероції зимують у ґрунті. Їх проростання активується дією низьких температур ($-3+5^{\circ}\text{C}$) на протязі тривалого часу; а потім $t^{0}10-20^{\circ}\text{C}$ повинна стабілізуватися. Таким чином, досягається досить строга узгодженість циклу розвитку паразиту із фазами розвитку рослини - хазяїна. Вихід аскоспор відбувається в період масового цвітіння злаків.

Строми утворюються з клітин серцевини. На поверхні проростаючих склероцій з'являються горбочки, а потім невеликі тріщинки корового шару. Потім горбочки видовжуються і диференціюються в кулеподібні головки 1 – 1,5 мм в діаметрі. Це строми, по їх периферії розвиваються декілька перитецій червонуватого кольору.

Аскопори ріжків заражають злакові в період цвітіння. Найсприятливіша погода прохолодна та дощова. Після викидання з перитецій аскоспори розносяться вітром і потрапляють на рослини. Потрапивши на приймочку маточки, аскоспори проростають і потрапляють до зав'язі. Через декілька днів після зараження на рослинах розвивається конідіальна стадія – сфацелія. В зав'язі утворюється щільна маса міцелія покрита шаром конідіеносців, які утворюють велику кількість дрібних конідій, які занурені в краплі „медяної роси”, що охоче поїдається комахами, які сприяють поширенню конідій. Конідії також можуть поширюватись краплями дощу, або переносяться вітром. Поширення ріжків відбувається, в основному, конідіями. Час утворення склероцій залежить від погоди. Розвиток склероція проходить повільно. Повне їх досягання відбувається з досяганням зерна. Склероції ріжків мають різну форму, розміри, способи поширення в залежності від господаря.

Негативне значення ріжків визначається, в першу чергу, не зниженням врожаю чи погіршенням якості насіння, а токсичним впливом алкалоїдів, що містяться в склероціях. Ріжки – це один з найдавніше відомих отруйних грибів (викликає захворювання клавіцепсотоксикоз).

3. Загальна характеристика Відділу Базидіомікотові гриби (Basidiomycota)

Відділ нараховує близько 30 тис. видів і є другим за кількістю видів після аскомікотових. Еволюція базидіомікотових відбувалася паралельно до аскомікотових.

Гриби, в яких вегетативне тіло представлене розгалуженим клітинним міцелієм. Вегетативні клітини гаплоїдні або дикаріотичні, причому дикаріотична

стадія за тривалістю переважає. Статевий процес – соматогамія. Статеве спороношення – базидія з базидіоспорами. Монадні стадії повністю відсутні.

У складі відділу представлені майже всі екологічні групи грибів, у 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.

Живлення відбувається виключно шляхом абсорбції.

Цитологічні ознаки. Клітини базидіомікотових вкриті оболонками, основу яких складають хітин та глюкани. Оболонки, на відміну від аскомікотових, багатопорові. Септи між клітинами прості або доліпорові з відкритою порою (в усточицетів), прості з порою, закритою дрібними вакуолями (телиочицети), або доліпорові з парентосою (базидіочицетів).

Мітохондрії з пластичними 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.

Вегетативне тіло представлене короткоіснуючим гаплоїдним та довгоіснуючим дикаріотичним міцелієм. Міцелій, що розвивається із спор статевого спороношення – базидіоспор, - гаплоїдний і часто утворений клітинами, що здатні до брунькування, внаслідок чого може мати габітус псевдоміцелій. Переважаючим у циклі розвитку типом вегетативного тіла є дикаріотичний міцелій, що розвивається після статевого процесу. Такий міцелій, як правило, рясно розгалужений, багатоклітинний та септований.

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 утворюється внаслідок фрагментації гіф – телейтоспорами, уредоспорами або спочиваючими акінетоподібними товстостінними клітинами – хламідоспорами. Значно рідше зустрічається нестатеве розмноження за допомогою конідій.

Статеве розмноження. На відміну від асочицетів, у базидіальних грибів відсутні диференційовані статеві органи. Статевий процес – соматогамія. Вона відбувається або шляхом злиття двох вегетативних клітин гаплоїдного міцелію, або двох базидіоспор, або продуктів їх брунькування.

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 дикаріотична клітина злиття. З неї розвивається дикаріотичний міцелій, що є основним вегетативним поколінням базидіомікотових. Окремі дикаріотичні клітини розвиваються у базидію: в них ядра дикаріону зливаються (каріогамія), відбувається мейоз, і на базидії утворюються гаплоїдні базидіоспори. Таким чином, життєвий цикл гаплофазний,

із зиготичною редукцією та гетероморфною зміною поколінь – гаплоїдного та дикаріонтичного міцелію, причому дикаріонтична фаза є переважаючою.

Розвиток базидій. Відомо два основні варіанти розвитку базидій: з поодиноких спочиваючих клітин – телейтоспор – та з верхівкових клітин гіф дикаріонтичного міцелію (переважно за способом пряжки).

З верхньої клітини з двома різностатевими ядрами утворюється базидія. Ця клітина поступово розростається, в ній відбувається каріогамія і утворюється диплоїдне ядро. Воно майже одразу редукційно ділиться, утворюючи чотири гаплоїдних ядра. Оболонка майбутньої базидії розвиває випини – стеригми. В кожному стеригму переходить частина цитоплазми базидії та одне ядро. Поступово розростаючись, верхівки стеригми 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 утворюватися на гіфах розвиненого дикаріонтичного міцелію, складаючи основу гіменію.

Гіменій у базидіомікотових – 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) і 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 плодових тіл. Наявність плодових тіл є головною ознакою класу базидіоміцетів (*Basidiomycetes*).

Типи базидій. За морфологічною будовою базидії поділяються на одноклітинні – холобазидії, та на базидії із 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 найрізноманітніші: в деяких порядках базидія має лише одну септу і поділена на дві клітини – верхню епібазидію та нижню гіпобазидію. В аурікуляріальних, багатьох сажкових та іржастих грибів кількість поперечних септ дорівнює трьом, тобто базидія складається з чотирьох клітин, розміщених одна над одною.

Типи базидіоспор. Хоча всі базидіоспори утворюються екзогенно і мають одне гаплоїдне ядро, вони є досить різноманітними за багатьма морфологічними ознаками.

Базидіоспори, що активно відстрілюються від базидій, називають балістоспорами.

За здатністю до забарвлення розчином Люголя або реактивом Мельцера базидіоспори поділяють на амілоїдні, неамілоїдні та декстриноїдні. В амілоїдних спорах наявний розчинний крохмаль, який з йодом дає брудно-фіолетове забарвлення. Декстриноїдні спори при забарвленні реактивом Мельцера набувають винно-червоного або коричневого кольору.

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:

1. 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.

Печериця *Agaricus bisporus*. Плодове тіло печериці м'ясисте, складається з шапки і ніжки, є покривало. На нижньому боці шапки розвивається пластинчастий гіменофор. Пластинка має вид конуса, з двох боків якого розташований гіменій. Гіменій складається з базидій з базидіоспорами, парафіз і цистид. Середня частина пластинки називається трамою, складається з пухкого сплетіння стерильних гіф.

Трутовик справжній *Fomes fomentarius*. Плодове тіло копитоподібної форми, що боком щільно зростається з деревом на якому паразитує трутовик. На нижній горизонтальній поверхні плодового тіла розташований трубчастий гіменофор.

Гастероміцети – гриби класу базидіоміцетів; у молодому віці деякі з них їстівні. Деякі з них добре відомі, це дощовики, порхавки, і менш відомі — склеродерма, земляна зірка, меланогастер.

Гастероміцети характеризуються тим, що їх плодові тіла повністю замкнені до повного дозрівання базидіоспор (ангіокарпні плодові тіла). Базидіоспори не тільки формуються всередині плодового тіла на одноклітинних базидіях, але й відділяються від останніх також під прикриттям оболонки. Вивільнення базидіоспор відбувається в результаті розриву або загального руйнування оболонки плодового тіла. Гастероміцети в основному ґрунтові сапрофіти: гриби родів лікопердон (*Lycoperdon*), порховка (*Bovista*), головач або кальвація (*Calvatia*). Деякі з гастероміцетів – мікоризоутворювачі - склеродерма (*Scleroderma*), інші – сапрофіти на рослинних рештках: гніздівка, дощовик грушовидний (*Lycoperdon pyriforme*). Форма, розміри, забарвлення плодових тіл досить різноманітні. Деякі (в основному, представники порядку фалюсових) мають неприємний запах падалі, який приваблює комах, які сприяють поширенню базидіоспор.

Плодові тіла гастероміцетів можуть бути підземні (більш примітивні за будовою), напівпідземні та наземні.

Наземні бувають сидячі, з псевдоніжкою (як у головача) або із справжньою ніжкою. У деяких видів утворюється особливий плодоносець, часто у вигляді ніжки, як правило губчастої структури (рецептакул) (рід фаллюс)

Оболонка плодового тіла – перидій, розвинутий добре і буває одно-, дво- і багат шаровий. При цьому розрізняють зовнішній шар - екзоперидій та внутрішній шар – ендоперидій. Можуть мати різну будову, вигляд поверхні, консистенцію.

Розривається оболонка плодового тіла різними способами. Внутрішня частина плодового тіла називається глеба (гльоба). В ній утворюються порожнини (камери) різної форми. Поверхня камер вистелена гіменієм, що містить базидії, на яких формуються базидіоспори на довгих стеригмах. У деяких видів базидії не утворюють гіменію, а розміщені в камері неупорядковано. Камери відділені одна від одної безплідними ділянками глеби – трамами.

2. Клас *Teliomycetes*.

Порядок Урединальні або Іржасті гриби – *Uredinales*.

Лінійна іржа злаків - *Russinia graminis*. Уражує пшеницю, жито, ячмінь. Зустрічається повсюди, найбільш шкідливий у західних областях.

Шкідливість стеблової іржі полягає в порушенні водного балансу, при сильному розвитку хвороби. Недобір урожаю може становити 60-70%.

Ознаки ураження. Уражує листки, піхви, стебла, остюки і колосові лусочки, де спочатку утворюються іржасто-бурі порошисті подушечки, які зливаються в довгасті лінії з урединіопустул. У кінці вегетації рослин у місцях утворення урединій та поряд з ними з'являються чорні випуклі телії, які також зливаються в суцільні лінії. У збудника стеблової іржі ідентифіковано понад 300 фізіологічних рас.

Джерелами інфекції є проміжні рослини-живителі, уражені стебловою іржею посіви та злакові бур'яни.

Розвиток хвороби. Навесні теліоспори проростають у базидію з базидіоспорами. Останні уражують листки проміжних рослин-живителів (барбарис, магонію), на яких утворюються спермогонії зі спермаціями та еції з еціоспорами. Еціоспори уражують рослини злакових, даючи початок розвитку урединіоміцелію з урединіоспорами. За вегетацію спостерігається кілька урединіогенерацій, що зимують на рослинних рештках, стерні. Обов'язковою умовою проростання урединіоспор є наявність крапель дощу чи роси. Оптимальна температура для зараження рослин і розвитку хвороби +21...+25°C. Наприкінці вегетації на злакових культурах у місцях уражень з'являються теліопустули з теліоспорами, утворюючи чорні смуги завдовжки 15–20 см. Вони зимують на рослинних рештках, переважно на стерні, навесні проростають, формують базидії з базидіоспорами, які розлітаються. Потрапивши на барбарис або магонію, дають на них початок новому циклу розвитку гриба.

Заходи захисту. Впровадження стійких сортів; знищення проміжних господарів, злакових бур'янів; збалансоване підживлення, що включає елементи фосфора та калія; посів зернових злакових культур в оптимальні строки; обробка посівів фунгіцидами.

3. Клас *Ustomycetes* або сажкові гриби – *Ustomycetes*

Плодові тіла відсутні, базидія одно- або багатоклітинна, виростає з товстостінної спочиваючої спори – телейтоспори. В циклі розвитку телейтоспора зазвичай виконує функцію зимуючої стадії, в якій гриб переносить несприятливі умови. Телейтоспори круглі або кулясті, зі щільною оболонкою чорного або

фіолетового кольору, утворюються у великих кількостях у вигляді чорного пилу восени в уражених грибом органах рослини-господаря. Ці скупчення телеїтоспор, або соруси, надають ураженим органам рослини обгорілий вигляд. Уражені органи перетворюються на сажкоподібну масу. Звідси походить назва хвороби, яку викликають устоміцети, або сажкові гриби – сажка. Базидіоспори здатні брунькуватися або попарно копулювати, утворюючи дикаріонтичний міцелій.