МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ ТА НАУКИ УКРАЇНИ
ЖИТОМИРСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ ІВАНА ФРАНКА
КАФЕДРА БОТАНІКИ, БІОРЕСУРСІВ ТА ЗБЕРЕЖЕННЯ БІОРІЗНОМАНІТТЯ

МЕТОДИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ ДО ОРГАНІЗАЦІЇ САМОСТІЙНОЇ РОБОТИ З ОСВІТНЬОЇ КОМПОНЕНТИ «МІКОЛОГІЯ» ДЛЯ ЗДОБУВАЧІВ ПЕРШОГО (БАКАЛАВРСЬКОГО) РІВНЯ ВИЩОЇ ОСВІТИ СПЕЦІАЛЬНОСТІ 091 БІОЛОГІЯ

Житомир 2022

Рекомендовано до друку вченою радою Житомирського державного університету імені Івана Франка
(протокол № 20 від 28 жовтня 2022 року)

Рецензенти:

Котюк Людмила – доктор біологічних наук, професор кафедри загальної екології Поліського національного університету
Першко Ірина – кандидат біологічних наук, доцент, викладач вищої кваліфікаційної категорії Житомирського базового фармацевтичного фахового коледжу Житомирської обласної ради
Константиненко Людмила – кандидат біологічних наук, доцент, завідувач кафедри ботаніки, біоресурсів та збереження біорізноманіття Житомирського державного університету імені Івана Франка

М 54 Методичні рекомендації до організації самостійної роботи з освітньої компоненти «Мікологія» для здобувачів першого (бакалаврського) рівня вищої освіти спеціальності 091 Біологія / Укладачі: Астахова Л. Є., Шелюк Ю. С., Корево Н. І., Перепелиця Л. О. Житомир: вид-во ЖДУ імені Івана Франка, 2022. с. 54.

.,

Методичні рекомендації до організації самостійної роботи із навчальної дисципліни «Мікологія» розроблені у відповідності до діючої робочої програми з даної дисципліни. Вони мають на меті допомогти здобувачам вищої освіти поглибити знання про гриби та грибоподібні організми, активізувати їх до самостійного вивчення наукової та фахової літератури і формувати навички самоосвіти. Методичні рекомендації передбачають проведення самоконтролю з боку студентів. Рекомендації призначені для студентів ІІ курсу природничого факультету денної форми навчання, що здобувають освіту за спеціальністю 091 Біологія.

©Астахова Л.Є., уклад., 2022
©Шелюк Ю.С., уклад., 2022
©Корево Н.І., уклад., 2022
©Перепелиця Л.О., уклад., 2022
© Житомирський державний університет імені Івана Франка, 2022

УДК 582.28:581.181.1(072)

Укладачі:

Астахова Лариса Євгенівна
Шелюк Юлія Святославівна
Корево Ніна Іванівна
Перепелиця Людмила Олександрівна

МЕТОДИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ ДО ОРГАНІЗАЦІЇ САМОСТІЙНОЇ РОБОТИ З ОСВІТНЬОЇ КОМПОНЕНТИ «МІКОЛОГІЯ» ДЛЯ ЗДОБУВАЧІВ ПЕРШОГО (БАКАЛАВРСЬКОГО) РІВНЯ ВИЩОЇ ОСВІТИ СПЕЦІАЛЬНОСТІ 091 БІОЛОГІЯ

ЗМІСТ

Пояснювальна записка 5

Тема 1. Місце грибів у системі органічного світу. Морфологічні та цитологічні особливості грибів 6

Тема 2. Розмноження та екологія грибів 13

Тема 3. Відділи Myxomycota, Plasmodiophoromycota, Acrasiomycota та Dictyosteliomycota 16

Тема 4. Група відділів несправжніх грибів 21

Тема 5. Відділи Chytridiomycota, Blastocladiomycota, Mucoromycota, Zoopagomycota, Entomophthoromycota 24

Тема 6. Відділ Ascomycota 35

Тема 7. Відділ Basidiomycota 49

Рекомендації щодо роботи з інформаційними джерелами 53

Рекомендації до створення і оформлення мультимедійної презентації 53

Пояснювальна записка

Самостійна робота є одним з найважливіших компонентів освітнього процесу, що здійснюється як під час аудиторних, позааудиторних занять, без участі викладача, так і під його безпосереднім керівництвом. У контексті сучасної системи навчання самостійна робота домінує серед інших видів навчальної діяльності студентів після практичної підготовки. Вона передбачає створення умов для реалізації творчих можливостей студентів. У процесі самостійної роботи важливо прищепити, студентам уміння самостійно збагачувати свої знання, орієнтуватися в неосяжному потоці наукової, методичної і пізнавальної інформації. Зміст самостійної роботи студента при вивченні дисципліни визначається навчальною програмою, деталізується робочою навчальною програмою, методичними матеріалами, завданнями та вказівками викладача.

Самостійна робота студента над засвоєнням навчального матеріалу з «Мікології» може виконуватися у бібліотеці університету, навчальних кабінетах, комп'ютерних класах (лабораторіях), а також в домашніх умовах. У необхідних випадках ця робота проводиться відповідно до заздалегідь складеного графіка, що гарантує можливість індивідуального доступу студента до потрібних дидактичних засобів. Графік доводиться до відома студентів на початку поточного семестру. Під час організації самостійної роботи студентів з використанням складного обладнання чи устаткування, складних систем доступу до інформації (наприклад, комп'ютерних баз даних, систем автоматизованого проектування тощо) передбачається можливість отримання необхідної консультації або допомоги з боку фахівця. Навчальний матеріал дисципліни «Мікологія», передбачений її навчальною програмою для засвоєння студентом у процесі самостійної роботи, виноситься на підсумковий контроль поряд з навчальним матеріалом, який опрацьовувався під час аудиторних навчальних занять.

Мета самостійної роботи студентів:

- розвиток творчих здібностей та активізація розумової діяльності студентів;
- формування у студентів потреби безперервного самостійного поповнення знань;
- глибока систематизація знань як ознака їх міцності;
- розвиток морально-вольових здібностей студентів.

Завдання самостійної роботи студентів:

- формування вмінь самостійної роботи із навчальною, навчально-методичною, науковою, науково-популярною літературою;
- творче сприйняття і осмислення навчального матеріалу;
- формування навичок щоденної самостійної роботи із метою одержання та узагальнення знань, умінь і навичок.

Під час самостійної роботи студентам пропонуються наступні види завдань для опанування матеріалу з конкретної теми:

- законспектувати та вивчити матеріал теми;
- скласти термінологічний словник;
- продумати відповіді на питання для самопідготовки та самоконтролю;
- підготувати презентацію до відповідних питань теми;
- підготуватись до підсумкової модульної контрольної роботи.

Конспект самостійної роботи має бути стислим, змістовним і записаним своїми словами та формулюваннями. Класичні визначення, оригінальні думки, вислови слід записувати в конспекті повністю з посиланням на автора, джерело і сторінку. У тексті конспекту корисно підкреслювати найважливіші теоретичні положення, визначення, висновки і робити помітки на полях. Систематичне конспектування опрацьованого

матеріалу дисциплінує розум, виробляє вміння формулювати свої думки в стислій змістовній формі, сприяє кращому засвоєнню матеріалу.

Тема 1. Місце грибів у системі органічного світу. Морфологічні та цитологічні особливості грибів

Завдання для самостійної роботи:

1. Опрацювати питання, винесені на самостійне вивчення:

1) Історія мікології, основні етапи становлення мікології як науки.
2) Основні напрямки еволюції грибів.
3) Методи мікологічних досліджень.
4) Способи живлення грибів.
5) Будова клітинної оболонки різних груп грибів.
6) Запасні речовини клітини грибів.

2. Заповнити термінологічний словник.

У термінологічному словнику записати визначення наступних понять:
мікологія, справжні гриби, несправжні гриби, слизовики, домен, субдомен, мітосоми, гідрогеносоми, ботросоми, румпосоми, симплехосоми, літичні пухирці, хітосоми, ломасоми, ліпосоми, апікальний, латеральний і термінальний джгутики, клітини акроконтні, плевроконтні, опістоконтні, гетероконтні, мастигонеми, ретронеми, міксамеби, міксофлагеляти, філоподії, псевдоподії, плазмодій, псевдоплазмодій, міцелій, гіфа, септований міцелій, несептований міцелій, ризоміцелій, парентосоми, склероції, ризоморфи, строми, апресорії, гаусторії, столони, міцеліальні тяжі, анастомози, ловильні сітки, плектенхіма.

3. Дати відповіді на запитання для самоаналізу і самоперевірки знань

1. Які об’єкти є предметом вивчення мікології?
2. Які методи використовують у мікології?
3. Які ознаки подібності грибів і рослин?
4. Які ознаки подібності грибів і тварин?
5. Які ознаки є характерними для слизовиків?
6. Які ознаки є характерними для представників несправжніх грибів?
7. Які ознаки є характерними для справжніх грибів?
8. Яке положення у системі органічного світу займають гриби?
9. Від яких організмів походять слизовики?
10. Які виділяють екологічні групи грибів?
11. Яку кількість ядер можуть містити клітини грибів?
12. Які ознаки будови клітини грибів мають діагностичне значення?
13. Чим представлені клітинні покриви у справжніх грибів?
14. Які типи вегетативного тіла характерні для грибів та грибоподібних організмів?
15. Що являє собою амебоїдний тип будови вегетативного тіла?
16. Які гриби мають вегетативне тіло – псевдоплазмодій?
17. Для яких грибів характерний міцелій із септами?
18. Що таке парентосоми і для яких грибів вони характерні?
19. У якої групи грибів найбільш розвинений комплекс Гольджі?
20. Що являють собою апресорії і для яких грибів вони характерні?

Інформаційний матеріал

1) Історія мікології, основні етапи становлення мікології як науки.

Мікологія – розділ біології, наука про гриби. Оскільки гриби тривалий час відносили до царства рослин, мікологія була не самостійним розділом біології, а входила в ботанічні науки. У розвитку мікології можна виділити чотири періоди.

Перший період – до середини XIX ст. Це переважно описовий період розвитку мікології, період спроб класифікувати гриби. Він бере свій початок ще з античних часів. Важко сказати, хто зробив перше наукове дослідження грибів. Учені вважають, що найбільш рання згадка про них у науковій літературі належить Арістотелю (384-322 рр. до н. е.). Учень Арістотеля – Теофраст (370-288 рр. до н. е.), ймовірно, був першим мислителем, котрий спробував систематизувати доступні йому відомості про гриби. У його працях згадуються печериця, зморшок, трюфель та деякі інші гриби, а також захворювання рослин, які викликаються грибами – «борошниста роса». Більш ґрунтовну класифікацію грибів розробив давньоримський учений Пліній Старший (23-79 рр. н. е.) у своїй книзі «Природна історія» («Historia Naturalis»). Він розглядав гриби як відособлену групу Fungi й виокремлював в її складі низку «видів». Пліній поділяв гриби на дві групи: неїстівні й отруйні та їстівні. Сучасник Плінія, грецький лікар Діоскорид (40-90 рр. н. е.) також приділив певну увагу грибам. Зокрема, він поділяв гриби на три групи, які б сьогодні ми назвали екологічними: наземні, підземні і ті, що розвиваються на деревині. Епоха Середньовіччя не дала принципово нових ідей у галузі мікології. Багато античних досягнень були або загублені, або переосмислені в релігійному дусі, втративши первинний сенс.

З настанням епохи Ренесансу інтелектуали Європи почали відроджувати дослідження різних груп живих організмів. Перші наукові дані про гриби відносяться до другої половині XVI ст. У цей період натураліст К. Клузіус (1526-1609), використовуючи власні збори та матеріали інших дослідників, склав перший систематичний звіт про гриби. У 1601 р. він опублікував книгу «Історія рідкісних рослин», яка згодом отримала назву «Кодекс Клузіуса». У книзі було описано 47 «родів» та 105 «видів» грибів, наведені описи й досить точні ілюстрації, зокрема кольорові. Першим фахівцем у галузі мікології вважають італійського вченого П. Мікелі. Удосконалюючи оптичні прилади, він зробив відкриття (1729), згідно якому гриби утворюються в процесі проростання найдрібніших «порошинок», названих пізніше спорами. В результаті гриби були зараховані до царства рослин. Так був розвіяний міф про загадкове виникнення шапинкових грибів. Знаменитий вчений К. Лінней (1707-1778) зробив свій внесок у розвиток мікології. Спочатку він відносив гриби до царства тварин, виявивши деяку їх подібність до поліпів. Згодом він помістив їх у клас своєї знаменитої системи, куди також було включено водорості. Спроба Ліннея систематизувати організми сприяла виникненню нової науки про гриби мікології. Велика робота щодо узагальнення даних про гриби була зроблена Х. Лінком (1767-1850). Згодом, спираючись на накопичений матеріал по грибам, голландський дослідник Х.Г. Пірсон (1755- 1836) та шведський вчений Е.М. Фріз (1794-1878) зробили спробу систематизувати гриби Ці вчені стали основоположниками систематики грибів, будучи представниками різних течій. Так, Пірсон прагнув до формування природного угруповання грибів, дотримуючись поглядів Ламарка. Фріз велике значення надавав анатомічним методам досліджень, слідом за Ліннеєм дотримуючись створення штучної системи. Фріз запропонував виділити гриби у самостійне царство. Ця ідея на той час не знайшла широкого поширення і була підтримана згодом лише деякими вченими.

Другий період тривав з середини до кінця XIX століття. Основним напрямком досліджень в мікології цього періоду є вивчення циклів розвитку грибів в онтогенезі та філогенезі, фітопатогенних грибів. Цей період пов'язаний із роботами видатних вчених – братів Тюлань, які встановили, що абсолютно різні за зовнішнім виглядом спороношення належать до одного й того самого виду грибів. Це явище вони назвали плеоморфізмом. Завдяки цим відкриттям, братів Тюлянь вважають засновниками вчення про онтогенез грибів. Основи експериментального напрямку в мікології починаються з робіт німецького ботаніка А. де. Барі, який розробив методику експериментального вивчення паразитичних

грибів. Як наслідок, А. де Барі заклав основу науки про хвороби рослин – фітопатології. В цей період було розроблено методики культивування сапрофітних грибів.

Третій період – кінець XIX ст.–40 роки XX століття. Цей період характеризується розвитком цитологічних методів вивчення грибів, особливо фаз розвитку ядра, широким застосуванням експериментальних методів в генетиці, фізіології, біохімії та екології грибів. У ці роки у грибів були виявлені ядра й хромосоми, встановлена різноманітність типів джгутикових апаратів. У 1891 р. російський учений Христофор Якович Гобі (1847-1919) розробив першу систему грибів, засновану на будові їх джгутикового апарату. Він запропонував розділити гриби на нижчі (із джгутиками) та вищі (які вторинно втратили джгутики). Перша половина XX ст. стала періодом зародження генетики грибів. Основоположником цієї науки вважають німецького міколога Карла Йоганнеса Кніппа (1881-1930). Його наукові роботи охоплюють широкий спектр питань: виникнення дикаріотичного міцелію у базидіоміцетів, зміна ядерних фаз у життєвому циклі гіменоміцетів, каріогамія у грибів, роль пряжок, ранні стадії розвитку базидій, гібридизація у іржастих грибів тощо. У 1928 р. англійський мікробіолог Олександр Флемінг (1881-1955) вперше встановив, що пліснявий гриб Penicillium notatum виділяє антибактеріальну речовину – пеніцилін.

Четвертий період починається з 40 років XX століття. Це період бурхливого розвитку мікології, що пов'язують з використанням сучасних фізико-хімічних методів, електронного мікроскопа, потреб населення в антибіотиках, ферментах і вітамінах, наслідком якого стало масштабне використання грибів. Застосування електронного мікроскопа створило можливості для вивчення процесів метаболізму та молекулярної основи організації грибів на клітинному, субклітинному і молекулярному рівнях. Це дало можливість регулювати ці процеси в залежності від умов середовища і генетичних властивостей у використовуваних культур грибів. У середині XX сторіччя стався сплеск досліджень в галузі систематики грибів. Роботи К. Цейпа, Е. Латтрелла та Ф. Сперроу заклали основу нової, морфолого-цитологічної системи грибів, створеної в середині 1960-х рр. У 1960-1980-і рр., завдяки широкому впровадженню методу електронної мікроскопії, у клітинах грибів були відкриті унікальні органели, властиві лише цим організмам: полярні й апікальні тільця, парентосоми, румпосоми, колакосоми, симплехосоми тощо. Багато ультраструктурних особливостей виявилися зручними критеріями класифікації грибів на рівні класів та порядків. У кінці 1980 – на початку 1990-х рр. численні дані цитології, біохімії й молекулярної біології однозначно показали, що гриби є збірною, поліфілетичною групою. Завдяки цим дослідженням із царства Fungi були вилучені ооміцети, гіфохітрієві гриби та лабіринтуліди. У кінці 1990-х рр. почався новий період бурхливого розвитку мікології. Успіхи молекулярної біології дозволили глянути на звичні й сталі істини інакше. Завдяки розвитку методів аналізу ДНК, систематика грибів отримала нові критерії визначення ступеня спорідненості між організмами. У середині 2000-х рр. був проведений глибокий аналіз філогенетичних зв'язків серед нижчих грибів, які, через методичні труднощі, раніше не були досліджені настільки докладно. У результаті були встановлені нові відділи – Neocallimastigomycota, Blastocladiomycota і Glomeromycota, а в межах класичних відділів встановлений ряд нових класів. Нарешті, область геноміки (вивчення генетичного змісту) вже була розроблена в 21 столітті. Ці методики дозволили секвенувати повний геном різних видів грибів. На основі досліджень в галузі геноміки було досягнуто чіткої ідентифікації різноманітних груп, які не можна було б диференціювати з класичними методами.

2) Основні напрямки еволюції грибів.

Гриби належать до найдавніших форм організмів. Вважають, що вони з'явились близько 900 млн. років тому незалежно від рослин і тварин. Появу грибів з міцеліальною будовою пов'язують з пізнім докембрієм (близько 570 млн. років тому). Приблизно 300 млн. років тому вже існували всі основні групи сучасних грибів. Про походження грибів та грибоподібних організмів існує багато гіпотез. Відмічають, що сучасні класи грибів

виникли в процесі еволюції з різних нижчих організмів, тобто мають поліфілетичне походження. Вважають, що дві основні і незалежні гілки еволюції чітко відрізняються одна від одної будовою джгутикового апарату і складом клітинної оболонки. Наявність целюлози у дводжгутикових - ознака, яка характерна для сучасних грибів, умовно названих нижчими грибами. Слизовики або Міксоміцети філогенетично пов'язані з нижчими саркодовими. Зигоміцети являють самостійну гілку еволюції і філогенетично пов'язані з безджгутиковими нижчими грибами. Еволюція відбувалася в напрямку ускладнення статевого процесу і органів нестатевого розмноження. Перехід від несептованого міцелію до септованого пов'язаний з виникненням класу сумчастих грибів. Еволюція сумчастих грибів йшла різноманітними шляхами в напрямку ускладнення органів розмноження: будови сумок від примітивних з недиференційованою оболонкою до сумок з багатошаровою оболонкою, полярних, що сприяють активному розкиданню спор; ускладнення будови плодових тіл, статевого процесу і органів нестатевого розмноження, адаптації до існування в наземних умовах і активному поширенню спор.

Походження базидіальних грибів одні дослідники пов'язують з сумчастими, більшість же мікологів вважають, що ці дві гілки еволюції виникли паралельно із зигоміцетів. Еволюційний розвиток базидіоміцетів йшов в напрямку ускладнення типів розвитку, адаптації до паразитизму в тканинах рослин, спо собів утворення органів рамноження, утворення плодових тіл (відкритих і закритих), захисту гіменіального шару, виникнення шляхів розсіювання базідіоспор, ускладнення гіменофора, підняття його над поверхнею землі до виникнення високодиференційованих плодових тіл шапинкових грибів.

За однією із гіпотез справжні гриби – аскоміцети та базидіоміцети походять від паразитичних червоних водоростей. Доказом цього вважають те, що і багрянки і справжні гриби утворюють подібні сполуки, такі як холінсульфат, деякі бромфеноли, циклічні сірчані сполуки; виявлена подібність у будові пор септ. У ряду водоростей виявлений хітин в клітинних стінках, амілазоподібні речовини.

3) Методи мікологічних досліджень.

На різних етапах розвитку систематики грибів переважали певні методи їх вивчення, що було обумовлено рівнем знань та розвитком техніки. До XX ст. найпоширенішим методом побудови класифікаційних систем був порівняльно-морфологічний.

Пізніше велике значення набуває онтогенетичний підхід, що особливо важливо для виявлення різних стадій розвитку одного виду в ході онтогенезу, особливо сумчастих грибів. Останнім часом розвивається ультраструктурний підхід. При класифікації грибів враховується будова крист мітохондрій, наявність сформованих диктіосом, будова джгутикового апарату, порового апарату септ. Знання відмінностей біохімічного складу грибів застосовується у хемотаксономії. При цьому враховуються склад полісахаридів клітинної стінки, шлях синтезу лізину та ін. З 1990-х рр. при побудові систем використовується молекулярна систематика (геносистематика), заснована на з'ясуванні нуклеотидної послідовності певних генів. Методи геносистематики мають як позитивні, і негативні риси. Позитивним є те, що вони об'єктивні, відтворювані, на молекулярному рівні рідко виникає конвергенція, що дозволяє перевірити філогенетичні гіпотези зв'язків. Негативною виявляється тенденція судити про еволюції організмів за результатами дослідження еволюції окремих генів (18 S та 28 S РНК).

4) Способи живлення грибів.

Гриби як гетеротрофні організми живляться готовими органічними речовинами. Живлення здійснюється адсорбційним способом, всмоктуванням всією поверхнею тіла. У природі гриби знаходять органічні речовини або у вигляді різноманітних органічних решток рослинного (у більшості випадків) або тваринного походження, на яких вони розвиваються як сапротрофи, або у вигляді живих тканин інших організмів, у яких вони паразитують. Сапротрофи зазвичай мало спеціалізовані щодо живлення, хоча серед них є вузькоспеціалізовані види, наприклад, копрофіли або кератинофіли, чия спеціалізація визначається здебільшого конкурентною спроможністю. Такі гриби «уникають»

конкуренції займаючи специфічні екологічні ніші, недоступні для інших організмів. Інша група грибів використовує органічні речовини будь-якого виду (убіквісти). Спеціалізація залежить від того, чи має гриб ферменти для розкладання нерозчинних джерел вуглецю (крохмалю, целюлози, лігніну). Вибірково застосовуються і джерела азоту. Сапрофітний спосіб живлення для грибів є первинним.

Паразитизм є одним із шляхів спеціалізації грибів. Існуючі зараз гриби-паразити стоять на різних щаблях еволюції - від факультативних паразитів до високоспеціалізованих облігатних паразитів. Факультативні паразити зазвичай розвиваються як сапротрофи, але здатні паразитувати на ослаблених рослинах або на різних частинах рослин, наприклад, плодах. Факультативні сапротрофи зазвичай розвиваються як паразити, але у певних умовах здатні до сапротрофного існування. Справжні паразити в природі розвиваються тільки на живих організмах - облігатні паразити. Гриби паразити можуть отримувати поживні речовини з тканин господаря різними шляхами: а) внутрішньоклітинні паразити мають одноклітинний талом, позбавлений клітинної стінки; б) малоспеціалізовані паразити з міцелієм, який розвивається як у міжклітинному просторі, так і в клітинах господаря, не утворюючи особливих структур для поглинання поживних речовин; в) у найбільш спеціалізованих паразитів міцелій поширюється по міжклітинниках, в клітини проникають спеціалізовані структури – гаусторії. Розглянуті приклади можна зарахувати до ендопаразитизму. У разі екзопаразитизму – міцелій гриба знаходиться на поверхні тіла господаря.

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. Під час фаготрофного живлення 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 диктіостеліомікотовим слизовикам.

Гриби здатні брати участь у формуванні угруповань організмів, таких як симбіоз з коренями вищих рослин. У разі ектотрофної мікоризи грибні гіфи обволікають корінь рослини і проникають у зовнішні шари клітин господаря. Такі асоціації є облігатними для багатьох хвойних, дуба, бука, граба та факультативними для верби, берези, в'яза, ялівцю. Частіше всього грибними партнерами дерев бувають базидіоміцети, які утворюють плодові тіла. Відмінна особливість ендотрофної мікоризи – більш глибоке проникнення грибних гіф у рослину та відсутність їх навколо кореня. Така мікориза властива культурним рослинам – бавовнику, цитрусовим, кукурудзі, сої, тютюну, томатам. Симбіотичні асоціації гриба з водоростями – лишайники: поглинання води та розчинених речовин з навколишнього середовища здійснює переважно гриб, фотосинтез – функція водорості, а забезпечення незамінними органічними сполуками часто є взаємним.

5) Будова клітинної оболонки різних груп грибів.

Клітинна оболонка виконує багато функцій, що, у більшості випадків пов’язано із контактом клітин грибів із зовнішнім середовищем, вегетативним ростом, освоєнням субстрату, розмноженням, поширенням і виживанням грибів, взаємозв'язком з рослинними і тваринними організмами, паразитними грибами та ін. Склад клітинної оболонки змінюється при переході від однієї фази росту до іншої і в залежності від типів росту (дріжджеподібний, гіфальний і т.д.).

Клітини всіх справжніх і несправжніх грибів зовні вкриті щільними покривами. У переважної більшості грибів плазмалема вкрита суцільною клітинною стінкою і лише в однієї невеликої групи Labyrinthulomycota – лусочками. І клітинна стінка, і лусочки необхідні, насамперед, для захисту клітини від несприятливих зовнішніх впливів, а також

для підтримки її форми. Клітинна стінка грибів містить близько 80-90% полісахаридів, пов'язаних з білками і ліпідами, поліфосфати, пігменти, меланіни. Електронно-мікроскопічні дослідження показали, що вона зазвичай є двошаровою й складається з внутрішнього (опорного, скелетного) шару та зовнішнього (аморфного) шару. Внутрішній шар, у сіою чергу, складається переважно зі щільно упакованих молекул полісахаридів і є досить міцним. Зовнішній шар відзначається пухким укладанням полісахаридів і високим вмістом глікопротеїнів. Межа між шарами клітинної стінки часто є нечіткою, і тоді стінка виглядає одношаровою. В інших випадках – навпаки, у межах зовнішнього, внутрішнього або обох шарів можна виокремити кілька підшарів, що відрізняються характером розміщення та щільністю упаковки молекул.

Склад клітинної оболонки грибів дуже різноманітний. Наприклад, целюлозно-глюкановий комплекс переважає в клітинних оболонках багатьох видів ооміцетів, хітин-глюкановий – у хітридіальних, сумчастих, базидіальних видів грибів, манано-глюкановий – у дріжджів. Полімери глюкози – це глюкани, хітини і целюлоза. Глюкани являють собою лінійні або розгалужені ланцюги молекул глюкози, з'єднані α- або β-зв'язками. Вони складають зовнішній шар клітинної стінки більшості грибів. Хітин (1,4-полімер β-N-ацетилглюкозаміну) – одна з найміцніших природних сполук. Його молекули складають внутрішній шар клітинної стінки і надають їй міцності. Деацитильований хітин отримав назву хітозану. Він зустрічається лише у деяких грибів. Целюлоза являє собою пучок лінійних молекул β-1,4-глюкану, які з'єднані між собою водневими зв'язками, і складають міцний каркас клітинної стінки. Полімери інших моносахаридів (манози, галактози та ін.), які називаються у вищих рослин геміцелюлозою, зустрічаються не у всіх груп грибів. Особливо багато полімерів манози (мананів) в клітинних стінках дріжджів. Такий склад їх клітинної стінки забезпечує процес брунькування.

β-1,3 [β-1,6]-глюкан відмічений в клітинних стінках сумчастих гаплофазних дріжджів Schizosaccharomyces pombe. α-1,3-глюкан (1,3-полімер α-глюкози) – це аморфний полісахарид, що має лінійні молекули з окремими α-1,4-розгалуженнями, присутній у клітинних стінках багатьох видів справжніх грибів (Ascomycota, Basidiomycota). Функції α-1,3-глюкану досить різноманітні. Він бере участь у формуванні внутрішнього шару клітинної стінки, утворює желеподібний чохол навколо гіф при формуванні біоплівок, утримує молекули меланіну й спорополеніну в клітинних стінках. В клітинних стінках грибів міститься багато полісахаридів, з'єднаних з білковими молекулами (пептидоглюкани, мананопротеїни та ін.). Вони формують середній шар багатошарової клітинної стінки і відіграють важливу роль як у підтриманні структурної цілісності клітин, так і в процесах обміну її з оточуючим середовищем.

Хімічний склад клітинних покривів у різних групах грибів є таким: у Labyrinthulomycota – гетерополісахариди (30%), білок (понад 60 %), незначна кількість вапна, у Peronosporomycota – β-1,3 і β-1,6-глюкани (до 65%), целюлоза (до 25%), білки (4-14%), а також глюкозаміни, галактозаміни, поліфосфати, у деяких представників виявлений хітин; у Hyphochytriomycota – β-1,3 і β-1,6-глюкани; хітин, целюлоза, білки та ліпіди: у Chytridiomycota, Blastocladiomycota та Neocallimastigomycota – β-1,3 і β-1,6-глюкани, хітин, білки, у відділів грибів, що належали до відділу Zygomycota – β-1,3 і β-1,6-глюкани, у деяких також α-1,3-глюкан, хітин, хітозан, білки, глюкозамін, поліглюкуронова кислота, фукозан, полі фосфати; у Glomeromycota – β-1,3-глюкан, хітин, хітозан; у Ascomycota і Basidiomycota – β-1,3 і β-1,6-глюкани, хітин, білки та інші компоненти.

До складу клітинних стінок багатьох грибів входять меланіни – це група темнозабарвлених пігментів, які захищають клітинні стінки від ферментативного лізису, ультрафіолетового випромінювання та висихання. Вони суттєво підвищують механічну міцність покривів, що особливо важливо для спор, конідієносців, апресоріїв тощо. До складу клітинних стінок спор входить ароматичний полімер спорополенін, який захищає спори від ферментативного лізису та висихання, а також робить оболонку спор міцнішою

й надає їй гідрофобності. Клітинна оболонка надає форму клітинам гіф і органів розмноження. Її поверхня є місцем локалізації деяких ферментів. Проникність клітини і здатність пов'язувати певні речовини відіграють роль в живленні грибів, їхнє відношення до фунгіцидів, антибіотиків. У зв'язку з особливостями росту гіфи (апікальний) структура і властивості клітинної оболонки грибів мають важливе значення.

6) Запасні речовини клітини грибів.

Роль основної запасної речовини у клітинах грибів виконує глікоген, який в клітинах розподілений рівномірно у вигляді дрібних гранул по всій цитоплазмі. Верхівки гіф, які ростуть, позбавлені глікогену. У оомікотових грибів запасним вуглеводом є міколамінарин. В клітинах еумікотових грибів містяться маніт, сорбіт, ксиліт та ін. Поліфосфати (метахроматин) знаходяться в колоїдному стані в вакуолях.

Ліпіди та жирові речовини запасаються в ліпосомах. Включення жиру частіше містяться в клітинах грибів, які ростуть на середовищах, багатих на вуглеводи, в старіючих клітинах гіф і конідій, в хламідоспорах, в спочиваючих структурах (склероціях). Склад ліпідів і ліпопротеїдів у тій чи іншій мірі специфічний для окремих груп і видів грибів. У клітинах гіф і міцелію грибів можуть накопичуватися й інші метаболіти, іноді в значній кількості. Наприклад, рибофлавін у вигляді кристалів, що заповнюють всю клітину, накопичується у *Eremothecium eschbyi*. Багато пігментів, каротиноїди містяться в розчиненому вигляді або у вигляді включень в клітинах гіф, конідій, спорах або їх оболонках.

Багато грибів утворюють токсичні для інших організмів сполуки. Речовини, які є токсичними для мікроорганізмів, називають антибіотиками, які є токчисними для рослин – фітотоксинами, а ті, які токсичні для тварин і людини – мікотоксинами. Антибіотики утворюють багато грунтових грибів, яким доводиться боротися за поживні середовища з іншими мікроорганізмами. Їх хімічна природа і механізм дії є досить різноманітними. Фітотоксини, які виділяють гриби, що вражають рослини, пригнічують ферментативні процеси в клітинах уражених рослин, впливають на транспорт речовин через мембрани. Мікотоксини розділяють на дві групи: токсини мікроскопічних грибів міксоміцетів і токсини грибів макроміцетів, що мають великі плодові тіла. Перші особливо токсичні, якщо вони вражають частини рослин, які використовують для харчування. Наприклад, в склероціях ріжок накопичуються алкалоїди, що є нервово-паралітичними отрутами. Вони не руйнуються під час випікання хліба. Тому вживання такого хліба може призвести до летальних наслідків. Інший паразит злаків – збудник фузаріозу виділяє в зерно терпеноїдні токсини, які також спричиняють до важких отруєнь (хліб, випечений з борошна, ураженого фузаріозом, в народі називали «п’яний хліб», оскільки викликав головокружіння, блювання та інші симптоми, які нагадують сильне алкогольне отруєння). Дуже небезпечний токсин жовтого аспергила – афлатоксин. Гриб, який його утворює вражає різну сільськогосподарську продукцію в країнах з теплим кліматом. Тому вживання в їжу такої ураженої продукції може призводити до ураження печінки та інших внутрішніх органів, часто з летальними наслідками. Токсини макроміцетів небезпечні для людей, які захоплюються збиранням їстівних грибів, але не можуть відрізнити їстівний гриб від неїстівного. Токсичність деяких грибних сполук обумовлена тим, що вони пригнічують імунну систему тварин і рослин. За хімічною природою більшість цих сполук є циклічними пептидами. Так, отруйні речовини блідої поганки відносяться до сильних клітинних отрут – фалоїдин і аманіт, які мають гепатотропну і нефротропну дію. Навіть невелика кількість плодових тіл блідої поганки (близько 30 г) може призвести до сильного отруєння зі смертельним наслідком. Отруйні речовини – мускарин, мікоатропін, мушача отрута, що містяться в мухоморі, вражають центральну нервову систему, викликаючи ряд серйозних симптомів, а у важких випадках незворотні процеси в організмі. Рядовки містять гельвелову кислоту – це отрута, що має гемолітичну властивість (руйнує еритроцити). Також у рядовках присутня інша токсична речовина, якій притаманні нейротропні властивості.

Рекомендована література

1. Adl S. M. et al. 2019. Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes. Journal of Eukaryotic Microbiology. 66 (1): 4–119.
2. Акулов О. Ю., Леонтьєв Д. В. Загальна мікологія: підручник для вищих навчальних закладів. Харків: Вид. група «Основа», 2007. 228 с.
3. Антоняк Г. Л., Калинець-Мамчур З. І., Дудка І. О., Бабич Н. О., Панас Н. Є. Екологія грибів. Львів: ЛНУ імені Івана Франка, 2013. 628 с.
4. Бойко М. Ф. Систематика прокаріотів, грибів, водоростей. Херсон: Айлант, 2004. 36 с.
5. Костіков І. Ю., Джаган В. В., Демченко Е.М., Бойко О. А., Бойко В. Р., Романенко П. О. Водорості та гриби: навчальний посібник. К.: Арістей, 2006. 350 с.

Тема 2. Розмноження та екологія грибів

Завдання для самостійної роботи

1. Опрацювати питання, винесені на самостійне вивчення:

1) Типи плодових тіл у різних груп грибів.
2) Плеоморфізм у грибів.
3) Екологічні групи грибів.

2. Заповнити термінологічний словник.

У термінологічному словнику записати визначення наступних понять:
конідії, гаметангіогамія, аскогон, антеридій, аски: протонікатні, еутонікатні, унітунікатні, бітунікатні, оперкулятні; аскоспори, гімнотецій, клейстотецій, перитецій, апотецій; перидій, примордій, гіменій, субгіменій, парафізи, перифізи, базидія, базидіоми, базидіоли, холобазидія, фрагмобазидія, стеригми, гіменофор, гіменій, субгіменій, трама, глеба, капіліцій, екзоперидій, ендоперидій, цистиди, гіфіди, щетинки, пряжки, парентосоми, дикаріон, гімнокарпні, геміангіокарпні, ангіокарпні плодові тіла, часткове покривало, загальне покривало, вольва (піхва), устоспори, пікніди, ецидії, уредопустули, телейтоспори, телейтопустули, сперматизація, спермації, агамні гриби, еугамні гриби, цикломорфоз, аскоми, теций, епітелій, гіпотецій, ексципул, хаметецій.

3. Дати відповіді на запитання для самоаналізу і самоперевірки знань

1. Які способи вегетативного розмноження характерні для грибоподібних організмів?
2. Що таке склероцій і яка його функція?
3. Які способи нестатевого розмноження характерні для справжніх грибів?
4. Які типи спор нестатевого розмноження характерні для грибів та грибоподібних організмів?
5. Що являють собою спорангіоспори?
6. Чим конідіоспори відрізняються від спорангіоспор?
7. У яких грибів зустрічається явище плеоморфізму? В чому його сутність?
8. Які три фази виділяють під час статевого процесу?
9. Що таке гаметангіогамія і для яких груп грибів вона характерна?
10. Які структурні елементи входять до складу типових аскокарпів?
11. Які виділяють структури у будові базидій?
12. Яка будова гіменофору?
13. На які групи поділяються гриби за способом живлення?
14. Як називаються гриби, що розвиваються на екскрементах тварин?

15. Які гриби належать до ксилотрофів?
16. Як живляться хижі гриби?

Інформаційний матеріал

1) Типи плодових тіл у різних груп грибів.

Плодове тіло або карпофор, спорокарп - репродуктивна частина, яка формується з переплетених між собою ниткоподібних утворень - гіф. Основне його призначення – утворення спор. Залежно від систематичної приналежності грибів виділяють наступні типи плодових тіл: аскокарпи, або аскоми, які характерні для сумчастих грибів (Аскоміцетів), базидіоми, або базидіокарпи – плодові тіла базидіоміцетів, зигокарпи – характерні для зигомікотових грибів. Органи статевого спороношення слизовиків також прийнято називати плодовими тілами.

Аскокарпи (аскоми) – це плодові тіла, в яких утворюються аски з аскоспорами. Вони характерні для більшості представників відділу *Ascomycota*, за винятком примітивних паразитичних та дріжджових форм. Зазвичай у складі аскоми можна виокремити чотири основні структурні елементи: теций, епітецій, гіпотецій та ексципул. Теций, або центр, є основною частиною аскоми. У його складі виокремлюють два шари: гіменій та субгіменій. Гіменій сумчастих грибів – це верхній, репродуктивний шар тецію. Він складається з фертильних структур – асків та сукупності стерильних елементів – хаметецію. Субгіменій сумчастих грибів – це тканина, яка складається з дикаріотичних аскогенних гіф і розташована безпосередньо під гіменієм. Її основна функція – формування гіменіальних структур. Епітецій – це тканина, яка утворюється над гіменіальним шаром унаслідок зрощення кінців парафіз, – стерильних гіф, розташованих між асками. Гіпотецій – це сукупність стерильних тканин аскокарпа, розташованих нижче тецію. Гіпотецій утворюється гаплоїдними соматичними гіфами. У багатьох сумчастих грибів він формує ніжку плодового тіла. Ексципул – це стерильна тканина, яка оточує теций та гіпотецій в аскокарпі. Подібно до гіпотецію, ексципул утворюється гаплоїдними соматичними гіфами.

Базидіокарпи (базидіоми) – це плодові тіла, в яких утворюються базидії з базидіоспорами. Вони характерні для переважної більшості видів *Basidiomycota*, за винятком примітивних паразитичних та дріжджових форм. Невід'ємним компонентом будь-якої базидіоми, незалежно від її будови, є гіменій – репродуктивна плектенхіма, утворена в Basidiomycota базидіями, а також структурами, що несуть і супроводжують їх. Примітивні плодові тіла утворюють гіменій на поверхні недиференційованого міцеліального сплетіння. Але, як правило, під гіменієм формуються один або кілька шарів спеціалізованих гіф, які виконують підтримувальну, живильну та інші функції. Можна виокремити до трьох таких шарів: субгіменій – шар, який об'єднує термінальні ділянки генеративних гіф, що несуть базидії; трама – маса вегетативних гіф, спеціалізованих на живленні й підтримці гіменію; гіменоподій – тонкий шар стерильних гіф між субгіменієм і трамою, утворений з периферичних, неспеціалізованих гіф трами. Сукупність гіменію та вегетативних шарів, які лежать під ним, утворює спороносну частину базидіоми – гіменофор. У закритих плодових тілах спороносну внутрішню частину називають глебою.

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

2) Плеоморфізм у грибів.

Переважна більшість грибів має складний життєвий цикл, що включає зміну стадій розвитку, які здійснюють нестатеве та статеве розмноження. Нестатева стадія, анаморфа, утворює структури незстатевого розмноження (спорангіоспори, конідії), а статева, телеоморфа – структури статевого розмноження. Анаморфи та телеоморфи грибів являють собою етапи розвитку одного і тогож вегетативного тіла, які можуть відрізнятися

або не відрізнятись один від одного за набором хромосом. Явище чергування анаморфи та телеоморфи у життєвому циклі грибів отримало назва плеоморфізму, а гриби, для яких характерне таке чергування, називаються плеоморфними.

Явище плеоморфізму зустрічається в багатьох груп грибів. Так, у деяких спорангіальних грибів поряд з утворенням зигоспор, що виникають статевим шляхом, розвиваються і органи нестатевого розмноження – спорангії, конідії на окремих конідієносцях, оідії, склероції та хламідоспори. У сумчастих грибів розвиваються іноді 4-5 різних конідіальних спороношень, які змінюються сумчастим (статевим), що утворюється лише в кінці вегетації і навіть іноді на інший рік після зимівлі. Таке явище спостерігається у збудника парші яблук (*Venturia inaequalis* Wint.), у якого конідіальне спороношення розвивається на тому міцелії, який після зимівлі дає перитеції. У багатьох форм сумчасті спороношення зустрічаються рідко і вони відомі головним чином у конідіальному стані. Такі форми відносяться до так званих недосконалих грибів, головна маса яких походить від сумчастих грибів. Статеве спороношення – телеоморфа звичайно буває лише одне, а нестатевих спороношень – анаморф може бути одне або декілька. Тому статеве спороношення є найбільш характерним для виду і воно кладеться в основу систематики та для встановлення філогенетичних відносин грибів. Для плеоморфних грибів допускається вживання самостійних назв кожної стадії, але при цьому назва телеоморфи поширюється на всі стадії, а назва анаморфи стосується лише певної стадії.

Різноманітність типів спороношення грибів ускладнюється порядком їх проходження одного за другим і розвитком їх на рослині-хазяїні у паразитичних грибів. Наявність декількох різних спороношень у одного гриба та їх проходження одного за іншим у певному порядку становить цикл розвитку гриба. У циклі розвитку, який схематично може бути представленим у формі кола, вказуються: чергування статевого та нестатевого розмножень, характер і зміна ядерних фаз, переважання однієї стадії розвитку над іншою, проростання спочиваючих спор та інші біологічні особливості. Для різних груп грибів цикл розвитку характеризується різною складністю. Залежно від проходження стадій розвитку паразитичних грибів на рослинах-господарях вони поділяються на ті, які розвиваються лише на одній рослині (однодомні), та ті, що розвиваються на двох різних рослинах (дводомні). До грибів, що розвиваються лише на одному виді рослин належать несправжньоборошнисторосяні, борошнисторосяні, а також деякі іржасті гриби (наприклад, збудник іржі соняшнику *Puccinia helianthi* Schw.). Розвиток на різних рослинах-господарях найбільше виражена у багатьох представників іржастих грибів. Наприклад, у збудника стеблової іржі злаків (*Puccinia graminis* Pers.) весняна стадія – ецидії та спермогонії – розвиваються на барбарисі, а літня – уредоспори – та зимова – телейтоспори – на злаках. У збудника іржі гороху (*Uromyces pisi* Schroet.) ецидії розвиваються на молочаї, уредоспори і телейтоспори – на гороху. У збудника іржі сосни (*Melampsora pinitorqua* Rostr.) весняна стадія розвивається на молодих соснах, а літня – на листках осики.

Також явище плеоморфізму характерне для багатьох патогенних грибів, що належать до відділу Ascomycota (наприклад, *Pseudallescheria boydii*).

3) Екологічні групи грибів.

Гриби поширені в усіх типах біотопів – грунтах, 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.

Екологічні групи грибів сформувалися в результаті адаптації до умов навколишнього середовища. Механізми і шляхи формування екологічних груп різноманітні. Величезну роль в цьому явищі відіграє субстрат, що забезпечує гриби поживними речовинами. Усі гриби можна розділити на дві групи: біотрофи (мікоризні, паразитичні), що

використовують поживні речовини живих організмів, і сапротрофи, що живуть за рахунок розкладання відмерлих організмів або їх частин.

Основні групи сапротрофів.

Ксилотрофи поселяються на деревині і деревних залишках.

Підстилкові сапротрофи мешкають на підстилці.

Гумусові сапротрофи беруть участь у розкладі гумусу грунту.

Карботрофи поселяються на вугіллі, що утворилося на кострищах, згарищах.

Копротрофи розвиваються на екскрементах тварин.

Кератинотрофи розвиваються на рогах, копитах та волоссі тварин.

Мікотрофи призводять до розкладання і мінералізації грибних залишків.

Біотрофи і сапротрофи бувають облігатними і факультативними. Тому розмежувати їх часом буває складно. Наприклад, деякі ксилотрофи, поселяючись на живих деревах, ведуть паразитичний спосіб життя і продовжують розвиватися згодом як сапротрофи на вже відмерлій деревині. У групі сапротрофів провести чітке розмежування теж важко. Багато грибів можуть переходити з одного субстрату на інший, тому в залежності від заселеного субстрату один і той же вид зараховують, наприклад, і до ксилотрофів, і до підстилкових сапротрофів. До біотронів належать мікоризні гриби. Мікориза - симбіоз грибів з коренями вищих рослин. В даний час відомо приблизно 200 тис. видів мікоризних рослин.

Гриби-паразити. Паразитують гриби переважно на рослинах (майже 10 000 видів), рідше на тваринах і людині (близько 1000 видів). Є водяні гриби, які спричинюють хвороби риб, земноводних, водоростей (наприклад сапролегнія). Але найпоширенішими є гриби-паразити рослин. З грибів, які паразитують на рослинах, найпоширеніші трутовики, сажкові гриби, іржасті гриби тощо. Вони вражають овочеві та злакові культури, дерева, кущі тощо. Чимало грибів є збудниками грибкових захворювань людини, що дістали загальну назву мікози.

Хижі гриби – гриби, які здатні захоплювати, убивати і перетравлювати нематод, коловерток, рідше найпростіших. Гриби, які уражають найпростіших, живляться вмістом тіла найпростіших за допомогою гаусторіїв, які проникають в їх ендоплазму, після чого настає загибель найпростіших. Гриби, які уражають нематод, захоплюють жертву за допомогою спеціальних ловильних апаратів – у вигляді ловильних кілець,які утворюються шляхом скручування і анастомозів коротких гілочок гіф одна з одною.

Рекомендована література

1. Adl S.M. et al. 2019. Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes. Journal of Eukaryotic Microbiology. 66 (1): 4–119.
2. Акулов О. Ю., Леонтьєв Д. В. Загальна мікологія: підручник для вищих навчальних закладів. Харків: Вид. група «Основа», 2007. 228 с.
3. Антоняк Г. Л., Калинець-Мамчур З. І., Дудка І. О., Бабич Н. О., Панас Н. Є. Екологія грибів. Львів: ЛНУ імені Івана Франка, 2013. 628 с.
4. Бойко М. Ф. Систематика прокаріотів, грибів, водоростей. Херсон: Айлант, 2004. 36 с.
5. Костіков І. Ю., Джаган В. В., Демченко Е. М., Бойко О. А., Бойко В. Р., Романенко П. О. Водорості та гриби: навчальний посібник. К.: Арістей, 2006. 350 с.

Тема 3: Відділи Myxomycota, Plasmodiophoromycota, Acrasiomycota та Dictyosteliomycota

Завдання для самостійної роботи:

1. Опрацювати питання, винесені на самостійне вивчення:

1) Історія відкриття міксомікотових слизовиків. Міксоміцети в роботах А. де Барі, Л.С. Ценковського, О. Брефельда та Л.С. Олайва.
2) Відділ Диктіостеліомікотові (Dictyosteliomycota).
3) Справжні слизовики як модельні об’єкти в біології.

2. Заповнити термінологічний словник.

У термінологічному словнику записати визначення наступних понять:
домен, плазмодій, протоплазмодій, афаноплазмодій, фанероплазмодій, псевдоплазмодій, міксамеба, лобоподія, сорокарп, сорус, адгезорій, плазмодіокарп, споркарп, еталій, псевдоеталій, гіпоталюс, капіліцій, псевдокапіліцій, колюмела, цикломорфоз.

3. Дати відповіді на запитання для самоаналізу і самоперевірки знань

1. Які організми належать до слизовиків?
2. Що таке плазмодій і псевдоплазмодій?
3. Чим представлене вегетативне тіло акразіомікотових слизовиків?
4. Які типи сорокарпів характерні для акразіомікотових слизовиків?
5. Вкажіть основні етапи життєвого циклу плазмодіофори капустяної.
6. Чим відрізняються первинні і вторинні плазмодії плазмодіофори капустяної?
7. Які типи плодових тіл характерні для міксомікотових слизовиків?
8. Чим еталії відрізняються від псевдоеталіїв?
9. Що таке капіліцій? Яке його призначення?
10. Чим відрізняється цикл розвитку диктіостелід від циклу розвитку акразид?

Інформаційний матеріал

1) Історія відкриття міксомікотових слизовиків. Міксоміцети в роботах А. де Барі, Л.С. Ценковського, О. Брефельда та Л.С. Олайва.

Тривалий час слизовики розглядалися як окремий таксон або в царстві грибів, або серед найпростіших тварин. Таксономічна єдність слизовиків при цьому не піддавалася сумніву. Лише у 70-80-ті роки XX століття була показана поліфілетичність цієї групи. Встановлено, що слизовики є самостійною життєвою формою, яка відрізняється як від тварин, так і від грибів. Як і інші життєві форми, слизовики об'єднують кілька неспоріднених груп, які у процесі еволюції незалежно одна від одної набули подібні риси організації.

Представники слизовиків були описані ще у середині XVIII століття (Battara, 1755; Haller, 1768). Першими науці стали відомі великі форми із макроскопічними плодовими тілами. У цей період були описані слизові оболонки, які перетворюються на плодові тіла зі спорами. Ці плодові тіла зовні дуже нагадували гриби-дощовики, тому в 1801 Християн Персон у своїй монографії "Synopsis methodica Fungorum" відносить слизовиків до гастероміцетів. У 1829 році Фріз вивчає будову плодових тіл величезної кількості макроскопічних слизовиків і створює найкращий для свого часу їх опис. Вже за кілька років після публікацій Фріза, Донк (Donk) виявив, що схожість слизовиків і дощовиків досить умовна. Він запропонував виділити слизовиків у самостійну групу грибів - Myxomycetes (слизові гриби). У 50-ті роки XIX століття слизовики привернули увагу Антуана де Барі. Де Барі бентежило, що ніхто з вчених того часу не знав, звідки беруться «слизові маси» і як живуть слизовики до моменту утворення плодових тіл. У лабораторних умовах, пророщуючи спори з плодових тіл різних видів слизовиків, де Барі виявив, що вони дають початок не міцелію, а амебоїдам з активним рухом та голозойним типом живлення. У 1887 році він переконливо довів, що між грибами та слизовиками існує лише зовнішня подібність, і припустив наявність споріднених зв'язків із саркодовими найпростішими. Де Барі відніс слизовиків до царства тварин і запропонував для них нову назву Mycetozoa (гриби-тварини), тим самим звернувши увагу на їхню подвійну природу.

Після А де Барі, в 1869 року, Л.С Ценковський виявляє, що окремі амеби у слизовиків здатні зливатися в гігантські амебоїдні клітини та називає такі структури «плазмодіями». Плазмодії були тими «слизовими масами», які перетворювалися на плодові тіла. Точка зору де Барі на становище слизовиків у системі органічного світу не була сприйнята однозначно. До сьогоднішнього часу одні вчені розглядали слизовиків як Mycetezoa у складі саркодових найпростіших, інші – як Mухomycetes у складі грибів (А.А. Ячевський, 1907, Whittaker, 1959, Hawksworth et al., 1995).

У другій половині XIX століття Бреффельд (Brefeld, 1869) описав диктіостелієвих слизовиків, а російський учений М.С. Воронін вивчав першого представника паразитичних слизовиків (плазмодіофорид) – *Plasmodiophora brassicae*. У 60-ті роки XX століття американський учений Олайв (Olive) описав мікроскопічних слизовиків – протостелід і розробив їх класифікацію. Він же у 1970 року вперше показав відмінності диктіостелід від акразид та розділив їх на дві самостійні групи. В цей же час Мартін та Алексопулос провели детальне вивчення життєвих циклів різних слизовиків, показавши їх унікальність у живій природі (Martin, Alexopoulos, 1969).

2) Відділ Диктіостеліомікотові (Dictyosteliomycota).

Диктіостелієві слизовики були відкриті О. Бреффельдом у 1869 р. та тривалий час розглядалися в групі клітинних слизовиків, до яких включали акразіомікотових слизовиків. Відмінності диктіостеліомікотових від акразіомікотових вперше відмітив Л. С. Олайв (1970). Наступні дослідження виявили, що в еволюційному плані відділ Dictyosteliomycota досить відособлений від інших груп організмів і має більш споріднені зв’язки із представниками відділу Мухомусота. Відповідно до системи К. В. Репера (1984) відділ представлений класом Dictyosteliomycetes і порядком Dictyosteliales, що об'єднує дві родини – Acytosteliidaceae та Dictyosteliidaceae, 4 роди та більше 40 видів. Однією із ознак, за якою відрізняються родини – різний спосіб утворення ніжки (стебельця) плодового тіла.

Всі диктіостеліди характеризуються наявністю одноядерних амебоїдних клітин (міксамеб) – вегетативна стадія розвитку. Міксамеби мають скоротливі т травні вакуолі, вони живляться фаготрофно і розмножуються бінарним поділом. За рахунок утворення псевдоподій вони здатні до амебоїдного руху. Монадні стадії у життєвому циклі диктіостелід відсутні. Міксамеби здатні утворювати рухливий псевдоплазмодій при вичерпанні трофічних ресурсів. Це відбувається шляхом агрегації одноядерних міксамеб, що відбувається внаслідок хемотаксичних реакцій – за рахунок виділення спеціальних атрактантів. Під час міграції міксамеби виділяють хімічну речовину – акразин, що приваблює інші міксамеби, які в свою чергу також починають синтезувати цю сигнальну сполуку. Акразин – аденозин-3'-5'-монофосфат (циклічний АМФ, або цАМФ) – широко поширений в живій природі агент міжклітинної кооперації. Було встановлено, що цАМФ викликає у диктіостеліомікотів позитивний хемотаксис навіть у дуже незначній концентрації. ЦАМФ приваблює лише міксамеб, що пройшли преагрегацію, у той час як трофічні особини цією речовиною не приваблюються. Спеціальні рецептори, що сприймають цАМФ, розташовуються поступово по всій поверхні міксамеб. Місцеве підвищення концентрації цАМФ індукує утворення псевдоподій в ділянці, що стимулюється. Циклічний АМФ не є універсальним хемоаттрактантом для всіх видів диктіостелимікотів. У ряду видів ці функції виконують інші, причому очевидно різні, речовини. Наприклад, у Polysphondilium violaceum і P. pallidum атрактантом служить олігопептид з молекулярною масою близько 1500.

Клітини, що приваблюються атрактантами, рухаються у напрямку до центрів агрегації та, збираючись у групи, формують суцільні клітинні потоки. Зливаючись, ці потоки утворюють зіркоподібну клітинну масу, навколо якої утворюється спільна слизова оболонка. Так формується псевдоплазмодій, який веде себе як єдиний організм. Багатоклітинний псевдо плазмодій деякий час рухається, залишаючи за собою слизовий слід. На вибір напрямку його руху впливає цілий ряд фізико-хімічних факторів. Для нього

характерні фото-, термо- і хемотаксиси, причому його передній кінець більше чутливий до певних стимулів, ніж інші ділянки тіла.

При утворенні псевдоплазмодію міксамеби вступають у агамні відношення типу псевдокон'югації. Між ядрами агрегованих особин відбувається інтеркаріотичний взаємовплив. Крім того, в псевдоплазмодії диктіостеліомікот відмічений парасексуальний процес, під час якого гаплоїдні ядра попарно зливаються і диплоїдні ядра, що виникли зазнають вегетативної гаплоїдизації. Подібні явища забезпечують високу мінливість диктіостеліомікот навіть за відсутності типового статевого процесу. При переході до стадії розселення псевдоплазмодій утворює плодові тіла – сорокарпи, в яких відбувається екзогенне спороутворення. Сорокарпи складаються з ніжки та розташованих на ній кулястих спороносних голівок – сорусів. Клітинні стінки спор та спорангіїв містять целюлозу. При настанні сприятливих умов спори проростають у міксамеби.У деяких диктіостелід міксамеби можуть копулювати з утворенням диплоїдної зиготи, яка приваблює до себе гаплоїдні міксамеби, що утворюють навколо неї слизову оболонку. На початку зигота живиться міксамебами, а потім оточує себе целюлозною оболонкою, перетворюючись в макроцисту, диплоїдне ядро якої мейотино ділиться. Після деякого періоду спокою з макроцист виходять амебоїдні гаплоїдні клітини – міксамеби.

Диктіостеліомікоти – сапротрофи, що мешкають у листовій підстилці, на грунті, відмерлих рештках рослин, гнилих плодових тілах грибів або гною, а також у ризосфері багатьох рослин. Поширені повсюдно, хоча тривалий час вони розглядалися переважно як копрофільні організми. Найбільше число диктіостелиєвих слизовиків мешкає в листовій підстилці та ґрунтах листопадних лісів у зоні помірного клімату. Серед них найчастіше зустрічається *Dictyostelium mucoroides*. Основним фактором, впливає на поширення диктіостелід, служить наявність грунтових бактерій, які є основним джерелом їх їжі. Серед диктіостелієвих бувають і хижі форми. Зокрема, *Dictyostelium caveatum*, виділений в 1982 р. Д. Р. Уодделлом з екскрементів кажанів, здатні пригнічувати розвиток та поїдати інших слизовиків, нападаючи навіть на клітини більші, ніж вони самі, і поглинаючи їх фрагменти. Амеби цього виду можуть залучати за допомогою атрактантів амеб інших видів, утворюючи з ними спільні агрегати і використовуючи їх як їжу. В результаті вони утворюють плодові тіла, які складаються з клітин лише свого виду. Є і випадки канібалізму. Диктіостеліомікоти досить легко розвиваються в культурі (на сінному агарі з бактеріями). Крім того, види *Polysphondilium pallidum* та *Dictyostelium discoideum* вдалося культивувати на поживних середовищах, позбавлених бактерій.

3) Справжні слизовики як модельні об'єкти в біології.

У багатьох дослідженнях останніх десятиліть слизовики часто виступали як модельні об'єкти. Диктіостеліди використовуються як модельні об'єкти при вивченні таксів, міжклітинних взаємодій, виникнення гетерокаріону та інших питань клітинної біології. Зокрема, культури слизовиків дозволили отримати важливі відомості про функціонування кальцій-кальмодульованої та цАМФ-опосередкованої міжклітинної взаємодії. Багато видів слизовиків легко культивуються в лабораторних умовах та проходять всі етапи життєвого циклу за кілька днів. Гігантські багатоядерні плазмодії слизовиків привернули увагу генетиків, цитологів та біохіміків і можна сміливо заявити, що поряд з мишею, дрозофілою, арабідопсисом та грибом *Neurospora crassa*, слизовики є одним із найбільш зручних модельних об'єктів у біології. Вивчення слизовиків дозволило пролити світло на функціонування цитоскелета, роботу Сакальмодульованового комплексу, еволюцію статевого процесу, підпорядкування ядер у багатоядерних клітинах та багато інших питань. Тривіальна назва цАМФ (циклічного аденозинмонофосфату) – акразин. Дія цієї універсальної сигнальної молекули змушує амебоїди *Dictyostelium discoideum* сповзати в агрегати і перетворюватися на плодове тіло. Ця речовина також відповідальна за пошук їжі амебоїдами і диференціювання плодового тіла на ніжку і спорову голівку. Раніше *Dicriostelium* відносили до акразієвих слизовиків, звідки і походить комерційна назва цАМФ. Молекулярно-генетичні дослідження та детальне вивчення ультраструктури

клітини, проведені у 80-90 роки XX століття, дозволили прояснити питання філогенії слизовиків, і показали як їхню відособленість від інших еукаріотів, так і поліфілітичність самої групи.

Клітинний слизовик *D. discoideum* є одним з важливих модельних організмів, який традиційно використовується для розуміння основних принципів клітинної та еволюційної біології і в даний час також став корисним об'єктом біомедичних досліджень. Особливо на ньому вивчають рухливість та хемотаксис клітин, міжклітинну адгезію та останнім часом особлива увага приділяється вивченню таких процесів як аутофагія та фагоцитоз. Щоб вижити у оточуючому середовищі, у клітинних слизовиків *D. discoideum* розвинулися антимікробні реакції, які переплітаються з фагоцитозом та аутофагією, їх шляхами отримання поживних речовин Основні механізми та протимікробні функції цих шляхів зберігаються у мононуклеарних фагоцитах ссавців, які опосередковують початкову, вроджену імунну відповідь на інфекцію.

Важливо відзначити, що *D. discoideum* має гени, що беруть участь у процесах, таких як фагоцитоз, макропіноцитоз, хемотаксис та рухливість. Крім того, він виявився добрим модельним організмом для вирішення питань, що стосуються етіології деяких захворювань людини; наприклад, ортологи генів, залучених до неврологічних розладів, таких як нейрональний цероїдний ліпофусциноз, хорея-акантоцитоз, хвороба Альцгеймера та лісенцефалія. Багато механізмів уродженого імунітету, використовувані фагоцитами тварин, схожі на *D. discoideum*. Дослідження з використанням цього слизовика як модельного організму розширили знання про молекулярні механізми інфекції та взаємодії патоген-господар.

D.discoideum є природним хижаком бактерій і має боротися з тим, що кожен прийом їжі є потенційною інфекцією. Щоб вижити в цій ситуації, він розвинув кілька механізмів для створення мікробіцидного середовища у фагосомах і, таким чином, фагоцитоз став засобом отримання поживних речовин та головним компонентом його захисту від інфекції. Аутофагія, як шлях перерозподілу поживних речовин, також була включена в його захист та активується, коли мікроби порушують фагосому та/або виходять у цитозоль. Отже, *D. discoideum* є актуальною моделлю для вивчення ролі клітинно-автономних захистів у реакції клітин мононуклеарнофагоцитарної системи на інфекцію. Використання *D. discoideum* як модельного організму має багато переваг. Культивування цього слизовика не потребує спеціальних факторів росту або цитокінів. Крім того, *D. discoideum* реагує на фагоцитоз та фагоцитарні мікроби без необхідної попередньої активації. Таким чином, він є більш доступним для лабораторій із меншим обсягом фінансових ресурсів. Багато питань, що стосуються взаємодії між внутрішньоклітинними патогенами та клітинами мононуклеарно-фагоцитарної системи залишаються без відповіді, і *D. discoideum* ще багато чого може нас навчити. Розуміння того, як D. discoideum сприймає інфекцію, відкриє нові можливості для вивчення у клітинах мононуклеарно-фагоцитарної системи.

Рекомендована література

1. Adl S.M. et al. 2019. Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes. Journal of Eukaryotic Microbiology. 66 (1): 4–119.
2. Акулов О. Ю., Леонтьєв Д. В. Загальна мікологія: підручник для вищих навчальних закладів. Харків: Вид. група «Основа», 2007. 228 с.
3. Антоняк Г. Л., Калинець-Мамчур З. І., Дудка І. О., Бабич Н. О., Панас Н. Є. Екологія грибів. Львів: ЛНУ імені Івана Франка, 2013. 628 с.
4. Бойко М. Ф. Систематика прокаріотів, грибів, водоростей. Херсон: Айлант, 2004. 36 с.
5. Костіков І. Ю., Джаган В. В., Демченко Е. М., Бойко О. А., Бойко В. Р., Романенко П. О. Водорості та гриби: навчальний посібник. К.: Арістей, 2006. 350 с.

Тема 4. Група відділів несправжніх грибів.

Завдання для самостійної роботи:

1. Опрацювати питання, винесені на самостійне вивчення.

1) Пероноспорові гриби (Peronosporales). Характеристика найбільш поширених родів.
2) Відділ Гіфохітриомікотові гриби (Hyphochytriomycota).

2. Заповнити термінологічний словник.

У термінологічному словнику записати визначення наступних понять:
міколамінарин, периплазма, дипланетизм, диморфізм, первинна зооспора, вторинна зооспора, оогамія, ооспора, сапролегніоз, проліферація, фітофтороз, несправжня борошниста роса, еукарпічний талом, холокарпічний талом, ценоцитний міцелій, ендофітний міцелій.

3. Дати відповіді на запитання для самоаналізу і самоперевірки знань

1. Яка речовина входить до складу клітинної оболонки ооміцетів?
2. Яку будову має міцелій ооміцетів?
3. Які типи статевого і нестатевого розмноження характерні для ооміцетів?
4. Яку будову мають джгутики ооміцетів?
5. Як називається захворювання рослин, спричинене плазмопарою?
6. Які порядки включає клас Oomycetes?
7. Які ооміцети можуть паразитувати на тілі риб?
8. Які ознаки характерні для відділу Labyrinthulomycota?
9. Які особливості будови та розвитку характерні для Hyphochytriomycota?
10. Як називається захворювання спричинене плазмопарою?

Інформаційний матеріал

1) Пероноспорові гриби (Peronosporales). Характеристика найбільш поширених родів.

Пероноспорові гриби – гриби, які живуть у водному або наземному середовищі. Вони паразитують на водоростях або судинних рослинах і, є переважно облігатними паразитами, що викликають пероноспороз. Міцелій їх добре розвинений і складається з ценоцитарних тонких гіф, які вільно розгалужуються. Гіфи можуть бути міжклітинними і внутрішньоклітинними. Вони утворюють гаусторії, які проникають в клітину господаря та поглинають з них поживні речовини.

У пероноспорових грибів є ряд пристосувань до наземного способу життя:

- утворення хламідоспор для перенесення несприятливих умов;
- формування в оогоніях однієї ооспори, поверхня якої нерівна, з різними скульптурними утвореннями;
- наявність у деяких представників внутрішнього запліднення, яке відбувається в тканинах рослини-господаря;
- тривале збереження ооспор (зигот) у рештках уражених рослин та повільне їх проростання;
- формування великої кількості органів нестатевого та статевого розмноження.

На конідієносцях, органах нестатевого розмноження, утворюється маса конідій, поширення яких може бути активним та пасивним. Механізм поширення конідій такий: конідієносці обертаються навколо своєї осі (гігроскопічний механізм), оскільки клітинна оболонка целюлозна і має спіральну структуру; потім конідії розкидаються внаслідок виникнення відцентрової сили.

Поширення конідій може відбуватись людиною разом із ураженими органами рослин.

Завдяки цьому конідії знаходять на висоті 4000 м, а також у зоні вічних снігів і навіть у пустелях. Масове утворення конідій спостерігається частіше навесні чи на початку літа.

До порядку належать роди: альбуго (*Albugo*), пероноспора (*Peronospora*), бремія (*Bremia*) та плазмопара (*Plasmopara*). Як систематична ознака родів важливе значення має будова органів нестатевого розмноження – конідієносців. Так, у роду плазмопара конідієносці розгалужуються моноподіально, у роду пероноспора - дихотомічно.

Усі види цього родини пероноспорові (Peronosporaceae) – наземні форми, облігатні паразити. Більшість із уражають листки, квіти, рідше – корені. Зовні ураження виглядає у вигляді бурих плям на листках. З нижнього боку листків помітний пушок білого кольору. Такий вигляд мають конідіоносці з конідіями, а міцелій розвивається в міжклітинниках тканин рослини, утворюючи гаусторії, що проникають у клітини. Статеве розмноження відбувається всередині тканин рослини з утворенням зиготи (ооспори), яка проростає не завжди. Захворювання рослин, уражених пероноспоровими грибами, називають несправжньою борошнистою росою, на відміну від «справжньої борошнистої роси», що спричиняється сумчастими грибами. Зараження рослини відбувається різними шляхами: через кореневі волоски, продихи, епідермальні клітини.

Рід Plasmopara (плазмопара). Відмінною особливістю представників цього роду є моноподіальне галуження конідієносців. Спорангії знаходяться на загострених у вигляді зубців кінцевих гілочках. Проростають зооспорами або функціонують як конідії (проростають гіфами). Зимує гриб у вигляді спочиваючих ооспор, або міцелію з міхуровими гаусторіями. Уражаються рослини, що належать до родин зонтичні, жовтцеві та ін. Для уражених рослин характерна карликовість, поява «маслянистих» плям уздовж жилок рослин, а також утворення білого нальоту. Як правило, уражені рослини гинуть.

Найбільш поширений вид: *Plasmopara viticola* паразитує на виноградній лозі. Вражаються вегетативні органи та плоди винограду. Хвороба проявляється спочатку на листках у вигляді маслянистих жовтих плям, на яких згодом (з нижнього боку листка) утворюються моноподіально розгалужені спороносці зі спорангіями. У вологу погоду спорангії проростають зооспорами. Гриб зимує на опалому листі у стані ооспор. Хвороба була завезена до Європи з Північної Америки у XIX ст.

Вид *P. helianthi* вражає листки та стебла соняшнику. Захворювання називається несправжня борошниста роса соняшнику. Гриб було завезено до Європи з Північної Америки у XX ст.

Рід *Peronospora* (пероноспора). Налічує найбільшу кількість видів, широко поширений у природі. Характерна риса – дихотомічно розгалужені конідієносці, на яких утворюються конідії, що проростають гіфами. Оогонії та антеридії знаходяться всередині тканин рослини, в результаті статевого процесу формуються ооспори, що є спочиваючими стадіями розвитку гриба. Представники цього роду вражають лише трав'янисті рослини, у яких з'являються плями, нальоти, карликовість. Так, *P. tabacina* - пероноспора тютюну, викликає захворювання несправжня борошниста роса тютюну. Гриб було виявлено 1850 р. в Австралії. В даний час зустрічається повсюдно. Захворювання швидкоплинне, особливо у проростків. Завдає великого економічного збитку. *P. farinosa* – пероноспора цукрових буряків (несправжня борошниста роса цукрових буряків). Уражаються листки, які згодом деформуються (кучерявість листків). *P. destructor* –пероноспора руйнівна. Паразитує на цибулі ріпчастій (*Allium*) та інших рослинах. Вражені листки та квітки деформуються, відстають у рості.

В еволюції пероноспорових грибів добре простежується два напрямки: перший пов'язаний із виходом на сушу, другий – із переходом від сапрофітного способу життя до паразитичного. В результаті виходу на сушу зооспори поступово замінюються на конідії, а в результаті пристосування до паразитизму виникають спеціалізовані пристосування до паразитичного живлення – гаусторії.

2) Відділ Гіфохітриомікотові гриби (Hyphochytriomycota).

Це невелика за біологічним розмаїттям група грибоподібних організмів, яка нараховує

близько 30 видів, об'єднаних в один клас – гіфохітріміцетові (Hyphochytriomycetes) з одним порядком гіфохітріальні (Hyphochytriales). Гіфохітрієві подібні до ооміцетів за деякими аспектами біохімії. По-перше, синтез амінокислоти лізину у представників обох груп відбувається через α-діамінопімелінову кислоту. По-друге, як і ооміцети із групи сапролегнієвих, гіфохітрієві здатні до ендогенного синтезу стеролів.

В екологічному відношенні гіфохітріомікотові являють собою внутрішньоклітинні паразити водоростей, грибів, безхребетних, а також сапротрофи, що розвиваються на відмерлих рослинах, грибах та на мертвих тілах безхребетних тварин. Вони здатні переживати висушування та екстремальні температурні умови.

Для них характерні мікроскопічних розмірів ризоміцеліальні таломи моноцентричної або поліцентричної будови, які або повністю перетворюються на зооспорангій (холокарпічні види), або частково (еукарпічні види). Моноцентричні холокарпічні таломи характерні для родини Anisolpidiaceae, моноцентричні еукарпічні - для родини Rhizidiomycetaceae, а еукарпічні, поліцентричні – родини Hyphochytriaceae. Клітинні оболонки гіфохітрід містять целюлозу та хітин. Гіфохітріомікотові є свого роду паралельною щодо хітридієвих грибів групою, з якими їх зближують такі риси, як наявність у клітинних оболонках хітину та різоміцеліальна будова таломів. Безперечно, це результат конвергентної еволюції (набуття різними організмами подібної будови), а не свідчення їх філогенетичної близькості. Зближує гіфохітріомікоти з хітридієвими грибами наявність у них одножгутикових зооспор. Проте, зооспори гіфохітріомікот принципово відрізняються від зооспор хітридієвих грибів будовою джгутиків. Якщо у гіфохітріомікотових зооспори з одним переднім перистим джгутиком (несе два ряди тричленних мастигонем), то у хітридієвих грибів зооспори з одним заднім гладеньким джгутиком. Наявність одного перистого джгутика у зооспор гіфохітриомікотових відрізняє їх і від інших грибоподібних хромістів, у яких зооспори з двома джгутиками – гладеньким і перистим. Статеве розмноження описане лише для кількох видів, зокрема для *Anisolpidium ectocarpi* - внутрішньоклітинного паразита бурих водоростей (рід *Ectocarpus*). Статевий процес у цього виду характеризується як хологамія (попарне злиття протопластів, що утворилися з різних зооспор), а зиготи, що утворюються, перетворюються на цисти, проростають з утворенням одноджгутикових зооспор, інфікуючих таломи водоростей.

Rhizidiomyces apophysatus паразитує на оогоніях сапролегнієвих грибів. Його зооспори потрапляють у оогоній господаря, вкриваються оболонкою, потім розчиняють оболонку клітин організма-господаря і утворюють ризоїд, що проникає в тіло господаря та споживає його органічні речовини. Зовнішня частина паразита розростається, перетворюючись на багатоядерну клітину, а з часом – на зооспорангій із зооспорами.

Рекомендована література

1. Adl S. M. et al. 2019. Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes. Journal of Eukaryotic Microbiology. 66 (1): 4–119.
2. Акулов О. Ю., Леонтьєв Д. В. Загальна мікологія: підручник для вищих навчальних закладів. Харків: Вид. група «Основа», 2007. 228 с.
3. Антоняк Г. Л., Калинець-Мамчур З. І., Дудка І. О., Бабич Н. О., Панас Н. Є. Екологія грибів. Львів: ЛНУ імені Івана Франка, 2013. 628 с.
4. Бойко М. Ф. Систематика прокаріотів, грибів, водоростей. Херсон: Айлант, 2004. 36 с.
5. Костіков І. Ю., Джаган В. В., Демченко Е. М., Бойко О. А., Бойко В. Р., Романенко П. О. Водорості та гриби: навчальний посібник. К.: Арістей, 2006. 350 с.

Тема 5. Відділи Chytridiomycota, Blastocladiomycota, Mucoromycota, Zoopagomycota, Entomophthoromycota

Завдання для самостійної роботи:

1.1. Опрацювати питання, винесені на самостійне вивчення:

1) Характерні ознаки справжніх грибів.
2) Цикли розвитку справжніх грибів.
3) Характеристика порядку Mucorales.
4) Сучасні погляди на систематику Zoopagomycota.
5) Характеристика класу Trichomycetes.

1.2. Підготувати презентацію на теми:

1) Відділ Мікроспоридіомікоти (Microsporidiomycota, Microsporidia): загальна характеристика, життєвий цикл, практичне значення.
2) Відділ Криптоміцети (*Cryptomycota*). Роди *Rosella* і *Nucleophaga*.
3) Відділ Неокалімастігомікоти (*Neocallimastigomycota*): місце в системі, екологічні особливості та поширення у природі.
4) Підвідділ Кіксхеллові (Kickxellomycotina).
5) Характеристика гломероміцетів (Glomeromycetes).

2. Заповнити термінологічний словник.

У термінологічному словнику записати визначення наступних понять:
амебоїд, ризоміцелій, плазмодій, несептований міцелій, румпосома, холокарпічні види, еукарпічні види, моноцентричний талом, поліцентричний талом, ізогамія, ізоморфна зміна поколінь, гаметогамія, гаметангіогамія, соматогамія, зигогамія, дикаріон, спорангієспори, конідії, суспензори, зигофори, столони, ризоїди, апресорії, гаусторії, арбускули, хламідоспори, гетероталізм, гомоталізм, спорангіоли.

3. Дати відповіді на запитання для самоаналізу і самоперевірки знань

1. Які таломи характерні для хітридієвих грибів?
2. Що принципово відрізняє хітридієві гриби від усіх інших?
3. Які таломи називаються моно-і поліцентричними?
4. Які захворювання викликають *Olpidium brassicae* та *Synchytrium endobioticum*?
5. Чому хвороба, яку спричинює ольпідій, називається «чорною ніжкою» розсади капусти?
6. Який статевий процес характерний для грибів порядку Monoblepharidales?
7. У яких грибів спостерігається ізоморфна зміна поколінь?
8. До якого порядку належить поліфагус евгленовий?
9. Де в природі можна виявити бластокладієві гриби?
10. Яка будова вегетативного тіла у представників відділу Бластокладіомікотові?
11. Яку будову має міцелій мукорових грибів?
12. Які спори нестатевого розмноження утворюються у мукоральних грибів?
13. Який тип статевого процесу характерний для мукора?
14. Яку роль виконує зигота у мукоромікотових грибів?
15. Чим відрізняються спорангіоспори і конідії?
16. Що таке гомо- і гетероталізм?
17. За якими ознаками зоопагові гриби відрізняються від мукоральних?
18. До якого відділу належать гриби, що паразитують на тілі комах?
19. Які спори нестатевого розмноження ніколи не утворюються у мукоральних грибів?
20. Який міцелій характерний для ентомофторових грибів?

Інформаційний матеріал

1) Характерні ознаки справжніх грибів.

Майже всі справжні гриби мають міцеліальну будову, за винятком дріжджових клітин. Вони можуть бути як одноклітинними, так і багатоклітинними. Це гетеротрофні організми з осмотрофним типом живлення. Поживні речовини поглинаються всією поверхнею міцелію, зануреного у субстрат. Як джерела енергії гриби використовують складні органічні полімерні сполуки, що мають велику молекулярну масу. Тому гриби володіють широким набором ферментів, що виділяються в навколишнє середовище (екзоферменти) і руйнують високомолекулярні полімери до мономерів, що надходять у клітину. Клітини грибів мають високий осмотичний тиск, що забезпечує надходження води з поживними речовинами. Вегетативне тіло їх утворюють

Вегетативне тіло більшості справжніх грибів має вигляд розгалуженого міцелію із необмеженим апікальним ростом. Оскільки основна маса міцелію занурена в субстрат (субстратний міцелій), то гіфи, на яких утворюються органи розмноження, утворюються над субстратом у повітряному середовищі (повітряний міцелій). Гриби мають різноманітні способи статевого і нестатевого розмноження, багато представників містять гетерогенний ядерний апарат із набором хромосом "2n", "n", "n+n" (дикаріон). Особливістю мітозу у справжніх грибів на відміну від рослин та тварин є те, що у процесі поділу клітин їх ядерні мембрани не руйнуються. Такий мітоз називається «закритим». У справжніх грибів відсутні рухливі стадії у циклах розвитку (виняток – хітридіомікотові).

Серед еукаріотичних організмів клітина грибів є найбільш просту будову. Геном багатьох грибів за розміром не набагато перевищує геном бактерій, хоча й організований в хромосоми. Гриби мають клітинну стінку, яка складається з хітину та полісахаридів. Склад клітинної оболонки справжніх грибів змінюється при переході від однієї фази росту в іншу або залежить від типів росту – дріжджеподібний, гіфальний і т.п. Гриби відрізняються різноманітним складом клітинної оболонки. Вона може бути целюлозно-хітиновою, хітиново-глюкановою. Основним компонентів клітинної оболонки є хітин (азотовмісна сполука, нерозчинна в розчинах лугів). У деяких грибів він становить до 60% сухої маси оболонки. У мукоральних грибів в клітинній оболонці виявлений хітозан. Клітинна оболонка надає форму вегетативним клітинам гіф та органам розмноження, її поверхня є місцем локалізації деяких ферментів. Вона часто багатошарова, стійка до руйнування. У міру старіння оболонка може кутинізуватися, інкрустуватися оксалатом кальцію. Зовнішні шари оболонки можуть ослизнюватись.

Під клітинною оболонкою знаходиться протопласт, який диференційований на клітинну мембрану, цитоплазму, клітинні органели та ядро. Клітинна мембрана – плазмалема, яка містить ліпіди і білки. Головна її функція – регуляція надходження розчинів з навколишнього середовища у клітину і навпаки. Надходження речовин може бути пасивним та активним, відбувається з витратами енергії у вигляді АТФ. До складу цитоплазми входять різноманітні органоїди (мітохондрії, ендоплазматична сітка, рибосоми та ін.), пов'язані гіалоплазмою. У ній формуються надмолекулярні агрегати - мікрофіламенти та мікротрубочки, що утворюють цитоскелет клітини. У грибів більше значення мають мікрофіламенти, у рослин – мікротрубочки. Рибосоми знаходяться переважно у цитоплазмі. Ендоплазматичний ретикулюм виражений слабко. Мітохондрії схожі на мітохондрії рослин, мають пластинчасті кристи. Диктіосоми (тільця Гольджі), що мають велике значення у рослин у формуванні клітинної стінки, майже не зустрічаються. Замість диктіосом виявляються скупчення ендоплазматичного ретикулюма з невеликою кількістю ламелл. У молодих клітинах наявні дрібні вакуолі. Згодом вони зливаються, утворюючи велику вакуолю. у вакуолях в колоїдному стані знаходяться поліфосфати, різні поживні речовини. У низькоорганізованих грибів та в зооспорах є особливі пульсуючі вакуолі, здатні скорочуватися та знову розширюватись. Однією з особливостей протопласту клітини грибів є наявність поблизу цитоплазматичної мембрани

губкоподібних електронно-прозорих тілець – ломасом, функції яких остаточно не з'ясовані. Запасний продукт – глікоген, а не крохмаль як у рослин. В обміні речовин є сечовина – кінцевий продукт азотного обміну. Синтез амінокислоти лізину іде за типом синтезу у тварин. Транспортні РНК, цитохроми мають будову, подібну до їх будови у тварин. Меланін синтезується у клітинах на різних стадіях розвитку організму. Клітини гіф містять одне або кілька ядер. До особливостей ядерного апарату грибів відноситься наявність дикаріонів (п + п), спарених ядер у клітині після злиття цитоплазми. Інша особливість ядер - здатність пересуватися з однієї клітини до іншої.

2) Цикли розвитку справжніх грибів.

Цикл розвитку, або життєвий цикл, – розвиток грибів від будь-якої однієї стадії до її повторення (зазвичай розглядають від зиготи до зиготи). Цикл розвитку, що включає всі стадії розвитку називається повним. Якщо в життєвому циклі відсутні будь-які стадії, то він називається неповним. Такий тип часто спостерігається у іржастих грибів, які паразитують на рослинах у помірних широтах із коротким вегетаційним періодом. Життєві цикли грибів, що належать навіть до одного відділу, різноманітні та специфічні.

В залежності від кількості ядерних станів цикли розвитку грибів можна розділити на дві групи:

1. У циклі розвитку – два ядерні стани (n, 2n). Гаплонти, переважає гаплоїдна стадія (хітридіомікота, мукоромікота). Все життя організму протікає у гаплоїдному стані. Диплоїдна лише зигота. Мейоз зиготичний. Приклад: цикл розвитку *Mucor mucedo*. Нестатеве розмноження здійснюється нерухомими ендогенними спорангіоспорами, що утворюються в спорангіях

Статеве розмноження (зигогамія) починається тоді, коли гіфи гетероталічних міцеліїв стикаються. Кінці гіф роздуваються, апікальні частини відокремлюються перегородкою від нечленистого міцелію та функціонують як гаметангії. Вміст їх зливається. Зигота одягається щільною оболонкою (зигоспора) і в такому вигляді знаходиться у стані спокою тривалий час. Залишки гіф (суспензор) утримують зигоспору на поверхні субстрату. Після злиття цитоплазми можлива каріогамія в однієї чи кількох пар ядер. На момент проростання зазвичай залишається лише одне диплоїдне ядро. Після періоду спокою в зиготі відбувається редукційний поділ, в результаті якого утворюється 4 гаплоїдних ядра з різними статевими знаками. Перед проростанням 3 ядра відмирають, а решта починає ділитися мітозом з утворенням первинного спорангію, у якому всі спори мають однаковий статевий знак "+" або "-".

2. У циклах розвитку - три ядерні стани (n, 2n, n+n).

1) Цикли розвитку з переважанням гаплоїдної стадії (сумчасті гриби). Більшість життєвого циклу організму протікає у гаплоїдному стані. Диплоїдна лише зигота. Дикаріотична стадія короткочасна. Мейоз зиготичний. Приклад: цикл розвитку *Sphaerotheca* (сферотека, борошниста роса аґрусу), відділ Ascomycota (сумчасті гриби). Гриб паразитує на вегетативних органах та плодах аґрусу, утворюючи білий наліт, що складається з поверхневого міцелію і конідіоносців, що не галузяться. Безстатеве розмноження здійснюється конідіями, що мають, як і септований міцелій, гаплоїдний набір хромосом. Наприкінці вегетації на міцелії утворюються гаметангії: чоловічі антеридії та жіночі аскогони. Спочатку зливається цитоплазма гаметангіїв (плазмогамія), а ядра не зливаються. Дикаріонтична стадія нетривала. Далі слідує каріогамія з утворенням диплоїдної зиготи. Після редукційного поділу формується сумка (аск) з гаплоїдними аскоспорами. Паралельно йде утворення оболонок (перидія) плодового тіла – клейстотеція. Сумка знаходиться усередині нього. Аскоспори потрапляють на органи рослин та проростають гаплоїдним міцелієм.

2) Цикли розвитку з переважанням дикаріонтичної стадії (базидіальні гриби). Такий життєвий цикл характерний для більшості базидіальних грибів У циклі розвитку переважає дикаріонтична стадія. Диплоїдна лише зигота, а гаплоїдними є базидіоспори та розвивається їх первинний міцелій. Гамети та гаметангії не утворюються, статевий процес

у багатьох представників соматогамія. Плазмогамія значно віддалена у часі від каріогамії. Приклад: цикл розвитку шапинкового гриба, відділ Basidiomycota (базидіомікота). Шапинкові гриби мають великі плодові тіла, що складаються з шапинки та ніжки. З нижнього боку шапинки розташовуються пластинки або трубочки, де знаходяться базидії з базидіоспорами (n), що падають на субстрат та проростають гаплоїдним первинним міцелієм. Гіфи з різним статевим знаком стикаються, при цьому цитоплазма зливається (плазмогамія), а ядра з'єднуються попарно (n+n). Так формується вторинний міцелій, на якому згодом розвиваються плодові тіла. На пластинках утворюються одноклітинні булавоподібні базидії, в яких ядра зливаються (каріогамія). Потім йде редукційний поділ, в результаті якого утворюються гаплоїдні базидіоспори.

3) Відділ Мікроспоридіомікоти (Microsporidiomycota, Microsporidia): загальна характеристика, життєвий цикл, практичне значення.

Мікроспоридії - облігатні внутрішньоклітинні паразити тварин, включаючи людину та безхребетних тварин. Вражають вони переважно комах, спричиняють захворювання у ракоподібних і риб, кілька видів паразитують на представниках Protozoa. Є кілька видів, які паразитують на водоростях. Загальна кількість видів мікроспоридій, яка відома на цей час, становить 1 300 видів, що належать до 170 родів. Їх геном є найменшим серед еукаріот, і досить дивергентний, розшифровано менше 2 000 генів. Близькість мікроспоридій до грибів встановлена на основі філогенетичного аналізу, зокрема, співставлення локусу спарювання, наявності хітину в оболонці спор, a- та b-тубулінів, подібних до грибних.

Мікроспоридії – це одноклітинні організми, які не мають клітинної стінки. У них відсутні мітохондрії, проте є мітосоми. В клітинах наявні рибосоми, які мають константу седиментації 70S (як у прокаріотів) та звичайний для прокаріотів набір рРНК (з константами седиментації 5S, 16S, 23S). Клітини не мають амебоїдної рухливості, джгутиків та центріолей. Формують стійкі у навколишньому середовищі безжгутикові спори. Спори мікроспоридій мають апарат екструзії для зараження клітини господаря шляхом проколу її оболонки та впорскування свого вмісту у її цитоплазму. Спори мікроспоридій мають високу витривалість, здатні виживати зовні організму хазяїна протягом кількох років. Елементи морфології спор є таксономічною ознакою. Спори більшості видів є овальними або грушевидними, але також існують паличковидні та сферичні. Окремі роди мають спори унікальної форми. Оболонка спор складається із трьох шарів: зовнішній – електронно-щільний, середній, широкий, безструктурний щільний, містить хітин, внутрішній представлений плазматичною мембраною. У більшості випадків спори мають 2 ядра, утворюючи дикаріон, іноді ядро лише одне. Передня половина спори містить гарпуноподібний апарат із довгими ниткоподібними полярними нитки, які звернуті у задній половині спори. Передня частина полярних ниток оточена поляропластом і мембранними ламелами. За полярними нитка розташована задня вакуоля.

Життєвий цикл цих організмів може відрізнятися залежно від виду та вивчений ще не до кінця. Після того, як за допомогою апарату екструзії спора потрапляє в клітину, мікроспоридії починають розмножуватися в ній, заражаючи також інші клітини організму. Згідно з дослідженням, опублікованими у 2016 році, мікроспоридії викликають злиття вликої кількості клітин господаря в одну багатоядерну структуру, яка називається синцитієм. В експериментах це відбувалося і з клітинами кишківника, і з клітинами м’язової тканини нематод. Утворення синцитію полегшує мікроспоридії зараження організму і призводить до порушень роботи відповідних органів. У паразитичних еукаріотів такий механізм ураження помічений вперше. Результатом зараження комах мікроспоридіями може бути паразитарна кастрація, гігантизм, зміна статі. У більшості видів мікроспоридії повністю заповнюють клітини хазяїна і поністю контролюють їх метаболізм і репродукцію. Мікроспоридії є видоспецифічними, їх розвиток тісно пов'язаний з певними органелами або клітинами організма хазяїна. Наприклад,

Chytridiopsis росте в ядрі господаря, *Glugea* атакує риб і утворює великі пухлиноподібні кісти на їхніх зябрах, тілі і органах, *Nosema* може заразити бджолині сім'ї, особливо навесні, і знищити їх. *Nosema* після введення спороплазми в клітину-мішень розвивається в ній у невеликий плазмодій, який потім диференціюється на безліч інфекційних спор.

Близько 14 таксонів мікроспоридій, в основному види *Encephalitozoon*, є збудниками захворювань людини. Вони вражають товстий і тонкий кишечник, нирки, очі, м'язи та пазухи. Вони поширюються переважно через органи дихання або внаслідок ковтання. Не всі вони є паразитичними.

Оскільки вони певною мірою специфічні як паразити, їх використовують для біологічної боротьби проти кукурудзяного метелика, цвіркунів, коників, павутинних кліщів, павутинних черв'яків і капустяної попелиці. Результати, хоч і обнадійливі, були неоднозначними. Мікроспоридії є таксономічними кочівниками. Колись їх вважали найпростішими (тваринами), потім протистами без таксономічної приналежності. Відносини з грибами розвивалися повільно. Кілінг (2002), на основі молекулярного аналізу, відносить їх до Zygomycota.

4) Відділ Криптоміцети (Cryptomycota). Роди Rosella і Nucleophaga.

Криптоміцети – облігатні внутрішньоклітинні паразити, які паразитують на водних формах справжніх і несправжніх грибів, водоростях, найпростіших. Криптоміцети разом з мікроспоридіями і афелідами є сестринськими групами і всі три клади належать до грибів.

Криптоміцети – дрібні одноклітинні організми, які у своєму життєвому циклі утворюють якк рухливі клітини з одним заднім гладеньким джгутиком, так і нерухливі безжгутикові клітини, які здатні прикріплюватись до клітин інших більших за розмірами організмів, зокрема до діатомових водоростей. Раніше було відомо лише про одного представника криптоміцетів – паразита водних грибів *Rosella,* якого відносили до самих примітивних грибів – хітридіоміцетів. Вперше рід *Rozella* був описаний в 1872 році французьким ботаніком Максимом Корню. Одноклітинна *Rosella* живе і розмножується всередині міцелію водних грибів, проте, проте на відміну від справжніх грибів вона не може самостійно синтезувати хітин, а використовує готовий хітин гриба-хазяїна для побудови своєї клітинної стінки. В результаті молекулярно-філогенетичних досліджень на основі вивчення послідовності генів, виділених за допомогою методів метагеноміки, було встановлено, що *Rosella* формує окремий монофілетичний таксон. Тому у складі грибів була виділена базальна гілка, яка отримала назву Rozellida.

У 2011 році Jones зі співавторами опублікували формальний таксономічний опис даної групи, де присвоїли їй ранг відділу і дали назву Cryptomycota. У 2013 році James зі співавторами опублікували результати роз шифровки генома *Rozella allomycis*, де було показано, що криптоміцети мають багато унікальних спільних рис із мікроспоридіями (спорідненою до грибів групою внутрішньоклітинних паразитів), і саме мікроспоридії є найближчими родичами розелід. У 2014 році Corsaro зі співавторами описали новий вид криптоміцет – *Paramicrosporidium*, який морфологічно принципово відрізняється від *Rozella* і багато в чому схожий із мікроспоридіями. На основі цього автори дали нову таксономічну характеристику криптоміцет, а також запропонували нову назву групи: Rozellomycota.

У розелід описані два принципово різних варіанти життєвого циклу. Перший характерний для представників роду *Rozella*: рухливі зооспори контактують з клітиною хазяїна і інцистуються. Циста формує трубку, що проростає в клітину хазяїна, а також велику вакуолю на задньому кінці. За рахунок розширення останньої відбувається впирскування амебоїдного протопласта паразита з цисти в клітину, що заражається. Паразит активно росте і живиться, в тому числі за допомогою фагоцитозу. Потім в клітині паразита починається поділ ядер, і утворюється спорангій, в якому формується велика кількість нових зооспор, що виходять у зовнішнє середовище для зараження інших клітин або інших особин. Крім того, деякі види *Rozella* можу формувати спочиваючі спори, призначені для переживання несприятливих умов. Таким чином, всі стадії життєвого

циклу *Rozella,* за винятком зрілих спочиваючих спор, позбавлені хітиновох клітинної стінки і мають стандартний набір клітинних органел. Зооспори *Rozella* несуть один джгутик, розташований на задньому кінці клітини. Наявність хітину визначає осмотичний тип живлення, відсутність хітину свідчить про іншу стратегію живлення – здатності до фагоцитозу цитоплазми господаря як у протистів.

Інший варіант життєвого циклу характерний представникам родів *Paramicrosporidium* і *Nucleophaga*. Нерухомі спори паразитів фагоцитуються амебами та інвазують ядра останніх. Паразити активно ростуть і живляться, після чого перетворюються в одноклітинні спорангії, в яких формуються нові спори. Протягом всього розвитку паразитів ядерна оболонка амеб залишається інтактною. Після того, як весь обсяг ядра виявляється зайнятий паразитами, відбувається руйнування клітини-господаря і вихід спор у зовнішнє середовище. Спори *Paramicrosporidium* і *Nucleophaga* багато в чому схожі на спори мікроспоридій, мають овальну або округлу форму, вкриті хітиновою і білковою оболонками, позбавлені джгутика і мітохондрій. У *Paramicrosporidium* виявлені структури, що нагадують компоненти апарату екструзії мікроспоридій: полярний філомент і якірний диск.

Криптоміцети не культивуються на поживних середовищах. Відмічена велика їх різноманітність у ґрунтах та водоймах. Їх виявляють методами мікроскопії у зразку грунту чи води.

5) Відділ Неокалімастігомікоти (Neocallimastigomycota): місце в системі, екологічні особливості та поширення у природі.

Neocallimastigomycota є облігатними ендосимбіотичними грибами, що зустрічаються у травному тракті травоїдних жуйних та нежуйних ссавців, а також рослиноїдних рептилій, тобто вони не виявляються у вільному житті, але завжди пов'язані з травним трактом травоїдних тварин. Вони переважно живуть у травному тракті жуйних ссавців, як у одомашнених (вівці, кози, корови і коні), так і диких ссавців (зебри, жирафи, газелі, мавпи, слони, носороги, гіпопотами, бізони, лами, кенгуру та ін.) . Вони також живуть у рослиноїдних рептилій, таких як зелена ігуана.

Вони можуть бути одноклітинними або багатоклітинними, здатні утворювати джгутикові спори (зооспори з одним або декількома джгутиками). Зооспори, які були виявлені у рубці травоїдних тварин, спочатку були класифіковані як найпростіші організми. Рослинний матеріал, що потрапляє в рубець тварин, заселяється зооспорами, які виділяються із спорангіїв. Зооспори прикріплюються до рослинного матеріалу хемотаксично (отримують хімічні сигнали від цукрів, що виділяються рослинними рештками). Потім вони проростають, утворюючи гіфу на протилежному кінці відносно джгутика. Проростання спор відбувається по-різному у моноцентричних і поліцентричних видів. У моноцентричних видів ядра залишаються в клітині, а ризоїди утворюються безядерні. Клітина росте та утворює єдиний спорангій (ендогенний розвиток). У поліцентричних видів утворюються зачатки ризоїдів та викликають кілька спорангіїв (екзогенний розвиток). Клітини формують ризоміцелій, який росте і глибоко проникає у тканини рослин. Вони виділяють ферменти, які перетравлюють рослинну тканину і отримують поживні речовини, необхідні для формування спорангіїв. У сформованих спорангіях дозріває від однієї до 80 зооспор.

Neocallimastigomycota розвиваються в анаеробних умовах, для яких вони мають спеціалізовані органели – гідрогеносоми. Ці органели виконують функції, аналогічні мітохондріям в організмах, що живуть у аеробних умовах. Вони виробляють клітинну енергію з глюкози без участі кисню. Гідрогеназа, яка міститься в гідрососомах, виробляє водень, CO_2, форміат та ацетат як продукти метаболізму. Ці сполуки, разом з лактатом і етанолом, є основними кінцевими продуктами бродіння. Вони утворюються виробляються в результаті анаеробної ферментації полісахаридів клітинної стінки рослин. Здатність Neocallimastigomycota розкладати рослинні волокна надає їм важливу біологічну роль у

живленні багатьох травоїдних, в основному жуйних тварин. Мітохондрії у неокалімастигомікот відсутні.

Протягом свого життєвого циклу вони утворюють зооспори, що прилипають до рослинного матеріалу. Пізніше вони проростають. У міру розвитку вони утворюють спорангії, які викликають появу нових зооспор. Ця група грибів відіграє важливу роль у складній екології травної системи травоїдних тварин. Ці гриби розкладають целюлозу та геміцелюлозу, які наявні в клітинах рослин, що споживаються травоїдними тваринами. Вони відіграють важливу роль у травленні тварин завдяки утворенню целюлолітичних, геміцелюлолітичних, гліколітичних та протеолітичних ферментів, які руйнують рослинні тканини. Крім того, вони виробляють потенційно корисні ферменти, що використовується в біотехнології. Тому їх використовують як добавку до кормів для сільськогосподарськх тварин. Біохімічні особливості Neocallimastigomycotas також роблять їх потенційно корисними в біотехнології для перетворення лігноцелюлози на біоенергетичні продукти.

Донедавна Neocallimastigomycotas відносили до порядку у межах типу Chytridiomicota, але у 2007 році на основі морфологічних, екологічних та ультраструктурних ознак їх виділили у самостійну групу. В даний час їх поділяють на 8 родів і 20 видів. Вивчені ознаки представників, що належать до родів *Anaeromyces, Neocallimastix, Orpinomyces* і *Piromyces*. У *Anaeromyces* талом поліцентричний, утворює велику кількість спорангіїв з одноджгутиковими зооспорами. *Neocallimastix* має моноцентричний талом із одним спорангієм з багатоджгутиковими зооспорами. *Orpinomyces* має поліцентричний талом та утворює багатоджгутикові зооспори. *Piromyces* має моноцентричний талом з одноджгутиковими зооспорами. Рід *Caecomyces* має моноцентричні таломи і утворює багатоджгутикові зооспори. *Caecomyces* незвичайний тим, що не має ниткоподібної ризоїдальної системи. Натомість він має цибулинну ризоїдну систему з характерними сферичними клітинами. На сьогоднішній день описано лише один інший рід *Cyllamyces*, який має ненитчасту ризоїдну систему. *Cyllamyces* формує велику кількість спорангіїв у розгалужених спорангіофорах.

6) Характеристика порядку Mucorales.

До порядку належать види з добре розвиненим несептованим міцелієм. При старінні іноді в гіфах утворюються перегородки. У деяких видів може бути дріжджеподібний ріст, зустрічається клітинний міцелій. Нестатеве розмноження здійснюється нерухомими спорангіоспорами, що утворюються в спорангіях на вертикально розміщених спорангієносцях. В межах порядку простежується поступовий перехід від розмноження спорами до розмноження конідіями. Статевий процес – типова зигогамія, що завершується утворенням зиготи в стані спокою – зигоспори. Зигоспори утримуються на субстраті за допомогою спеціалізованих гіфів – суспензорів (підвіски). Іноді зигоспори оточені гіфами і формують своєрідні плодові тіла.

В основу класифікації порядку покладено особливості нестатевого розмноження грибів. До порядку входять 12–13 родин, 56 родів і приблизно 300 видів. Класифікація мукорових традиційно базується на морфологічних та екологічних ознаках. Нещодавно молекулярні дані виявили, що деякі аспекти традиційної класифікації є досить штучними. В основному представники порядку є сапротрофами, але можуть бути і паразити грибів, рослин, тварин і людини. Багато видів характеризуються високою ферментативною активністю, що використовується людиною, особливо в країнах азіатського континенту.

Родина Mucoraceae (мукорові). Це найбільша родина порядку. Рід *Mucor* (мукор). Представник – *M. mucedo* зустрічається в грунті, на кінському посліді і спричиняє псування продуктів. Спочатку гриб розвивається в вигляді білого міцелію, помітного неозброєним оком. Над поверхнею міцелію незабаром піднімаються вертикальні гіфи – майбутні спорангієнці. Кінці гіфів розширюються, утворюючи спорангії кулястої форми, в яких цитоплазма по периферії ущільнюється і містить багато ядер. Центральна частина гіфів залишається менш щільною, не містить ядер і перетворюється у колонку. З вмісту периферійно частини формуються спори (мітоспори). Після розриву оболонки спорангія

спори розсипаються, а на спорангієносці залишається колонка з частиною стінки спорангія - комірцем. Наявність комірця є діагностичною ознакою. Статеве розмноження можливо лише при зіткненні міцелія з різним статевим знаком («+» і «-»), оскільки вид є гетероталічним. Статевий процес – зигогамія.

Значення видів роду *Mucor* у природі та житті людини дуже велике. Певні види мукору мають високу ферментативну активність (в основному, амілолітичну і протеолітичну), у зв'язку з чим їх використовують як закваску («китайські дріжджі») для отримання зброджених продуктів – таких як «соєвий сир» (процес кодзі), спирт з картоплі. Деякі види мукора є патогенними, наприклад *M. pusillum* вражає центральну нервову систему, органи слуху людини, *M. racemosus* викликає захворювання легенів у птахів.

Рід *Rhizopus* (ризопус). Для нього характерна наявність спорангієносця темного кольору. У багатьох видів є столони, що дозволяють швидко освоїти субстрат. Гриби цього роду найчастіше поселяються на продуктах харчування і мають назву чорна цвіль або головчаста цвіль, характеризуються високою ферментативною активністю, а також можуть продукувати органічні кислоти. *R. oryzae* спричиняє мікоз теплокровних тварин. *R. nigricans* містить пектинруйнуючі ферменти, тому застосовується для мацерації стебел льону в текстильній промисловості.

Рід *Absidia* (абсидія). Відрізняється від роду ризопус тим, що спорангієносці з грушоподібними спорангіями відходять від середини дуги столону. *A. corymbifera* викликає бронхомікоз людини, може вражати центральну нервову систему. *A. septata* – збудник легеневих мікозів, може поселятися в зовнішніх слухових проходах людини.

Рід *Pilobolus.* Представники роду є копрофілами, зустрічаються на гною. Спорангії темні, з товстою, резистентною стінкою. Характеризуються спорангіями, що відкидаються з силою (тургорний тиск 5,5 атм) на відстань більш ніж 2 м. Спорангієносці мають позитивний фототропізм (повертаються в напрямку до сонця).

7) Сучасні погляди на систематику Zoopagomycota.

Зоопагові гриби раніше входили дос кладу відділу Zygomycota, до якого відносили на основі статевого розмноження зигоспорами, відсутності багатоклітинних спорокарпіїв і утворенням ценоцитних гіф. Проте дані молекулярної філогенії, які включали аналіз набору даних у масштабі геному для 46 таксонів, включаючи 25 зигоміцетів і 192 білки, не підтвердили монофілію відділу. Були зроблені висновки, що зигоміцети складаються з двох основних клад, які утворюють парафілетичний клас. Було запропоновано офіційну філогенетичну класифікацію, яка включає два типи, шість підвідділів, чотири класи та 16 порядків. На основі цих результатів визначено відділи Mucoromycota та Zoopagomycota. Zoopagomycota включає Entomophtoromycotina, Kickxellomycotina та Zoopagomycotina; він являє собою найдавнішу дивергентну лінію зигоміцетів і містить види, які в основному є паразитами та патогенами дрібних тварин (наприклад, амеб, комах тощо) та інших грибів, тобто мікопаразитів. Mucoromycota включає Glomeromycotina, Mortierellomycotina та Mucoromycotina і є сестрою Dikarya. Це більш похідна клада зигоміцетів і в основному складається з мікоризних грибів, кореневих ендофітів і деструкторів рослинного матеріалу. Аналізу підлягають еволюція трофічних режимів, морфологія та дані складу геному. Більшість видів Zoopagomycotina є мікроскопічними і їх важко досліджувати. Їх не можна вирощувати окремо від організмів-господарів в аксенічній культурі, тому отримання чистої ДНК для молекулярних досліджень, заснованих на вивченні послідовностей рибосомної ДНК, є складним завданням. Види Zoopagomycotina, можливо, зазнали прискореної еволюції, тому можна припустити в даній групі формування декількох еволюційних гілок і високу частоту паралельних еволюційних змін.

Zoopagomycotina є мікроскопічними і зазвичай є облігатними паразитами інших зигомікотових грибів і мікроскопічних ґрунтових тварин, таких як нематоди, коловертки та амеби. Деякі види є ендопаразитами, які живуть здебільшого в тілах своїх хазяїв і залишають хазяїна лише тоді, коли виробляють спори. Інші види є ектопаразитами (наприклад, *Syncephalis, Piptocephalis*), які живуть поза організмом господаря, але

виробляють спеціалізовані органи, які називаються гаусторіями, що проникають всередину тіла господаря, щоб захоплювати поживні речовини господаря. Подібні гаусторії зустрічаються у біотрофних патогенах рослин, тварин і грибів у кількох інших основних лініях грибів. Як і більшість інших зигомікотових грибів, Zoopagomycotina має клітинні стінки, що містять хітин, і ценоцитарні (несептовані) гіфи. Їх вегетативне тіло складається з простого, розгалуженого або нерозгалуженого талома. Нестатеве розмноження здійснюється конідіями (у Helicocephalum), хламідоспорами, одно- або багатоспорові спорганіолями. Спорангіоспори багатоспорові утворюються в простих або розгалужених ланцюжках (мероспорангії), як правило, з пухирця або ніжки. Багато видів формують гаусторії. У випадках, коли формуються статеві спори (зигоспори), вони є кулястими і без орнаментації оболонки. Гіфи, які використовуються під час статевого процесу, схожі на вегетативні гіфи або в деяких випадках можуть бути трохи більшими.

Zoopagomycotina є або облігатними мікопаразитами, або збудниками безхребетних, включаючи нематод, коловерток і амеб. Представники родини Піптоцефалісових (Piptocephalidaceae) – паразити грибів, головним чином мукорових.

Entomophthoromycotina включає паразитів комах і кліщів, коменсалів рептилій і земноводних, а також маловідомих паразитів десмідових водоростей. Kickxellomycotina включає різноманітне угруповання грибів, пов’язаних із задньою кишкою членистоногих, сапробних видів із широким діапазоном субстрату та мікопаразитів. Представники Zoopagomycotina майже виключно характеризуються асоціаціями з тваринами та грибами, по суті не пов’язані з живими рослинами, як патогенами чи симбіонтами.

За науковими даними 2016 р. Zoopagomycotina включає 19 родів і 228 видів.

8) Характеристика класу Trichomycetes.

Клас трихоміцети об'єднує близько 100 видів, що мешкають в кишечнику, шлунку або на анальних пластинках водних або наземних комах, ракоподібних, багатоніжок, прикріплений за допомогою особливої клітини, від якої розвиваються частіше нерозгалуджені гіфи з целюлозною оболонкою. Вони облігатними екто- або ендосимбіонтами.

Характерною ознакою трихоміцетів є особливість будови міцелію. Він тонкий, може бути одноклітинним і багатоклітинним розгалуженим з мікропоровими септами. Спочатку їх гіфи ценоцитні, у деяких видів вони залишаються такими ж, а у інших згодом набувають септованого вигляду. До субстрату міцелій прикріплюється клітиною-ніжкою.

Нестатеве розмноження у різних предстаинків здійснюється по-різному. У ряду представників всередині кінцевого сегмента або в ряді сегментів (спорангіїв) гіф утворюються багатоядерні макроконідії, які зразу ж проростають або утворюються спочиваючі мікроконідії. У деяких представників конідії здатні рухатися подібно до амеб. У деяких трихоміцетов здатність утворювати спори відсутня, а сам міцелій розпадається на членики – артроспори, які є гомологічні спорангіям. У ряду видів утворюються спори з придатками – трихоспори. Завдяки унікальним трихоспорам цей клас отримав свою назву.

Для деяких видів характерний статевий процес, в результаті якого зливаються два протопласта, що відокремилися в нитки, або в сегменті нитки зливаються два ядра, або зливаються сусідні клітини в нитки, і таким чином утворюється товстостінна спочиваюча зигота. Е. Мюллер, В. Леффлер (1995), Н. П. Черепанова (2004) вказують на те, що статевий процес у трихоміцетів невідомий.

Ці кишкові гриби комах зустрічаються по всьому світу в усіх місцях існування. До трихоміцетів відносять представників порядків Harpellales та Asellariales. Проте, останнім часом на основі даних молекулярної генетики ці групи грибів віднесено до підвідділу Kickxellomycotina.

9) Підвідділ Кіксхеллові (Kickxellomycotina).

Kickxellomycotina є сапротрофами, живуть у ґрунті, а також серед них є паразити та симбіонти грибів. Представники даного підвідділу мають септований міцелій. За сучасними даними підвідділ включає 2 класи та 8 порядків.

Порядок харпелальние (Harpellales). Harpellales – порядок грибів, що відносяться до підвідділу Kickxellomycotina. Гриби цього порядку мешкають в травному тракті двокрилих комах. Їх вегетативне тіло представлено простими або розгалуженими септованими гіфами. До складу клітинних стінок входить хітин і хітозан У анаморфній стадії формуються булавоподібні або циліндричні конідії з довгими ниткоподібними придатками, які в 3-6 разів перевищують довжину конідій. Припускають, що роль цих придатків полягає у «захопленні» і утриманні жертви. У циклі розвитку харпелальних відмічені телеоморфи. Під час статевого процесу зливаються або дві сусідні клітини нитки, або клітини паралельно розташованих ниток. У деяких представників статевий процес може бути сильно спрощений і зводиться до злиття двох протопластів з гаплоїдними ядрами, що знаходяться в одній клітині. До харпелальних належить гриб *Harpella melusinae*, який розвивається на мошках. Мікологи припускають, що харпелальні є в еволюційному плані найбільш просуненими формами. Harpellales переважно асоціюються з личинками водних комах, а іноді з прісноводними рівноногими ракоподібними, прикріпленими до внутрішньої або задньої кишки. Вони також прикріплюються до слизової оболонки середньої кишки нижчих двокрилих (Nematocera, до яких належать комарі, журавлі, журавлі, мошки та мошки), одноденок (Ephemeroptera), веснянок (Plecoptera), жуків (Coleoptera) та волохокрильців (Trichoptera).

Порядок Asellariales включає види, які мешкають у наземних, прісноводних і морських ізоподах (Isopoda: Crustacea), таких як мокриці, жуки-таблетки та морські щитівки; а також шестиногі ногохвістки (Collembola), примітивні родичі комах. Найчастіше вони описуються як симбіотичні з господарями, але природа асоціації зовсім не є зрозумілою. Безумовно, гриби є вузькоспеціалізованими, вони живуть в кишечнику членистоногих, тому вони можуть бути комменсалами (асоціація, в якій один вид отримує певну користь, а інший залишається незмінним). Але як гриби вони здатні виробляти багато травних ферментів, тому це може бути мутуалістичним симбіозом, у якому гриб забезпечує поживними речовинами господарів комах, сприяючи перетравленню їжі. Кілька видів, здається, паразитують на певній стадії розвитку господаря. Усі дані свідчать про те, що відома лише частина видів кишкових грибів членистоногих. У аселарових наявна лише анаморфна стадія розвитку, яка характеризується формуванням ланцюжка «артроспор», що розвиваються із сегментів гіф. Клітинна стінка за хімічними параметрами подібна до клітинної стінки харпелових.

10) Характеристика гломероміцетів (Glomeromycetes).

Гломероміцети включають близько 230 видів; раніше їх розглядали у складі відділу зигоміцетів. Найдавніші викопні рештки, які достовірно належать гломероміцетам, мають вік 460 млн. років. Практично всі гломероміцети утворюють арбускулярну мікоризу з наземними рослинами, у тому числі з деякими мохоподібними, проте у них не виявлено специфічності щодо рослин-господарів. Гломероміцети *Geosiphon pyriformis* не утворюють мікоризу, вони мають внутрішньоклітинних симбіонтів — ціанобактерії з роду Nostoc. Статевий процес у переважної більшості представників відсутній. Через прихований спосіб життя даних про географічне поширення гломероміцетів практично немає. Практично всі гломероміцети є облігатними симбіотрофами та утворюють ендомікоризу (арбускулярну мікоризу) з більш ніж 80% досліджених видів наземних рослин. Цей вид мікоризи переважає у саванах, пустелях і тропічних лісах, а в помірних широтах вона зустрічається у 8 з 10 видів трав'янистих рослин. Гломероміцети утворюють мікоризу з такими господарсько важливими рослинами, як злаки. Вони утворюють мікоризу не тільки з багатьма видами квіткових рослин, але також з деякими голонасінними, мохоподібними та судинними споровими рослинами. Арбускулярна мікориза може підвищувати врожайність сільськогосподарських культур, отже, гломероміцети можуть мати важливе господарське значення. Міцелій гаплоїдний, несептований (ценоцитний) або з септами, розвивається у ґрунті та проникає у тканини коренів рослин, де поширюється між клітинами паренхіми кори. У деяких представників

гіфи можуть утворювати анастомози. Септи можуть утворюватися в старіючих частинах міцелію або після утворення спор.

На відміну від ектомікориз, що формують зовнішній чохол навколо коренів, мікоризи гломероміцетів практично не змінюють морфологію коренів і не супроводжуються втратою кореневих волосків. Тільки іноді на поверхні кореня можна виявити мережу гіф, що з'єднують внутрішньотканинний міцелій з грибом, який знаходиться в ґрунті. Гіфи гломероміцетів проникають через клітинну стінку клітин кореня і викликають формування вп'ячування плазмалеми, в якому утворюють деревоподібно розгалужені утворення – арбускули, які забезпечують фізіологічні контакти рослин і грибів на міжклітинному рівні, таким чином вони виконують функцію живлення. Крім арбускул, під клітинною стінкою рослини-симбіонта або поза її межами часто зустрічаються округлі здуття – везикули. У деяких випадках гриб зосереджується у спеціальних бульбах. Живлення рослин відбувається шляхом перетравлення ними арбускул гриба, інколи ж везикул і гиф. Найбільш важливими речовинами, які рослини отримують від грибів в арбускулярній мікоризі, є сполуки фосфору. Виділити гломероміцети у чистій культурі без рослин-симбіонтів досі не вдається. До гломероміцетів відноситься *Geosiphon pyriformis*, всередині здуття гіф якого розташовуються внутрішньоклітинні симбіонти – нитчасті ціанобактерії з роду *Nostoc* (як правило, *Nostoc punctiforme*). Більшість гломероміцетів втратили здатність до статевого розмноження. Статевий процес у вигляді зигогамії описаний тільки у двох видів. У той же час, *Glomus* має набір з 51 гена, що кодує білки, необхідні для проходження мейозу, і передбачається, що види *Glomus* можуть мати криптичний статевий процес. Можливе розмноження фрагментами гіф, що залишаються у ґрунті.

Більшість представників розмножується простими спорами, що формуються на кінцях гіф, діаметром 80-500 мкм (гломоспорами), і складнішими азигоспорами, що утворюються в кінцевих спорангіях. Азігоспори мають складну шестишарову стінку, що містить хітин та целюлозу, і служать не тільки для відтворення, але і для перенесення несприятливих умов. Спори гломероміцетів завжди багатоядерні, вони можуть містити від 50 до декількох тисяч ядер. Невідомо, ідентичні ці ядра генетично або вони мають змішаний набір генотипів. Вони також містять ліпідні та білкові глобули. Вони утворюються поза коренів, рідше – всередині них. Спори можуть утворюватися поодиноко, пухкими скупченнями, щільними масами чи в спорокарпах. Спорокарпи є аггломерацією декількох сотень тисяч спор, а їх розмір варіює від 500 мкм до 4 см. Спорокарпи іноді вкриті зовнішнім перидієм і найчастіше утворюються на поверхні грунту. Спори можуть бути занурені в міцелій або розташовуватися радіально у переплетенні гіф. Шляхи проростання спор відрізняються в різних таксонах: ростова трубка може проходити через стінку спори або через місце прикріплення до гіфи, у процесі проростання можуть брати участь спеціальні плівчасті структури. Проростання спор може посилюватися під впливом факторів, що продукуються рослинами. Відмічено, що стриголактони індукують проростання спор, які опинилися поблизу можливого кореня-господаря. Проникнення гломероміцетів у нові корені може здійснюватися за допомогою спор або безпосередньо через гіфи, що виходять із колонізованого кореня. На поверхні кореня гриб формує апресорії (гіфоподії), які дозволяють гіфам проникнути у клітини ризодерми.

Гломероміцети можуть мати важливе господарське значення, оскільки утворення симбіозу з ними може підвищувати врожайність культурних рослин. Наприклад, показано, що гломероміцет *Glomus intraradices* при одночасній інокуляції в рослину з *Trichoderma atroviride* діє як біостимулятор, посилюючи ріст, поглинання поживних речовин та врожайність овочів. Довгий час гриби, що утворюють арбускулярну мікоризу, розглядалися у складі роду Endogone у відділі зигоміцетів. Потім було виділено кілька родів, а в 1990 був описаний порядок Glomerales, що складається з трьох родин. Згідно з філогенетичною класифікацією зигоміцетових грибів 2016 року, гриби, що утворюють арбускулярну мікоризу, належать до відділу Mucoromycota, в якому виділяються у

підвідділ Glomeromycotina з єдиним класом Glomeromycetes. Цей клас включає чотири порядки: Archaeosporales, Glomerales, Diversisporales та Paraglomerales.

Аналіз послідовностей генів рРНК малої субодиниці рибосоми (SSU) показав, що гломероміцети мають спільного предка з вищими грибами (Dikarya) і є сестринською групою по відношенню до аскоміцетів та базидіоміцетів. Проте дані аналізу білоккодуючих генів свідчать про те, що гломероміцети – одна з груп у складі парафілетичної групи зигоміцетів. Якщо гломероміцети і Dikarya – сестринські таксони, то рисою, що їх об'єднує, є здатність вступати в мутуалістичні відносини з рослинами і водоростями, яка дуже рідко зустрічається серед представників інших клад. З зигоміцетами гломероміцетів зближує наявність несептованого (ценоцитного) міцелію та ряд рис будови спор та спорокарпіїв, які обидві групи могли успадкувати від загального предка.

Рекомендована література

1. Adl S. M. et al. 2019. Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes. Journal of Eukaryotic Microbiology. 66 (1): 4–119.
2. Акулов О. Ю., Леонтьєв Д. В. Загальна мікологія: підручник для вищих навчальних закладів. Харків: Вид. група «Основа», 2007. 228 с.
3. Антоняк Г. Л., Калинець-Мамчур З. І., Дудка І. О., Бабич Н. О., Панас Н. Є. Екологія грибів. Львів: ЛНУ імені Івана Франка, 2013. 628 с.
4. Бойко М. Ф. Систематика прокаріотів, грибів, водоростей. Херсон: Айлант, 2004. 36 с.
5. Костіков І. Ю., Джаган В. В., Демченко Е. М., Бойко О. А., Бойко В. Р., Романенко П. О. Водорості та гриби: навчальний посібник. К.: Арістей, 2006. 350 с.

Тема 6. Відділ Ascomycota

Завдання для самостійної роботи:

1. Опрацювати питання, винесені на самостійне вивчення.

1) Чергування анаморфи та телеоморфи у життєвому циклі аскомікотових грибів.
2) Типи сумок та їх функції.
3) Особливості будови плодових тіл сумчастих грибів.
4) Особливості розвитку пекарських дріжджів (*Saccharomyces cerevisiae*).
5) Різноманітність тафринових грибів.
6) Клас Дотідеоміцети (*Dothideomycetes*). Діагностичні ознаки. Представники.
7) Клас Леоціоміцети (*Leotiomycetes*). Діагностичні ознаки. Характеристика порядків Erysiphales (еризифальні), Leotiales (леоцієві), Helotiales (гелоціальні), Rhytismatales (ритизматальні).
8) Клас Пецицоміцети (*Pezizomycetes*). Загальна характеристика. Представники.
9) Клас Сордаріоміцети (Sordariomycetes). Діагностичні ознаки. Представники.
10) Біологія сумчастих лишайників.
11) Анатомічна структура таломів лишайників.
12) Систематика сумчастих лишайників.

2. Заповнити термінологічний словник.

У термінологічному словнику записати визначення наступних понять:
проста септа, брунькування, псевдоміцелій, апресорії, гаусторії, плектенхіма, сфацелія, склероцій, строма, муміфікований плід, архікарп, аскогон, аскогенні гіфи, трихогіна, дикаріон, гаметангіогамія, соматогамія, конідії, аск, прототунікатні аски, еутунікатні аски, унітунікатні аски, бітунікатні аски, оперкулятні аски, іноперкулятні аски, аскома, перидій,

аскострома, локули, клейстотецій, хазмотецій, перитецій, апотецій, псевдотецій, перифізи, парафізи, анаморфа, телеоморфа, голоморфа, сфацелія, ексципул, мікобіонт, фікобіонт, ексципул, ридзини, гомф, лобули, цифели, псевдоцифели, цефалодії, гомеомерний талом, гетеромерний талом, жирові. клітини, рухливі гіфи, плектенхіма, подеції, соредії, ізидії, соралі, леканоровий, лецидієвий і біоторовий типи апотеціїв, гістеротеції, пікноконідії, епігеїди, епіліти, епіфіти, психрофіти, криофіти, ксерофіти, епіксили, зенкери, імпресорії, апресорії.

3. Дати відповіді на запитання для самоаналізу і самоперевірки знань

1. Які типи вегетативного тіла характерні для представників відділу Ascomycota?
2. Як називаються статеві органи сумчастих грибів?
3. Яку біологічну роль виконують аскогенні гіфи у аскомікотових грибів?
4. Що таке аск та які типи асків відомі у Ascomycota?
5. Скільки та які класи включає відділ Ascomycota?
6. Які ядерні стадії спостерігаються в життєвому циклі тафринових грибів?
7. Який гриб викликає хворобу «кишеньки кісточкових»?
8. Представники якого роду тафринових грибів утворюють плодові тіла?
9. Чим представлене вегетативне тіло у сахаромікотових грибів?
10. На яких субстратах розвиваються гриби роду *Candida*?
11. Які типи вегетативного тіла характерні для представників відділу Ascomycota?
12. Як називаються статеві органи сумчастих грибів?
13. Яку біологічну роль виконують аскогенні гіфи у аскомікотових грибів?
14. Що таке аск та які типи асків відомі у Ascomycota?
15. Скільки та які класи включає підвідділ Пезизові (Pezizomycotina)?
16. Які ядерні стадії спостерігаються в життєвому циклі тафринових грибів?
17. Що таке плодове тіло гриба? Які типи плодових тіл характерні для Ascomycota?
18. Що таке апресорії та яку функцію вони виконують?
19. Які стадії наявні у життєвому циклі вентурії?
20. На якій стадії розвитку *Claviceps purpurea* веде себе як паразит, а на якій – як сапротроф?
21. Як називається шар гетеромерної слані лишайників, де зосереджені водорості?
22. Назвіть листуваті лишайники.
23. Назвіть основні органічні речовини, які утворюються в лишайниках.
24. Чим зумовлене забарвлення слані лишайників?
25. Як відбувається живлення лишайників?
26. Який клас грибів найчастіше бере участь в утворенні лишайників?
27. Які синьозелені водорості входять до складу лишайників?
28. Як здійснюється вегетативне розмноження лишайників?
29. Як називається наука, що вивчає лишайники?
30. Які виділяють екологічні групи лишайників?

Інформаційний матеріал

1) Чергування анаморфи та телеоморфи у життєвому циклі аскомікотових грибів.

У циклах розвитку сумчастих грибів анаморфна відіграє велику роль, забезпечуючи їхнє розселення. Особливо велике значення конідіальна стадія має для паразитичних аскоміцетів. Конідіоносці, найчастіше прості, нерозгалужені, розвиваються на поверхневому міцелії або в особливих утвореннях – пікнідах. Анаморфа може настільки відрізнятися від телеоморфи, що її описували як самостійний вид. Наприклад, конідіальна стадія ріжок носить назву сфацелія. І тільки за ретельного вивчення онтогенезу грибів

вдалося об'єднати обидві стадії розвитку в одному життєвому циклі ріжок. Не випадково багато анаморф аскоміцетів мають другу назву.

Розвиток телеоморф проходить у дві стадії: 1) утворення гаметангіїв на гаплоїдному міцелії та перебіг статевого процесу (гаметангіогамія); 2) розвиток сумки. У ряді випадків статевий процес може бути у вигляді соматогамії (злиття двох клітин міцелію з утворенням дикаріону) або у вигляді сперматизації. При цьому процесі антеридії не утворюються, їх роль виконують дрібні чоловічі клітини, схожі на конідії (спермації), що проникають через трихогіну в аскогон. У типовому випадку на гаплоїдному міцелії утворюються гаметангії. Жіночий гаметангій – аскогон має розширену нижню частину і витягнуту верхню трихогіну. Після утворення гаметангіїв відбувається статевий процес – гаметангіогамія, яка протікає у кілька етапів. 1. Трихогіна аскогона прилягає до чоловічого гаметангію – антеридію, вміст якого перетікає в аскогон. 2. Чоловічі та жіночі ядра всередині аскогону попарно об'єднуються, але не зливаються. 3. З аскогону виростають аскогенні гіфи (набір хромосом n + n), верхівка яких згодом може загинатися гачком. 4. Ядра синхронно діляться, а два ядра, що знаходяться на верхівці, відчленовуються двома перегородками. 5. Ядра у верхівці гіфи зливаються (2n). 6. Потім відбувається редукційний поділ із утворенням 4 гаплоїдних ядер. Кожне ядро оточується частиною плазмової маси і перетворюється на аскоспору. Так завершується формування сумки з аскоспорами, яких може бути 4-8. Зазвичай аскоспора оточена подвійною мембраною та має стінку. Спори відрізняються за розмірами, поверхнею, кольором.

2) Типи сумок та їх функції.

Сумки утворюються безпосередньо на міцелії або всередині плодових тіл (аском). У різних представників сумки відрізняються будовою, що є однією важливих систематичних ознак. Сумки можуть мати різну форму (булавоподібну, овальну, циліндричну і т. д.), містити різну кількість спор. В залежності від будови оболонки розрізняють два типи сумок: прототунікатні та еутунікатні. Останні в залежності від кількості шарів оболонки поділяються на унітунікатні та бітунікатні. Прототунікатні сумки мають ніжну тонку оболонку або оболонки може взагалі не бути. Такі сумки характерні для плодових тіл ґрунтових чи водних грибів. Унітунікатні сумки мають одну оболонку, яка складається з двох не відокремлених один від одного шарів. Товщина оболонки та будова верхівки можуть бути різними. Є пристосування для активного розкидання спор. Сумки більш примітивного типу розкриваються тріщиною, сумки складнішої будови – кришечкою.

Бітунікатні сумки мають оболонку з двома роздільними шарами. Зовнішній шар називається екзоаском (екзотуніка), він нееластичний і може розриватися. Внутрішній шар називається ендоаском (ендотуніка).

3) Особливості будови плодових тіл сумчастих грибів.

У сумчастих грибів розрізняють справжні плодові тіла (аскоми) та несправжні (аскостроми). Виділяють три типи аском: клейстотецій (замкнене плодове тіло), перитецій (напівзамкнене плодове тіло з вивідним отвором на вершині) та апотецій (відкрите плодове тіло). Клейстотецій - закрите плодове тіло, всередині якого знаходяться сумки зі спорами. Складно влаштовані клейстотеції зовні мають оболонку (перидій), поверхня якої нерівна. Таке плодове тіло утримується на субстраті також за рахунок придатків (підвісок) різної форми, що має діагностичний характер. У порожнині клейстотеція знаходяться одна або кілька сумок, розміщені біля основи пучком. У просто організованих клейстотеціях порожнини немає, а овальні сумки розташовані безладно (наприклад, *Penicillium*). Спори вивільняються після руйнування перидія. Перитецій – напівзамкнене плодове тіло. Форма його може бути округлою, кулястою або глечикоподібною з отвором на верхівці. Перитеції відрізняються великою різноманітністю. У деяких грибів перитеції знаходяться на поверхні субстрату і мають зовнішню оболонку перидій. Сумки та стерильні клітини (парафізи) розташовуються всередині плодового тіла. Перидій може бути світлим, темним або яскраво забарвленим. Поверхня варіює від гладенької до горбкуватої, буває з волосками, щетинками. Спори вивільняються через вивідний отвір на

верхівці перитеція. Перитеції можуть бути занурені у спеціальне сплетення вегетативний гіф – строму. У таких перитеціїв перидій відсутній. При цьому перитеції можуть бути занурені лише частково, основою, а більша частина перитецію розміщена над стромою, наприклад, у нектрії (*Nectria*). В іншому випадку перитеції повністю занурені у строму, наприклад у ріжок (*Claviceps*).

Апотецій – відкрите плодове тіло, найдосконаліший тип аском, найчастіше блюдцеподібної, чашоподібної форми, різноманітного забарвлення (червоного, помаранчевого, жовтого, коричневого та ін.). Поверхня апотеція вистелена гіменієм, спороносним шаром, що складається із сумок та парафіз – безплідних гіф, які іноді можуть розгалужуватися. Парафізи виконують захисну функцію, тому що можуть змикатися верхівками над сумками, утворюючи епітецій. Залежно від способу розвитку розрізняють три типи апотеціїв: відкритий (гіменій відкритий із самого початку розвитку апотеція); напіввідкритий (спочатку апотецій закритий, а на момент дозрівання аскоспор він відкривається); закритий (апотеції завжди замкнуті, що характерно для підземних форм). Розміри апотеціїв сильно варіюють від мікроскопічних до макроскопічних. У деяких грибів апотеції мають ніжку та підняті над субстратом, у інших утворюються підземні апотеції (наприклад, трюфель).

Аскостроми. У стромах, утворених несправжньою тканиною (плектенхімою), відбувається спочатку утворення гаметангіїв, потім статевий процес і розвиток сумок. У цих ділянках плектенхіма розсувається, утворюється порожнина – локула із сумками. Згодом над локулою «тканина» строми руйнується, утворюється отвір. Зовні у багатьох видів це утворення подібе до перитецію і називається псевдотецій.

4) Особливості розвитку пекарських дріжджів (Saccharomyces cerevisiae).

Пекарські дріжджі (*Saccharomyces cerevisiae*) належать до роду Saccharomyces (сахароміцес). Вегетативне розмноження їх здійснюється рубчиковим брунькуванням. На материнській клітині утворюється випинання, воно збільшується, потім відокремлюється від материнської клітини перегородкою, після чого можливий відрив дочірньої клітини. На місці клітини, що відбрунькувалася, залишається рубчик. Тому на материнській клітині є власний рубчик, і навіть рубчики від дочірніх клітин. За кількостю таких рубчиків можна визначити кількість утворених дочірніх клітин.

У пекарських дріжджів (*S. cerevisiae*), що існують тільки в культурі (у природних субстратах відсутні), цикл розвитку гаплодиплобіонтний. Вид гетероталічний. Після злиття вмісту гаплоїдних гаметангіїв утворюються диплоїдні клітини, які починають брунькуватися (диплоїдні дріжджі). За розмірами вони трохи більші за гаплоїдні клітини. Згодом диплоїдна клітина може перетворитися на сумку, в якій відбувається редукційний поділ з утворенням чотирьох гаплоїдних аскоспор, що дають початок гаплоїдних клітин. Таким чином, частина життєвого циклу проходить у гаплоїдному, інша частина циклу розвитку – у диплоїдному стані.

Дріжджі використовуються людиною в хлібопеченні, виноробстві з глибоким давнини, оскільки здатні зброджувати цукри з утворенням спирту. В даний час отримано сотні рас дріжджів.

5) Різноманітність тафринових грибів.

Усі відомі представники тафринових грибів – паразити вищих рослин, які викликають різні патологічні зміни: утворення галів та інших деформацій листків і пагонів, плямистість, «відьмині мітли», ураження плодів, які називаються «кишеньками» або «дутими плодами» (насіння не розвивається, усередині плоду утворюється порожнина). Можуть існувати в міцеліальній або дріжджовій формі, причому міцеліальні форми є облігатними біотрофами і розвиваються лише в тканинах зараженої рослини, а тарифнові з дріжджовою формою ведуть сапротрофний спосіб життя і розмножуються нестатевим способом (брунькуванням). Ряд представників утворює дріжджові колонії лише за умов лабораторного культивування, а в природі ця форма невідома. Міцелій буває однорічним, тоді він припиняє життєдіяльність після спороношення або багаторічним, тоді зимує у

тканинах рослин. У життєвому циклі тафринових грибів переважає псевдодикаріонтичний міцелій, що зближує їх з базидіоміцетами. Дикаріотизація відбувається зазвичай на стадії аскоспор або бластоспор, що брунькуються (останні являють собою клітини дріжджової форми).

Згідно з даними традиційного кладистичного аналізу, підвідділ є монофілетичною групою, проте між класами існують значні відмінності в рибосомних генах. Було висловлено припущення про парафілітичність підвідділу, яке знайшло певне підтвердження в даних молекулярно-філогенетичних досліджень, що проводилися в 2000 А. Телером і співавторами і в 2001 У. Ерікссон. Наступні дослідження знову підтвердили монофілію підвідділу Taphrinomycotina як базальної групи у відділі Ascomycota.

У 2011 році склад підвідділу Taphrinomycotina поповнився ще одним класом: Archaeorhizomycetes (археоризоміцети), до якого був включений єдиний рід *Archaeorhizomyces*. Згідно з попередніми результатами філогенетичного аналізу, даний клас є сестринською групою для клади, утвореної схізосахароміцетами і пневмоцистидоміцетами. Пізніше з'явилися дані, які змушують знову сумніватися в монофілії Taphrinomycotina. Так, у дослідженні 2017 року основна частина Taphrinomycotina, Neolectomycetes та Archaeorhizomycetes представлені як три послідовно відокремлювані клади в основі відділу Ascomycota

Клас Тафриноміцети (Taphrinomycetes). Стадія дикаріону домінує у життєвому циклі та приурочена до паразитичної стадії, гаплоїдна – сапротрофна. Сумки еутунікатні, розташовані відкрито на міцелії. Біотрофні паразити вищих рослин, що продукують фітогормони (цитокініни, індолілоцтову кислоту) і стимулюють їх утворення самими рослинами. Тафринові – найдавніша група аскоміцетів, вихідна для інших. Порядок Протоміцетові (Protomycetales) Паразитують на зонтичних та складноцвітих. Розвиваються на стеблах, черешках і жилках листків, міцелій у судини не проникає, викликають утворення невеликих галів, пухлин або здуття. На міцелії термінально чи інтеркалярно утворюються аскогенні клітини (називаються у цих грибів хламідоспорами), які розташовуються у тканинах рослини або під епідермісом. Вони проростають з утворенням пухирців, які називаються синасками (складними сумками), а в них уже відбувається формування аскоспор.

Клас неолектоміцети (Neolectomycetes). Неолектоміцети – єдині з Taphrinomycotina, що утворюють плодові тіла. Булавоподібні плодові тіла вкриті гіменієм, які складається тільки з сумок без парафіз. При формуванні асків гіфи не утворюють гачок, що є важливою відмінністю цих грибів від інших сумчатих. Ростуть у бореальних та тропічних лісах, трофічна стадія слабо вивчена.

Клас Пневмоцистидоміцети (Pneumocystidomycetes) Представники роду - паразити ссавців, включаючи людину. *Pneumocystis pneumonia* – одноклітинний організм, позаклітинний паразит, розвивається у легенях, викликає пневмонію. На поживних середовищах не росте. Захворювання з'являються у людей із пригніченою імунною системою хворих СНІДом при трансплантації кісткового мозку. Поширений у вигляді «сплячої» інфекції у здорових людей

Клас Шизосахароміцети (Schizosaccharomycetes). Талом одноклітинний – дріжджові гриби, вегетативне розмноження здійснюється поділом. Як і багато дріжджів, що брунькуються, зброджують цукри і зустрічаються на доступних вуглеводних субстратах.

Клас Архаоризоміцети (Archaeorhizomycetes). Має один порядок Archaeorhizomycetales, родину Archaeorhizomycetaceae та рід *Archaeorhizomyces*. Число передбачуваних видів 250, широко поширені в ґрунтах різних природних зон, у лісових та лучних екосистемах, у кореневій зоні ялини, сосни та інших рослин, що колонізують деревину. *Archaeorhizomyces finlayi, A. borealis* – єдині поки що описані види. Екологічна роль їх поки що не вивчена.

6) Клас Дотідеоміцети (Dothideomycetes). Діагностичні ознаки. Представники.

Характерною ознакою представників порядку є наявність плодових тіл, які представлені псевдотеціями. Сумки бітунікатні, з двома оболонками, зовнішньою, щільною, яка розривається при дозріванні на верхівці, і внутрішньої, еластичної, яка витягується в трубку. Сумки формируются в порожнинах сплетення гіф – локулах. Справжні плодові тіла з власними оболонками відсутні, формуються псевдотеції, які розриваються на вершині, внаслідок розчинення гіф аскостроми. Зрілі псевдотеції подібні на плодові тіла інших сумчастих грибів. Покриви аскоспор утворюються з мембран навколоядерного мішка. Мають розвинуті конідіальні спороношення. Система цих грибів в основному базується на числі сумок в локулі. Більшість дотідеоміцетів є сапротрофамиів,, а також є патогени, що викликають плямистості рослин.

Порядок Дотідейні (Dothidiales). Найбільш шкідливі збудники хвороб відносяться до родів мікосферелла і дідимелла. Види роду мікосферелла – *Mycosphaerella* викликають білу плямистість листків у культурних рослин. Так, *M.fragaria* – збудник білої плямистості листків суниці. На пошкоджених листках з'являються білі плями з пурпурною облямівкою. Влітку розвивається конідіальна стадія *Ramularia tulasnei*, зимують на стадії утворення псевдотеціїв. Вид *M. sentina* – сумчата стадія збудника білої плямистості груші – *Septoria piricola*; *M. ribis* – сумчатая стадія збудника возбудителя білої плямистості, або септоріоза, смородини – *Septoria ribis*; *M.citri* викликає темнобуру плямистість цитрусових та ін. До роду дидімелла (*Didymella*) – відноситься сумчата стадія збудників аскохітоза огірка, – аскохітоза гороха. В цикл розвитку входить недосконала стадія *Ascochyta cucumeris, A. pisi*.

Порядок Плеоспорові (Pleosporales). Аскостроми плеоспорові – одна або кілька локул з вертикально розташованими гифами, які перетворюються в псевдопарафізи. Відносно невеликі сумки, які в локулах або утворюють шар гіменію, або зібрані у пучки. Вони завжди бітунікатні. Парафізи септовані. Аскоспори з перегородками. Представники відомі як сапротрофи на різноманітних рослинних рештках (наприклад, Cucurbitaria caraganae), а також є паразити рослин, які спричиняють кореневі і стеблові гнили, плямистості листів і стебел рослин. Телеоморфи: *Pleospora* (*Stemphylium* анаморфа, конідіальна стадія), *Pyrenophora* (*Drechslera* анаморфа, конідіальна стадія), *Cochliobolus* (*Bipolaris*, *Curvularia* анаморфа, конідіальна стадія), *Venturia* (*Fusicladium* анаморфа, конідіальна стадія), *Lewia* (*Alternaria* анаморфа, конідіальна стадія).

Рід вентурія – *Venturia.* Об'єднує паразитів трав'янистих та дерев'янистих рослин, які уражують листки та плоди. На живих листках та плодах утворюється конідіальне спороношення, на відмерлих – сумчасте. Найбільш розповсюдженим видом є *Venturia pirina* – вентурія грушова. Гриб паразитує на груші і викликає захворювання, яке відоме під назвою «парша». Паразитує гриб у 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 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-спорові, оточені парафізами. Спори оливкові, видовжені, з однією перегородкою. Верхня клітина спори часто довша і ширша.

7) Клас Леоціоміцети (Leotiomycetes). Діагностичні ознаки. Характеристика порядків Erysiphales (еризифальні), Leotiales (леоцієві), Helotiales (гелоціальні), Rhytismatales (ритизматальні).

Морфологічно Leotiomycetes є дуже різноманітною групою Pezizomycotina. До класу належать представники, більшість з яких утворюють дрібні апотеції. Сумки іноперкулятні, розкриваються щілиною чи розривом. Апотеції відрізняються за своїм зовнішнім виглядом. Наприклад, види циттарії (*Cyttariales*) мають яскраво забарвлені, кулясті плодові тіла розміром з кульки для пінг-понгу, а апотеції лофодермію (Rhytismatales) часто мають вигляд дрібних темних точок на хвої. Серед Leotiomycetes є представники, що належать до порядків Erysiphales та Thelebolales і мають крихітні плодові тіла з одним або багатьма асками. Вони віднесені до Leotiomycetes на основі молекулярних даних. Більшість грибів у Leotiomycetes формують аски з 8 аскоспорами, але може бути і більше – до 2000 спор (в аску *Thelebolus stercoreus*).

До класу за сучасними даними належить 7 порядків. Найбільше вивчені представники, що належать до порядків Erysiphales (еризифальні), Leotiales (леоцієві), Helotiales (гелоціальні), Rhytismatales (ритизматальні).

Для представників порядку Erysiphales характерні плодові тіла – клейстотеції з двошаровим перидієм та унітунікатними сумками. Кількість сумок варіює. Аскоспори звільняються активно. Міцелій найчастіше поверхневий. Всередину клітин епідерми або мезофілу листка відходять гаусторії. Уражені частини рослин ніби обсипані білим борошном, звідси і назва цих паразитичних грибів – борошнисторосяні. Нестатеве розмноження здійснюється конідіями, поодинокими або у вигляді ланцюжка, розташованими на нерозгалужених конідієносцях.

Родина Erysiphaceae (Еризифові). Поділ на роди здійснюється на основі будови анаморф, кількості придатків у плодових тіл, числа сумок. Так, клейстотеції родів *Sphaerotheca* (сферотека), *Podosphaera* (подосфера) мають лише одну сумку зі спорами, *Erysiphe graminis* (еризифа злакова) – три сумки. Плодові тіла еризифе забезпечені нерозгалуженими придатками, у плодових тіл подосфери і мікросфери (*Microsphaera*) придатки розгалужені. У клейстотеціїв унцинули вербової (*Uncinula salicis*), унцинули кленової (*U. aceris*) придатки гачкоподібні або спірально закручені, у мікросфери бузку (*Microsphaera syringae*) придатки багаторазово розгалужені дихотомічно. Уражені органи рослин помітні неозброєним оком. При збільшенні можна побачити переплетені гіфи септованого міцелію, від якого відчленовуються нерозгалужені конідіоносці з ланцюжками конідій. У місцях з'єднання конідій є центральна пора, тому конідії не роз'єднуються. При дозріванні їх пора закривається, і ланцюжок конідій розпадається на окремі клітини, які здатні до проростання навіть у суху погоду. Поглинання грибом поживних речовин здійснюється через гаусторії, що проникають в тканини рослин. Телеоморфа (клейстотецій) розвивається на старому міцелії. Спочатку формуються аскомони (без трихогіни) та антеридії. Вміст антеридія перетікає в аскогон, ядра об'єднуються (n+n), потім зливаються (2n), і клітина перетворюється на сумку, в якій після редукційного поділу дозрівають гаплоїдні аскоспори. Якщо в клейстотеції утворюється кілька сумок, то спочатку розвиваються аскогенні гіфи, але в них вже формуються сумки. Паралельно відбувається утворення перидія клейстотеція. Внутрішні шари перидія складаються з тонкостінних клітин і використовуються на живлення сумок, що розвиваються. Зовнішні шари, які сформовані товстостінними клітинами, виконують захисну функцію. Вони також утворюють придатки, що мають певну форму для кожного роду. Згодом при руйнуванні плодового тіла та сумок аскоспори відстрілюються на відстань до 2 см і переносяться вітром. Найбільш поширені захворювання рослин: борошниста роса злаків, яблуні, бузку, дуба, агрусу та тополь.

Порядок Леоцієві (Leotiales). Апотеції утворюються на міцелії, зі склероціїв або стром, не мають внутрішнього ексципула. (м'ясиста стерильна частина апотеція – ексципул – складається з двох частин – зовнішнього ексципула, що утворює оболонку апотеція, та внутрішнього, або медулярного ексципулу). Статевий процес – спермазація. Викидання аскоспор радіосенситивне (під дією сонячних променів) або тактіосенситивне. Сапротрофи, багато паразитів рослин (більшість некротрофи), у циклі розвитку у них

зростає роль анаморф, у сапротрофів анаморфна стадія утворюється рідко. Гриби, що утворюють апотеції, ще називають дискоміцетами. Апотеції 1 мм - 10 см, утворюються на поверхні субстрату, строми або склероціїв. Сумки унітунікатні, аскоспори звільняються активно (виняток - трюфелеві), через щілину, або є кришечка.

Порядок Гелоціальні (Helotiales) відрізняється дископодібними або чашеподібними апотеціями невеликих розмірів. На відміну від інших Leotiomycetes його аски лише злегка потовщені. У більшості випадків сумки розкриваються тріщиною, аскоспори звільняються активно. Конідіальна стадія добре розвинена, може переважати у циклі розвитку Телеоморфа практично відсутня. Конідієносці нерозгалужені. В основному представники порядку є сапротрофами, що беруть участь у розкладанні рослинних решток. Можуть бути паразити рослин та хижі гриби.

Родина склеротінієві (Sclerotiniaceae). Гриби цієї родини утворюють апотеції на більш або менш довгій ніжці. Вони розвиваються з строми або склероцію. Для представників родини характерні три типи статевого процесу. Перший тип – гетероталічний. Гриби утворюють чоловічий і жіночий таломи, які відрізняються за зовнішнім виглядом, швидкістю росту і діаметром гіфів. Такий тип виявлений у *Stromatinia bulborum*. Апотеції у *Stromatinia* виникають із строми. Строма ніколи не розвивається як типовий склероцій. Класифікація роду *Stromatinia* побудована на розміщенні апотеціїв, наявності або відсутності конідіальних стадій. Конідії відсутні. Представники роду – *S. betulae* – збудник склеротинії (муміфікації) насіння берези, *S. pseudotuberosa* – збудник муміфікації жолудів дуба.

Другий тип – гомоталічний і самофертильний. Гриби з таким типом мають гаплоїдний міцелій, який утворює як чоловічі, так і жіночі статеві клітини. Чоловічі (спермації) утворюються на типових фіалідах (коротких кеглеподібних клітинах), жіночі – на 8 аскогінальних спіралях під корою склероцію. Прикладом може служити *Sclerotinia sclerotiorum*. У *Sclerotinia* апотеції виникають безпосередньо на типових бульбоподібних склероціях. Конідії відсутні. Представники роду – *S. sclerotiorum* – збудник білої гнилі овочевих та плодових культур і *S. graminearum* – збудник гнилі озимих злакових культур і лучних трав.

Третій тип – гомоталічний і самостерильний. У грибів цього типу на одному і тому ж гаплоїдному міцелії формуються як чоловічі, так і жіночі статеві органи. Спермації розвиваються на звичайних фіалідах, а аскогоніальні спіралі – переважно в стромі. Запліднення відбувається між особинами одного виду. Наприклад у *S. gladioli*.

Рід *Monilinia* включає представників, у яких утворюються апотеції на склероцієподібних стромах округлої форми, що закладаються в плодах або на листках рослин. У циклі розвитку утворюються конідії. Представники роду – *M. fructigena* (*Sclerotinia fructigena*) з конідіальною стадією *M. fructigena* є збудником плодової гнилі (моніліозу) яблуні, груші та інших плодових культур і *M. cydoniae* з конідіальною стадією *M. cydoniae* є збудником моніліального опіку айви.

Порядок ритизмових (Rhytismatales). Темнозабарвлені апотеції формуються в аналогічного кольору стромах. *Lophodermium pinastri* – збудник широко поширеної в лісових розсадниках хвороби Шютте. Розвиток *Lophodermium spp.* у хвоїнках *Pinus strobus* є локальним, безсимптомним, міцелій розміщується у міжклітинному просторі. Перехід до патогенного розвитку відбувається при старінні хвої. Симптоми – побуріння та опадання хвої у сосен. Молоді сосонки до п'ятирічного віку часто гинуть. Уражається і хвоя на нижніх гілках дорослих дерев, але це не так небезпечно. *Rhytisma acirinum* – збудник чорної плямистості клена. При значній плямистості хворі листки слабо асимілюють CO_2, засихають і опадають. На плямах опалих листків до весни наступного року утворюються апотеції гриба видовженої або неправильної форми, розкриваються щілиннами, з краями, що відгортаються. Темнозабарвлені апотеції у темнозабарвлених стромах.

8) Клас Пеццоміцети (Pezizomycetes). Загальна характеристика. Представники.

Плодові тіла – апотеції, зазвичай складної будови (ніжка-шапинка) або вторинно-замкнені, на міцелії, рідко розвиваються із склероціїв. Завжди є парафізи. Сумки оперкулятні (відкриваються кришечкою). У грибів цього класу спостерігається редукція конідіального спороношення, у окремих видів формуються ботріобластоспори.

Порядок Пезизові (Pezizales). Представники родів *Peziza, Aleuria, Sarcosphaera*. Багато пезизових мають чашевидні і блюдцевидні апотеції (1-5 см і великих розмірів). Гриби цього роду *Peziza* (Пезиза) мають плодові тіла блюдцеподібної форми. Широко поширена пезиза коричнева (*Peziza badia*), що мешкає на узліссях хвойних лісів, уздовж доріг. Апотеції шоколадно-коричневого кольору ростуть великими групами. Родина Sarcosomataceae (саркозомові) включає близько двох десятків видів грибів. Весною в мішаних лісах можна виявити аскоми саркосоми кулястої (*Sarcosoma globosum*). Апотеції висотою до 12 см у висоту, кулясті, бочкоподібні, зовні бархатисті, чорно-коричневого кольору. Диск апотеція чорний, блискучий. Усередині багато води, гіфи гриба занурені у желеподібну масу. Гриб інтенсивно винищується, тому що використовується в народній медицині під назвою земляне масло.

Pyronemataceae – родина грибів порядку Pezizales. Це найбільша родина Pezizales, що включає 75 родів і приблизно 500 видів. Філогенетичний аналіз не підтверджує попередні класифікації цієї родини та припускає, що родина не є монофілетичною. Характерною ознакою родини є наявність апотеціїв типової форми, блюдцеподібних, з яскравим забарвленням. У деяких представників по краю апотецію є волоски. Усі представники сапротрофи, поселяються на різних субстратах: рештках деревини, підстилці, екскрементах, вугіллі. Яскраві, оранжево-красиві апотеції алеврії помаранчевої (*Aleuria aurantia*) ростуть з весни до осені на вологому ґрунті в листяних лісах, нерідко вздовж доріг. У лісах на ґрунті, хмизах досить часто зустрічається гумарія напівкуляста (*Humaria haemisphaerica*). Апотеції зовні бурі, диск світлий, сірий або жовтуватий. Сферична форма апотеціїв зберігається довго. На гниючій деревині нерідко можна побачити групи яскраво-червоних апотецій скутеллінії блюдцеподібної (*Scutellinia scutellata*), діаметром 2-8 мм. По краю гіменіального диска ростуть буро-чорні волоски.

Порядок Трюфелеві (Tuberales). Перші писемні згадки про трюфелі відносяться до часу Римської Імперії. Їм приписували властивості афродизіака і подавали до столу імператорів. Після розпаду Імперії трюфелі в Європі були практично забуті. Де-не-де на Сході вони використовувалися, але переважно в якості лікувального засобу (арабський лікар Авіценна). В 14 столітті трюфелі переживають друге відродження – вони з'являються на столах французських королів. Пік врожаю трюфелів припадає на середину 19 століття. Цей факт пов'язаний з навалою філоксери: виноградники, які звільнили територію, сприятливу для розвитку грибів. У пошуку трюфелів допомагали свині і собаки. Трюфелі виділяють феромони, леткі речовини, на які при вдиханні реагує ділянка головного мозку, що відповідає за емоційність і чутливість. Використовується в в парфюмерії. Порядок включає в себе близько 100 видів, характерна ознака яких – підземні плодові тіла, які називають звичайно трюфелями. *Tuber melanosporum* (чорний трюфель), *Tuber magnatum* (білий трюфель) – найбільш цінні представники. Трюфелеві – мікоризо утворювачі.

Рід *Morchella* (зморшок). У хвойних лісах на піщаному ґрунті зустрічається зморшок конічний (*Morchella conica*), у листяних лісах частіше росте зморшок їстівний (*Morchella esculenta*). Апотеції, порожнисті всередині, мають шапинку, краї якої зростаються з ніжкою. Рід *Ptychoverpa* (зморшкова шапинка). В осикових лісах поширена *Ptychoverpa bohemica*. Цей найменш отруйний гриб відрізняється тим, що краї шапинки вільні, не зростаються з ніжкою. Рід *Gyromitra* (строчок). Весною з'являються великі апотеції строчка їстівного (*Gyromitra esculenta*), подібного на половинку волоського горіха на короткій ніжці. Пізньої осені нерідко приваблюють увагу великі хрящеподібні апотеції заввишки до 25 см строчка осіннього (*Gyromitra infula*). Шапинка каштаново-бура, ніжка більш світла, бура, білувата. Припускають, що цей гриб містить токсин гіромітрин –

сильний токсин, що володіє гемолітичною дією, руйнує центральну нервову систему, печінку, шлунково-кишковий тракт.

9) Клас Сордаріоміцети (Sordariomycetes). Діагностичні ознаки. Представники.

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 – перитеціях, які тією чи іншою мірою занурені в строму, що складається з гіф (строматичні перитеції). Велике значення для поширення грибів має конідіальна стадія. Здебільшого це паразитичні гриби на вищих рослинах, водоростях і трубчастих грибах, але деякі види можуть бути сапротрофами. Мешкають у всіх зонах земної кулі, більше широко представлені у тропіках.

Порядок Hypocreales (Гіпокреальні) об'єднує види, у яких плодові тіла – перитеції, 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 плодових тілах базидіальних грибів тощо; зустрічаються також сапротрофи на рослинних рештках.

Рід *Cordyceps* (кордицепс). Гриби паразитують на комах та плодових тілах макроскопічних грибів. *Cordyceps militaris* (кордицепс військовий) паразитує на лялечках та личинках комах, що зимують у ґрунті. До осені все тіло комахи заповнюється міцелієм, перетворюється на псевдосклероцій і проростає стромами помаранчевого кольору, що містять перитеції. *Cordyceps capitata* (кордіцепс головчастий) паразитує на підземних плодових тілах (клейстотеціях) трюфеля (*Elaphomyces*). Строми головчасті, оливково-коричневого кольору, на жовтій ніжці. Кордицепс китайська (*C. sinensis*) популярний в даний час як лікарський гриб.

Рід *Epichloe* (епіхлое). Найбільш поширений вид – *E. festucae*, збудник чохлоподібної хвороби багаторічних злаків. Захворювання носить таку назву, тому що строми у вигляді чохла оточують стебло. Спочатку на поверхні строми розвивається конідіальна стадія. Конідії дрібні, одноклітинні. В кінці літа строма потовщується, набуває помаранчевого забарвлення. У ній утворюються плодові тіла – перитеції. Причому перитеції розвиваються тільки на стеблах квітконосних пагонів. Захворювання завдає збитки лише у насінництві.

Рід нектрія (*Nectria*). Види цього роду мають світлі перитеції м'ясистої консистенції, які сидять групами на поверхні стерильної подушки – строми, утвореної виключно гіфами гриба, або занурені в строми. Типовим видом роду є нектрія кіноварно-червона *(Nectria cinnabarina),* яка поширена на сухих гілках дерев. Проте у стадії анаморфи, яку називають туберкулярією звичайною (*Tuberculariа vulgaris*), гриб викликає небезпечні захворювання рослин та призводить до їх загибелі. Інший важливий рід у складі порядку Hypocreales - гіберела (*Giberella*). Він характеризується м'якими шкірястими перитеціями чорного кольору, які утворюються безпосередньо на субстраті або на стромах темно-синього кольору. Широко поширеним видом цього роду є *Giberella fujikuroi* – гіберела фуйкуроє, або фуджикуроє, яка зустрічається переважно в анаморфній стадії – *Fusarium moniliforme.* Гриб є збудником дуже небезпечної хвороби рису та інших злаків, яка отримала назву «бакане», або «хвороби дурних пагонів». Ця хвороба була виявлена на початку минулого століття на рисових плантаціях Японії, Китаю, Індії. Окремі стебла рису виростали, видовжуючись до небаченої довжини, та відмирали, не даючи зерна. У 1926 р. японський вчений Курозава вперше ізолював з ураженої рослини збудника хвороби та довів, що саме цей гриб є причиною такого ненормального росту рису. Гриб своїми продуктами обміну впливає на кореневу систему рослини, спричиняє обмежене відмирання тканин і опадання

зав'язі. При цьому міжвузля витягуються, листки стають тоншими та вужчими, уражені рослини стають хлоротичними і гинуть до цвітіння. Такі симптоми зумовлюють виникнення ростових речовин – гіберелінів, які гриб синтезує в ураженій рослині. Гібереліни за фізіологічною дією являють собою фітогормони Вони характеризуються високою фізіологічною активностю, здатністю різко активізувати ріст рослин та навіть змінювати його характер.

Порядок Сордарієві (Sordariales). Перитеції – темнозабарвлені, мають шкірясті оболонки (перидій) і розташовуються вільно на міцелії. Статевий процес – гаметангіогамія або сперматогамія. Аски від яйцеподібної до циліндричної форми з упорядкованим розташуванням спор, спори від світлих до темних. Одно- та двоклітинні аскоспори зі слизовими обгортками. Сапротрофи, активні розкладачі рослинних решток, копрофіли. Родина Сордарієві (Sordariaceae). *Gelasinospora, Neurospora, Sordaria Neurospora* (*Chrisonilia* (=*Monilia*) анаморфа) розвивається на горілих субстратах. *N. sitophila* – на хлібі (червона хлібна цвіль), контамінант лабораторій. *Podospora*, наприклад, використовується для вивчення змін у геномі, розмноження грибів при тривалому активному існуванні. у фізіології.

Родина Хетомієві (Chaetomiaceae). *Chaetomium globosum* – сапротроф, поширений повсюдно – у ґрунті, повітрі, гниючих рештках рослин, соломі, папері, пір'ї птахів, насінні, матрацах, килимах. Алерген, рідко збудник оніхомікозів. Один з найнебезпечніших грибів для архівів бібліотек – дуже швидко руйнує целюлозу, папір темніє та перетворюється на труху. Об'єкти генетичних та фізіолого-біохімічних робіт – *Neurospora, Sordaria, Podospora*. Вивчення синтезу аргініну та взаємозв'язку генів та ферментів у *N. crassa* дозволило сформулювати положення: один ген відповідальний за утворення одного ензиму (пізніше модифіковано - одного білка).

Порядок Ксилярієві (Xylariales). Перитеції темні, шкірясті, у більшості видів занурені в темнозабарвлену, дерев'янисту строму, сумки утворюють широкий гіменій, парафізи відходять від бічних стінок та дна. Сапротрофи, на деревині, ослаблених деревах, є нечисленні паразити (гниль винограду, рак плодових – *Rosselinia necatrix* та ін.) та копротрофи (*Poronia*). Більш представлені в тропічних лісах, ніж у помірній зоні.

Порядок Офіостомалеві (Ophiostomales). Перитеції з довгими носиками, в остиолах перифізи, сумки розташовані пучком на дні перитеція, рано лізуються та аскоспори виходять пасивно у слизу. "Голландська хвороба в'язів" – поширилася в Європі в 1917-30 рр., потім – в Америці *Ophiostoma ulmi* та *Ophiostoma novo-ulmi* закупорюють міцелієм судини, продукують токсин цератоульмін. Анаморфи – коремії *Graphium ulmi*, конідії переносяться жуками – в'язовими заболонниками.

10) Біологія лишайників.

Лишайники можна бачити на ґрунті, стовбурах та гілках дерев, на камінні; іноді вони часто покривають ці субстрати. Тіло лишайника прийнято називати сланнню або таломом. Зазвичай талом розвивається на поверхні субстрату; рідше воно частково або повністю занурено в субстрат, на поверхні якого в такому випадку помітні лише плодові тіла. Кожний талом лишайника являє собою окремий організм, хоча фактично він являє собою морфологічний вираз взаємодії двох, а то й трьох організмів, що належать до різних царств органічного світу (грибів, зелених водоростей, ціанобактерій). Кожному виду лишайників, за рідкісним винятком, відповідає певний вид водорості, що є однією з ознак при визначенні лишайників. Водорості та ціанобактерії при вивільненні із слані лишайника можуть далі розвиватися як самостійні організми, тоді як грибний компонент поза лишайниковою асоціацією живе дуже нетривалий час.

У складі лишайників зустрічаються гриби, що належать до двох класів: переважна більшість лишайників утворена сумчастими грибами (Ascomycota), значно менше видів лишайників формують базидіальні гриби (Basidiomycota). Вегетативне тіло лишайників утворене грибними гіфами ,і розвивається у повітряному середовищі. Тому лишайники часто називають «повітряними грибами». У зв'язку з цим грибні гіфи, що формують

лишайниковим талом мають деякі особливості. Гіфи гриба являють собою прості або розгалужені тонкі нитки, як наростають верхівкою. Вони вкриті двошаровою оболонкою у складі якої є хітин, рідше целюлоза та пектинові речовини. Септи в гіфах формуються не лише на поперечних перегородках гіф, а й на їх поздовжніх стінках. В результаті плазмодесмами з'єднуються протопласти двох паралельно розташованих сусідніх гіф. Такі утворення прийнято називати анастомозами

Мікобіонт у складі лишайника формує особливі видозміни гіф. Серед таких метаморфозів можна виділити жирові клітини, рухливі гіфи та плектенхіму. Жирові гіфи набагато більші за інші, мають мішковидну, або неправильну форму з виростами. Крім того, вони відрізняються від інших гіф злегка зеленуватим блиском, що зумовлено підвищеним вмістом жиру, кількість якого може досягати 90 % від ваги гіфи. Функції жирових клітин до кінця не з’ясовані, відомо, що найчастіше вони з'являються у лишайників, які мешкають на кам'янистих субстратах, особливо якщо у складі субстрату є карбонати. Рухливі гіфи розвиваються у зоні водоростей, розташованій близько до краю слані – на межі молодого грибного приросту та старого, містить клітини водоростей. Ці гіфи оточують окремі клітини водоростей і з'єднуються в пучок, спрямований до периферії талому. Під час росту пучок рухових гіф переносить оточену водорість на відстань близько 0,5 мм від її попереднього положення. Водоростева клітина в цей час, від тиску оточуючих грибних гіф набуває еліпсоїдної або грушеподібної форми. В результаті цих процесів, що протікають безперервно у молодій частині талому, формується водоростевий шар, що становить єдине ціле із зоною водоростей всієї слані. Плектенхіми являють собою сплетення гіф. Розрізняють пухкі та щільні плектенхіми. Пухкі плектенхіми складаються з малорозгалужених і мало анастомозуючих гіф, вони розвиваються в серцевинному шарі лишайників. Щільні плектенхіми прийнято поділяти на параплектенхіми та прозоплектенхіми. Обидва ці типи плектенхіми зустрічаються найчастіше в коровому шарі слані.

Крім того мікобіонт здатний формувати цілий комплекс високоспеціалізованих гіф, відомих під загальною назвою абсорбційні структури. Ці гіфи являють собою головний інструмент паразитизму гриба на фотобіонті. Залежно від будови, формування та розташування виділяють гаусторії, гаусторіальні нитки, зенкери, імпресорії, апресорії, абсорбційні, вражаючі та охоплюючі гіфи. Гаусторії є бічними виростами клітин гіфи, що досягають протопласту клітини господаря або проникають в нього. Розрізняють інтрацелюлярні та інтрамембранні гаусторії. Інтрацелюлярні гаусторії проривають оболонку клітин водоростей і впроникають у протопласт. Такі гаусторії зустрічаються у накипних гомеомерних лишайників. Інтрамембран ні гаусторії проривають клітинну стінку водорості, але далі не вростають, залишаючись в оболонці клітини водорості. Подібний тип гаусторіїв найбільш характерний для гетеромерних шарів високоорганізованих лишайників.

Гаусторіальні нитки є тонкими голкоподібними бічними виростами протопласта гіфи мікобіонт, що проникають в оболонку водоростевої клітини. Як правило, гаусторіальна нитка не має клітинної стінки. Згодом, розвиваючись, гаусторіальна нитка може перетворюватися на зенкер. На ранньому етапі свого розвитку зенкер помітний у вигляді широкого опуклого бічного виросту клітини гіфи, він вкритий клітинною стінкою та розташовується в оболонці водорості. Як захисна реакція на вростання зенкера водорість у великій кількості відкладає навколо нього целюлозу, що призводить до виникнення довгих і товстих випинань оболонок всередину клітини водорості. Імпресорії – бічні вирости клітини гіфи, що вдавлюють- щі ділянку оболонки клітини господаря. Апресорії закінченнями гіф мікобіонта. Вони щільно притискаються зовні до клітинної оболонки водорості, але ніколи не проникають ні в клітинну стінку, ні в протопласт клітини-господаря. Абсорбційні гіфи відрізняються від усіх інших гіф мікобіонта тим, що мають дуже тонкі стінки. Такі гіфи відомі поки тільки у слизових лишайників і виявляються в слизистих трихомах (обгортці) ціанобактерій. Вражаючі гіфи також поки що відомі тільки

у слизових. лишайників і також виявляються в слизових чохлах ціанобактерій. Порівняно з абсорбційними вони сильно взду ті, мають тісніший контакт з фотобіонтом і формують зенкери. Охоплюючі гіфи є особливим типом абсорбційних гіф, які ніколи не проникають в протопласти, мембрани та клітинні стінки фотобіонтів. Вони лише частково охоплюють водоростеві клітини. Найбільш характерний такий тип гіф для базидіальних лишайників.

Фотосинтезуючий автотрофний компонент лишайникового організму називають фотобіонтом. Нині відомі представники 44 родів водоростей та ціанобактерій, що беруть участь у формуванні лишайників, причому деякі існують і у вільному стані. За своїм систематичним становищем лишайникові водорості відносяться до різних відділів і навіть царств. Так, близько 10% ліхенізованих аскоміцетів утворюють таломи разом із ціанобактеріями (Cyanea), близько 80% містять у талломах зелені (Chlorophyta), жовтозелені (Xanthophyta) і навіть бурі (Phaeophyta) водорості. Крім того, близько 3-4% усіх ліхенізованих грибів можуть утворювати асоціації із зеленими водоростями та з ціанобактеріями. Водорості в таломі лишайника повністю або в значній мірі позбавлені запасів асиміляційних продуктів. В цитоплазмі їх клітин відсутні крохмальні та ціанофіцінові зерна, ліпідні краплі та глікоген.

11) Анатомічна структура таломів лишайників.

Головним чином талом лишайника утворює гриб, лише в групі слизових лишайників основну масу талому складає ціанобактерія. Водорості можуть розміщуватися або в одному шарі, тоді талом називають гетеромерним, або рівномірно по всій слані – гомеомерний талом. Між цими структурними типами існує безліч перехідних форм. З еволюційної точки зору гомеомерним таллом є більш примітивним, ніж гетеромерний.

На поперечному зрізі примітивних лишайників з гомеомерним таломом можна спостерігати, що він вкритий простими плектенхімами, утвореними переплетеними гіфами, між якими рівномірно розміщені водорості. У більш високоорганізованих гомеомерних таломів з'являється криюча плектенхіма – коровий шар; він може бути тільки на верхній поверхні слані – верхній коровий шар або також на нижній поверхні – нижній коровий шар. У деяких форм можна розрізнити вже й серцевину, що складається з переплетених гіф гриба, між якими розміщені водорості.

У гетеромерних лишайників талом завжди вкритий верхнім коровим шаром, під яким тонким прошарком розміщується зона водоростей (гонідіальна зона). Нижче розташовується серцевинний шар з нещільно переплетених гіф, а знизу – нижній коровий шар. Прикріплюються лишайники до субстрату найрізноманітнішим чином. У найбільш примітивних форм талом приростає до субстрату гіфами серцевинного шару, а у більш високоорганізованих лишайників є спеціальні органи прикріплення – резини, гомф та ін.

До особливих структур таломів прийнято відносити цифели, псевдоцифели та цефалодії. Цифели та псевдоцифели відносять до спеціальних органів газообміну. Цифели є невеликими чашевидними заглибленнями на нижній поверхні слані діаметром від 0,3 до 1 мм. Краї цифели різко обмежені, а внутрішня порожнина вистелена кількома пухкими рядами кулястих тонкостінних клітин. Саме через проміжки у пухкій плектенхімі і здійснюється газообмін. Псевдоцифели мають вигляд дрібних (до 1,5 мм у діаметрі) білих точок або рисочок на верхньому або на нижньому коровому шарі у високоорганізованих лишайників. В області псевдоцифели гіфи параплектенхімної кори дегенерують, та отвір, що утворився, заповнюється простими або розгалуженими гіфами, що виростають із серцевини. Край псевдоцифел ніколи не буває чітко відмежований.

Цефалодії – особливі структурні утворення талому, форма яких може варіювати від щиткоподібної до кулястої та гроноподібної. Головною особливістю цефалодії є присутність у них водоростевого компонента ціанобактерії (*Stigonema, Scytonema, Nostoc, Gloeocapsa*), у той час як у самому таломі фотобіонтом слугує зелена водорість. Вважають, що цефалодії допомагають талому засвоювати азот.

12) Систематика сумчастих лишайників.

Загальна кількість лишайників у світі оцінюється від 13 500 до 26 000 видів. Вони не утворюють окремої систематичної групи та в еволюційному аспекті поліфілетичні. Наукова назва лишайника дається за його грибним компонентом. Якщо це сумчастий гриб, то лишайник належить до відділу аскоміцетів (ліхенізований аскоміцет), якщо ж базидіальний – то до відділу базидіоміцетів.

Порядок Arthoniales У представників цього порядку плодові тіла - гастеротеції або апотеції, які мають вигляд округлих, видовжених, зірчастих або неправильної форми плоских плям.На відміну від усіх інших лишайників у артонієвих не утворюється ексципул, і гіменіальный шар виникає майже безпосередньо на поверхні вегетативних гіф слані – на тонкому шарі слабо розвиненого гіпотеція. Сумки бітунікатні з дуже товстою зовнішньою оболонкою. У гіменіальному шарі справжні парафізи відсутні, замість них розвиваються сітчасто з'єднані гіфи - парафізоїди, що формують сітчасту тканину. Слані різноманітної форми, зазвичай ендофлеоїдні у вигляді простого переплетення гіф гриба з розкиданими між ними клітинами фотобіонту, яким найчастіше є трентеполія. Більшість представників порядку мешкають у тропіках та субтропіках, в помірній зоні найбільш поширені в широколистяних лісах, де мешкають на корі дерев, рідше на камінні.

Порядок Dothideales включає накипні лишайники з плодовими тілами перитеціями, які на початковій стадії свого розвитку занурені в субстрат, згодом прориваються і виступають назовні своєю верхньою частиною. Сумки в перитеціях численні, булавоподібні, яйцеподібні. Спори еліпсоїдні, яйцеподібні або веретеноподібні, безбарвні, світло- або темно-бурі, одноклітинні. Представники порядку належать до широко розповсюджених і зустрічаються в різноманітних екологічних умовах – від крайньої Півночі до тропіків, поселяючись переважно на корі дерев із гладкою корою.

Порядок Gyalectales У складі порядку накипні лишайники з гетеро- або гомеомерною сланню. Плодові тіла представлені апотеціями з розвиненим ексципулом, або перитеціями. Сумки містять від 1 до 8 спор. Спори одноклітинні або багатокліті, безбарвні, еліпсоїдні, кулясті, веретеноподібні до голкоподібних, з тонкою оболонкою. Більшість видів мешкає в теплопомірних областях, але окремі представники широко поширені у високогір’ях та Арктиці, поселяючись переважно на корі дерев, рідше на камінні.

Порядок Lecanorales. Один з найбільших порядків ліхенізованих аскоміцетів, у складі якого понад 30 родин. Таломи лишайників цього порядку можуть бути як накипними, так і лисуватими і кущистими. Таломи можуть бути гомеомерними та гетеромерними, але у більшості видів він добре розвинений з диференційованою анатомічною структурою. Фотобіонтом може бути як ціанобактерія, так і зелена водорість. Плодові тіла апотеції, в яких розвиваються справжні парафізи. Сумки унітунікатні, тонкошарові, у них утворюється від 1 до 8 і більше (іноді до 200) спор. Спори різної будови, одноклітинні, багатоклітинні, безбарвні та коричневі. Представники порядку широко поширені по всій земній кулі та освоюють всі можливі типи субстратів.

Порядок Leothiales Представники порядку в переважній більшості – вільноживучі гриби, лише дуже нечисленна група ліхенізовані. Плодові тіла – апотеції, між субгіменієм та зовнішньою корою яких є добре розвинений шар плектенхіми, що складається з пухко переплетених гіф. Зовнішня кора складається із призматичних клітин. Апотеції зазвичай завжди світло-рожеві, іноді на довгих ніжках. Спори безбарвні, одноклітинні. Ліхенізовані представники порядку мешкаютьна ґрунті, рідше на поверхнях валунів. Переважно поширення пов'язане з помірною зоною, але деякі представники широко поширені в високогірних та арктичних тундрах.

Порядок Lichinales Лишайники цього порядку характеризуються наявністю накипної слані, рідше слань може бути карликово-кущистою. Анатомічна будова талому або гетеро-, або гомеомерна, фотобіонт – ціанобактерія. Апотеції леканорові або лецидієві, поверхневі або занурені в талом. Парафізи прості. Сумки містять від 8 до 48 спор. Спори безбарвні, одноклітинні, рідше дво- або чотириклітинні, кулеподібні або довгасті, з

тонкою оболонкою. Представники порядку поселяються на камінні, рідше на грунті, в тріщинах валунів та скель. Поширені переважно у регіонах із посушливим кліматом.

Порядок Peltigerales Порядок поєднує переважно великі листуваті лишайники з добре вираженою верхньою і нижньою поверхнею, рідше карликово-кущисті. Плодові тіла - апотеції, розвиваються на верхній або нижній поверхні талому. Фотобіонтом можуть бути зелені або синьо-зелені водорості. Спори безбарвні, світло-коричневі, еліпсоїдні або голкоподібні, з однією або декількома поперечними перегородками, утворюються по 2–8 або у сумці, численні. Представники порядку широко поширені в помірних областях обох півкуль, поселяючись на каменях, стовбурах дерев, на моховому покриві.

Порядок Verrucariales. Слань накипна. Плодові тіла – перитеції, які мають або поверхневе розташування, або занурені в слань. Слані різноманітної форми та будови: накипні ендо- та епілітні; листуваті, серед яких можуть бути як моно- так і поліфільні. Сумки бітунікатні, містять від 1 до 8 спор. Спори безбарвні або коричневі від одноклітинних до муральних. Парафізи та парафізоїди в перитеціях відсутні. Фотобіонтом у більшості випадків є зелені водості - коккоботріс, плеврококкус, мирмеція та ін. У представників роду Staurothele всередині перитеція містяться відмінні від таломних водорості. Серед представників порядку зустрічаються як наземні, так і підводні види. Переважна більшість видів мешкає переважно у північній півкулі аж до високих арктичних широт, поселяючись переважно на кам'янистих субстратах.

Рекомендована література

1. Adl S. M. et al. 2019. Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes. Journal of Eukaryotic Microbiology. 66 (1): 4–119.
2. Акулов О. Ю., Леонтьєв Д. В. Загальна мікологія: підручник для вищих навчальних закладів. Харків: Вид. група «Основа», 2007. 228 с.
3. Антоняк Г. Л., Калинець-Мамчур З. І., Дудка І. О., Бабич Н. О., Панас Н. Є. Екологія грибів. Львів: ЛНУ імені Івана Франка, 2013. 628 с.
4. Бойко М. Ф. Систематика прокаріотів, грибів, водоростей. Херсон: Айлант, 2004. 36 с.
5. Костіков І. Ю., Джаган В. В., Демченко Е. М., Бойко О. А., Бойко В. Р., Романенко П. О. Водорості та гриби: навчальний посібник. К.: Арістей, 2006. 350 с.

Тема 8. Відділ *Basidiomycota*

Завдання для самостійної роботи

1. Опрацювати питання, винесені на самостійне вивчення.

1) Утворення базидій. Типи базидій.
2) Типи плодових тіл базидіомікотових грибів. Особливості їх формування.
3) Еволюція та будова гіменофора.
4) Гастероїдні базидіоміцети.

2. Заповнити термінологічний словник.

У термінологічному словнику записати визначення наступних понять:
доліпорова септа, базидія, базидіоми, базидіоли, холобазидія, фрагмобазидія, устоспори, пікніди, ецидії, уредопустули, телейтоспори, телейтопустули, сперматизація, спермації, анаморфна, телеоморфа, трама, ґлеба, гіменій, гіменіальний шар, загальне та часткове покривало, плеоморфізм, ризоморфа, псевдориза.

3. Дати відповіді на запитання для самоаналізу і самоперевірки знань

1. Які типи вегетативного тіла мають базидіомікотові гриби?
2. Яка речовина входить до складу клітинної стінки більшості базидіомікот?
3. Яка стадія домінує в циклі розвитку більшості базидіомікот?
4. Які є типи базидій за своєю будовою?
5. Які ядерні фази чергуються в циклі розвитку базидіомікот?
6. Які підвідділи виділяють у відділі Basidiomycota?
7. Які характерні ознаки класу Ustilaginomycetes?
8. Коли і як відбувається зараження рослин збудником порошистої сажки пшениці?
9. Які характерні ознаки класу Уредініоміцети (Urediniomycetes)?
10. Як можна відрізнити ураження рослини порошистою сажкою від ураження твердою сажкою?
11. Яка ядерна фаза міцелію домінує в життєвому циклі базидіомікотових грибів?
12. Як називається симбіоз гриба і кореня вищих рослин?
13. Які гриби називаються гіменоміцетами?
14. Яку будову має гіменій?
15. Які типи плодових тіл характерні для гіменоміцетів?
16. Назвіть шапинкові гриби з трубчастим гіменофором.
17. Вкажіть назви грибів із пластинчастим гіменофором.
18. Яку назву має безплідний шар плодового тіла шапинкових грибів?
19. Яку назву має плідна частина плодового тіла гастероміцетів?
20. За якими ознаками виділено групу гастероміцетів?

Інформаційний матеріал

1) Утворення базидій. Типи базидій.

Базидії гомологічні сумці і процес їх формування має багато спільних рис. Існує кілька варіантів уутворення базидій.

Утворення базидій за способом пряжки. Кінцева клітина дикаріотичного міцелію утворює виріст - пряжку, гомологічну гачку аскогенних гіф сумчастих грибів. Ядра дикаріону синхронно діляться, в результаті чого утворюються чотири ядра. Потім утворюються перегородки, які відокремлюють верхівкову клітину та бічний виріст, через який одне ядро переміщується у нижню клітину, і відновлюється дикаріон. У верхній клітині залишається два несестринські ядра і згодом вони зливаються (каріогамія) і утворюється диплоїдне ядро. Далі відбувається редукційний поділ, що призводить до утворення чотирьох гаплоїдних ядер; на базидії утворюються вирости (стеригми), які здуваються на кінцях, куди і переходять ядра, утворюючи чотири екзогенні базидіоспори. У цьому випадку редукційний поділ відбувається після злиття ядер.

Пробазидіалний тип утворення базидій. У деяких грибів, зокрема у іржастих, спочатку виникає пробазидія, яка часто є спочиваючою спорою. В ній відбувається злиття ядер (каріогамія), тому спора диплоїдна. Мейоз здійснюється не в спорі, а пізніше, вже при утворенні базидії, яка називається метабазидією. Т

Типи базидій. Базидії класифікують: за морфологічними ознаками на одноклітинні холобазидії та багатоклітинні фрагмобазидії, у яких перегородки бувають поздовжніми та поперечними: за розвитком на гомобазидії та гетеробазидії, перегородки в яких можуть бути, а можуть бути відсутніми. Гетеробазидії розділені на дві частини: нижню - гіпобазидію та верхню - епібазидію. Гомобазидії не поділяються на частини. Слід зазначити, що такі базидії найчастіше розвиваються із спочиваючих спор (пробазидії).Як прикладу можна навести деякі сажкові та іржасті гриби. Між різними типами базидій можуть бути перехідні форми. Тип базидій має велике значення при класифікації базидіоміцетів. Проростання спор відбувається у більшості видів ростковими гіфами. Для ряду грибів характерне дріжджоподібне брунькування базидіоспор (деякі сажкові гриби).

3) Типи плодових тіл базидіомікотових грибів. Особливості їх формування.

Форми плодового тіла базидіальних грибів різноманітні. Еволюція форми плодового тіла здійснювалася у двох напрямках - шляхом піднесення шапинки над субстратом та шляхом переміщення гіменофора на нижню сторону шапинки. Тим самим забезпечувалось найкраще розсіювання спор та захист їх від зовнішніх впливів.

Плодові тіла базидіоміцетів (карпофори) диференційовані на стерильну та фертильну частини. Стерильна частина плодового тіла – трама утворена дикаріонтичними вегетативними гіфами. 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 є глеба, називають гастероміцетами, а ті, в яких плодові тіла мають гіменофор, – гіменоміцетами. Відповідно плодові тіла у цих груп грибів поділяють на два типи: гіменіоїдні – утворюють спори на своїй поверхні, та на стероїдні – утворюють спори всередині замкнутих порожнин. За консистенцією плодові тіла поділяють на здерев'янілі, корковидні, м'ясисті та желеподібні. За тривалістю існування – на багаторічні та однорічні.

Плодові тіла можуть бути гімнокарпні (гіменофор відкритий), геміангіокарпні (гіменофор спочатку прикритий сплетенням гіф-покривалом, яке може бути частковим і загальним) та ангіокарпні (закриті до повного дозрівання, базидіоспори дозрівають всередині базидіом і звільняються пасивно). Стерильна м'якоть (трама) плодового тіла може бути утворена різними типами гіф: 1 – генеративними – тонкостінними, утворюють базидії та стерильні елементи гіменію, 2 – сполучними, товстостінними гіфами, які обплітають інші гіфи; 3 – скелетними товстостінними, що майже не галузяться, виконують механічні функції. Генеративні гіфи присутні у плодовому тілі завжди, інші ні. Існує три типи гіфальних систем: мономітична (тільки з генеративних гіф), димітична (з генеративних та скелетних або сполучних гіф), тримітична (з усіх трьох типів гіф). Відповідно до розташування базидій усередині або на поверхні плодових тіл і особливостями будови гіменофор серед гомобазидіоміцетів виділяють три умовні лінії грибів.

Афілофоридні – різноманітні плодові тіла та гіменофори, але, як правило, не пластинчасті, утворюють балістоспори. Агарикоїдні - плодові тіла однорічні, м'які, рідко жорсткі, зазвичай з шапинки та ніжки, гіменофор пластинчастий або трубчастий, іноді перехідний, утворюють балістоспори. Гастероїдні – плодові тіла, закриті до дозрівання спор, утворюють статисмоспори. Дві перші лінії раніше традиційно об'єднували в гіменоміцети (мають гіменіальний тип будови плодових тіл). Гетерогенні збірні групи – Aphylophorales, Agaricales та гастероїдні гриби, об'єднані на основі будови базидіом, а не на спорідненості. У сучасних системах представники цих груп можуть, зокрема, входити до одного порядку.

4) Еволюція та будова гіменофора.

Гіменофор – це частина плодового тіла, яка несе гіменій. Гіменіальний шар вистилає поверхню гіменофора. У базидіальних грибів гіменофор може бути гладеньким пластинчастим, горбкуватим, жилкуватим, шипуватим, трубчастим, лабіринтоподібним, та ін. Еволюція гіменофора пов'язана із збільшенням поверхні за допомогою появи різних виростів. Тому найбільш примітивним вважається гладенький, а найбільш досконалим - пластинчастий гіменофор, у якого поверхня може бути в 16 разів більшою за поверхню гладенького гіменофора. Варіанти утворення досконалого пластинчастого гіменофора можуть бути різні. Цілком можливо, що шлях еволюції гіменофора міг бути таким. Від гладенького (рамарія (*Ramaria* sp.)) утворився горбкуватий гіменофор (телефора земляниста (*Thelephora terrestris*)); при злитті горбків міг утворитися жилкуватий тип гіменофора як у лисички (*Cantharellus cibarius*). Видовження горбків призвело до формування шипуватого гіменофора (саркодон, їжовик черепичастий (*Sarcodon imbricatum*). При злитті шипиків утворився широко поширений трубчастий гіменофор

(Трутовик справжній (*Fomes fomentarius*)). Потім між трубочками з'являються проміжки (лабіринти), можливо так виник лабіринтоподібний гіменофор, як у дубової губки (*Daedalea quercina*). По краям плодового тіла дубової губки часто видно трубочки. І, нарешті, із лабіринтів утворюються платівки (лензітес березовий (*Lenzites betulina*)).

Базидії є частиною гіменія (спороносного шару), до складу якого входять безплідні утворення цистиди. Вони зазвичай більші за базидії і підвищуються над ними. Форма їх різноманітна і є діагностичною ознакою. Недорозвинені базидії називають базидіолями. Частина міцелію, на якому знаходяться базидії та базидіолі, має назву субгіменій. Під ним розташовується м'якоть – трама. Цистиди є стерильними елементами. Функція їх остаточна не з'ясовано. Вважають, що у цистидах накопичуються продукти метаболізму, а у пластинчастих та трубчастих грибів вони ще відіграють опорну роль, зміцнюючи й оберігаючи гіменіальний шар від механічних подразнень.

5) Гастероїдні базидіоміцети.

Поліфілетична група таксонів грибів підвідділу Agaricomycotina, раніше класу Базидіоміцетів. Порядки Веселкові (Phallales), Гніздівкові (Nidulariacales), Дощовикові. (Lycoperdales), Склеродермові (Sclerodermatales), Тулостомові (Tulostomaticales), Гіменогастрові (Hymenogastrales) та ряд інших. У нових системах, що розробляються на основі молекулярної філогенетики, гастероміцети розподіляють між різними таксонами класу Agaricomycetes, та вони входять і в характерні порядки агарикоїдних гіменоміцетів - Agaricales, Boletales, Russulales. До гастероміцетів відносять близько 1000 видів із 110 родів. Сапротрофи (гумусові, підстилкові та ксилотрофи), розвиваються в різних природних зонах на ґрунті, ектомікоризоутворювачі (*Rhizopogon, Pisolithus*). Механізми поширення – тварини, комахи, повітряно-краплинний шлях. Плодові тіла ангіокарпні – закриті до повного дозрівання спор. Базидіоспори. дозрівають всередині базидіом та звільняються пасивно. Плодові тіла від кількох міліметрів до метра та більше. Міцелій добре розвинений, часто утворюють міцеліальні тяжі та ризоморфи завтовшки кілька метрів

Базидіоми вкриті багатошаровою оболонкою – перидієм (зовнішня оболонка - екзоперидій), у деяких видів з желатинозним шаром для витримування умов сухого клімату чи посухи. Внутрішня "тканина" – спороносна, фертильна частина плодового тіла - ґлеба. Вона може бути мономітичною (тільки утворена генеративними гіфами, що повністю генеруються в базидіоспори) або димітичної (є вегетативні товстостінні гіфи - капіліцій). У всіх гастероміцетів одноклітинні холобазидії, округлі, або мало відрізняються. від вегетативних гіфів, можуть вистилати шаром (гіменієм) порожнини в ґлебі, концентруватися в невеликих тільцях - перидіолях (вкриті власним перідієм), або розподілятися в глебі більш менш рівномірно. Глеба може бути порошистою, драглистою, м'ясистою. У ній утворюються різні порожнини, розділені безплідними перегородками – трамами. У порожнини (камери) вивільняються базидії з базидіоспорами. Базидіоспори просто відпадають зі стеригми чи зі стеригмою. Їх найчастіше 4, але число може змінюватись, можливо від 6 до 14. Розташування спор різне, на різній висоті базидії. Спочатку вони одноядерні, але потім у багатьох – двоядерні. Більшість видів – темнозабарвлені, з великими жировими. включеннями.

Рекомендована література

1. Adl S. M. et al. 2019. Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes. Journal of Eukaryotic Microbiology. 66 (1): 4–119.
2. Акулов О. Ю., Леонтьєв Д. В. Загальна мікологія: підручник для вищих навчальних закладів. Харків: Вид. група «Основа», 2007. 228 с.
3. Антоняк Г. Л., Калинець-Мамчур З. І., Дудка І. О., Бабич Н. О., Панас Н. Є. Екологія грибів. Львів: ЛНУ імені Івана Франка, 2013. 628 с.
4. Бойко М. Ф. Систематика прокаріотів, грибів, водоростей. Херсон: Айлант, 2004. 36 с.

5. Костіков І. Ю., Джаган В. В., Демченко Е. М., Бойко О. А., Бойко В. Р., Романенко П. О. Водорості та гриби: навчальний посібник. К.: Арістей, 2006. 350 с.

Рекомендації щодо роботи з інформаційними джерелами

Інформаційними джерелами вивчення навчальної дисципліни "Мікологія" є ресурси мережі Інтернет і друковані підручники, посібники. При опрацюванні матеріалу потрібно дотримуватись таких правил:

1. Зосередитися на тому, що читаєш.
2. Виділити головну думку автора.
3. Виділити основні питання тексту від другорядних.
4. Зрозуміти думку автора чітко і ясно, що допоможе виробити власну думку.
5. Уявити ясно те, що читаєш.

У процесі роботи над темою тлумачення незнайомих слів і спеціальних термінів слід знаходити у фаховій літературі, термінологічних словниках. Незрозумілі місця, фрази, вирази доречно перечитувати декілька разів, щоб зрозуміти їх зміст.

Після прочитання тексту необхідно:

1. Усвідомити зв'язок між теоретичними положеннями і практикою.
2. Закріпити прочитане у свідомості.
3. Пов'язати нові знання з попередніми у даній галузі.
4. Перейти до заключного етапу засвоєння і опрацювання – записам.

Записи необхідно починати з назви теми та посібника, прізвища автора, року видання та назви видавництва. Якщо це журнал, то рік і номер видання, заголовок статті. Після чого скласти план, тобто короткий перелік основних питань тексту в логічній послідовності теми.

Складання плану, або тез логічно закінченого за змістом уривка тексту, сприяє кращому його розумінню. План може бути простий або розгорнутий, тобто більш поглиблений, особливо при опрацюванні додаткової літератури за даною темою. Записи необхідно вести розбірливо і чітко. Вони можуть бути короткі або розгорнуті залежно від рівня знань студента, багатства його літературної і професійної лексики, навичок самостійної роботи з книгою.

Рекомендації до створення і оформлення мультимедійної презентації

Для створення презентацій використовується програма Microsoft Office Power Point. Мультимедійна презентація – це програма, яка може містити текстові матеріали, фотографії, малюнки, діаграми та графіки, слайд-шоу, звукове оформлення і дикторський супровід, відеофрагменти й анімацію, тривимірну графіку. Презентація складається із слайдів, середня кількість яких – 25.

Перш ніж розпочати роботу в Microsoft Office Power Poin, слід на папері ретельно спланувати власну презентацію, а саме:

- визначитися з темою та з тим, який ілюстративний матеріал знадобиться;
- яка інформація буде викладена на кожному слайді;
- якими шрифтами представлений текст.

У презентації обов'язково на першому слайді вказують тему презентації, її автора (прізвище, ім'я, по батькові), номер групи, факультет. На другому слайді зазначається план за яким буде представлений зміст презентації. На передостанньому слайді зазначається використана література та інтернет-ресурси. Завершальний слайд містить подяку за увагу. Для оформлення текстової інформації на слайдах можна використовувати шрифти Times New Roman, Tahoma, Arial, Narrow, Verdana. Для заголовків варто використовувати напівжирний шрифт. Курсив можна використати для логічного наголосу,

зокрема, на формулюванні основних положень, означень тощо. Для основної інформації слід використовувати звичайний шрифт. Бажано використовувати єдиний стиль шрифту для всієї презентації. Найдрібніший для тексту презентації – шрифт 22 кеглю.

Створюючи тексти на слайдах, потрібно:

- використовувати короткі слова та будувати прості речення;
- рядок має містити 6–8 слів;
- усього на слайді має бути не більше 6–8 рядків.

Текст у презентації має бути простим, лаконічним, таким, що нагадує тези. При розташуванні тексту та зображень (малюнків, схем, діаграм тощо) зазвичай керуються метою презентації: якщо ту саму інформацію можна передати і за допомогою тексту, і за допомогою зображення, то слід надати перевагу зображенню й додати до нього короткі субтитри; якщо зображення ілюструє текст, його потрібно розташувати або під текстом, який ілюструється, або ліворуч від нього; якщо зображення несе самостійну інформацію, то надпис до нього створюють лише тоді, коли є потреба розкрити сенс зорового ряду; субтитри рекомендується розташовувати праворуч або під зображенням. Співвідношення текст - картинка повинно бути 2:3, тобто тексту має бути менше, ніж картинок.

Формат слайдів: розмір слайдів має відповідати розміру екрана; орієнтація слайда – альбомна; ширина слайда – 24 см; висота слайда – 18 см. Усі слайди презентації повинні бути виконані в єдиному стилі, тобто у єдиній кольоровій гамі, з використанням однакових шрифтів, однотипних ілюстрацій тощо. Можна обрати один з дизайнерських стилів, які пропонує програма Microsoft Office Power Poin.