

**Вищий навчальний заклад Укоопспілки  
«ПОЛТАВСЬКИЙ УНІВЕРСИТЕТ ЕКОНОМІКИ І ТОРГІВЛІ»  
Кафедра товарознавства продовольчих товарів**

## **МІКОЛОГІЯ**

**НАВЧАЛЬНО-МЕТОДИЧНИЙ ПОСІБНИК**  
для самостійного вивчення дисципліни для студентів  
напряму підготовки 6.051401 «Біотехнологія»

**Полтава 2015**

**Автор:**

**С. О. Усенко**, к. б. н., доцент кафедри товарознавства продовольчих товарів ВНЗ Укоопспілки «Полтавський університет економіки і торгівлі».

**Рецензенти:**

**Л. М. Гомля**, к. б. н., доцент, заступник декана природничого факультету Полтавського національного педагогічного університету імені В. Г. Короленка;

**А. М. Шостя**, к. б. н., старший науковий співробітник, завідувач відділу фізіології відтворення та годівлі Інституту свинарства і агропромислового виробництва НААН.

Навчально-методичний посібник обговорений та схвалений на засіданні кафедри товарознавства продовольчих товарів.

Протокол №\_\_\_\_ від \_\_\_\_\_ 2015 р.

Зав. кафедри товарознавства продовольчих товарів

Проф. Бірта Г.О. \_\_\_\_\_

УЗГОДЖЕНО

Начальник науково-методичного центру управління якістю діяльності

Доц. Огуй Н.І. \_\_\_\_\_

« \_\_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2015 р.

УЗГОДЖЕНО

Директор науково - навчального центру

Доц. Герман Н.В. \_\_\_\_\_

« \_\_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2015 р.

**ЗМІСТ**

Вступ.....	4
1. Навчальна програма навчальної дисципліни.....	6
2. Тематичний план навчальної дисципліни.....	7
3. Методичні рекомендації до самостійного вивчення навчальної дисципліни.....	8
3.1. Методичні рекомендації з виконання індивідуальних завдань для самостійної роботи.....	135
4. Порядок і критерії оцінювання знань студентів.....	136
4.1. Перелік питань для підготовки до поточної модульної роботи.....	136
4.3. Нарахування балів за видами робіт.....	139
4.4. Підсумкове оцінювання знань студентів.....	144
Список рекомендованих інформаційних джерел.....	145

## Вступ

Метою навчально-методичного посібника є надання допомоги студентам в організації аудиторної та самостійної роботи над матеріалом дисципліни «Мікологія».

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

**Основними завданнями** дисципліни є:

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

Одержання міцних знань з цієї дисципліни неможливе без систематичної самостійної роботи студентів над навчальними матеріалами, роботи в лабораторіях, кабінетах кафедри, на практичних заняттях і під час виконання самостійних завдань.

У результаті вивчення навчальної дисципліни студент повинен

**знати:**

- місце грибів у системі органічного світу;
- організацію тіла та життєвий цикл грибів;
- особливості цитології грибів;
- особливості будови і функцій тканин грибів;
- особливості нестатевого і статевого розмноження грибів;
- діагностичні ознаки грибів з різних відділів і класів, морфологічні й екологічні особливості окремих систематичних груп;
- конкретних представників різних систематичних груп, їхні життєві цикли, екологічні особливості й значення у житті й природі.

**уміти:**

- користуватися приладами мікроскопічних досліджень (лупа, світловий мікроскоп);
- виготовляти препарати, мікроскопічні зразки;

- вивчати під світловим мікроскопом представників різних класів грибів;
- працювати з фіксованим, гербарним, живим матеріалом та постійними препаратами;
- опанувати техніку біологічного рисунка.
- застосовувати отримані знання з мікології при вирішенні практичних питань;
- здійснювати самостійний пошук та аналіз мікологічної інформації.

# 1. НАВЧАЛЬНА ПРОГРАМА НАВЧАЛЬНОЇ ДИСЦИПЛІНИ

## Змістовий модуль 1.

### Місце грибів у системі органічного світу.

### Організація тіла та життєвий цикл. Цитологія. Плектологія.

#### Тема 1. Місце грибів у системі органічного світу. Історія мікології.

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

#### Тема 2. Організація тіла та життєвий цикл.

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

#### Тема 3. Цитологія.

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

#### Тема 4. Плектологія.

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

## Змістовий модуль 2.

### Розмноження та систематика грибів.

#### Тема 5. Нестатеве розмноження.

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

**Тема 6. Статеве розмноження.**

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

**Тема 7. Пострекомбінативна репродукція: аски, базидії та плодові тіла.**

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

**Тема 8. Нижчі гриби.**

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

**Тема 9. Вищі гриби.**

1. Клас *Ascomycetes*.
2. Клас *Basidiomycetes*.
3. Клас *Urediniomycetes*.
4. Клас *Ustilaginomycetes*.

**2. ТЕМАТИЧНИЙ ПЛАН НАВЧАЛЬНОЇ ДИСЦИПЛІНИ «МІКОЛОГІЯ»**

№ з/п	Назва змістового модуля (розділу), теми	Аудиторні заняття		Позааудиторна робота	
		Лекції	Практичні	Індивідуально-консультативна робота	Самостійна робота студентів
1	2	3	4	5	6
Змістовий модуль 1. Місце грибів у системі органічного світу. Організація тіла та життєвий цикл. Цитологія. Плектологія.					
1	Місце грибів у системі органічного світу. Історія мікології.	x	x	x	x
2	Організація тіла та життєвий цикл.	x	x	x	x
3	Цитологія.	x	x	x	x
4	Плектологія.	x	x	x	x

1	2	3	4	5	6
Змістовий модуль 2. Розмноження та систематика грибів.					
5	Нестатеве розмноження.	x	x	x	x
6	Статеве розмноження.	x	x	x	x
7	Пострекомбінативна репродукція: аски, базидії та плодові тіла.	x	x	x	x
8	Нижчі гриби.	x	x	x	x
9	Вищі гриби.	x	x	x	x

### 3. МЕТОДИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ ДО САМОСТІЙНОГО ВИВЧЕННЯ НАВЧАЛЬНОЇ ДИСЦИПЛІНИ

#### Змістовий модуль 1. Місце грибів у системі органічного світу. Організація тіла та життєвий цикл. Цитологія. Плектологія.

##### Тема 1. Місце грибів у системі органічного світу. Історія мікології

##### Методичні рекомендації щодо вивчення теми

Під час вивчення теми слід звернути увагу на те, що гриби — одна з найбільших та найрізноманітніших груп живих організмів, існуючих на Землі. Вони з'явилися понад мільярд років тому й поступово стали невід'ємною частиною всіх водних та наземних екосистем.

Згідно з сучасними прогнозами, на Землі існує понад 1 500 000 видів грибів, проте лише 5 % з них описані вченими. За підрахунками Д. Л. Хоксворта (2001), щороку вчені описують біля 1700 нових для науки видів грибів.

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

Істоти, що належать до грибів у широкому розумінні виявлені у декількох філогенетичних лініях. Одна з новітніх систем органічного світу, розроблена за участю 28 провідних фахівців та прийнята на Міжнародному протистологічному конгресі у 2005 р., поділяє світ еукаріотів на шість надцарств: *Amoebozoa*, *Archaeplastida*, *Chromalveolata*, *Excavata*, *Opisthokonta* та *Rhizaria*. *Fungi sensu strictu* відзначені в п'яти з



них. Справжні гриби належать до надцарства *Opistoconta*, утворюючи в ньому окреме царство *Fungi*. Несправжні гриби утворюють кілька груп у складі надцарства *Chromalveolata*. Нарешті, різні групи слизовиків належать до надцарств *Amoebozoa*, *Rhizaria* та *Excavata*.

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

Гриби привертали увагу людини з найдавніших часів. Незвичайний зовнішній вигляд та дивні властивості грибів змушували людей шукати в них зв'язок з потойбічними силами. У фольклорі багатьох народів світу збереглися міфи й легенди, присвячені грибам. Їх пов'язували зі стихіями вогню й води, асоціювали з богами та нечистою силою, використовували в магічних ритуалах. Учені вважають, що найбільш рання згадка про них у науковій літературі належить Арістотелю (384—322 рр. до н. е.). Учень Арістотеля — Теофраст (370—288 рр. до н. е.), ймовірно, був першим мислителем, котрий спробував систематизувати доступні йому відомості про гриби. У II столітті до н. е. грецький лікар і поет Никандрос (біля 150 р. до н. е.) вперше обґрунтував поділ грибів на їстівні та отруйні, заклавши тим самим основи їх класифікації. Епоха Середньовіччя не дала принципово нових ідей у галузі мікології. Багато античних досягнень були або загублені, або переосмислені в релігійному дусі, втративши первинний сенс. Ймовірно, єдиним винятком із цього правила стала діяльність німецької ігумені, лікарки, композиторки та поетеси Гільдегарди Бінгенської (1098—1179), серед численних філософських і містичних праць якої знайшлося місце й для рукопису «Книга про рослини», що містить унікальні за повнотою та кількістю описи грибів. Засновником справжнього наукового підходу до вивчення грибів став італійський натураліст П'єр Андреа Чезальпіно (1524—1603), відомий також як Петро Цезальпін. XVIII століття відзначилося як епоха систематизації знань, перших експериментів та спроб наукового аналізу. Для мікології цей період почався з діяльності французького ботаніка Себастьяна Вайяна (1669—1722). Першим мікологом-енциклопедистом XIX століття, власне кажучи, засновником систематики грибів став Християн Генріх Персон (1761—1836), французький учений голландського походження. Перу цього талановитого дослідника належить ціла серія фундаментальних праць: «Мікологічні спостереження» у 2-х томах, «Зображення та описи грибів» у 4-х томах, «Зображення рідкісних грибів», «Трактат про їстівні гриби», «Європейська мікологія» в 3-х томах та інші. Але найбільшим

внеском у розвиток мікології стала його двохтомна праця «Звідна система грибів» («Synopsis methodica fungorum»), що вийшла друком у 1801 р. Друга половина XIX ст. стала переломним етапом у розвитку мікології. Завдяки дослідженням Й. Хедвіга, Ж. А. Левельє, братів Тюлянь та багатьох інших учених був накопичений величезний обсяг інформації про морфологію, біологію та різноманіття різних груп грибів. Грандіозний масив мікологічних даних потребував критичного переосмислення й упорядкування. Цю фундаментальну роботу виконав геніальний австрійський міколог французького походження, третій «батько мікології» Антуан де Барі (1831—1888). Перша половина XX ст. стала періодом зародження генетики грибів. Основоположником цієї науки вважають німецького міколога Карла Йоаннеса Кніппа (1881—1930). Його наукові роботи охоплюють широкий спектр питань: виникнення дикаріотичного міцелію у базидіоміцетів, зміна ядерних фаз у життєвому циклі гіменомицетів, каріогамія у грибів, роль пряжок, ранні стадії розвитку базидій, гібридизація у іржастих грибів тощо. Сучасники К. Й. Кніппа, американські дослідники Дж. Дж. Крістенсен і Ф. Р. Девіс, стали засновниками вчення про мутаційну мінливість у грибів. У середині XX сторіччя стався сплеск досліджень в галузі систематики грибів. У 1957 р. чеський міколог Карел Цейп (1900—1979), розвиваючи ідеї Х. Я. Гобі та Е. Фішера, ліквідував клас *Phycomycetes* і спираючись на будову джгутикового апарату, а також ряд морфо-біологічних ознак, виділив 4 класи нижчих грибів, серед яких два — *Chytridiomycetes* і *Trichomycetes* — були виділені ним уперше. У 1959 р. американський еколог Роберт Уайттейкер (1920—1980) опублікував п'ятицарствену систему органічного світу, в якій, разом з царствами *Monera* (прокаріоти), *Protista* (нижчі еукаріоти), *Plantae* (рослини) та *Animalia* (тварини), було виділено царство *Fungi* (гриби). Роботи Р. Уайттейкера викликали величезний резонанс у науковому світі й набули широкої популярності, а розроблена ним п'ятицарствена еколого-фізіологічна система надовго стала загальноновизнаною. Завдяки цьому в середині XX ст. закріпилося трактування грибів як окремого царства, яке й дотепер домінує у вітчизняній системі освіти. Дж. К. Ейнсворт зробив неоціненний внесок у розвиток мікологічної освіти. У 1943 р., спільно з американським мікологом Гаєм Річардом Бісбі (1889—1958), він опублікував перший у світі спеціалізований мікологічний довідник «Словник грибів» («Dictionary of the fungi»), який став справжньою «Біблією» мікологів усього світу. «Словник грибів» пережив 9 видань, зараз іде робота над 10-м (див. нижче). У 1954 р. Дж. К. Ейнсворт заснував Міжнародне наукове товариство з медичної та ветеринарної мікології, яке стало могутнім

стимулом для інтенсифікації досліджень у цій галузі знань. У середині 2000-х рр. був проведений глибокий аналіз філогенетичних зв'язків серед нижчих грибів, які, через методичні труднощі, раніше не були досліджені настільки докладно. У результаті були встановлені нові відділи — *Neocallimastigomycota*, *Blastocladiomycota* і *Glomeromycota*, а в межах класичних відділів встановлений ряд нових класів. Ці відкриття знайшли віддзеркалення в системі грибів, яку опублікував у 2007 р. колектив із 68 авторів, під загальним керівництвом видатного американського міколога Девіда Гіббетта.

Перші відомості про гриби, зібрані на території України, опублікував у 1830 р. литовський ботанік Йозеф Юндзілл. Незабаром з'явилися роботи й власне українських учених — Василя Матвійовича Черняєва (1793—1871) з Харківського університету та Іллі Григоровича Борщова (1833—1878), котрий 16 років працював у Київському університеті. У 1908 р. систему грибів П. А. Саккардо удосконалив видатний український міколог, харків'янин Андрій Олександрович Потебня (1870—1919). У своїй книзі «До історії розвитку деяких аскоміцетів» він розмістив органи нестатевого спороношення (конідіоми) в один морфологічний ряд. А. О. Потебня вважав, що послідовність ускладнення конідіом відображає хід еволюції дейтероміцетів. А. О. Потебня зробив вагомий внесок у вивчення різноманіття грибів північного сходу України. У своїх роботах «*Fungi imperfecti* Південної Росії» (1900 р.) та «Матеріали до мікологічної флори Курської й Харківської губернії» (1910 р.) він уперше відзначив на досліджених територіях кілька сотень видів грибів.

### Термінологічний словник

**Гемі** – це клітини або ділянки міцелію, схожі на хламідоспори, але без певної форми і розмірів.

**Гіфи** – мікроскопічне, ниткоподібне відгалуження гриба, що утворює його вегетативне тіло — талом. Деякі фрагменти гіф можуть мати певні видозміни, що забезпечують їх пристосування до умов навколишнього середовища (наприклад, гаусторії, ловчі кільця), а також грають важливу роль у вегетативному розмноженні.

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

**Міцелій (грибниця)** – це вегетативне тіло гриба, складається з тонких розгалужених ниток (гіфів). Міцелій може бути неклітинним або багатоклітинним. Ядра клітин міцелію можуть бути гаплоїдними або

диплоїдними (лише у базидіальних грибів). Частинами міцелію відбувається вегетативне розмноження грибів.

**Оїдії** – тонкостінні клітини, на які розпадаються гіфи деяких грибів.

**Хламідоспори** – товстостінні клітини з запасом поживних речовин, на які розпадаються гіфи сажкових грибів.

## **Практичне заняття 1. Місце грибів у системі органічного світу. Історія мікології (2 год).**

**Мета:** сформувати поняття про місце грибів у системі органічного світу, ознайомитись з історією розвитку мікології.

### **Запитання для поточного контролю знань**

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

### **Завдання для проведення практичного заняття**

#### **Завдання 1.** Ознайомтесь із загальною характеристикою грибів.

Гриби дуже різноманітні за зовнішнім виглядом, місцем знаходження і фізіологічними функціями. Але в них є і загальні риси.

Основою вегетативного тіла грибів є міцелій, або грибниця, яка складається з тоненьких розгалужених ниток – гіфів. Міцелій може утворюватися екзогенно (на поверхні субстрату) або ендогенно (всередині субстрату). У нижчих грибів міцелій не має перетинок (несептований), він представлений однією, часто досить великою клітиною з численними ядрами. Деякі примітивні гриби мають одноклітинний міцелій у вигляді голої грудочки протопласту. Одноклітинний міцелій може розвивати ризоміцелій – розгалужені ниткоподібні структури без ядер. У вищих грибів міцелій розчленований на окремі клітини (септований). Виділяють п'ять типів вегетативного тіла грибів: моноцентричний талом (амебоїд, плазмодій, клітини з ризоміцелієм і міцеліальними відростками), поліцентричний талом, біполярний (рипідіоїдний), міцеліальний (ценоцитний, бластичний, септований), дріжджовий.

Для грибів характерні видозміни міцелію: вегетативні (пристосування до колонізації субстрату, паразитичного живлення, хижацтва й мутуалізму, витримування несприятливих умов) і репродуктивні (органи вегетативного, нестатевого та статевого

розмноження). У високоорганізованих грибів гіфи часто тісно переплітаються і утворюють несправжню тканину – плектенхіму, з якої формуються плодові тіла у вищих грибів, та товсті довгі шнури – ризоморфи.

Клітина у більшості псевдогрибів та справжніх грибів укрита міцною двошаровою оболонкою. Клітинна оболонка грибів містить до 80-90% полісахаридів, а також білки, ліпіди і поліфосфати. У більшості грибів основним полісахаридом є хітин, а в оомікозових – целюлоза. Між оболонкою і плазмалеомою у грибів є ломасоми – мембранні структури у вигляді дрібних пухирців. Клітини грибів можуть бути голі – вкриті лише плазмалеомою (вегетативні тіла слизовиків і частина справжніх грибів із відділу хітридіомікозових), або мати ектоплазматичний ретикулум (лабіринтуломікозові гриби).

Джгутикові стадії характерні для слизовиків, псевдогрибів, зі справжніх – для хітридіомікозових грибів. У справжніх грибів із відділів зигомікозових, аскомікозових, базидіомікозових немає не лише джгутикових стадій, але й центріолей.

Мітохондрії оомікозових і лабіринтуломікозових грибів мають трубчасті, а справжніх грибів – пластинчасті кристи. У клітині грибів міститься від 1 до 30 ядер типової будови, а також різні включення: гранули глікогену, краплини ліпідів, а у вакуолях – гранули білків і волютину, які є запасними поживними речовинами. Крохмаль ніколи не утворюється.

Різноманітне забарвлення грибів зумовлене такими пігментами, як каротин, монаскофлавін, монаскорубрин, мускаруфін, телефорова кислота, ксиліндеїн, цитронін, цитроміцетин тощо.

За способом живлення усі гриби належать до гетеротрофних організмів. Серед них є облігатні і факультативні паразити і сапрофіти.

Розмножуються гриби вегетативно, безстатево і статеві. Вегетативне розмноження здійснюється частинами міцелію, брунькуванням, оідіями, гемами і хламідоспорами. Оідіями називають тонкостінні клітини, на які розпадаються гіфи деяких грибів. Хламідоспори являють собою товстостінні клітини з запасом поживних речовин, на які розпадаються гіфи сажкових грибів. Геми – це клітини або ділянки міцелію, схожі на хламідоспори, але без певної форми і розмірів. У грибів поширене безстатеве розмноження з допомогою різного типу спор, які утворюються ендогенно (в спорангіях або зооспорангіях) або екзогенно на спеціальних виростах міцелію (конідіеносцях) і тому називаються конідіями.

Статеве розмноження у грибів надзвичайно різноманітне і характерне переважно для нижчих грибів. Вищі гриби розмножуються спорами статевого походження – аскоспорами або базидіоспорами. У природі гриби відіграють дуже важливу роль, поширені у всіх біотопах. За середовищем існування гриби бувають наземні та водні (прісноводні та морські). За способом живлення їх поділяють на сапротрофи, симбіотрофи та паразити.

**Завдання 2.** Запишіть в зошит систематику грибів та грибоподібних організмів, якою будете користуватись на практичних заняттях.

### СЛИЗОВИКИ

надцарство *Amoebozoa*

надцарство *Rhizaria*

надцарство *Excavata*.

### НЕСПРАВЖНІ ГРИБИ

утворюють кілька груп у складі надцарства *Chromalveolata*.

### СПРАВЖНІ ГРИБИ

#### 1. НИЖЧІ ГРИБИ

##### Царство Chromista

**Відділ Oomycota – Оомікота**

Клас Oomycetes – Ооміцети

##### Царство Fungi або Mycota

**Відділ Chytridiomycota – Хітрідіомікота**

Клас Chytridiomycetes – Хітрідіоміцети

**Відділ Zygomycota – Зигомікота**

Клас Zygomycetes – Зигоміцети

#### 2. ВИЩІ ГРИБИ

**Відділ Ascomycota – Аскомікота або сумчасті гриби**

Клас Ascomycetes – Аскоміцети або справжні сумчасті гриби

**Відділ Basidiomycota – Базидіомікота**

Клас Basidiomycetes – Базидіоміцети

Клас Urediniomycetes – Урединіоміцети

Клас Ustilaginomycetes – Устилягіноміцети

**Завдання 3.** Запишіть в зошит порівняльну таблицю справжніх грибів:

<b>СПРАВЖНІ ГРИБИ</b>	
<b>НИЖЧІ ГРИБИ</b>	<b>ВИЩІ ГРИБИ</b>
<p><b>Гіфи</b> міцелію прості або розгалужені, без перегородок (септ).</p> <p><b>Міцелій</b> одноклітинний (міцелій несептований)</p>	<p><b>Гіфи</b> міцелію поділені перегородками (септами) на клітини. <b>Міцелій</b> багатоклітинний (септований)</p>
<b>Представники:</b>	<b>Представники:</b>
<p><b>паразити рослин</b> <i>фітофтора картоплі</i> (паразитуює на картоплі, поматах); <i>синтріхіум</i> (викликає захворювання раку картоплі); <i>ольпідіум капустяний</i> (викликає захворювання «Чорна ніжка» у розсади капусти) <b>сапротрофи</b> <i>Мукор</i> (біла цвіль) – часто оселяється на харчових продуктах, у природі розкладає органічні рештки</p>	<p><b>Клас Аскоміцети сапротрофи</b> <i>пеніцил</i> (<i>сиза цвіль</i>) – джерело отримання пеніциліну (антибіотик); <i>дріжджі</i> – одноклітинні гриби (викликають процес бродіння) – хлібні або пивні дріжджі, винні дріжджі; <b>паразити</b> мікроспоридій (викликає хворобу «стригучий лишай») <b>мікоризотрофи або симбіонти</b> <i>трюфелі</i> – цінні їстівні види</p> <p><b>Клас Базидіоміцети паразити</b> <i>клатіцепс пурпуровий</i> (викликає хворобу «ріжки» на злакових рослинах); <i>сажкові</i> – (викликає хворобу «сажка» на злакових рослинах); <i>іржасті</i> – (викликає хворобу «іржа» на різних рослинах); <b>сапротрофи</b> більшість <i>шапкових грибів</i> – приймають участь у розкладі решток рослин і утворенні гумусу у ґрунті; <b>мікоризотрофи або симбіонти</b> <i>білі гриби, підберезовики, масляки, підосичники</i> – цінні їстівні види.</p>

#### Завдання 4. Тести.

1. Укажіть, як називаються гриби, що утворюють мутуалістичні стосунки з корінням судинних рослин:
  - а) мікоризоутворювачі; б) амброзіїв гриби; в) мікофільні.
2. Як називаються гриби гриби, що утворюють мутуалістичні стосунки з мурашками та термітами:
  - а) мікоризоутворювачі; б) амброзіїв гриби; в) мікофільні;
  - г) зоопатогенні.
3. Які гриби паразитують на рослинах:
  - а) зоопатогенні; б) фітопатогенні; в) мікофільні; г) сапротрофні.
4. Укажіть ознаки, які характерні для нижчих грибів:
  - а) гіфи міцелію прості або розгалужені, без перегородок (септ); міцелій одноклітинний (несептований);
  - б) гіфи міцелію поділені перегородками (септами) на клітини; міцелій багатоклітинний (септований).
5. Укажіть ознаки, які характерні для вищих грибів:
  - а) гіфи міцелію прості або розгалужені, без перегородок (септ); міцелій одноклітинний (несептований);
  - б) гіфи міцелію поділені перегородками (септами) на клітини; міцелій багатоклітинний (септований).
6. Укажіть приклади сапротрофних грибів:
  - а) трутовики; б) фітофтора; в) мукор; г) пеніцил; д) ольпідій;
  - е) печериця.
7. Укажіть, яким способом розмножуються гриби:
  - а) вегетативним; б) нестатевим; в) статевим.
8. Укажіть, за допомогою чого відбувається вегетативне розмноження:
  - а) шматочків міцелію; б) спор; в) насіння; в) відростків.
9. Укажіть, де утворюються спори у нижчих грибів:
  - а) у сім'яниках; б) у спорангіях; в) на поверхні конідій; г) у пиляках.
10. Укажіть, де утворюються спори у вищих грибів:
  - а) у спорангіях; б) на поверхні конідій; в) у сім'яниках; г) у пиляках.
11. Хто вперше обґрунтував поділ грибів на їстівні та отруйні, заклавши тим самим основи їх класифікації:
  - а) Геракліт; б) К. Лінней; в) Ч. Дарвін; г) Никандрос; д) Архімед.
12. Укажіть українських учених-мікологів:
  - а) В.М. Черняєв; б) І.Г. Борщов; в) Х. Г. Персон;
  - г) Е. М. Фріз; е) Ж. А. Левельс; д) А.О. Потебня.
13. Укажіть, які класи входять до нижчих грибів:
  - а) Клас *Basidiomycetes* – Базидіоміцети;
  - б) Клас *Oomycetes* – Ооміцети;



- в) Клас *Ascomycetes* – Аскоміцети;
- г) Клас *Chytridiomycetes* – Хітрідіоміцети;
- д) Клас *Zygomycetes* – Зигоміцети;
- е) Клас *Urediniomycetes* – Урединіоміцети;
- є) Клас *Ustilaginomycetes* – Устилягіноміцети.

14. Укажіть, які класи входять до вищих грибів:

- а) Клас *Oomycetes* – Ооміцети;
- б) Клас *Chytridiomycetes* – Хітрідіоміцети;
- в) Клас *Zygomycetes* – Зигоміцети;
- г) Клас *Ascomycetes* – Аскоміцети;
- д) Клас *Basidiomycetes* – Базидіоміцети;
- е) Клас *Urediniomycetes* – Урединіоміцети;
- є) Клас *Ustilaginomycetes* – Устилягіноміцети.

15. Визначте, як називаються гриби, які живляться органічною речовиною решток інших організмів:

- а) паразити; б) сапротрофи; в) фотосинтезуючі; г) хемосинтезуючі.

16. Визначте назву лікарських речовин, які добувають із цвілевих грибів і які вибірково діють на паразитичні бактерії та гриби, не зашкоджуючи клітинам хазяїна:

- а) мікориза; б) гіфи; в) лишайники; г) хітин; д) антибіотики.

17. Укажіть чотири ознаки подібності грибів і рослин:

- а) відсутність рухової активності у вегетативному стані;
- б) гетеротрофний тип живлення;
- в) поглинання поживних речовин шляхом всмоктування;
- г) наявність хітину в клітинній стінці;
- д) наявність клітинної стінки;
- е) кінцевий продукт азотистого обміну – сечовина;
- є) необмежений ріст;
- ж) відсутність хлоропластів у клітині;
- з) запасна речовина глікоген;
- и) здатність до фотосинтезу.

18. Укажіть п'ять ознак подібності грибів і тварин:

- а) відсутність рухової активності у вегетативному стані;
- б) гетеротрофний тип живлення;
- в) поглинання поживних речовин шляхом всмоктування;
- г) наявність хітину в клітинній стінці;
- д) наявність клітинної стінки;
- е) кінцевий продукт азотистого обміну – сечовина;
- є) необмежений ріст;
- ж) відсутність хлоропластів у клітині;

з) запасна речовина глікоген;

и) здатність до фотосинтезу.

19. Назвіть шкоду, яку завдають цвілеві гриби здоров'ю людини та народному господарству:

а) харчові отруєння; б) руйнування деревини будівель та меблів;

в) джерело отримання антибіотиків; г) спричиняють шкірні захворювання; д) речовини, що в них містяться, можуть сприяти розвитку злоякісних пухлин; е) паразитують у комах-шкідників сільського господарства.

20. Укажіть продукти, які отримують за допомогою дріжджів:

а) пиво; б) квашена капуста; в) хліб; г) кисле молоко;

д) сметана; е) спирт.

**Матеріальне забезпечення заняття:** таблиці, плакати, довідники, підручники [1, 2].

## ІНДИВІДУАЛЬНІ ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ РОБОТИ

### Перелік питань для самостійного опрацювання

1. Порівняння справжніх і несправжніх грибів.
2. Особливості будови та живлення лишайників.
3. Роль грибів у житті людини.
4. Культивування грибів.

### Питання для самоконтролю знань

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

**Завдання 1.** Ознайомтесь з вкладом в розвиток мікології українських вчених. Запишіть дані в зошит за поданою формою:

<i>Науковці</i>	<i>Вклад в розвиток мікології</i>
Йозеф Юндзілл	
Василь Матвійович Черняєв (1793—1871)	
Ілля Григорович Борщов (1833—1878)	
Андрій Олександрович Потебня (1870—1919)	

## Завдання 2. Ознайомтесь з вкладом в розвиток мікології вчених.

Запишіть дані в зошит за поданою формою:

<i>Науковці, мислителі</i>	<i>Вклад в розвиток мікології</i>
Арістотель (384—322 рр. до н. е.)	
Теофраст (370—288 рр. до н. е.)	
Никандрос (біля 150 р. до н. е.)	
Пліній Старший (23—79 рр. н. е.)	
Діоскорид (40—90 рр. н. е.)	
Гільдегарда Бінгенська (1098—1179)	
Ремберт Доденс (1517—1585)	
П'єр Андреа Чезальпіно (1524—1603)	
Шарль де ля Клуз (1526—1609)	
Франциск Стербек (1630—1693)	
Роберт Гук (1635—1703)	
Себастьян Вайяна (1669—1722)	
П'єтро Антоніо Мікелі (1679—1737)	
Карл Лінней (1707—1778)	
Якоб Фрідріку Ерхарт (1742—1795)	
Ерік Ахаріус (1757—1819)	
Жан-Жак Поле (1740—1826)	
Ганс Християн Неес фон Езенбек (1776—1858)	
Християн Генріх Персон (1761—1836)	
Генріх Фрідріх Лінк (1767—1851)	
Еліас Магнус Фріз (1794—1878)	
Анрі Дютроше (1776—1847)	
Каньяр де ля Тур (1776—1859)	
Йоганн Хедвіг (1730—1799)	
Жозеф Анрі Левельс (1796—1870)	
Християн Готфрід Еренберг (1795—1877)	
Антуан де Барі (1831—1888)	
Оскар Брефельд (1839—1925)	
Едвард Бюхнер (1860—1917)	
Сімон Швенденер (1829—1909)	
Альберт Бернард Франк (1839—1900)	
П'єтро Андреа Саккардо (1845—1920)	
Христофор Якович Гобі (1847—1919)	
Едвард Фішер (1861—1939)	
Карл Йоаннес Кніпп (1881—1930)	

Дж. Дж. Крістенсен і Ф. Р. Девіс	
Олександр Флемінг (1881—1955)	
Говард Флорі (1898—1968) та Ернст Чейн (1906—1979)	
Карел Цейп (1900—1979)	
Еверетт Латтрелл (1916—1988)	
Фредерік Сперроу (1903—1977)	
Костянтин Алексопулос (1907—1986)	
Роберт Уайтгейкер (1920—1980)	
Джеффри Кло Ейнсворта (1905—1998)	
Дональд Барр (1921—2004)	

## *Тема 2. Організація тіла та життєвий цикл*

### **Методичні рекомендації щодо вивчення теми**

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

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

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

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

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

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

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

моноцентричний, поліцентричний, біполярний, міцеліальний та дріжджовий.

Моноцентричний талом представлений кількома типами, які можуть бути розміщені в умовний ряд поступового ускладнення морфології. Однак слід враховувати те, що структура моноцентричного талому неодноразово виникала в ході конвергентної еволюції і до того ж часто є продуктом вторинного спрощення вегетативного тіла при переході до паразитичного способу життя. Основними типами моноцентричного талому є: амебоїд, плазмодій, клітини з ризоміцелієм та міцеліальними відростками й біполярний талом.

Унаслідок тривалої еволюції функціональних відділів талому сформувався комплекс видозмін або метаморфозів міцелію,— спеціалізованих структур гіфального походження, які виконують різні функції.

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

Міцелій формально є однією-єдиною клітиною, а в разі септування — не більше ніж гомогенною послідовністю однорідних «клітин». У ряді випадків міцеліальні гриби утворюють щільні сплетіння гіф, які зовні нагадують тканини рослин або тварин. Гіфи в межах цих сплетень набувають специфічної структури, яка відповідає виконуваний функції (захисній, транспортній, опорній, репродуктивній тощо), і тим самим наближаються за властивостями (але не за походженням!) до справжніх тканин. Ці «тканиноподібні» сплетіння називають несправжніми тканинами, або плектенхімами.

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

Нестатєва стадія, *анаморфа*, утворює структури нестатєвого розмноження (спорангіоспори, конідії), а статєва, *телеоморфа* — структури статєвого розмноження та пострекомбінативної репродукції (аски, базидії). На відміну від рослин, у яких нестатєве й статєве розмноження здійснюють різні особини (спорофіт і гаметофіт), аноморфи й телеоморфи грибів є етапами розвитку одного й того самого вегетативного тіла, які можуть відрізнятись або не відрізнятись один від

одного за плідністю. Явище чергування анаморфи й телеоморфи в життєвому циклі грибів отримало назву **плеоморфізму**, а гриби, для яких характерне таке чергування, називають плеоморфними. Такими є більшість представників *Ascomycota* й багато видів *Basidiomycota*.

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

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

— **гаплоїдний** — ядра мають одинарний набір хромосом;

— **диплоїдний** — ядра мають подвійний набір хромосом;

— **дикаріотичний** — ядра мають одинарний набір хромосом, але в межах талому спостерігається два типи генетично-різномірних ядер.

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

Анастомози — це поперечні містки, які, як правило, поєднують між собою окремі клітини гіф різних міцеліїв. Вони утворюються шляхом проростання бічного відростка однієї гіфи крізь стінку іншої й подальшого злиття їх протопластів. Діаметр анастомозів звичайно значно менший, ніж вегетативних гіф, які він поєднує. Анастомози є пристосуванням для обміну генетичною інформацією й характерні переважно для тих грибів, у яких статевий процес редукований або відбувається вкрай рідко (у анаморфних представників *Ascomycota* та *Basidiomycota*).

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

Оскільки дикаріотичний статус вегетативного міцелію характерний переважно для *Basidiomycota*, то й пряжки спостерігаються переважно у представників цього відділу. Проте навіть у деяких

базидіальних грибів пряжки первинно відсутні (*Urediniomycotina* та *Ustilaginomycotina*) або повторно втрачені (*Coniophora*, *Irpex*, *Stereum*).

### Термінологічний словник

**Амебоїд** — це одноядерна клітина, яка не має клітинної стінки й фіксованої форми.

**Анаморфа** — безстатеві-відтворна стадія, часто плісняво-або дріжджеподібна. Коли один і той же вид грибів утворює багато морфологічно різних анаморф, ці морфи називаються синаноморфами.

**Анастомози** — це поперечні містки, які, як правило, поєднують між собою окремі клітини гіф різних міцелій.

**Апресорії** — це спеціалізовані структури, за допомогою яких міцелій прикріплюється до субстрату.

**Арбускули** — це деревоподібні звивисті розростання апекса гіфи, що занурені в рослинну тканину.

**Аскоспори** — це мейоспори, які утворюються всередині спеціальних вмістилищ — асків або сумок.

**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.

**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.

**Базидіоспори** — це мейоспори, які утворюються на поверхні специфічних репродуктивних структур — базидій.

**Бувльіли** — це структури, близькі до склероціїв, але позбавлені спеціалізації плектенхім.

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

**Везикули** — це пухиреподібні здуття міцелію, які характерні для ендомікоризних грибів, що формують мікоризу з трав'янистими рослинами.

**Видозміни талому** — це гіфи, а також групи або фрагменти гіф, які мають специфічну форму, розміри чи напрямок росту й сприяють виконанню певної специфічної функції.

**Гаметангії** — це спеціалізовані вмістилища, в яких формуються статеві клітини — гамети.

**Гаусторії** — є основними живильними структурами

високоспеціалізованих фітопатогенних грибів.

**Гемі** — це великі тонкостінні клітини, що мають округлу, еліптичну або неправильну форму.

**Гіфелії** — це унікальні структури, які являють собою сферичні або дископодібні тіла, утворені однією інтенсивно розгалуженою гіфою.

**Глеосфекси** — це специфічний варіант клейких гіф.

**Гомфи** — це органи прикріплення й мінерального живлення, схожі за будовою з ризинами, але розташовані поодинокі, в основі талому.

**Гонглідії** — це булавоподібні одноклітинні утворення на апексі гіф, що містять запас поживних речовин.

**Дерматофітів** — гриби, які паразитують на покривах тіла багатоклітинних тварин.

**Дикаріон** — це асоціація «чоловічого» й «жіночого» гаплоїдних ядер, які переміщуються й діляться синхронно, але при цьому не втрачають своєї індивідуальності.

**Зигокарпи** — це плодові тіла, в яких утворюються зигоспорангії. Вони мають подушкоподібну форму та характерні лише для видів відділу *Zygomycota* з порядку *Endogonales*.

**Зигомейоспори** — це мейоспори, що утворюються всередині спеціальних спорангіїв — зигоспорангіїв.

**Ізидії** — це органи вегетативного розмноження ліхенізованих *Ascomycota*, що є дрібними булавоподібними або лускоподібними випинами поверхні талому.

**Інфекційні гіфи** — це дуже тонкі вирости нижньої поверхні апресорію, які слугують для того, щоб пронизувати захисні оболонки організму-господаря, насамперед — клітинні стінки.

**Конідіоми** — це органи нестатевого розмноження грибів, які утворюють конідії. Вони є об'єднаннями (агрегаціями) конідієносців, часто мають спеціальні покриви.

**Ловильні петлі** — це структури, які здійснюють активне захоплення жертви.

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

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



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

**Міцеліальні тяжі** — це щільні пучки гіф, які ростуть паралельно в певному напрямку (як правило — уздовж градієнта концентрації поживних речовин).

**Перфорувальні «органи»** — є пристосуваннями для паразитизму міцеліальних грибів на багатоклітинних тваринах.

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

**Плазмодій** — це багатоядерна амебоїдна клітина, яка іноді досягає значних розмірів.

**Плеоморфізм** — явище чергування анаморфи й телеморфи в життєвому циклі грибів.

**Плодові тіла** — це органи статевого розмноження грибів, які утворюють мейоспори.

**Пряжки** — є своєрідними «самоанастомозами». Це короткі відростки клітин септованого міцелію, які, дугоподібно згинаючись, врастають у попередню клітину тієї ж самої гіфи.

**Псевдогомфи** — це органи ліхенізованих грибів, які функціонально близькі до гомфів, але відрізняються від останніх відсутністю корової плектенхіми.

**Псевдоризи** — це коренеподібні органи, які розвиваються в основі плодових тіл деяких базидіальних грибів.

**Псевдосклероції** — це органи, що утворюються зі сплетіння гіф навколо великого фрагмента живильного субстрату (кореня дерева, цибулини, насіння, плоду).

**Ризоїди** — це структури, які забезпечують прикріплення талому до субстрату й поглинання з нього поживних речовин.

**Ризини** — це органи прикріплення й мінерального живлення. Вони є випинами нижньої поверхні талому, містять покривну й серцевинну плектенхіму й мають різну форму — гронаподібну, лопатеву, деревоподібну.

**Ризоморфи** — це органи грибів, які функціонально й анатомічно нагадують коріння вищих рослин.

**Склероції** — це органи, які являють собою щільні бульбоподібні сплетіння гіф, різноманітні за формою та розміром.

**Соралі** — це органи вегетативного розмноження ліхенізованих *Ascomycota*. Вони є ділянками поверхні талому, в яких покривна плектехіма розривається, оголюючи серцевину.

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

**Стільбоїди** — це своєрідні органи вегетативного розмноження, властиві лише деяким шапінковим грибам (*Mycena*). Вони являють собою зменшені та видозмінені плодові тіла, верхня частина (шапінка) яких здатна відділятися, переноситися на певну відстань та проростати вегетативним міцелієм.

**Столони** — це довгі нерозгалужені гіфи, які забезпечують швидке розповсюдження міцелію по субстрату.

**Строми** — це багатофункціональні органи, що об'єднують властивості склероціїв, конідію та аскокарпів. Вони є складними міцеліальними сплетіннями, з диференційованими захисними покривами й серцевинною тканиною.

**Телеморфа** — статеві-відтворна стадія, зазвичай утворює спорокарпи (плодові тіла).

**Термітосфери** — специфічні органи, утворювані грибами-симбіонтами термітів для живлення останніх.

**Токсоцисти** — це спеціалізовані термінальні клітини, що секретують речовини, здатні паралізувати або вбити організм-жертву (насамперед — нематод).

**Філокладії** — це дрібні листкоподібні відростки талому ліхенізованих представників *Ascomycota* (*Cladonia*), що слугують для збільшення фотосинтезуючої поверхні.

**Цефалодії** — це округлі або злегка розгалужені вирости лишайникового талому, іноді трохи підняті над його поверхнею й оточені власною короною плектенхімою.

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

**Цисти** — це спеціалізовані тонкостінні клітини, що розвиваються на вегетативних гіфах, рідше — у тканинах плодових тіл та інших органів. Їх функції в більшості випадків невідомі, але, ймовірно, пов'язані з переживанням несприятливих умов. Відомо щонайменше 6 типів цист: алоцисти, тромбоцити, стефаноцисти, ехіноцисти, мало цисти, дрепаноцисти.

*Хламідоспори* — це великі товстостінні клітини або комплекси клітин, які широко розповсюджені у наземних грибів і слугують для перенесення несприятливих умов.

## Практичне заняття 2. Організація тіла грибів (2 год).

**Мета:** сформувати знання про структуру вегетативного тіла грибів та основні тенденції в його еволюції; вивчити основні типи талому, вегетативні тканини й органи, репродуктивні органи; ознайомитись з метаморфозами вегетативного тіла.

### Запитання для поточного контролю знань

1. Вегетативне тіло грибів. Основні тенденції в еволюції вегетативного тіла грибів.
2. Основні типи талому: моноцентричний, поліцентричний, біполярний, міцеліальний та дріжджовий.
3. Метаморфози вегетативного тіла. Пристосування до колонізації субстрату, паразитизму, хижацтва, мутуалістичного симбіозу, переживання несприятливих умов, рекомбінації, розповсюдження.
4. Вегетативні тканини й органи.
5. Репродуктивні органи.

### Завдання для проведення практичного заняття

**Завдання 1.** Замалюйте в робочому зошиті схематичне зображення основних тенденцій в еволюції вегетативного тіла грибів (рис. 1).

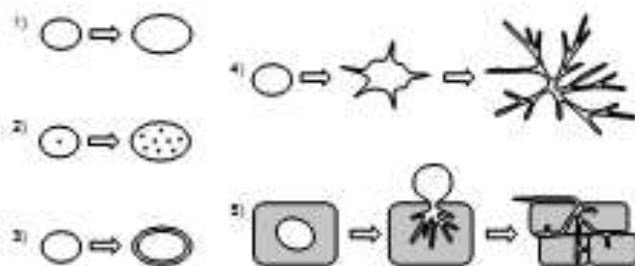


Рис. 1. Основні тенденції в еволюції вегетативного тіла грибів.

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

**Завдання 2.** Вивчіть вегетативні й репродуктивні видозміни міцелію. Користуючись підручниками, конспектами, плакатами, запишіть дані в зошит за поданою формою:

**Вегетативні видозміни міцелію**

<i>Типи видозмін</i>	<i>Структури</i>	<i>Характеристика</i>	<i>Значення</i>
1. Колонізації субстрату	Ризоїди		
	Столони		
	Міцеліальні тяжі		
2. Пристосування до паразитизму	Апресорії		
	Інфекційні гіфи		
	Гаусторії		
	Перфоровальні «органи»		
3. Пристосування до хижацтва	Глеосфeksi		
	Токсоцисти		
	Ловильні кільця		
4. Пристосування до мутуалістичного симбіозу	Гонглідії		
	Арбускули		
	Везикули		
5. Пристосування до переживання несприятливих умов	Геми		
	Хламідоспори		
	Цисти		

**Репродуктивні видозміни міцелію**

<i>Типи видозмін</i>	<i>Структури</i>	<i>Характеристика</i>	<i>Значення</i>
1. Пристосування до рекомбінації	Гамети й гаметангії		
	Анастомози		
	Пряжки		
2. Пристосування до розповсюдження	Пропагули (діаспори)		

**Завдання 3.** Вивчіть типи вегетативного тіла грибів. Користуючись підручниками, конспектами, плакатами, запишіть дані в зошит за поданою формою:

**Типи вегетативного тіла грибів**

<i>Типи талому</i>	<i>Характеристики</i>
Моноцентричний	
Поліцентричний	
Біполярний	

Міцелій	
Дріжджовий	

**Завдання 4.** Вивчіть тканини й органи грибів. Користуючись підручниками, конспектами, плакатами, запишіть дані в зошит за поданою формою:

### Органи грибів

	<i>Типи органів</i>	<i>Структури, що входять до їх складу</i>
<i>Вегетативні органи - органи, що забезпечують процеси життєдіяльності.</i>	Органи прикріплення і мінерального живлення	
	Органи фотосинтезу	
	Органи азотофіксації	
	Органи газообміну	
<i>Репродуктивні органи — це органи, що забезпечують процеси розмноження</i>	Органи вегетативного розмноження грибів	
	Органи статевого розмноження грибів	

### Завдання 5. Тести.

- Виберіть вірне визначення вегетативного тіла гриба:
  - сукупність структур організму, які забезпечують його життєдіяльність і безпосередньо не пов'язані з розмноженням;
  - сукупність структур організму, які забезпечують його життєдіяльність і безпосередньо пов'язані з розмноженням;
  - сукупність структур організму, які забезпечують розмноження.
- Укажіть, як називають вегетативне тіло гриба:
  - клітина; б) талом; в) брунька; г) спорангій.
- Виберіть правильні твердження фундаментальних тенденцій еволюції вегетативного тіла грибів:
  - значне збільшення розмірів клітини, що призводить до розвитку гігантських квазіодноклітинних структур;
  - перехід від одноп'ядерного талому до багатоядерного, що необхідно для функціонування гігантських клітин;

- в) перехід від «голоого протопласта», захищеного лише глікопротеїдами цитоплазматичної мембрани, до талому фіксованої форми, захищеного міцною полісахаридною клітинною стінкою (інколи лусками);
- г) перехід від клітини зі згладженим контуром до талому розгалуженої форми;
- д) перехід від внутрішньоклітинного паразитизму до поверхневого, і від паразитизму в одній клітині господаря до розвитку в тканинах і органах організмів-господарів.

4. Виберіть 5 основних типів талому гриба:

- а) моноцентричний; б) екзоцентричний; г) поліцентричний;
- д) децентричний; е) біполярний; є) інтерполярний;
- ж) міцеліальний; з) дріжджовий.

5. Виберіть основні типи моноцентричного талому:

- а) плазмодій; б) ризоміцелій; в) рипідіоїдний;
- г) псевдоміцеларний; д) амебоїд.

6. Укажіть чотири ознаки характерні для амебоїдного типу моноцентричного талому:

- а) амебоїд є одноядерною клітиною, яка не має клітинної стінки й фіксованої форми;
- б) це багатоядерна амебоїдна клітина, яка іноді досягає значних розмірів;
- в) амебоїди грибів рідко здатні до руху за допомогою псевдоподій;
- г) характерні для ранніх стадій вегетації нижчих представників *Chytridiomycota*, *Hyphochytriomycota* та *Peronosporomycota*;
- д) амебоїди характерні насамперед для внутрішньоклітинних паразитів;
- г) у процесі онтогенезу амебоїд може перетворюватися в плазмодій.

7. Укажіть чотири ознаки характерні для плазмодію моноцентричного талому:

- а) є одноядерною клітиною, яка не має клітинної стінки й фіксованої форми;
- б) це багатоядерна амебоїдна клітина, яка іноді досягає значних розмірів;
- в) не здатний до амебоїдних рухів і живиться осмотрофно;
- г) найбільші та найрозвиненіші форми, здатні до фагоцитозу та відносно швидкого пересування, й притаманні не грибам, а слизовикам, насамперед представникам класу *Mucromycetes*;

д) стадія, покрита клітинною стінкою, є відправною точкою для розвитку інших, типово «грибних» типів вегетативного тіла;  
в) рідко здатні до руху за допомогою псевдоподій.

8. Укажіть, якими структурами утворений поліцентричний талом:

а) кількома збиральними клітинами, які пов'язані між собою тонкими міцеліальними відростками;

б) складається з «клітин», відокремлених одна від одної перегородками — септами;

в) перетяжками, що розділяють гіфи на циліндричні фрагменти, пов'язані між собою тонкими перемичками.

9. Укажіть, який тип вегетативного тіла є найбільш поширеним та ефективним типом будови вегетативного тіла грибів і грибоподібних організмів:

а) поліцентричний; б) біполярний; в) міцелій; г) моноцентричний.

10. Укажіть, правильне твердження ценоцитного (несептований, неклітинний) міцелію:

а) є первинним типом міцелію, широко розповсюджений серед справжніх і несправжніх грибів. Його гіфи є простими циліндричними утвореннями, не розділеними жодними перегородками;

б) складається з «клітин», відокремлених одна від одної перегородками — септами. Останні виникають як інвагінації клітинної стінки. Як правило, септи є неповними, тобто мають один або кілька отворів (пор), що забезпечують рух цитоплазми та міграцію ядер.

11. Укажіть, правильне твердження септованого (клітинного) міцелію:

а) є первинним типом міцелію, широко розповсюджений серед справжніх і несправжніх грибів. Його гіфи є простими циліндричними утвореннями, не розділеними жодними перегородками;

б) складається з «клітин», відокремлених одна від одної перегородками — септами. Останні виникають як інвагінації клітинної стінки. Як правило, септи є неповними, тобто мають один або кілька отворів (пор), що забезпечують рух цитоплазми та міграцію ядер. Найбільш широко розповсюджений у природі та є основним типом талому у справжніх грибів.

12. Укажіть, як утворився дріжджовий талом:

а) в результаті вторинного спрощення міцелію;

б) у результаті ускладнення міцелію.

13. Укажіть, групи видозміни міцелію:

- а) спеціалізовані; б) вегетативні; в) репродуктивні;
- г) допоміжні.

14. Укажіть, які видозміни міцелію належать до вегетативних:

- а) пристосування до колонізації субстрату;
- б) пристосування до паразитичного живлення;
- в) пристосування до хижацтва; г) пристосування до мутуалізму;
- д) структури, які забезпечують переживання несприятливих умов;
- е) структури, що забезпечують обмін генетичною інформацією (рекомбінацію); є) структури, що забезпечують розповсюдження потомства

15. Укажіть, які видозміни міцелію належать до генеративних:

- а) пристосування до колонізації субстрату;
- б) структури, що забезпечують обмін генетичною інформацією (рекомбінацію); в) пристосування до паразитичного живлення;
- г) структури, що забезпечують розповсюдження потомства;
- д) пристосування до хижацтва; е) пристосування до мутуалізму;
- є) структури, які забезпечують переживання несприятливих умов.

16. Укажіть структури, які забезпечують пристосування грибів до колонізації субстрату:

- а) ризоїди; б) апресорії; в) інфекційні гіфи; б) столони;
- в) міцеліальні тяжі; г) гаусторії; д) арбускули; е) везикули.

17. Укажіть структури, які забезпечують пристосування грибів до паразитизму:

- а) ризоїди; б) апресорії; в) інфекційні гіфи; б) столони;
- в) міцеліальні тяжі; г) гаусторії; д) арбускули; е) везикули;
- є) перфоровальні «органи».

18. Укажіть структури, які забезпечують пристосування грибів до мутуалістичного симбіозу:

- а) ловильні апарати; б) гонглідії; в) інфекційні гіфи; б) столони;
- в) міцеліальні тяжі; г) гаусторії; д) арбускули; е) везикули.

19. Укажіть структури, які забезпечують пристосування грибів до переживання несприятливих умов:

- а) геми; б) апресорії; в) інфекційні гіфи; б) столони;
- в) хламідіоспори; г) гаусторії; д) арбускули; е) цисти;
- є) перфоровальні «органи».

20. Укажіть структури, які забезпечують пристосування грибів до рекомбінації:

- а) геми; б) гамети; в) гаметангії; б) столони; в) хламідіоспори;
- г) анастомози; д) арбускули; е) цисти; є) пряжки.



**Матеріальне забезпечення заняття:** таблиці, плакати, довідники, підручники [1, 2].

### Практичне заняття 3. Життєвий цикл грибів (2 год).

**Мета:** сформувати знання про життєвий цикл грибів; ознайомитись з каріологічними станами та типами життєвого циклу.

#### Запитання для поточного контролю знань

1. Життєвий цикл грибів: зміна стадій розвитку.
2. Каріологічні стани життєвого циклу.
3. Типи життєвого циклу грибів.

#### Завдання для проведення практичного заняття

**Завдання 1.** Ознайомтесь чергуванням у життєвому циклі грибів трьох каріологічних станів. Користуючись підручниками, конспектами внесіть дані за поданою формою. Замалюйте в зошит схеми каріологічних станів міцелію (рис.2):



Рис. 2. Каріологічні стани міцелію.

#### Каріологічні стани міцелію

Типи каріологічних станів	Характеристика ядер
Гаплоїдний	
Диплоїдний	
Дикаріотичний	

**Завдання 2.** Запишіть у зошит 7 базисних типів життєвого циклу грибів (за Дж. Репером): нестатевий, гаплоїдний, гаплоїдний з обмеженим дикаріоном, гапло-дикаріотичний, дикаріотичний, гапло-диплоїдний та диплоїдний.

<i>Типи життєвого циклу</i>	<i>Їх характеристики</i>	<i>Для яких груп грибів характерний</i>
Нестатевий		
Гаплоїдний		
Гаплоїдний з обмеженим дикаріоном		
Гапло-дикаріотичний		
Дикаріотичний		
Гапло-диплоїдний		
Диплоїдний		

### **Завдання 3. Тести.**

- Укажіть, як називається нестатева стадія життєвого циклу грибів:
  - анаморфа; б) телеоморфа.
- Укажіть, як називається статевая стадія життєвого циклу грибів:
  - анаморфа; б) телеоморфа.
- Укажіть, як називається явище чергування анаморфи й телеоморфи в життєвому циклі грибів:
  - гомоталізм; б) гетероталізм; в) плеоморфізму.
- Укажіть як називають гриби, що втратили стадію телеоморфи:
  - дейтероміцетами; б) аскоміцети; в) базидіоміцети.
- Укажіть, які кардіологічні стани можуть чергуватися у життєвому циклі грибів:
  - гаплоїдний; б) диплоїдний; в) дикаріотичний.
- Виберіть правильне твердження дикаріотичного стану життєвого циклу:
  - ядра мають одинарний набір хромосом;
  - ядра мають подвійний набір хромосом;
  - ядра мають одинарний набір хромосом, але в межах талому спостерігається два типи генетично-різноїякісних ядер.

**Матеріальне забезпечення заняття:** таблиці, плакати, довідники, підручники [1,2].

## ІНДИВІДУАЛЬНІ ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ РОБОТИ

### Перелік питань для самостійного опрацювання

1. Способи формування анастомозів і пряжок.
2. Пристосування вегетативного тіла грибів до колонізації субстрату.
3. Пристосування вегетативного тіла грибів до хижацтва.
4. Органи прикріплення і мінерального живлення грибів.
5. Вегетативні і генеративні органи грибів.

### Питання для самоконтролю знань

1. Назвіть типи вегетативного тіла грибів.
2. Назвіть фундаментальні тенденції еволюції вегетативного тіла грибів.
3. Які типи моноцентричного талому грибів Ви знаєте?
4. Назвіть метаморфози вегетативного тіла грибів.
5. Які органи грибів називають вегетативними?
6. Назвіть які органи у грибів виконують роль газообміну, фотосинтезу і азотфіксації.
7. Які органи вегетативного і статевого розмноження характерні для грибів?

**Завдання 1.** Замалюйте в робочому зошиті схеми формування анастомозів (рис. 3) і пряжок (рис. 4).



Рис. 3. Анастомози.

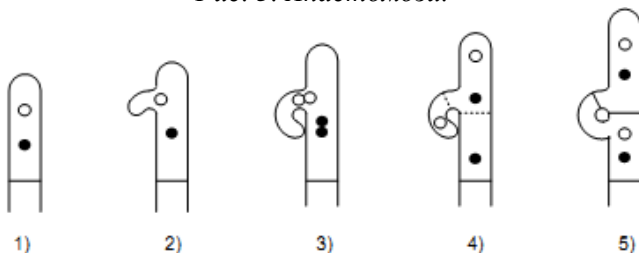


Рис. 4. Формування пряжок.

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

**Завдання 2.** Ознайомтесь з метаморфозами вегетативного тіла грибів.

Замалюйте в робочому зошиті пристосування вегетативного тіла грибів до колонізації субстрату (рис. 5), проникний апарат фітопатогенних грибів (рис. 6), типи гаусторій (рис. 7), перфорувальний «орган» зоопатогенних грибів (рис. 8), пристосування до хижацтва (рис. 9), пристосування до симбіозу (рис. 10), пристосування до переживання несприятливих умов (рис. 11).

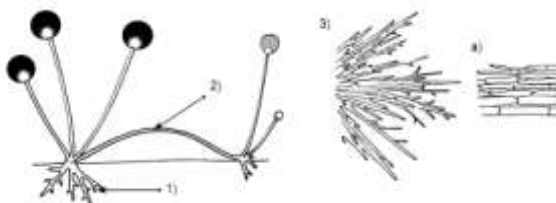


Рис. 5. Пристосування до колонізації субстрату.

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

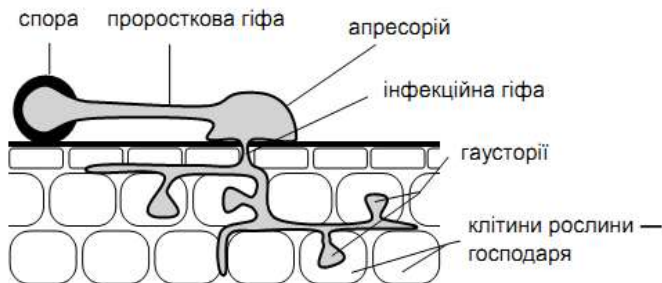


Рис. 6. Проникний апарат фітопатогенних грибів.



Рис. 7. Типи гаусторій: 1) «зона взаємодії»; 2) поверхнева (лишайникова); 3) сферична; 4) лопатева; 5) клубчаста.

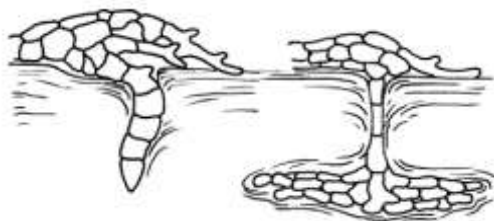


Рис. 8. Перфорувальний «орган» зоопатогенних грибів.

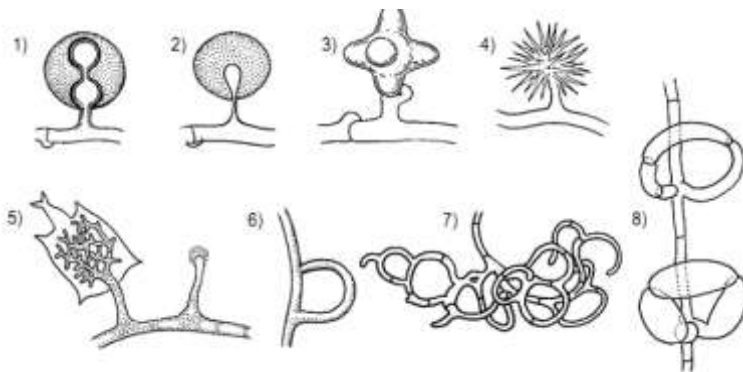


Рис. 9. Пристосування до хижацтва.

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

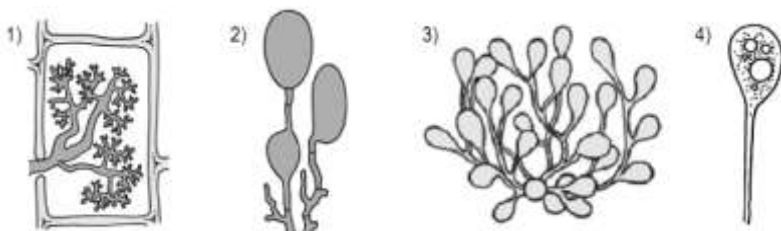
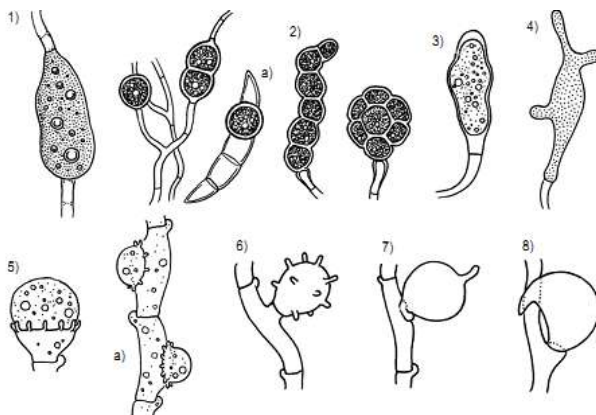


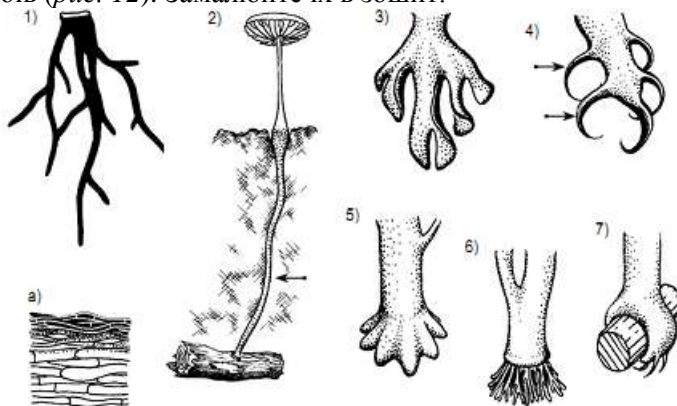
Рис. 10. Пристосування до симбіозу.

1) арбускули; 2) везикули; 3) бромацій, що складається з гонглідіїв;  
 4) окремий гонглідій



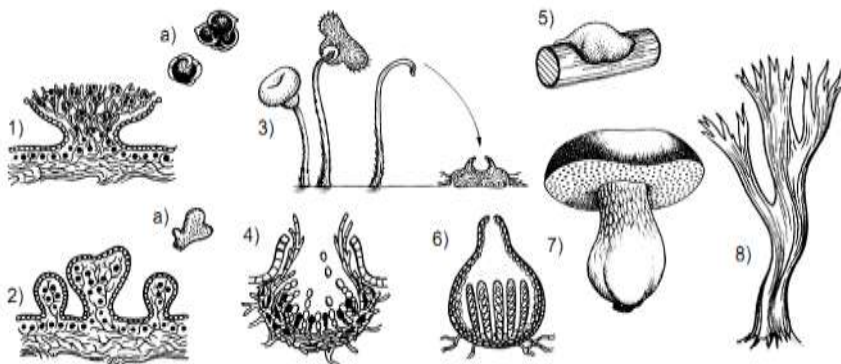
*Рис. 11. Приспособлення до переживання несприятливих умов.*  
 1) гема; 2) хламідоспори: а) всередині конідії; 3) алоциста;  
 4) тромбоциста; 5) стефаноциста: а) на міцелії; 6) ехіноциста;  
 7) малоциста; 8) дрепаноциста.

**Завдання 3.** Ознайомтесь з органами прикріплення і мінерального живлення грибів (*рис. 12*). Замалюйте їх в зошит.



*Рис. 12. Органи прикріплені і мінерального живлення.*  
 1) ризоморфа (а) продольний зріз); 2) псевдориза; 3) ризина;  
 4) цилії; 5) гомф; 6) псевдогомф; 7) гантера.

**Завдання 4.** Ознайомтесь з вегетативними і генеративними органами грибів (*рис. 13*). Замалюйте в зошит види репродуктивних органів:



*Рис. 13. Репродуктивні органи грибів.*

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

### **Тема 3. Цитологія грибів**

#### **Методичні рекомендації щодо вивчення теми**

Під час вивчення теми слід звернути увагу на те, що гриби є збірною поліфілетичною групою організмів і характеризуються значною різноманітністю варіантів внутрішньої будови клітини. Таким чином, поширений у навчальній літературі архетип «будови грибної клітини» фактично не існує. Багато груп грибів та грибоподібних протистів мають специфічні, тільки їм притаманні органели. Унаслідок цього ультраструктура клітини дозволяє досить легко віднести досліджуваний вид гриба до тієї чи іншої філогенетичної групи.

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

Немембранними органелами клітини гриба є рибосоми, колакосоми, ломасоми, полярна трубка та поляропласт. Цитоскелетні структури грибів дуже різноманітні за будовою та функціями. Основними

структурними елементами цитоскелета грибів є мікротрубочки і мікрофіламенти.

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

Клітини всіх справжніх і несправжніх грибів зовні покриті 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.

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

Септи — це перегородки, що розділяють вегетативне тіло та репродуктивні структури гриба на окремі компартменти. У нижчих грибів та грибоподібних протистів септи формуються переважно для відділення спорангіїв або гаметангіїв від вегетативної частини міцелію. У вищих грибів (*Ascomycota*, *Basidiomycota*, багатьох *Zygomycota*) септи регулярно утворюються на вегетативних гіфах, поділяючи їх на «клітини» та формуючи «клітинний» тип міцелію. Окрім того, септи часто утворюються на конідіях, аскоспорах і (зрідка) на базидіоспорах (*Muribasidiospora*). За наявності в септі «зовнішнього» шару септи поділяють на два основні типи: дистосепти та еусепти. Септи забезпечують компартменталізацію гігантського міцеліального талому, але водночас й обмежують транспортування речовин та переміщення органел у ньому, тобто ускладнюють інтеграцію міцеліального організму. Аби мінімізувати цей ефект, септи більшості грибів забезпечені наскрізними отворами — порами. Виняток становлять тільки вторинно спрощені таломі деяких паразитичних грибів, септи яких позбавлені пор (*Ustilago*).

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



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

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

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

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

Різні групи грибів характеризуються різними типами мітозу. На відміну від вищих рослин і багатоклітинних тварин, у грибів і грибоподібних протистів переважає плевромітоз. У *Peronosporomycota*, *Zygomycota* та *Ascomycota* він закритий; у *Labyrinthulomycota*, *Hyphochytriomycota*, *Chytridiomycota* та більшості *Basidiomycota* — напіввідкритий, а відкритий плевромітоз у грибів зустрічається лише у деяких представників *Basidiomycota*.

### Термінологічний словник

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

**Ботросоми (саженогенетосоми)** — це специфічні електронно-щільні утворення грибів з відділу *Labyrinthulomycota*. Своєю дистальною частиною ботросоми пов'язані з ЕПР, а проксимальною — із плазмалею. Ботросоми виконують дві функції: утворення позаклітинної ектоплазматичної сітки, а також секрецію слизу в ектоплазму.

**Гідрогеносоми** — серед грибів гідрогеносоми виявлені тільки у представників відділу *Neocallimastigomycota* — облігатних ендосимбіонтів рубця жуйних тварин. Ці органели відповідають за синтез молекул АТФ в анаеробних умовах.

**Гідрофобіни** — це клас невеликих за розміром (близько 100 амінокислотних залишків), багатих на цистеїн білків. Гідрофобіни

зволожують оболонку спор, запобігаючи їх злипанню та полегшуючи розповсюдження.

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

**Ломасоми** — це електронно-щільні сферичні структури, оточені мембраною й розташовані між плазмалею та клітинною стінкою в зоні активного росту останньої. Ломасоми відомі виключно у грибів.

**Меланіни** — це група темнозбарвлених пігментів, які входять до складу клітинних стінок багатьох грибів. Меланіни захищають клітинні стінки від ферментативного лізису, ультрафіолетового випромінювання та висихання. Вони суттєво підвищують механічну міцність покривів, що особливо важливо для спор, конідієносців, апресоріїв тощо.

**Мітосоми** — це органели, що характерні для анаеробних або мікроаерофільних мікроорганізмів. Подібно до мітохондрій мітосоми мають подвійну мембрану, а також містять цілу низку білків, які властиві мітохондріям інших груп еукаріотів. На відміну від мітохондрій, мітосоми позбавлені власного генома, і всі гени, що відповідають за їх функціонування, розташовані в ядрі клітини. Біохімічні процеси, які протікають у мітосомах, досі не вивчені.

**Парентосоми**, або шапочки септальних пор — це мембранні утворення, які формуються в гіфах високоорганізованих *Basidiomycota*. Вони з двох боків оточують септи у вигляді ковпачків,— суцільних, перфорованих, зібраних із пухирців або «сплетених» з тонких трубочок. Основна функція парентосом — забезпечення транспортування речовин між компартментами гіф.

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

**Полярні тільця веретена поділу** — фібрилярні комплекси, прикріплені безпосередньо до ядерної мембрани.

**Порові пухирці** — це мембранні везикули різного походження, розташовані з обох боків пори. Вони зустрічаються у деяких *Zygomycota* та найдавніших *Basidiomycota* (*Agaricostilbales*, *Atractiellales*, *Pucciniales*),

але найбільш поширені у *Ascomycota*. В останніх секреторні пухирці, розташовані поодинокі з кожного боку пори, називають тільцями Вороніна.

**Пробки** — це аморфні тіла, які складаються з електронно-щільного матеріалу й тимчасово або необоротно закупорюють пору. Вони стабільно спостерігаються у порівняно небагатьох грибів і можуть мати різну форму.

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

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

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

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

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

**Субапикальна ділянка гіфи** — це ділянка високої біосинтетичної активності, що розташована трохи нижче апекса. Тут відбувається утворення секреторних пухирців, необхідних для росту клітинної стінки, тому на субапикальній ділянці добре розвинена ендоплазматична сітка й система мікротрубочок, присутній апарат Гольджі. Ця ділянка також багата на мітохондріями.

## Практичне заняття 4. Ядро. Мембранні органели (2 год).

**Мета:** сформувати знання про основні структурні компоненти клітини грибів; вивчити будову ядра, особливості організації генома у грибів та мембранні органели.

### Запитання для поточного контролю знань

1. Ядро. Кількість ядер та плоідність.
2. Типи мітозу.
3. Особливості організації генома у грибів.
4. Органели, асоційовані з ядром.
5. Мітохондрії та їх похідні.
6. Ендоплазматичний ретикулум та його похідні.
7. Рудиментарні пластиди. Апарат Гольджі. Секреторні пухирці. Пероксисоми. Вакуолі.

### Завдання для проведення практичного заняття

**Завдання 1.** Вивчіть основні структурні компоненти клітини грибів, замалуйте в зошит будову грибною клітини:



*Рис. 14. Будова грибною клітини: 1 – клітинна оболонка, 2 – цитоплазматична мембрана, 3 – цитоплазма, 4 – ядро, 5 – ядерна оболонка, 6 – мітохондрії, 7 – комплекс Гольджі, 8 – ендоплазматична сітка, 9 – рибосоми.*

**Завдання 2.** Ознайомтесь з поділом вегетативного талому грибів за плоідністю; користуючись підручниками, конспектами внесіть дані за поданою формою:

### Поділ вегетативного талому за плоїдністю

<i>Типи талому</i>	<i>Визначення</i>	<i>Де зустрічається</i>
Гаплоїдний		
Диплоїдний		
Дикаріотичний		

**Завдання 3.** Ознайомтесь з типами мітозу у клітинах грибів; користуючись підручниками, конспектами внесіть дані за поданою формою (за Райковим, 1994).

#### Типи мітозу

<i>Типи мітозу</i>	<i>Процеси, що відбуваються</i>
<i>За характером поведінки ядерної оболонки</i>	
Відкритий	
Напіввідкритий	
Закритий мітоз	
<i>За поведінкою ахроматинового веретена (веретена поділу)</i>	
Ортомітоз	
Плевромітоз	

**Завдання 4.** Ознайомтесь з мембранними органелами грибної клітини; користуючись підручниками, конспектами внесіть дані за поданою формою:

#### Мембранні органели

<i>Типи мембранних органел</i>	<i>Значення органел, їх похідні та видозміни.</i>
Мітохондрії та їх похідні	
Рудиментарні пластиди	
Ендоплазматичний ретикулум та його похідні	
Апарат Гольджі	
Секреторні пухирці	
Пероксисоми	
Вакуолі	

#### Завдання 5. Тести.

- Укажіть, який може бути вегетативний талом за плоїдністю:
  - гаплоїдний; б) диплоїдний; в) дикаріотичний.
- Укажіть, у життєвому циклі яких грибів переважає дикаріотичний талом:

- а) *Peronosporomycota*; б) *Saccharomycodes*; в) *Basidiomycota*;  
г) *Ascomycota*.

3. Які типи мітозу виділяють за характером поведінки ядерної оболонки:  
а) відкритий; б) ортомітоз; в) напіввідкритий; г) закритий;  
д) плевромітоз.
4. Які типи мітозу виділяють за поведінкою ахроматинового веретена (веретена поділу):  
а) відкритий; б) ортомітоз; в) напіввідкритий; г) закритий;  
д) плевромітоз.
5. Виберіть правильні твердження для плевромітозу:  
а) метафазні хромосоми симетрично розташовуються по екватору веретена, утворюючи метафазну екваторіальну пластинку;  
б) екваторіальна пластинка зазвичай не утворюється й ахроматинове веретено представлене двома напівверетенами, одне з яких залягає всередині ядра, а інше — поза ним. Як наслідок, уся фігура подіду має асиметричний характер і нагадує букву V.
6. Виберіть правильні твердження для ортомітозу:  
а) метафазні хромосоми симетрично розташовуються по екватору веретена, утворюючи метафазну екваторіальну пластинку;  
б) екваторіальна пластинка зазвичай не утворюється й ахроматинове веретено представлене двома напівверетенами, одне з яких залягає всередині ядра, а інше — поза ним. Як наслідок, уся фігура подіду має асиметричний характер і нагадує букву V.
7. Укажіть органели грибів, які асоційовані з ядром:  
а) центріолі; б) пластиди; в) мітохондрії; г) ендоплазматичний ретикулум; д) полярні тільця веретена.
8. Укажіть мембранні органели клітини гриба:  
а) мітохондрії; б) мітосоми; в) рибосоми; д) гідрогеносоми;  
е) пластиди; є) ендоплазматичний ретикулум; е) мікротрубочки;  
є) апарат Гольджі; ж) везикули; з) пероксисоми;и) вакуолі.
9. Укажіть видозміни ендоплазматичного ретикулуму у клітині грибів:  
а) колакосоми; б) ботросоми; в) парентосоми; б) апосоми;  
в) румпосоми; г) симплексосоми.
10. Виберіть правильне визначення симплексосоми:  
а) це специфічні електронно-щільні утворення грибів з відділу *Labyrinthulomycota*. Своєю дистальною частиною ботросоми пов'язані з ЕПР, а проксимальною — із плазмалеомою. Ботросоми виконують дві функції: утворення позаклітинної ектоплазматичної сітки, а також секрецію слизу в ектоплазму;

б) це мембранні утворення, які з двох боків оточують септи у вигляді ковпачків,— суцільних, перфорованих, зібраних із пухирців або «сплєтених» з тонких трубочок. Основна функція парентосом — забезпечення транспортування речовин між компартментами гіф;

в) характерні стільникоподібні видозміни цистерн ЕПР, які зустрічаються в зооспорах деяких Chytridiomycota, як правило охоплюючи велику ліпідну глобулу, що має в собі запас поживних речовин зооспори.

г) це своєрідні внутрішньоклітинні комплекси, що являють собою стопки поперечно-посмугованих цистерн ЕПР, розташованих, як правило, між двома мітохондріями.

**Матеріальне забезпечення заняття:** таблиці, плакати, довідники, підручники [1, 2].

### **Практичне заняття 5. Немембранні органели. Цитоскелет. Джгутиковий апарат. Клітинні покриви. Ріст гіф. Септи та поровий апарат (2 год).**

**Мета:** сформувати знання про не мембранні органели, цитоскелет, джгутиковий апарат та клітинні покриви грибної клітини; ознайомитись з процесом росту гіф, септами та поровим апаратом.

#### **Запитання для поточного контролю знань**

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

#### **Завдання для проведення практичного заняття**

**Завдання 1.** Ознайомтесь з немембранними органелами клітини гриба. Користуючись підручниками, конспектами внесіть дані за поданою формою:

#### **Немембранні органели**

<i>Типи немембранних органел</i>	<i>Їхня характеристика, значення.</i>
Рибосоми	
Колакосоми	

Ломасоми	
Полярна трубка та полярпласт	

**Завдання 2.** Ознайомтесь з процесом верхівкового або апікального росту у грибів, замалюйте модель апікального росту гіфи (рис. 15).

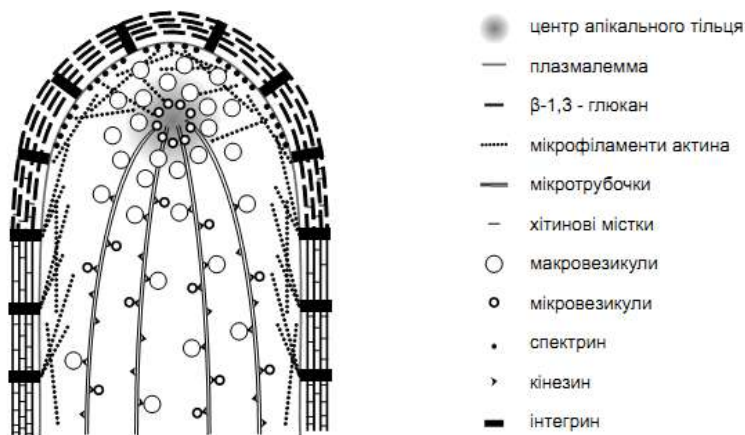


Рис. 15. Модель апікального росту гіфи (за Webster, Weber, 2007).


**Завдання 3.** Ознайомтесь з будовою та значенням септ та їх поділом за наявністю в септі «зовнішнього» шару на 2 типи: дистосепти та еусепти. Користуючись підручниками, конспектами внесіть дані за поданою формою:

#### Типи септ

Типи септ	Їхні характеристики
Дистосепти	
Еусепти	

**Завдання 4.** Ознайомтесь з значенням пор у септах. Користуючись підручниками, конспектами внесіть дані за поданою формою:

#### Типи пор

Типи пор	Їхні характеристики	У яких грибів зустрічаються
Центральні 		
Численні (мікропори)		



або мультипори) 		
Пори бластокладієвого типу 		

### Завдання 5. Тести.

- Укажіть немембранні органели клітини гриба:
  - мітохондрії;
  - рибосоми;
  - апарат Гольджі;
  - колакосоми;
  - везикули;
  - ломасоми;
  - полярна трубка;
  - пероксисоми;
  - вакуолі.
- Укажіть, як поділяються джутики грибів за морфологією:
  - гладенькі;
  - перисті;
  - апикальні;
  - латеральні;
  - базальні.
- Укажіть, як поділяються джутики грибів за місцем розміщення:
  - гладенькі;
  - перисті;
  - апикальні;
  - латеральні;
  - базальні.
- Виберіть правильне визначення апікальної ділянки гіф:
  - це найбільш молода зона гіфи, що має куполоподібну форму. Вона містить безліч секреторних пухирців, які об'єднуються в специфічні органели, відповідальні за ріст гіф — апікальні тільця або полярисоми;
  - це ділянка високої біосинтетичної активності, що розташована трохи нижче апекса. Тут відбувається утворення секреторних пухирців, необхідних для росту клітинної стінки, тому на субапікальній ділянці добре розвинена ендоплазматична сітка й система мікротрубочок, присутній апарат Гольджі. Ця ділянка також багата на мітохондріями.
- Виберіть правильне визначення субапікальної ділянки гіф:
  - це найбільш молода зона гіфи, що має куполоподібну форму. Вона містить безліч секреторних пухирців, які об'єднуються в специфічні органели, відповідальні за ріст гіф — апікальні тільця або полярисоми;
  - це ділянка високої біосинтетичної активності, що розташована трохи нижче апекса. Тут відбувається утворення секреторних пухирців, необхідних для росту клітинної стінки, тому на субапікальній ділянці добре розвинена ендоплазматична сітка й система мікротрубочок, присутній апарат Гольджі. Ця ділянка також багата на мітохондріями.

6. Укажіть найважливішу структуру апікальної ділянки гіфи:
  - а) апікальне тільце; б) базальне тільце; в) жирове тільце.
7. Виберіть правильне визначення септ:
  - а) це мембрани, що розділяють клітину гриба на окремі компартменти; б) це перегородки, що розділяють вегетативне тіло та репродуктивні структури гриба на окремі компартменти.
8. Укажіть основні типи септ:
  - а) дистосепти; б) ізосепти; в) кристосепти; в) еусепти.
9. Укажіть, які структури утворюють поровий апарат септи:
  - а) пори; б) пробки; в) столони; г) мембранні ковпачки; д) порові пухирці; е) везикули; е) парентосоми; є) потовщення клітинної стінки.
10. Оберіть правильне визначення еусепт:
  - а) септи, які формуються виключно внутрішнім шаром клітинної стінки й не утворюють вторинного «зовнішнього» шару; б) септи, які утворюють у ході розвитку вторинний «зовнішній» шар; зустрічаються в септованому міцелії та спорах більшості грибів.

**Матеріальне забезпечення заняття:** таблиці, плакати, довідники, підручники [1, 2].

## ІНДИВІДУАЛЬНІ ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ РОБОТИ

### Перелік питань для самостійного опрацювання

1. Особливості організації генома у грибів.
2. Типи мітозу.
3. Вторинні компоненти клітинної стінки.
4. Пробки. Порові пухирці. Парентосоми.

### Питання для самоконтролю знань

1. Якою кількістю ядер та плоідністю характеризуються гриби?
2. Перерахуйте органели, асоційовані з ядром.
3. Охарактеризуйте типи мітозу у грибів за характером поведінки ядерної оболонки.
4. Охарактеризуйте типи мітозу у грибів за поведінкою ахроматинового веретена.
5. Охарактеризуйте мембранні органели грибною клітини.
6. Які немембранні органели притаманні клітинам грибів Ви знаєте?
7. Назвіть основні функції джутиків?
8. Які полісахариди утворюють зовнішній і внутрішній шари клітини грибів?

## 9. Як відбувається ріст гіф?

**Завдання 1.** Ознайомтесь з різними видозмінами ендоплазматичного ретикулуму: ботросомами, парентосомами, румпосомами та симплексосомами. Замалуйте в зошит схему розміщення ботросоми (рис. 16) та утворення ектоплазматичної сітки:

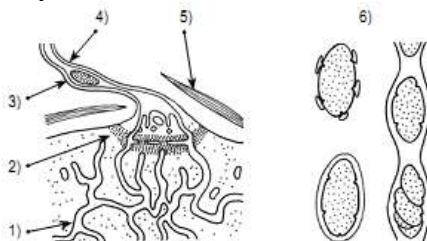


Рис. 16. Ботросома та ектоплазматична сітка.

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

**Завдання 2.** Ознайомтесь з будовою симплексосоми (рис. 17). Замалуйте в зошит:

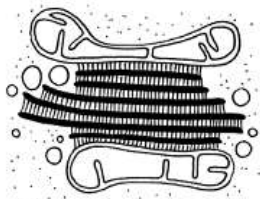


Рис. 17. Симплексосома між двома мітохондріями

**Завдання 3.** Ознайомтесь з будовою та значення вакуолі у клітині гриба. Замалуйте в зошит схему будови вакуолей, які мають витягнуту трубчасту форму й проходять крізь септи (рис. 18), розгашовуючись одночасно в кількох компартментах гіфи. Такі вакуолі отримали специфічну назву — тубулі:



Рис. 18. Тубулі всередині гіфи.

**Завдання 4.** Ознайомтесь з будовою та значенням колакосоми (рис. 19) та ломасоми (рис. 20), замалюйте їх схематичне зображення у зошит:

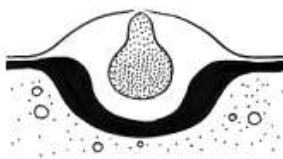


Рис. 19. Колакосома.



Рис. 20. Ломасома.

**Завдання 5.** Ознайомтесь з типами мітозу у клітинах грибів; користуючись підручниками, конспектами внесіть дані за поданою формою:

#### Типи мітозу

Типи	Асоційовані з ядром органели, які приймають участь в поділі	Тривалість мітозу	В яких представників зустрічається
Центричний			
Ацентричний			

**Завдання 6.** Замалюйте схему класифікації типів мітозу (за Райковим, 1994) (рис. 21).

		Плевромітоз	Ортомітоз
Закритий	Позакернний		-
	Внутрішньо-клеточний		
Напіввідкритий			
	Відкритий	-	

Рис. 21. Класифікація типів мітозу (за Райковим, 1994)

## Тема 4. Плектологія

### Методичні рекомендації щодо вивчення теми

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

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

З погляду топографічного критерію, плектенхіми діляться на дві великі групи: внутрішні й покривні. На другому рівні топологічної класифікації виокремлюють типи кожної тканини, розташовані в різних ділянках певного органа. Так, у шапинкових грибів покривна плектенхіма шапинки називається пилеїпеліс, покрив ніжки — стипіпеліс, а покрив основи плодового тіла — бульбопеліс.

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

Значне структурне різноманіття, обумовлене різноманіттям функцій, притаманне насамперед вегетативним гіфам. У результаті досліджень Е. Дж. Корнера (1953), Е. Пармасто (1970) та Х. Клеменсона (1997) було виявлено близько десяти морфотипів вегетативних гіф, які об'єднуються в п'ять основних груп.

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

Запасальні гіфи — це гіфи, які містять запас поживних речовин, переважно глікогену, рідше ліпідів і білків. Глікоген та інші полісахариди відкладаються в пристінній ділянці, звужуючи просвіт гіфи, ліпіди

накопичуються у вигляді ліпосом, а білки, як правило,— у вигляді великих кристалів.

Фізалогіфи — це гіфи, клітини яких у центральній частині роздуваються, набуваючи сферичної, краплеподібної або веретеноподібної форми. Здуття клітин фізалогіф забезпечується постійним тургорним тиском вакуолей, в які з живильного міцелію інтенсивно надходить вода. Фізалогіфи складають основну масу м'ясистих плодових тіл шапинкових грибів і виконують у них ту саму функцію, що скелетні гіфи у трутовиків, тобто забезпечують плодovому тілу механічну міцність та постійну форму. Відмінність полягає лише в тому, що механічні властивості фізалогіф обумовлені тургорним тиском в їх клітинах.

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

Секреторні гіфи — це гіфи, які накопичують специфічні вторинні метаболіти. Властивості й консистенція цих метаболітів різні, так само як і їх функції. Х. Клеменсон (1997) виокремлює чотири основні типи: гідроплероїдні гіфи, лактифероїдні гіфи або молочники, глеоплероїдні гіфи, тромбоплероїдні гіфи — це відмерлі гіфи, які містять в'язку гелеподібну дейтероплазму, що не залишає гіфу в разі пошкодження.

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

— мономітична — складається тільки з неспеціалізованих тонкостінних вегетативних гіф;

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

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

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

Окрім «текстурної» класифікації, яка розглядає морфологію рівномірної тканинної маси, існує окрема класифікація покривних плектенхім (пелісів), що описує їх структуру на поперечному зрізі. Цю класифікацію вперше запропонував В. Файод у 1948 р., а одну з найбільш

повних сучасних версій розробив Е. Веллінга в 1998 р. Останній автор виокремлює 15 типів пелісів, об'єднаних у п'ять груп:

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

— кортекс — пухкий або відносно щільний шар траматичної тканини, що виступає назовні, зазвичай паралельний до поверхні органа (*Laccaria*).

Повстятий пеліс утворений гіфами, хаотично переплетеними у всіх напрямках:

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

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

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

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

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

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

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

Антиклинальний пеліс утворений гіфами, розташованими перпендикулярно до поверхні органа:

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

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

— палісаддерма — гіфи міцні, циліндричні, спрямовані строго перпендикулярно до поверхні органа (*Xerocomus*);

— фізалодерма (фізалоїдна палісаддерма) — гіфи міцні, булавоподібні, з розширеними термінальними клітинами, спрямовані строго перпендикулярно до поверхні органа (*Boletus*).

Клітинний пеліс утворений спеціалізованими термінальними клітинами гіф, що виступають на поверхню органа:

- парадерма — клітини полігональні, розташовані кількома шарами (*Paraeolus*);
- коніодерма — клітини сферичні, розташовані кількома шарами (*Cystolepiota*);
- сфероцистодерма — клітини сферичні, розташовані одним шаром (*Amparoïna*);
- гіменодерма — клітини булавоподібні, нагадують базидії (*Entoloma*).

### Термінологічний словник

**Аскокарп** – плодове тіло аскоміцетів.

**Базидіокарп** – плодове тіло базидіомицетів.

**Бульбопеліс** – покрив основи плодового тіла у шапинкових грибів.

**Гіфальні системи** – спосіб об'єднання різнотипних гіф у єдину тканину.

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

**Плектологія** — наука про тканини грибів, мікологічний аналог гістології.

**Пилейпеліс** – покривна плектенхіма шапинки у шапинкових грибів.

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

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

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

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



**Ступініліс** – покрив ніжки у шапинкових грибів.

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

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

### Практичне заняття 6. Типи плектенхім. Спеціалізація гіф та гіфальні системи (2 год)

**Мета:** сформувати поняття про плектологію – науку про тканини грибів; вивчити типи плектенхім; ознайомитись з спеціалізацією гіф та гіфальними системами.

#### Запитання для поточного контролю знань

1. Топографія плектенхім.
2. Морфологія плектенхім.
3. Спеціалізація гіф.
4. Гіфальні системи.

#### Завдання для проведення практичного заняття

**Завдання 1.** Ознайомтесь з класифікацією плектенхім. Замалюйте в зошит та позначте основні топологічні типи плектенхім базидіокарпа та аскокарпа (рис.22):

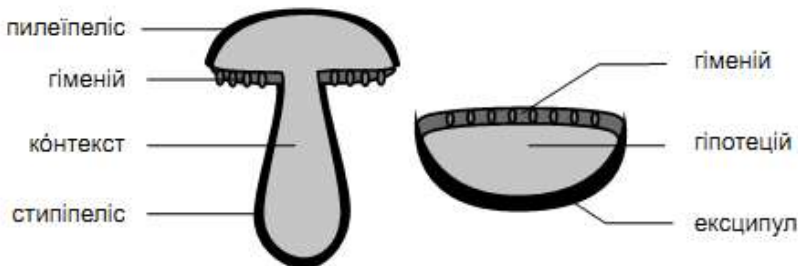


Рис. 22. Основні топологічні типи плектенхім базидіокарпа (1) та аскокарпа (2).

**Завдання 2.** Ознайомтесь із класифікацією текстур, яку уперше запропонував К. Старбак у 1895 р., а згодом її удосконалили Р. П. Корф (1952) та Г. Дорфельт (1989). Згідно із цими авторами, у грибів спостерігається 8 основних «текстурних» типів плектенхім, які у свою чергу об'єднуються у дві групи: параплектенхіми та прозоплектенхіми.

Запишіть у зошит визначення параплектенхіми і прозоплектенхіми:

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

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

Замалюйте в зошит текстурні типи плектенхім (рис.23):

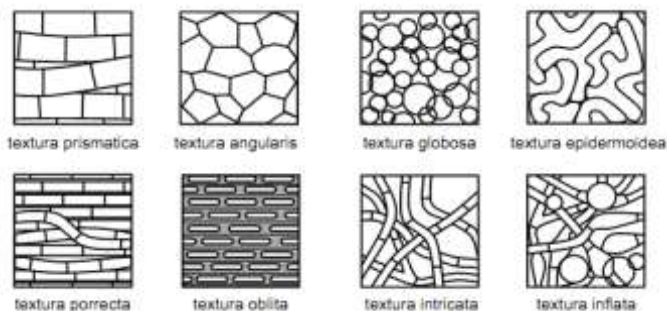


Рис. 23. Текстурні типи плектенхім (показано поздовжній переріз).

**Завдання 3.** Ознайомтесь з типами гіф, які виконують різні функції. Користуючись підручниками, конспектами, плакатами, запишіть дані в зошит за поданою формою:

<i>Гіфи</i>	<i>Функції</i>
Вегетативні	
Генеративні	

#### **Завдання 4. Тести.**

- Оберіть правильне визначення плектології:
  - а) наука про тканини грибів;
  - б) наука про тканини рослин, тварин і грибів;
  - в) наука про клітини грибів.
- Укажіть підходи, які використовуються для класифікації плектенхім:
  - а) топографічний;
  - б) фізіологічний;
  - в) філогенетичний;

г) морфологічний.

3. Оберіть вірне твердження для визначення внутрішніх плектенхім:

а) складають товщу («м'якоть») грибних органів;

б) утворюють поверхню плодового тіла й вистилають його внутрішні порожнини.

4. Оберіть вірне твердження для визначення покривних плектенхім:

а) складають товщу («м'якоть») грибних органів;

б) утворюють поверхню плодового тіла й вистилають його внутрішні порожнини.

5. Укажіть, 5 типів грибних тканин за класифікацією Х. Клеменсон, яка заснована на способі з'єднання гіф:

а) тигмоплектенхіма; б) параплектенхіма; в) колоплектенхіма;

г) аероплектенхіма; д) іксоплектенхіма; е) кростоплектенхіма;

є) прозоплектенхіма; ж) плагіотриходерма.

6. Укажіть п'ять основних груп морфотипів вегетативних гіф:

а) склерогіфи; б) запасальні гіфи; в) опорні гіфи; г) фізалогіфи;

д) слизотвірні гіфи; е) гідрогіфи; ж) секреторні гіфи;

з) генеративні гіфи.

7. Укажіть твердження, яке характеризує склерогіфи:

а) гіфи, які містять запас поживних речовин, переважно глікогену, рідше ліпідів і білків; б) гіфи, клітини яких у центральній частині роздуваються, набуваючи сферичної, краплеподібної або веретеноподібної форми; в) гіфи із сильно потовщеними оболонками й різко звуженим просвітом. Вони утворюють внутрішній скелет, «арматуру» грибних органів, надають їм механічної міцності та еластичності; г) гіфи, які утворюють навколо себе відкладення слизу — низькомолекулярних гігроскопічних полісахаридів та глікопротеїнів.

8. Укажіть твердження, яке характеризує запасальні гіфи:

а) гіфи, які містять запас поживних речовин, переважно глікогену, рідше ліпідів і білків; б) гіфи, клітини яких у центральній частині роздуваються, набуваючи сферичної, краплеподібної або веретеноподібної форми; в) гіфи із сильно потовщеними оболонками й різко звуженим просвітом. Вони утворюють внутрішній скелет, «арматуру» грибних органів, надають їм механічної міцності та еластичності; г) гіфи, які утворюють навколо себе відкладення слизу — низькомолекулярних гігроскопічних полісахаридів та глікопротеїнів.

9. Гіфальна система, це:

а) спосіб об'єднання різнотипних гіф у єдину тканину;

б) спосіб об'єднання однотипних гіф у єдину тканину.

10. Укажіть типи гіфальних систем за Е. Дж. Корнером:

- а) мономітична; б) моноцентрична; в) дицентрична; г) димітична;  
д) дихотомічна; е) тримітична; є) гомомітична.

**Матеріальне забезпечення заняття:** таблиці, плакати, довідники, підручники [1, 2].

## ІНДИВІДУАЛЬНІ ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ РОБОТИ

### Перелік питань для самостійного опрацювання

1. Топографія плектенхім.
2. Морфологія плектенхім.

### Питання для самоконтролю знань

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

**Завдання 1.** Ознайомтесь із значним структурним різноманіттям, обумовленим різноманіттям функцій, яке притаманне насамперед вегетативним гіфам. У результаті досліджень Е. Дж. Корнера (1953), Е. Пармасто (1970) та Х. Клеменсона (1997) було виявлено близько десяти морфотипів вегетативних гіф, які об'єднуються в п'ять основних груп (рис. 24). Замалюйте ці групи в зошит:

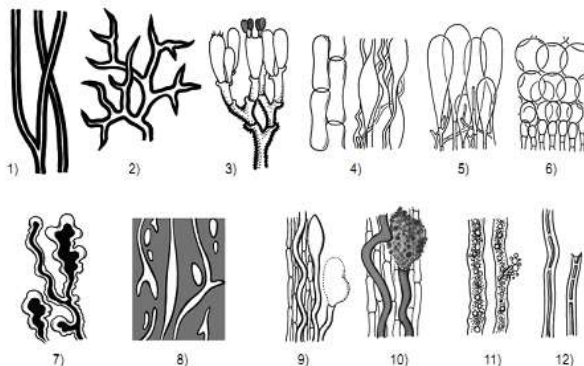


Рис. 24. Спеціалізовані типи вегетативних гіф.

1) Скелетні гіфи; 2) зв'язувальні гіфи; 3) підтримувальні гіфи;

- 4) фізалогіфи; 5) акрофізаліди; 6) сфероцисти; 7) запасальні гіфи; 8) слизотворні гіфи; 9) гідроплероїдні гіфи; 10) молочники; 11) глеоплероїдні гіфи; 12) тромбоплероїдні гіфи.

**Завдання 2.** Вивчити класифікацію гіфальних систем. Записати дані в зошит:

Типи гіф	Гонкостінні гіфи	Скелетні гіфи	Зв'язувальні гіфи	Підтримувальні гіфи	Фізалогіфи	Секреторні гіфи
Гіфальна система						
<b>Мономітична</b>						
Холомономітична	+					
<b>Димітична</b>						
Скелетодимітична	+	+				
Амфімітична	+		+			
Псевдодимітична	+			+		
Саркодимітична	+				+	
Глеодимітична	+					+
<b>Тримітична</b>						
Скелототримітична	+	+	+			
Псевдотримітична	+	+		+		
Саркотримітична	+			+	+	
Глеотримітична	+	+				+

**Завдання 3.** Ознайомтесь із класифікацією покривних плектенхім (пелісів), що описує їх структуру на поперечному зрізі. Цю класифікацію вперше запропонував В. Файод у 1948 р., а одну з найбільш повних сучасних версій розробив Е. Веллінга в 1998 р. Останній автор виокремлює 15 типів пелісів, об'єднаних у п'ять груп (рис. 25). Замалуйте їх у зошит:

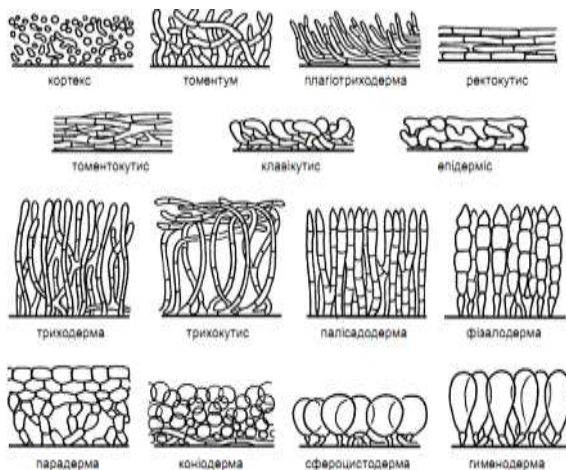


Рис. 25. Типи покривних плектенхім (пелісів).

## Змістовий модуль 2.

### Розмноження та систематика грибів

#### Тема 5. Нестатеве розмноження грибів

##### Методичні рекомендації щодо вивчення теми

Під час вивчення теми слід звернути увагу на те, що нестатеве розмноження за допомогою зооспор характерне для примітивних представників справжніх та несправжніх грибів, які від початку ведуть водний спосіб життя — *Neocallimastigomycota*, *Chytridiomycota*, *Blastocladiomycota*, *Peronosporomycota*, *Hyphochytriomycota* та *Labyrinthulomycota*. Незалежно від походження, розмноження зооспорами у всіх цих групах має загальні структурні закономірності й схожі шляхи еволюційного розвитку.

Морфологія зооспорангіїв не відзначається різноманітністю. У холокарпічних видів вони повторюють контури вегетативного тіла, а в еукарпічних — являють собою циліндричні або еліптичні ділянки гіф, як правило термінальні (розташовані на кінці гіфи), зрідка — інтеркалярні (вставні).

Нестатеве розмноження за допомогою апланоспор є найбільш ранньою формою пристосування грибів до розповсюдження в сухоповітряному середовищі. Його можна вважати відносно рідкісним: воно спостерігається лише у справжніх грибів з відділу *Zygomycota*, та й то не у всіх.

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

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

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

З погляду форми конідії поділяють на такі групи:

— сфероспори (їх позначають буквою *e*, від англ. *ellipsoidal* — еліптичні) — мають більш-менш ізодіаметричну форму;

— сколекоспори (їх позначають буквою *f*, від англ. *filiform* — ниткоподібні) — мають веретеноподібну, ниткоподібну, S-або C-подібну форму;

— гелікоспори (їх позначають буквою *h*, від англ. *helical* — спіралеподібні) — мають спіралеподібну форму;

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

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

— амероспори (їх позначають знаком  $\emptyset$ ) — не містять септ, складаються з однієї клітини;

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

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

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

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

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

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

Конідіоми є об'єднаннями (агрегаціями) конідієносців та допоміжних вегетативних структур. Їх класифікацію вперше запропонував П. А. Саккардо (1880, 1884), а сучасна система термінів заснована на роботах М. В. Елліса (1971), В. Б. Кендріка (1979) та К. А. Сейферта (1985).

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

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

Нестатеве розмноження за допомогою апланоспор можна вважати відносно рідкісним: воно спостерігається лише у справжніх грибів з відділу *Zygomycota*, та й то не у всіх. Із трьох основних пропагул нестатевого розмноження (зооспори, апланоспори, конідії) лише апланоспори можна вважати умовно «монофілетичними», тобто такими, що виникли в ході еволюції лише один раз. Проте, не зважаючи на вузькі систематичні межі, цей спосіб розмноження сприяв еволюційному успіху своїх господарів, пройшов тривалу еволюцію й досяг значної ефективності. Усі гриби, що розмножуються апланоспорами, є еукарпіками й утворюють спори в спеціальних вмістилищах — апланоспорангіях (їх часто називають просто спорангіями), розташованих на спеціалізованих гіфах — спорангієносцях. Спорангієносці можуть бути одиночними (*Mucor*) або зібраними в пучки (*Rhizopus*), простими або



розгалуженими: дихотомічно (*Syzygites*), моноподіально (*Thamnidium*), симподіально (*Circinella*) або мутовчасто (*Actinomucor*). Як правило, спорангієносці відрізняються від вегетативних гіф більшим діаметром та більшою швидкістю росту.

Вершина спорангієносця, що контактує зі спорангієм, може бути перетворена в спеціальну структуру — апофізу, яка має вигляд здуття різної форми. Спорангії, що мають апофізу, іноді називають стилоспорангіями. За розташуванням щодо спорангію апофізи поділяють на занурені (*Mucor*), напівзанурені (*Absidia*) та вільні (*Pilobolus*). Основна функція апофізи — збільшення площі контакту дозріваючих спор із міцелієм, що їх живить. Проте у грибів роду *Pilobolus* апофіза виконує іншу функцію, виступаючи в ролі світлозаломлювальної структури.

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

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

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

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

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

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

### Термінологічний словник

**Акробластоспори** (акропетальні бластоконідії) — це холобластичні конідії, що формуються акрогенно, в акропетальних ланцюжках.

**Алевріоспори** (гангліоспори, монобластоспори) — це холобластичні конідії, що формуються акрогенно, поодинці, на детермінованих конідієносцях.

**Ампули** — це конідіогенні клітини, що утворюють ботріобластоспори. Зазвичай вони мають вигляд сферичного здуття на кінці конідієносця. Після відділення спор уся поверхня ампули залишається вкритою циліндричними рубчиками, що робить її схожою на морську міну.

**Анелоспори** — це холобластичні конідії, що формуються акрогенно, шляхом прекурентної проліферації конідієносців.

**Анелофори** — це конідіогенні клітини, які утворюють холобластичні анелоспори. Вони мають циліндричну форму й відзначаються наявністю в апікальній частині кільцеподібних рубців (анеляцій) — слідів прекурентного конідіогенезу.

**Артроспори** — це холоталічні конідії, які формуються з передіснюючих вегетативних клітин синхронно. При їх формуванні ділянка вегетативної гіфи просто розпадається на клітини, які далі функціонують як конідії.

**Ботріобластоспори** (полібластичні конідії) — це холобластичні конідії, що формуються акро- та плеврогенно, синхронно, на розширених апексах детермінованих конідієносців.

**Ентероталоспори** — це ентероталічні конідії, що формуються з передіснюючої ділянки гіфи синхронно. Спори дозрівають ланцюжком, у чохлах, утвореному зовнішнім шаром клітинної стінки.

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

**Меристематичні бластоспори** (базоауксичні бластоспори) — це холобластичні конідії, що формуються плеврогенно на базоауксичних конідієносцях. Вони мають вигляд сферичних тілець, що вкривають конідієносець по всій його довжині. Зазвичай вони одноклітинні, мають сферичну форму.

**Пороконідії** (третичні конідії) — це ентеробластичні конідії, які формуються акро- та плеврогенно, шляхом випинання протопласта через пору в зовнішньому шарі клітинної стінки.

**Ретроконідії** — це холоконідії, проміжні між бласто- й талотипами (див. вище). Утворюються акрогенно, у базипетальних ланцюжках, які наростають шляхом перетворення в конідії тих ділянок конідієносця, що лежать нижче.

**Рецептакули** — це конідіоми, що утворюють конідії на своїй поверхні. Вони мають осьову структуру й, за рідкісним винятком, не

формують спеціалізованих покривів. До рецептакулів належить три типи конідіом — синнеми, спородохії та ацервули.

**Симподулоспори** (радулоспори) — це холобластичні конідії, що формуються акрогенно, шляхом симподіальної проліферації конідієносців. Вони утворюються групами на розширеному, симподіально розгалуженому апексі конідієносця. Мають найрізноманітнішу форму й розміри, але переважають овальні та веретеноподібні амеро- або фрагмоспори.

**Симподули** — це конідіогенні клітини, що утворюють симподулоспори. Вони можуть мати найрізноманітнішу форму — короткого циліндра, зірчастої клітини, зигзагоподібної гіфа.

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

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

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

## Практичне заняття 7. Нестатеве розмноження грибів (2 год)

**Мета:** ознайомитись з видами нестатевого розмноження грибів та відповідними органами для його здійснення.

### Запитання для поточного контролю знань

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

## Завдання для проведення практичного заняття

**Завдання 1.** Ознайомтесь із шляхами формування зооспор. Користуючись підручниками, конспектами, плакатами, запишіть дані в зошит за поданою формою:

### Шляхи формування зооспор

<i>Шляхи формування</i>	<i>Суть</i>	<i>У яких грибів спостерігаються</i>
Холокарпічний		
Еукарпічний		

**Завдання 2.** Ознайомтесь із способами розкриття спорангіїв.

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

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

Особливо часто це відбувалося у зв'язку з переходом до наземного способу життя, при якому розмноження зооспорами ускладнене. Цей процес добре простежується у несправжніх грибів з відділів *Peronosporomycota* та *Hyphochytriomycota*. У межах цих груп описано кілька типів модифікацій розмноження зооспорами:

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

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

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

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

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

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

Замалуйте в зошит модифікації розмноження зооспорами:

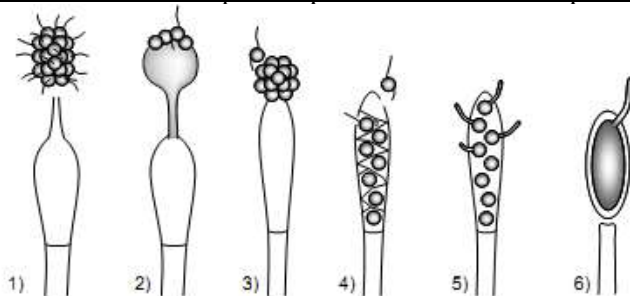


Рис. 26. Модифікації розмноження зооспорами.

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

**Завдання 3.** Ознайомтесь із органами нестатевого розмноження. Користуючись підручниками, конспектами, плакатами, запишіть дані в зошит за поданою формою.

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

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

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

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

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

#### Типи конідіом

<i>Типи конідіом</i>	<i>Підтипи</i>	<i>Визначення</i>
1. Рецептакули	Синнеми	
	Спородохії	
	Ацервули	
2. Концептакули	Купули	
	Пікніди	
	Псевдопікніди	
	Пікнотирії	

#### Завдання 4. Тести.

- Укажіть шляхи формування зооспор:
  - холокарпічний; б) ізокарпічний; в) еукарпічний;
  - гетерокарпічний; д) гомокарпічний.
- Укажіть типи розгалуження спорангієносців:
  - паралельний; б) дихотомічний; в) моноподіальний;
  - почерговий; д) симподіальний; е) супротивний; д) мутовчастий.
- Укажіть групи апланоспорангіїв:
  - холоспорангії; б) мероспорангії; в) анізоспорангії.
- Укажіть, які з тверджень характеризують холоспорангії:
  - мають одну-єдину камеру, зазвичай сферичної форми, усередині якої формуються спори; б) мають кілька камер, що формуються навколо центрального здуття гіфи шляхом випинання ділянок протопласта через спеціальні пори; спори утворюються окремо в кожній камері.
- Укажіть, на яких критеріях була заснована морфологічна класифікація конідій П. А. Саккардо:
  - на формі конідії; б) на кількості клітин у конідії;

- в) на забарвленні (меланізації покривів).
6. Укажіть, на які групи поділяються конідії з погляду меланізації (наявність у клітинній стінці меланінових пігментів):  
а) фрагмоспори; б) гіалоспори; в) феоспори; г) амероспори;  
д) дідімоспори.
7. Укажіть, на які групи поділяються конідії з погляду септованості:  
а) амероспори; б) гіалоспори; в) дідімоспори; г) феоспори;  
д) фрагмоспори; е) диктіоспори.
8. Укажіть, на які групи поділяються конідії з погляду форми:  
а) сфероспори; б) фрагмоспори; в) сколекоспори; г) дідімоспори;  
д) гелікоспори; е) диктіоспори; є) стауроспори.
9. Укажіть, на які групи поділяються конідієносці за наявністю спеціалізованих ознак, що відрізняють їх від вегетативних гіф:  
а) прості; б) мікронематні; в) макронематні; г) симподіальні;  
д) моноподіальні.
10. Укажіть типи конідію, які відрізняються за будовою:  
а) аски; б) базидії; в) рецептакули; г) концептакули.

**Матеріальне забезпечення заняття:** таблиці, плакати, довідники, підручники [1, 2].

## ІНДИВІДУАЛЬНІ ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ РОБОТИ

### Перелік питань для самостійного опрацювання

1. Онтогенетична класифікація конідій.
2. Рецептакули.
3. Концептакули.

### Питання для самоконтролю знань

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

**Завдання 1.** Ознайомтесь із нестатевим розмноженням за допомогою конідій. Замалюйте в зошит морфологічні типи конідій (рис. 27).

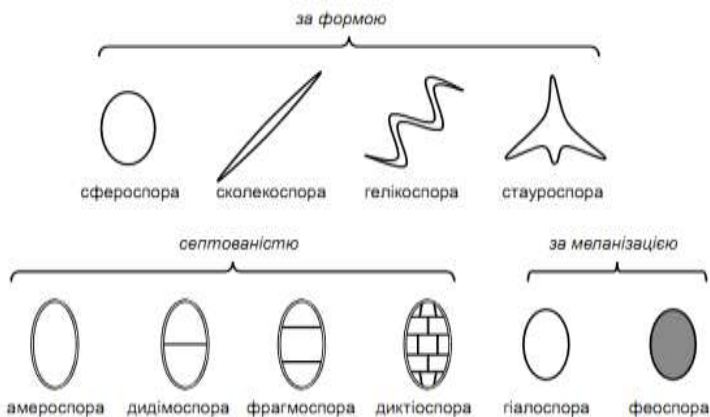


Рис. 27. Морфологічні типи конідій.

**Завдання 2.** Запишіть таблицю, в якій зазначено розповсюдження різних способів конідіогенезу в основних типах конідіюм.

<b>ОНТОГЕНЕТИЧНИЙ ТИП КОНІДІЙ</b>	<b>КОНІДИОМА</b>						
	Синеми	Спородохії	Ацервули	Купули	Пікніди	Пікнотирії	Псевдопікніди
Алевріоспори	+	+	+	+	+	-	+
Акробластоспори	+	+	-	-	-	-	-
Анелоспори холобластичні	+	+	+	+	+	-	+
Анелоспори ентеробластичні	+	+	+	+	+	-	+
Артроспори	+	+	+	+	-	-	-
Артроспори меристематичні	-	+	-	+	-	-	-
Бластоспори меристематичні	+	+	+	-	-	-	-
Ботріобластоспори	-	-	-	-	-	-	-
Пороконідії	-	-	-	-	-	-	-
Симподулоспори	+	+	+	-	+	-	+
Фіалоконідії	+	+	+	+	+	+	+



**Завдання 3.** Ознайомтесь із морфологією зооспорангії (рис. 28). Замалуйте приклади зооспорангіїв у різних групах грибів та грибоподібних протистів.

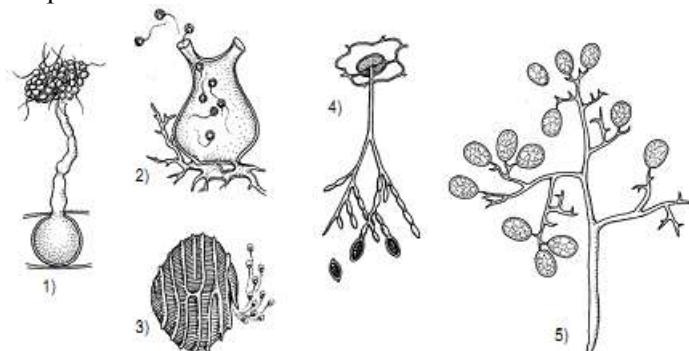


Рис. 28. Приклади зооспорангіїв у різних групах грибів та грибоподібних протистів. 1) *Catenaria* (*Chytridiomycota*); 2) *Catenomyces* (*Chytridiomycota*); 3) *Coelomomyces* (*Blastocladiomycota*); 4) *Phytophthora* (*Peronosporomycota*); 5) *Plasmopara* (*Peronosporomycota*).

**Завдання 4.** Ознайомтесь із нестатеве розмноження за допомогою апланоспор. Замалуйте в зошиті типи розгалуження спорангієносців (рис. 29), типи апофіз (рис. 30), основні типи апланоспорангіїв та похідні від них спороношення (рис. 31).

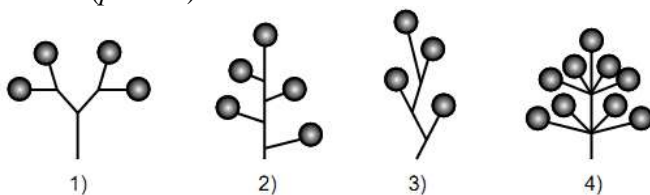


Рис. 29. Розгалуження спорангієносців.

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

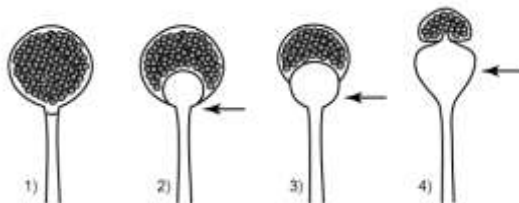


Рис. 30. Типи апофіз.

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

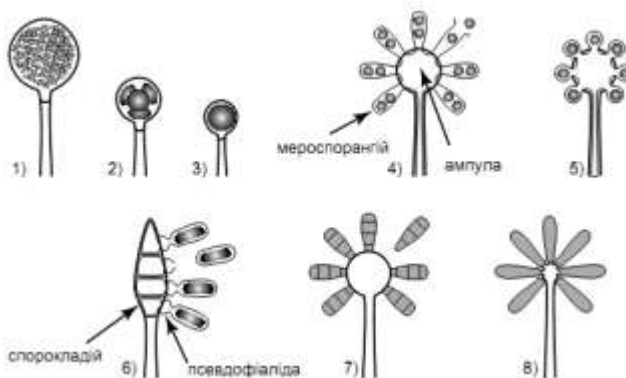


Рис. 31. Основні типи апланоспорангіїв та похідні від них спороношення.

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

## Тема 6. Статеве розмноження

### Методичні рекомендації щодо вивчення теми

Під час вивчення теми слід звернути увагу на те, що Живі організми змушені постійно «підлаштовуватися» до змін навколишнього середовища. У той же час, при нестатевому розмноженні відтворюються лише генетично-ідентичні особини, тому для забезпечення мінливості живі організми здійснюють генетичну рекомбінацію, тобто обмін ділянками генома. Виокремлюють три основні типи генетичної рекомбінації: пресексуальний, парасексуальний та статевий процеси. Усі вони притаманні грибам.

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

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

Автогамія, як правило, є нерегулярним процесом, що відбувається вимушено, у тому разі, якщо алогамія з якоїсь причини не може здійснитись.

Морфологічно вона може не відрізнятися від алогамії, з тією лише різницею, що взаємодія відбувається в межах одного талому. Проте існує кілька специфічних морфологічних типів автогамії, які характерні лише для цього процесу.

— Ендоавтогамія — це злиття ядер однієї клітини дріжджового талому, ядер ценоцитного міцелію або ядер однієї несправжньої клітини септованого міцелію. Іноді два ядра, що зливаються, утворюються в результаті попереднього ділення одного материнського ядра. Цей процес відзначений у *Peronosporomycota* та *Ascomycota*.

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

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

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

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

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

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

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

Діафороміксис або багатостатевість — це унікальне явище, при якому вид поділений на багато статевих форм (від чотирьох до кількох тисяч).

Багатостатевість може бути тільки фізіологічною, оскільки кожна статева взаємодія є парною й може забезпечуватися лише двома морфологічними статями (або взагалі без статевої диференціації). Саме тому цей тип диференціації й називають не «поліміксисом», а «діафороміксисом», тобто «двобічним схрещуванням».

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

При морфологічно-двостатевому діафороміксисі (який називають також гінандроміксисом) статеві взаємодії підлягають таким закономірностям. Усі статеві форми виду поділяються на «переважно чоловічі» й «переважно жіночі». За цією ознакою вони можуть бути вишикувні по порядку, утворюючи шкалу відносної сексуальності. На полюсах цієї шкали знаходяться «абсолютні чоловічі» й «абсолютні жіночі» особини, а між ними — весь спектр перехідних форм. У разі чотиристатевості, наприклад, окрім двох «абсолютних» форм, існують

також дві «відносні» — переважно чоловіча й переважно жіноча. Кожна особина здатна вступити в статеву взаємодію з представниками всіх статевих форм, окрім своєї власної.

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

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

### Термінологічний словник

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

**Гаметогамія** — це злиття в ході статевого процесу спеціалізованих статевих клітин, гамет. Гаметогамію також поділяють на два варіанти — ізогаметогамний та анізогаметогамний. **Парасексуальний процес** — це тип генетичної рекомбінації за якого здійснюється обмін цілими геномами (ядрами), які зберігають свою цілісність або зливаються, проте ніколи не формують стійкого диплоїдного стану й не діляться шляхом мейозу. Дочірній організм у результаті парасексуального процесу безпосередньо також не утворюється, але якщо він утворюється згодом, то може мати як батьківські, так і рекомбінантні ядра, у будь-яких поєднаннях.

**Пресексуальний процес** — це тип генетичної рекомбінації за якого здійснюється обмін позахромосомними факторами спадковості — плазмідами, мобільними генетичними елементами, регуляторними білками, РНК, мітохондріями та хлоропластами. У результаті цього процесу дочірній організм не утворюється, але відбувається генетична модифікація взаємодіючих особин.

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

**Соматогамія** — це злиття в ході статевого процесу соматичних (неспеціалізованих) клітин, ділянок гіфи, спор. Соматогамний процес

також поділяють на два підтипи — ізосоматогамний та анізосоматогамний.

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

### Практичне заняття 8. Статеве розмноження (2 год).

**Мета:** ознайомитись з типами генетичної рекомбінації, морфологією статевого процесу, явищами статевої диференціації.

#### Запитання для поточного контролю знань

1. Типи генетичної рекомбінації.
2. Алогамія. Основні типи алогамії. Проміжні типи алогамії.
3. Автогамія. Апоміксис.
4. Явища статевої диференціації. Типи статі та статевої диференціації.
5. Гетероталізм і гомоталізм.

#### Завдання для проведення практичного заняття

**Завдання 1.** Ознайомтесь з типами генетичними рекомбінаціями.

Користуючись підручниками, конспектами, плакатами, запишіть дані в зошит за поданою формою:

#### Типи генетичної рекомбінації

<i>Типи генетичної рекомбінації</i>	<i>Суть</i>	<i>Чи утворюється дочірній організм</i>
Пресексуальний процес		
Парасексуальний процес		
Статевий процес		

**Завдання 2.** Ознайомтесь з основними критеріями морфологічних типів статевого процесу. Користуючись підручниками, конспектами, плакатами, запишіть дані в зошит за поданою формою:

**Основні критерії класифікації морфологічних типів статевого процесу** (Hartmann, 1918; Prell, 1921)

<i>Критерій 1. Тип взаємодіючих структур</i>	<i>Критерій 2. Схожість взаємодіючих структур</i>	<i>Критерій 3. Рухливість взаємодіючих структур</i>

**Завдання 3.** Ознайомтесь з основними типами алогамії.

Користуючись підручниками, конспектами, плакатами, запишіть дані в зошит за поданою формою:

**Основні типи алогамії**

<i>Типи</i>	<i>Суть</i>	<i>Підтипи</i>	<i>Суть</i>
1. Хологамія		Ізохологамний	
		Анізохологамний	
2. Соматогамія		Ізосоматогамний	
		Анізосоматогамний	
3. Гаметангіогамія		Ізогаметангіогамний	
		Анізогаметангіогамний	
4. Гаметогамія		Ізогаметогамний	
		Анізогаметогамний	

**Завдання 4. Тести.**

- Укажіть типи генетичної рекомбінації, які притаманні грибам:
  - пресексуальний процес; б) еусексуальний процес;
  - парасексуальний процес; г) дисексуальний процес;
  - статевий процес.
- Укажіть вірне визначення пресексуального процесу:
  - це обмін позахромосомними факторами спадковості — плазмідами, мобільними генетичними елементами, регуляторними білками, РНК, мітохондріями та хлоропластами. У результаті цього процесу дочірній організм не утворюється, але відбувається генетична модифікація взаємодіючих особин;
  - це обмін цілими геномами (ядрами), які зберігають свою цілісність або зливаються, проте ніколи не формують стійкого диплоїдного стану й не діляться шляхом мейозу. Дочірній організм у результаті парасексуального процесу безпосередньо також не утворюється, але якщо він утворюється згодом, то може мати як батьківські, так і рекомбінантні ядра, у будь-яких поєднаннях;
  - це обмін цілими геномами (ядрами), які потім зливаються з утворенням стійкого диплоїдного ядра, після чого, рано чи пізно, діляться шляхом мейозу. У результаті статевого процесу завжди утворюються дочірні особини, усі ядра яких мають рекомбінантний геном.
- Укажіть вірне визначення парасексуального процесу:
  - це обмін позахромосомними факторами спадковості — плазмідами, мобільними генетичними елементами, регуляторними білками, РНК, мітохондріями та хлоропластами. У результаті

цього процесу дочірній організм не утворюється, але відбувається генетична модифікація взаємодіючих особин;

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

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

4. Укажіть вірне визначення сексуального процесу:

а) це обмін позахромосомними факторами спадковості — плазмідами, мобільними генетичними елементами, регуляторними білками, РНК, мітохондріями та хлоропластами. У результаті цього процесу дочірній організм не утворюється, але відбувається генетична модифікація взаємодіючих особин;

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

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

5. Укажіть, у яких формах реалізується пресексуальний процес:

а) трансформація; б) трансдукція; в) кон'югація;  
г) трансляція; д) інвагінація.

6. Укажіть основні критерії класифікації морфологічних типів статевого процесу:

а) тип взаємодіючих структур; б) схожість взаємодіючих структур;  
в) рухливість взаємодіючих структур.

7. Укажіть основні типи алогамії:

а) хологамія; б) гологамія; в) соматогамія; г) анізогамія; д) гомогамія;  
е) гаметангіогамія; є) гаметогамія; ж) гаметоаметангіогамія;



з) соматогаметангіогамія.

8. Укажіть проміжні типи алогамії:

- а) хологамія; б) гологамія; в) соматогамія; г) анізогамія;  
 д) гаметоаметангіогамія; е) гомогамія; є) гаметангіогамія;  
 ж) гаметогамія; з) соматогаметангіогамія.

9. Укажіть, на які типи поділяється автогамія:

- а) ендоавтогамія; б) хологамія; в) ізоавтогамія; г) гаметогамія;  
 д) анізоавтогамія.

10. Укажіть вірне визначення апоміксису:

- а) автогамія, як правило, є нерегулярним процесом, що відбувається вимушено, у тому разі, якщо алогамія з якоїсь причини не може здійснитись;  
 б) це розвиток талому з незаплідненої гамети або гаметангію. При цьому організм не здійснює генетичної рекомбінації, але розвиток і функціонування репродуктивних структур морфологічно не відрізняється від типового статевого процесу;  
 в) це злиття двох нерухомих, морфологічно різних гамет. Менша з них, чоловіча, яку зазвичай іменують спермацієм, переноситься до жіночої рухом повітряних мас або потоком води.

11. Укажіть, типи статевої диференціації виду:

- а) мономіксис; б) апоміксис; в) диміксис; г) тетраміксис;  
 д) діафороміксис.

12. Укажіть, яке значення гетероталізму:

- а) забезпечує рекомбінацію різноякісного генетичного матеріалу й збільшує гетерогенність популяції, що ефективно за умов рушійного добору;  
 а) забезпечує рекомбінацію різноякісного генетичного матеріалу й збільшує гомогенність популяції.

**Матеріальне забезпечення заняття:** таблиці, плакати, довідники, підручники [1, 2].

## ІНДИВІДУАЛЬНІ ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ РОБОТИ

### Перелік питань для самостійного опрацювання

1. Основні типи алогамії.
2. Проміжні типи алогамії.
3. Типи статевої диференціації.
4. Псевдогомталізм.

### Питання для самоконтролю знань

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

**Завдання 1.** Ознайомтесь з явищем та типами статевої диференціації. Замалюйте у зошит схеми типів статевої диференціації виду (рис. 32).

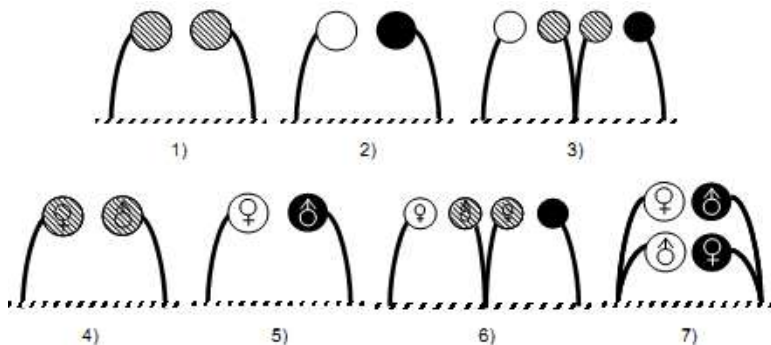


Рис. 32. Типи статевої диференціації.

1) морфологічно-фізіологічний мономіксис; 2) морфологічний мономіксис фізіологічний диміксис; 3) морфологічний мономіксис фізіологічний діафороміксис; 4) морфологічний диміксис фізіологічний мономіксис; 5) морфологічно-фізіологічний диміксис (роздільностатевість); 6) морфологічний диміксис фізіологічний діафороміксис (гіандроміксис); 7) морфологічно-фізіологічний диміксис (гермафродитизм). Чорним і білим кольорами позначена фізіологічна стать, а знаками — морфологічна.

**Завдання 2.** Ознайомтесь з процесом автогамії та педогамії. Замалюйте схему авто- та педогамії (рис. 33). Користуючись підручниками, конспектами, плакатами, запишіть дані в зошит за поданою формою:

### Морфологічні типи автогамії

Типи	Характеристика	У яких грибів зустрічається
Ендоавтогамія		
Ізоавтогамія		
Анізоавтогамія		

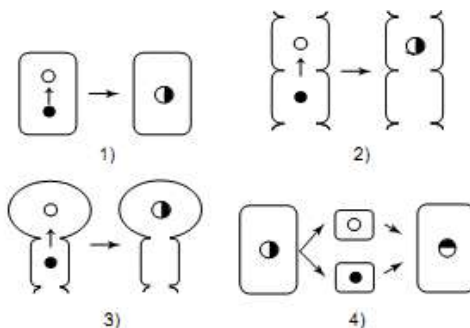


Рис. 33. Автогамія та педогамія.

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

### Тема 7. Пострекомбінативна репродукція: аски, базидії та плодові тіла

#### Методичні рекомендації щодо вивчення теми

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

Кількість спор в аску зазвичай фіксована й кратна чотирьом, причому у переважній більшості видів сумчастих грибів утворюються восьмиспорові аски. Однак у деяких видів Ascomycota кількість аскоспор може досягати 256—512 (*Nitschkia*). В окремих випадках аски можуть містити менше чотирьох аскоспор (*Erysiphe*, *Tuber*). Мала або не кратна чотирьом кількість аскоспор в аску утворюється в тому разі, коли частина

гаплоїдних ядер дегенерує, або тоді, коли не всі гаплоїдні ядра відокремлюються мембранами.

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

Тіло базидії — це складна структура зі своєрідним онтогенезом. У більшості грибів воно утворюється з термінальної клітини генеративної гіфи й лише зрідка — з її бічного відростка. Згідно з розташуванням на генеративній гіфі, базидії поділяють на три типи: апікальні, плевробазидії, подобазидії. Онтогенетичною попередницею базидії є базидіоль — клітина дикаріотичного міцелію, в якій відбувається каріогамія й утворюється диплоїдне ядро.

Базидіоми (базидіокарпи, карпофори) — це плодові тіла, що утворюють базидіоспори. Вони, більше за усі інші структури грибного походження знайомі кожній людині й водночас є найскладнішими та найбільш різноманітними органами грибів. Базидіоми — одні з небагатьох грибних структур, які в різних представників мають принципово різну організацію та зовнішній вигляд. Гриби, які утворюють базидіоми певного типу, мають тривіальні назви (трутовики, дощовики тощо), і їх часто розглядають як представників певної життєвої форми.

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

— гіменіоїдні — утворюють спори на своїй поверхні; гриби з такими плодовими тілами називають гіменоміцетами;

— гастероїдні — утворюють спори всередині замкнутих порожнин; гриби з такими плодовими тілами називають гастероміцетами.

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

Гіменіоїдні базидіоми поділяють щонайменше на 9 типів: клаваріоїдний, рамаріоїдний, кантарелоїдний, агарикоїдний, димідіатний, тремелоїдний, кортиціоїдний, мукронелоїдний, цифелоїдний.

Гіменіоїдні базидіоми в переважній більшості випадків є великими самостійними структурами, які розвиваються поодиноці або групами, але не об'єднуються, на зразок багатьох аскокарпів, в строми. Проте відомі випадки, коли дрібні однотипні базидіоми утворюють щільні зростки, які

мають спільну основу й «імітують» єдине плодове тіло. Такі «базидіальні аналоги стром» Х. Клеменсон (1997) запропонував називати строматокарпами

Не меншою є й різноманітність гастероїдних базидіом. Їх поділяють на 8 основних типів: сферичний епігейний, сферичний гіпогейний, стебельчастий, або головчастий, зірчастий, нідуляриоїдний, секотіоїдний, фалоїдний, клатроїдний.

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

Існує кілька класифікацій гіменофора, які відрізняються рівнем докладності. Типи гіменофора за Х. Клеменсоном (2004):

— гладенький — поверхня рівна або злегка хвиляста (*Coniophora*, *Clavaria*, *Mucronella*, *Vuilleminia*);

— горбкуватий, або гранулоїдний,— поверхня покрита горбками, вузликами, напівсферичними та булавоподібними виростами (*Hypoderma*);

— гребінчастий, або ірпікоїдний,— поверхня покрита латерально сплосченими зубцями та гребенями (*Irpex*);

— звивистий, або меруліоїдний,— поверхня складається зі звивистих складок (*Merulius*, *Phlebia*, *Serpula*);

— зубчастий, або одонціоїдний,— поверхня покрита короткими конічними зубцями, що іноді зливаються в групи (*Odontia*);

— голчастий, або гідноїдний,— поверхня складається з довгих конічних шипів (*Auriscalpium*, *Hydnum*, *Sarcodon*);

— лабіринтоподібний, або дедалеоїдний,— поверхня складається зі звивистих комірок, які утворюють щось на зразок лабірину (*Daedalea*);

— трубчастий — поверхня покрита циліндричними порами, що несуть базидії на своїй внутрішній поверхні (*Boletus*, *Fomes*, *Trametes*);

— складчастий, або кантарелоїдний,— поверхня складається з більш-менш паралельних складок, що іноді дихотомічно розгалужуються (*Cantharellus*);

— пластинчастий — поверхня складається з плоских пластинок, що несуть базидії на своїх бічних поверхнях (*Agaricus*, *Pleurotus*, *Russula*).

Найбільш високоорганізованими й поширеними у вищих гіменоміцетів є два типи гіменофора — трубчастий та пластинчастий. Кожен із них має цілу низку варіантів. До різновидів трубчастого гіменофора можна віднести:

— комірчатий гіменофор — пори призматичні, у перетині — полігональні, гіменофор нагадує бджолині стільники (*Polyporus*);

— гіменофор з витягнутими порами — пори латерально витягнуті, гіменофор виглядає майже як пластинчастий (*Gloeophyllum*);

— гіменофор з розщепленими порами — пори поздовжньо розтріскуються, унаслідок чого зрілий гіменофор складається з неправильних зубчастих уламків пор і нагадує голчастий або лабіринтоподібний (*Antrodia*);

— гіменофор із зубчастими порами — пори в ділянці устячка утворюють короткі зубці (*Climacodon*).

Пластинчастий гіменофор також різноманітний за своєю будовою. Пластинки, з яких він складається, можуть мати однакову довжину або, окрім великих, трапляються короткі вставні пластинки, що заповнюють простір між основними. До різновидів пластинчастого гіменофора також відносять:

— гіменофор із розгалуженими пластинками — пластинки дихотомічно розгалужуються в напрямку від центру до периферії плодового тіла (*Hygrophoropsis*);

— гіменофор з анастомозованими пластинками — пластинки утворюють короткі поперечні перемички, що мають таку саму висоту, як і пластинки (*Paxillus*), або набагато коротші (*Mycena*);

— гіменофор з зубчастими пластинками — край пластинки утворює зубці й нагадує полотно пилки (*Lentinus*).

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

*Saccharomyces-mun* аскогенезу характерний для представників сумчастих дріжджів (класи *Saccharomycetes* і *Schizosaccharomycetes*). Ці гриби не утворюють справжнього міцелію, а їх вегетативні клітини розмножуються брунькуванням або діляться простим бінарним поділом.

Гаплоїдні дріжджові клітини здатні копулювати з утворенням зиготи (ізохологамія). Остання ніколи не має періоду спокою й або відразу ж перетворюється на аск (*Nadsonia*, *Schizosaccharomyces*), або починає

розмножуватися брунькуванням з утворенням диплоїдної дріжджової колонії (*Saccharomyces*, *Saccharomyces*). В останньому випадку аски формуються з вегетативних диплоїдних клітин за несприятливих умов (наприклад, при виснаженні субстрату).

В обох випадках аски формуються шляхом розпаду протопласта диплоїдної клітини на 4—8 фрагментів, кожен з яких далі покривається власною оболонкою. Форма сумок — сферична або еліпсоїдна. Сформовані аскоспори виходять із сумки й дають початок гаплоїдним вегетативним клітинам. Рідше вони копулюють прямо в сумці або невдовзі після виходу з неї, відтак гаплоїдна вегетативна стадія зникає (*Hanseniaspora*, *Saccharomyces*). Таким чином, *Saccharomyces-mun* аскогенезу можливий при трьох типах життєвого циклу: гаплофазному (*Nadsonia*, *Schizosaccharomyces*), диплофазному (*Hanseniaspora*, *Saccharomyces*) та гаплодиплофазному (*Saccharomyces*).

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

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

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

На початковому етапі формування асків на міцелії утворюються великі товстостінні багатоядерні аскогенні клітини, що містять від 50 до 300 ядер. При дозріванні цитоплазма аскогенної клітини зазвичай диференціюється на центральну та периферичну зони, при цьому в периферичній частині зосереджуються численні везикули, а в центральній — диплоїдні ядра. Зазнавши періоду спокою, аскогенна клітина сильно набухає. Відбувається розрив зовнішнього шару її клітинної стінки, і вміст клітини, покритий еластичною оболонкою, виходить назовні.

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

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

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

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

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

Аски утворюються шляхом простого мейотичного й потім мітотичного поділу ядра термінальної клітини диплоїдного міцелію, що



зближує їх із *Saccharomyces*-типом аскогенезу. Важливо відзначити те, що життєвий цикл *Eremotheciaceae* є гаплодиплофазним, що вкрай не характерно не тільки для *Ascomycota*, але й загалом для безджгутикових грибів.

*Ascospaera-mun* формування асків характерний для представників порядку *Ascospaeriales* класу *Eurotiomycetes* (*Ascospaera*). Більшість видів цього порядку є паразитами комах і викликають муміфікацію їх личинок.

У аскосферових грибів сумки утворюються всередині заплідненого жіночого гаметангію — аскогона.

Після запліднення, усередині аскогона починає рости й розгалужуватися голий дикаріотичний протопласт. При цьому аскогон сильно розростається, покривається щільною, хітинізованою, темно-коричневою оболонкою й перетворюється на спороцисту (аскоцисту). Після завершення формування спороцисти дикаріотичний протопласт дає початок сумкам, які позбавлені власних клітинних стінок. Аскоспори, утворені однією сумкою, злипаються й формують спорові кульки, замкнені в спороцисту.

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

Утворення асків шляхом брунькування — найбільш простий шлях аскогенезу плодосумчастих грибів. Він описаний лише у представників порядку *Sordariales* класу *Sordariomycetes* (*Corynascus*). Аски формують ся безпосередньо з дикаріотичних клітин аскогенних гіф. В ході аскогенезу, ці клітини формують бічні відгалуження (бруньки), в яких відбувається кардіогамія і формуються аскоспори.

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

Утворення асків за допомогою пряхок спостерігається досить рідко (*Leotia*, *Sclerotinia*) й нагадує розвиток дикаріотичного міцелію *Basidiomycota*. По мірі зростання аскогенних гіф, перед формуванням септи, материнська клітина формує невелике бічне відгалуження. У це відгалуження мігрує одне з двох ядер дикаріону. Потім обидва ядра синхронно діляться з формуванням чотирьох гаплоїдних ядер. Далі формуються дві септи: одна відокремлює апекс аскогенної клітини з двома ядрами від материнської гіфи, а друга відокремлює бічний відросток з одним ядром. Після цього відбувається плазмогамія між материнською гіфою та бічним відростком, формується пряхка, і в субапикальній клітині аскогенної гіфи відновлюється дикаріон. Саме цей субапикальний дикаріон далі зливається й утворює аск, а апикальна клітина продовжує необмежене наростання аскогенної гіфи. Клітини, що перетворюються в аски, розростаються перпендикулярно до напрямку росту аскогенної гіфи й набувають циліндричної форми.

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

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

### Термінологічний словник

**Апотецій** — це широко відкрите аскогіменіальне плодове тіло, сумки в якому розміщені широким палісадним шаром. Сумки в них унітунікатні, зазвичай циліндричні, оперкулятні або іноперкулятні. Хаметецій, як правило, представлений парафізами, які можуть мати вільні закінчення або ж формують епитецій. Розповсюдження спор з апотецій активне.

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

**Аскокарпи або аскоми** – плодові тіла сумчастих грибів називають **Аскоспори**, або сумкоспори - гаплоїдні мейоспори, які містяться всередині асків.

**Базидії** — це репродуктивні структури, які утворюють мейоспори (базидіоспори) на своїй поверхні — екзогенно.

**Базидіоспори** – це одноклітинні або (іноді) багатоклітинні пропагули, які утворюються шляхом випинання внутрішнього шару клітинної стінки базидії через отвір на кінці стеригми.

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

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

**Гіменофор** — спороносна поверхня плодового тіла, яку утворює сукупність гіменію та вегетативних шарів, які лежать під ним. У закритих плодових тілах спороносну внутрішню частину називають глебою.

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

**Гімнотецій** — це найбільш примітивний тип аскогіменіальних плодових тіл сумчастих грибів. У ньому відсутній плівчастий перидій, а сумки зусібіч оточені пухким сплетінням стерильних гіф — гімнотеціальними придатками. Ці плодові тіла зазвичай розповсюджують спори за принципом «перекотиполе».

**Гіфіди** — це спеціалізовані гіфи, кінцеві ділянки яких інтенсивно розгалужуються, заповнюючи простір між базидіями. Гіфіди мають строго

визначену функцію: вони захищають молоді базидії в плодових тілах з примітивно організованим гіменофором.

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

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

**Ектоспорій** — зовнішній шар оболонки аскоспори, що має слизисту консистенцію.

**Еніспорій**, або справжня клітинна стінка,— це основна частина клітинної стінки аскоспори, яка відповідає за підтримку її форми та розміру.

**Ендоспорій (коріум)** — це внутрішній шар клітинної стінки аскоспори. У переважної більшості видів він тонкий і непомітний, але в деяких випадках утворює великі потовщення.

**Епітецій** — це тканина, яка утворюється над гіменіальним шаром унаслідок зрощення кінців парафіз,— стерильних гіф, розташованих між асками. Епітецій захищає гіменій від механічних пошкоджень і зустрічається виключно у грибів, плодові тіла яких широко відкриті.

**Екципул** — це стерильна тканина, яка оточує тецій та гіпотецій в аскокарпі. Подібно до гіпотецію, екципул утворюється гаплоїдними соматичними гіфами.

**Інтераскальна псевдопаренхіма** — це незмінена або злегка сплюснена стерильна тканина тецію, розташована між асками, що розвиваються, у асколокулярних грибів. Ця тканина складається з аглютинованих гіф з майже ізодіаметричними клітинами й зовні дуже нагадує паренхіму.

**Клейстотецій** — це закриті аскогіменіальне плодове тіло, вкрите зовні добре розвиненим, нерідко потовщеним перидієм. Аски в клейстотеціях кулясті, прототунікатні. Спори розповсюджуються пасивно, після руйнування оболонок плодових тіл та ослизнення стінок сумок.

Усередині клейстотеціїв часто формується капіліцій,— сукупність звивистих гіф, що беруть участь у розпушуванні спорової маси.

**Парафізи** — це інтераскальні (розташовані між асками) гіфи, які виникають в основі тецію й ростуть угору, зазвичай нерозгалужені й неанастомозовані. Парафізи характерні для грибів з аскогіменіальним типом онтогенезу.

**Парафізоїди (тінофізи)** — це дуже тонкі й розтягнуті залишки тканини тецію з поодинокими септами та численними поперечними анастомозами.

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

**Примордій** — зачаток репродуктивного шару аскоми — гіменію та субгіменію. Він формується з дикаріотичних аскогенних гіф.

**Перидій** — це зачаток гіпотецію та ексципула плодового тіла. Він формується з гаплоїдних вегетативних гіф, розміщених в основі аскогона.

**Псевдопарафізи (катафізи)** — це вільні гіфи, які ростуть вертикально вниз, вони нагадують парафізи, але розгалужені й анастомозовані. Вони характерні для деяких асколокулярних грибів (*Stegasphaeria*). Псевдопарафізи виникають як вирости клітин строми над рівнем асків і ростуть між асками вниз. У зрілому плодовому тілі верхівки псевдопарафіз зазвичай зростаються зі стромою, яка лежить нижче, в основі тецію. Порівняно з парафізоїдами, вони характеризуються більшою шириною й густо розташованими септами.

**Перифізи** — це короткі нерозгалужені й неанастомозовані гіфи, які виникають вище рівня сумок й ростуть переважно вгору, оточуючи вивідний канал плодового тіла.

**Перифізоїди** (апикальні парафізи) — це короткі, зрідка розгалужені й неанастомозовані гіфи, які виникають вище рівня сумок і ростуть униз, але не досягають основи тецію. Вони зазвичай дещо довші, ніж перифізи, й, на відміну від останніх, розвиваються не тільки в ділянці вивідного отвору плодового тіла.

**Пульверотецій** — це первинно-закрите підземне аскогіменіальне плодове тіло, що має розвинену внутрішню порожнину, вислану аскогенними гіфами. Гіменіальний шар не оформлений, аски по мірі дозрівання заповнюють порожнину плодового тіла. Покрив пульверотеція представлений багатошаровою плектенхімою. Розповсюдження спор відбувається після того як дрібні савці викопують плодове тіло та поїдають його м'ясисті покрови. При цьому аскоспори вивільнюються й поширюються потоками повітря.

**Перитецій** — це напіввідкрите аскогіменіальне плодове тіло, що зазвичай нагадує горщик з вузьким апікальним вивідним отвором — остіоллю. Іноді верхівка перитеціїв витягнута в довгий хоботок. У переважній більшості випадків перитеції містять циліндричні або булавоподібні унітунікатні іноперкулятні аски, які активно розповсюджують спори.

**Птихотецій** — це похідне від апотецію вторинно-напіввідкрите підземне аскогіменіальне плодове тіло, що має одну або кілька внутрішніх порожнин, висланих розвиненим гіменіальним шаром, в якому спори залишаються аж до дозрівання. Птихотецій має розвинену м'ясисту стерильну тканину. Вивільнення спор відбувається через один або кілька вивідних отворів.

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

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

**Тецій**, або центр, - основна частина аскоми. У його складі виокремлюють два шари: гіменій та субгіменій.

**Трама** — стерильна основа спороносною частини плодового тіла — виконує опорну, живильну й ростову функції. Структура трами набуває найбільшого розвитку в плодових тілах шапинкових грибів. Вона залежить як від напрямку росту гіф, так і від характеру їхньої спеціалізації. Сьогодні виокремлюють 12 морфологічних типів трами.

**Хаметецій** — це сукупність всіх стерильних елементів центру (тецію) плодового тіла сумчастих грибів. Це поняття охоплює всі типи гіф та плектенхім, які формуються між асками в гіменії, а також над гіменієм. Структури, які формують хаметецій, досить різноманітні і є однією з найважливіших діагностичних ознак при розмежуванні груп сумчастих грибів. Компоненти хаметецію, що являють собою вільні гіфи, називають гіфальними елементами хаметецію.

**Хазмотецій** — це сферичне закрите аскогіменіальне плодове тіло з товстою, зазвичай багат шаровою оболонкою. Аски в хазмотеціях псевдобітунікатні, розповсюджують спори активно, шляхом відстрілу. Спори вивільнюються після того, як у стінці плодового тіла утворюється тріщина.

**Цистиди** — це роздуті термінальні клітини, розташовані в гіменії паралельно до базидій. Вони представлені безліччю різновидів, що відрізняються контурами, ступенем потовщення клітинної стінки, наявністю кристалічних інкрустацій, складом дейтероплазми.

### Практичне заняття 9. Аски. Аскоми (2 год).

**Мета:** ознайомитись з процесом аскогенезу у голо- і плодосумчастих грибів; вивчити основні структурні елементи аскоми; ознайомитись з різноманіттям аскогіменіальних і асколокулярних плодових тіл.

#### Запитання для поточного контролю знань

1. Аски. Аскоспорогенез
2. Аскогенез у голосумчастих грибів
3. Аскогенез у плодосумчастих грибів
4. Основні структурні елементи аскоми. Онтогенез аскоми
5. Хаметецій. Її типи.
6. Різноманіття аскогіменіальних та асколокулярних плодових тіл.

#### Завдання для проведення практичного заняття

**Завдання 1.** Ознайомтесь з процесом аскоспорогенезу. Користуючись підручниками, конспектами, плакатами, запишіть дані в зошит за поданою формою:

<i>Основні шари</i>	<i>Підшари</i>	<i>Визначення підшарів</i>
Мікоспорій (туніка)	Ектоспорій	
	Периспорій	
	Екзоспорій	
Еуспорій (епікоріум)	Епіспорій, або справжня клітинна стінка	
	Мезоспорій	
	Ендоспорій (коріум)	

**Завдання 2.** Ознайомтесь з класифікацією асків. Зарисуйте схему класифікації асків (рис. 34).

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

**Прототунікатні** аски мають дуже тонку оболонку, яка являє собою недиференційовану оболонку зиготи. Такі аски зазвичай мають

сферичну форму, тобто зберігають форму зиготи. Прототунікатні сумки не мають пристосувань для активного розповсюдження спор, тому вивільнення спор з них відбувається після руйнування або ослизнення клітинної стінки (*Emericella, Eurotium, Talaromyces*).

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

**Еутунікатні** аски характеризуються наявністю потовщених і диференційованих оболонок, що відрізняються від оболонки зиготи. Вони зазвичай витягнуті в довжину й мають еліпсоїдну, циліндричну або булавоподібну форму. Еутунікатні аски традиційно поділяють на дві групи: унітунікатні та фіситунікатні.

**Унітунікатні** аски мають морфологічно й функціонально одношарові оболонки. У асків цього типу всі шари клітинної стінки зростаються один з одним, унаслідок чого у світловому мікроскопі їх оболонка має вигляд одношарової. Унітунікатні аски традиційно поділяють на дві групи: ті, що розкриваються кришечкою, і ті, що не розкриваються кришечкою.

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

**Оперкулятні** аски характеризуються наявністю субапикальної борозенки — борозенки на внутрішній поверхні клітинної стінки, уздовж якої відбувається розтріскування аска. При підвищенні тиску всередині зрілого аска ця борозенка розривається, після чого верхівка аска відкидається вбік у вигляді кришечки. При цьому кришечка не відділяється від аска й залишається прикріпленою до нього вузькою перемичкою (*Helvella, Morchella, Peziza*).

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

Псевдооперкулятні аски мають відносно тонкі бічні стінки й потовщену кришечку, яка не заломлює світло. Кришечка повністю відділяється від аска під час вивільнення аскоспор.

Аски, що не розкриваються кришечкою, називають **іноперкулятними**. Це дуже гетерогенна група, яка об'єднує сумки з



абсолютно різними способами розкриття. Можна виокремити два основні типи розкриття іноперкулятних асків:

- за допомогою тріщини;
- за допомогою апікального апарату.

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

Окрім розглянутих типів асків, існує ще декілька, які не можна напевно віднести до жодної з описаних вище груп. До їх числа входять псевдопрототунікатні, псевдобітунікатні, семифіситунікатні та екстендитунікатні аски.

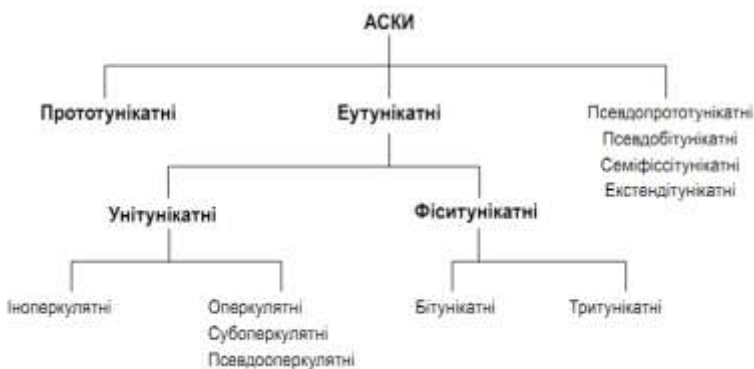


Рис. 34. Класифікація асків.

**Завдання 3.** Вивчіть основні структурні елементи аскоми. Замалуйте їх у зошит.

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

Зазвичай у складі аскоми можна виокремити чотири основні структурні елементи: **тецій**, **епітецій**, **гіпотецій** та **ексципул** (рис. 35).

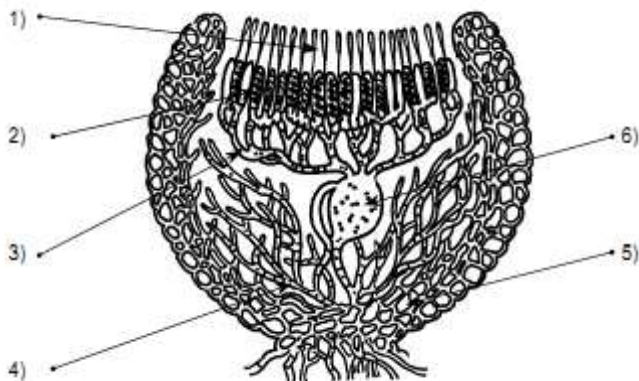


Рис. 35. Основні структурні елементи аскоми.

1) епітецій; 2—3) тецій (2) гіменій, 3) субгіменій); 4) гіпотецій;  
5) ексципул; 6) аскогон.

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

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

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

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

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

**Ексципул** — це стерильна тканина, яка оточує тецій та гіпотецій в аскокарпі. Подібно до гіпотецію, ексципул утворюється гаплоїдними

соматичними гіфами. На цій підставі деякі автори схильні відносити гіпотецій до ексципулярних тканин і називають його медулярним, або внутрішнім, ексципулом.

Бічні стінки аскокарпа називають справжнім ексципулом, або паратецієм. Його, у свою чергу, прийнято поділяти на зовнішній, або ектальний, ексципул і внутрішній, або центральний, ексципул. Зовнішній ексципул часто буває забарвлений, у той час як центральний зазвичай залишається безбарвним. У складі кожного із шарів справжнього ексципула іноді можна виокремити кілька підшарів.

У деяких ліхенізованих грибів поверх справжнього ексципула формується додатковий покрив з елементів талому — талічний ексципул, або **амфітецій**. У апотеціодних лишайників він формує талічний край, а у перитеціодних — **інволюкрелюм** (щитоподібний гіфальний шар навколо отвору плодового тіла).

У різних груп сумчастих грибів перелічені вище компоненти плодового тіла розвинені різною мірою. Усі без винятку аскоми містять тецій і справжній ексципул. Гіпотецій розвинений переважно в тих грибів, чий плодові тіла мають внутрішній м'ясистий шар або ніжку. Епітецій та епігіменій присутні тільки в тих плодових тілах, які мають відкритий гіменіальний шар. Нарешті, талічний ексципул зустрічається тільки в деяких групах ліхенізованих *Ascomycota*.

#### Завдання 4. Тести.

1. Укажіть вірне визначення аска:

- а) це сукупність стерильних тканин аскокарпа, розташованих нижче тецію. Гіпотецій утворюється гаплоїдними соматичними гіфами.
- б) це репродуктивні структури, які утворюють мейоспори (базидіоспори) на своїй поверхні — екзогенно.
- в) це репродуктивні структури, що утворюють мейоспори (аскоспори) ендегенно, усередині зиготи, після мейотичного поділу її ядра.

2. Укажіть типи аскогенезу у голосумчастих грибів:

- а) *Saccharomyces*-тип; б) *Pneumocystis*-тип; в) *Taphrina*-тип;
- г) *Sordariomycetes*-тип; д) *Protomyces*-тип; е) *Ascospaera*-тип;
- є) *Dipodascus*-тип; ж) *Basidiomycota*-тип; з) *Eremothecium*-тип.

3. Укажіть вірне визначення аскоми:

- а) це сукупність стерильних тканин аскокарпа, розташованих нижче тецію. Гіпотецій утворюється гаплоїдними соматичними гіфами;

- б) це репродуктивні структури, які утворюють мейоспори (базидіоспори) на своїй поверхні — екзогенно;
- в) це плодові тіла сумчастих грибів, які завжди складаються з кількох типів тканин і, відповідно, є репродуктивними органами;
- г) це репродуктивні структури, що утворюють мейоспори (аскоспори) ендогенно, усередині зиготи, після мейотичного поділу її ядра.

4. Укажіть основні структурні елементи аскоми:

- а) тецій; б) епітелій; в) перитецій; г) гіпотецій; д) ексципул;
- е) екзоципул.

5. Укажіть вірне визначення гіменію:

- а) це верхній, репродуктивний шар тецію. Він складається з фертильних структур — асків та сукупності стерильних елементів — хаметецію;
- б) це тканина, яка складається з дикаріотичних аскогенних гіф і розташована безпосередньо під гіменієм. Її основна функція — формування гіменіальних структур;
- в) це сукупність стерильних тканин аскокарпа, розташованих нижче тецію.

6. Укажіть вірне визначення субгіменію:

- а) це верхній, репродуктивний шар тецію. Він складається з фертильних структур — асків та сукупності стерильних елементів — хаметецію;
- б) це тканина, яка складається з дикаріотичних аскогенних гіф і розташована безпосередньо під гіменієм. Її основна функція — формування гіменіальних структур;
- в) це сукупність стерильних тканин аскокарпа, розташованих нижче тецію.

7. Укажіть типи гіфальних елементів хаметецію за положенням у плодовому тілі та напрямком росту:

- а) парафізи; б) псевдопарафізи; в) перифізи; г) перифізоїди;
- д) аски; е) базидії.

8. Укажіть, які типи плодових тіл відносяться до первинно-закритих:

- а) гімнотецій; б) клейстотецій; в) хазмотецій; г) стереотецій;
- д) пульверотецій.

9. Укажіть, які типи плодових тіл відносяться до вторинно-закритих:

- а) гімнотецій; б) клейстотецій; в) хазмотецій; г) стереотецій;
- д) пульверотецій.

10. Укажіть, які типи плодових тіл відносяться до первинно-напіввідкритих:

- а) гімнотецій; б) перитецій; в) клейстотецій; г) хазмотецій;  
д) стереотецій; е) пульверотецій.

11. Укажіть, які типи плодових тіл відносяться до вторинно-напіввідкритих:

- а) птихотецій; б) перитецій; в) клейстотецій; г) хазмотецій;  
д) стереотецій; е) пульверотецій.

12. Укажіть, які типи плодових тіл відносяться до відкритих:

- а) птихотецій; б) перитецій; в) апотецій; г) хазмотецій;  
д) екзотецій; е) пульверотецій.

**Матеріальне забезпечення заняття:** таблиці, плакати, довідники, підручники [1, 2].

### Практичне заняття 10. Базидії. Базидіоми (2 год)

**Мета:** ознайомитись з будовою та класифікацією бази дій; вивчити анатомію та різноманіття базидіом, з'ясувати їх значення у розмноженні грибів.

#### Запитання для поточного контролю знань

1. Базидії. Компоненти базидії.
2. Класифікація базидій.
3. Анатомія базидіом
4. Гіменій. Субгіменій та гімеоподій
5. Трама та її типи.
6. Гіменофор. Класифікація гіменофора.
7. Глеба та її типи.
8. Різноманіття базидіом.

#### Завдання для проведення практичного заняття

**Завдання 1.** Ознайомтесь з основними компонентами базидії. Замалюйте схему бази дії в зошит та позначте її компоненти:

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

**Основними компонентами базидії є (рис. 36):**

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

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

або бічній поверхні тіла базидії;

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

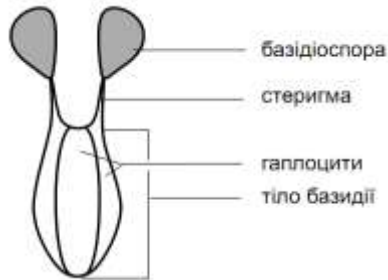


Рис. 36. Основні компоненти базидії.

**Завдання 2.** Ознайомтесь із будовою базидіом.

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

Можна виокремити до трьох таких шарів (рис. 38):

— **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 плодкових тілах спороносну внутрішню частину називають глебою.

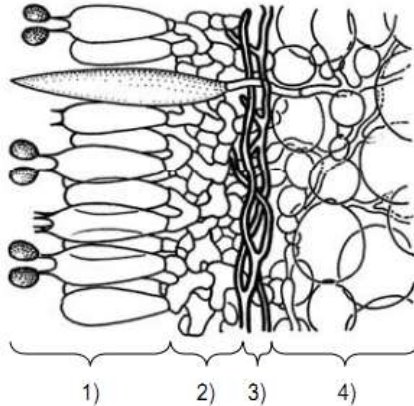


Рис. 38. Структура споронової частини плодового тіла.  
1) гіменій; 2) субгіменій; 3) гіменоподій; 4) трама.

**Завдання 3.** Ознайомтесь з будовою та значення глеби. Запишіть визначення глеби. Користуючись підручниками, конспектами, плакатами, запишіть дані в зошит за поданою формою.

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

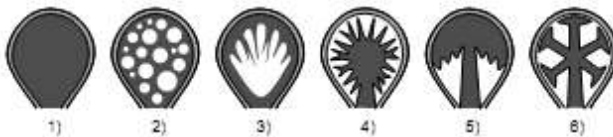


Рис. 39. Типи глеби.  
1) гомогенна; 2) лакунарна; 3) аулеатна; 4) коралюїдна;  
5) одношаринкова; 6) багатшаринкова.

Структура глеби в зрілому плодовому тілі порушується, тому її вивчають у молодих базидіомах. Традиційно, починаючи з робіт Р. Ловага (1926), виокремлювали **чотири типи глеб**; А. Пілат (1953) і Р. Крейзель (1969) додали ще два типи (рис. 39):

— **гомогенна** — базидії утворюються в міцеліальному сплетінні і не утворюють гіменіального шару (*Scleroderma, Tulostoma*);

— **лакунарна** — базидії утворюються на внутрішній поверхні численних порожнин — лакун (*Cyathus, Melanogaster*);

— **аулеатна** — базидії утворюються на поверхні єдиної внутрішньої порожнини, яка утворює численні відростки, що ростуть у напрямку до центру (*Hymenogaster*);

— **коралоїдна** — базидії утворюються на поверхні єдиної внутрішньої порожнини, яка утворює численні радіальні відростки (*Bovista, Lycoperdon*);

— **одношاپинкова** — базидії утворюються на нижній поверхні куполоподібної шапинки, що формується під покривом плодового тіла (*Endoptychum, Galeropsis*);

— **багатошاپинкова** — базидії утворюються на поверхні численних сплосчених «шапинок» різної форми, розташованих на спільній основі або поєднаних одна з одною в сітку (*Clathrus*).

### Класифікація глеби

<i>Тип глеби</i>	<i>Характеристика</i>	<i>Представники</i>
Гомогенна		
Лакунарна		
Аулеатна		
Коралоїдна		
Одношاپинкова		
Багатошاپинкова		

### Завдання 4. Тести.

- Укажіть основні компоненти базидії:
  - тіло базидії; б) тецій; в) стеригми; г) базидіоспори; д) аскоспори.
- Укажіть вірне визначення базидії:
  - це репродуктивні структури, що утворюють мейоспори ендогенно, усередині зиготи, після мейотичного поділу її ядра;
  - це сукупність стерильних тканин аскокарпа, розташованих нижче тецію;
  - це репродуктивні структури, які утворюють мейоспори на своїй поверхні — екзогенно.
- Укажіть, як класифікуються базидії відповідно до розташування на генеративній гіфі:
  - латеральні базидії; б) апікальні базидії; в) плевробазидії;
  - каудальні базидії; д) подобазидії.
- Укажіть, як називається спороносна частина базидіоми:
  - гіменофор; б) гіменій; г) трама; д) плектенхіма.



5. Укажіть вірне визначення трами:

- а) це спеціалізовані гіфи, кінцеві ділянки яких інтенсивно розгалужуються, заповнюючи простір між базидіями. Мають строго визначену функцію: вони захищають молоді базидії в плодових тілах з примітивно організованим гіменофором;
- б) стерильна основа спороносної частини плодового тіла — виконує опорну, живильну й ростову функції; набуває найбільшого розвитку в плодових тілах шапинкових грибів; залежить як від напрямку росту гіф, так і від характеру їхньої спеціалізації;
- в) спороносна поверхня плодового тіла, у переважній більшості базидіальних грибів має складну топографію. Це пов'язано з тим, що численні виступи, ямки, складки тощо збільшують спороносну поверхню, не змінюючи площі його основи.

6. Укажіть, які типи гіфідів виокремлюють за формою:

- а) акантогіфіди; б) каудогіфіди; в) дендрогіфіди; г) дихогіфіди;
- д) аскогіфіди; е) диховолокна.

7. Укажіть, які типи гіменоффера є найбільш високоорганізованими й поширеними у вищих гіменоміцетів:

- а) гладенький; б) горбкуватий; в) гребінчастий; г) трубчастий;
- д) пластинчастий; е) зубчастий; є) голчастий;
- ж) лабіринтоподібний; з) складчастий.

8. Укажіть, на які типи поділяють базидіоми:

- а) гіменоїдні; б) астероїдні; в) гастероїдні.

9. Укажіть вірне визначення глеби:

- а) стерильна основа спороносної частини плодового тіла — виконує опорну, живильну й ростову функції; набуває найбільшого розвитку в плодових тілах шапинкових грибів; залежить як від напрямку росту гіф, так і від характеру їхньої спеціалізації;
- б) спороносна поверхня плодового тіла, у переважній більшості базидіальних грибів має складну топографію. Це пов'язано з тим, що численні виступи, ямки, складки тощо збільшують спороносну поверхню, не змінюючи площі його основи;
- в) спороносна частина закритих плодових тіл, що утворюється в закритих порожнинах і вивільняє спори лише при розкритті плодового тіла.

10. Укажіть вірне визначення базидіоми:

- а) це плодові тіла, що утворюють базидіоспори; є найскладнішими та найбільш різноманітними органами грибів;

- б) це репродуктивні структури, що утворюють мейоспори (аскоспори) ендогенно, усередині зиготи, після мейотичного поділу її ядра;
- в) це плодові тіла сумчастих грибів, які завжди складаються з кількох типів тканин і, відповідно, є репродуктивними органами.

**Матеріальне забезпечення заняття:** таблиці, плакати, довідники, підручники [1, 2].

## ІНДИВІДУАЛЬНІ ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ РОБОТИ

### Перелік питань для самостійного опрацювання

1. Аскоспорогенез.
2. Різноманіття аскогіменіальних плодових тіл.
3. Різноманітність асколокулярних плодових тіл.
4. Нетипові базидії.
5. Різноманіття базидіюм.

### Питання для самоконтролю знань

1. Охарактеризуйте аскогенез у голосумчастих грибів.
2. Охарактеризуйте аскогенез у плідосумчастих грибів.
3. Назвіть основні структурні елементи аскоми.
4. Які типи хаметецію Ви знаєте?
5. Як називають плодові тіла сумчастих грибів?
6. За якими критеріями визначають типи аскогіменіальних плодових тіл?
7. Назвіть основні типи псевдотеціїв.
8. Які нетипові бази дії Ви знаєте?
9. Охарактеризуйте основні типи гіменііїв.
10. Назвіть типи базидіюм.

**Завдання 1.** Ознайомтесь з різноманіттям базидіюм. Запишіть дані в зошит за поданою формою:

#### Типи базидіюм

<i>Типи</i>	<i>Характеристика</i>	<i>Підтипи</i>
Гіменіюїдні		
Гастерюїдні		

**Завдання 2.** Ознайомтесь з основними класифікаціями гіменофора. Запишіть визначення гіменофора. Запишіть дані в зошит за поданою формою:

**Класифікація гіменофора, які відрізняються рівнем складності**  
(за Х. Клеменсоном (2004)).

<i>Тип гіменофора</i>	<i>Характеристика</i>	<i>Представники</i>
Гладенький		
Горбкуватий, або гранулоїдний		
Гребінчастий, або ірпікоїдний		
Звивистий, або меруліоїдний		
Зубчастий, або одонціоїдний		
Голчастий, або гідноїдний		
Лабіринтоподібний, або дедалеоїдний		
Трубчастий		
Складчастий, або кантарелоїдний		
Пластинчастий		

**Завдання 3.** Ознайомтесь з аскогенезом у голосумчастих грибів. Замалюйте схеми типів аскогенезу у голосумчастих грибів (рис. 40-45).

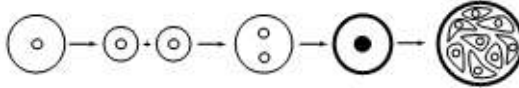


Рис. 40. *Pneumocystis*-тип аскогенезу.

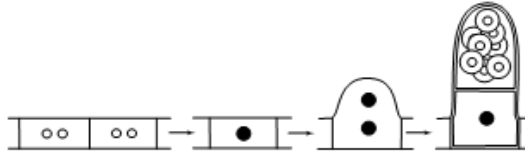


Рис. 41. *Taphrina*-тип аскогенезу.

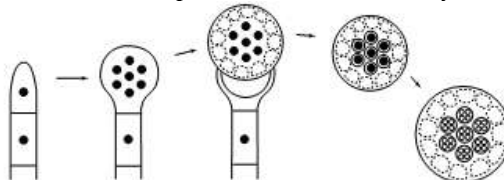


Рис. 42. *Protomyces*-тип аскогенезу.

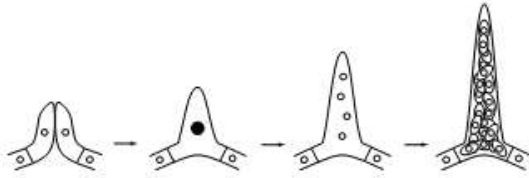


Рис. 43. *Dipodascus-typ* аскогенезу.

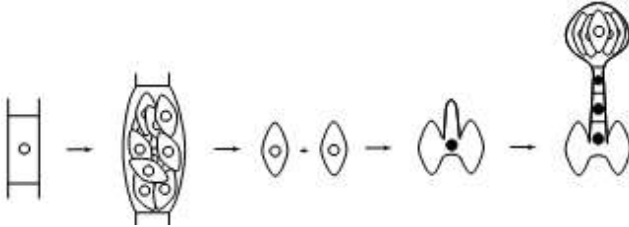


Рис. 44. *Eremothecium-typ* аскогенезу.

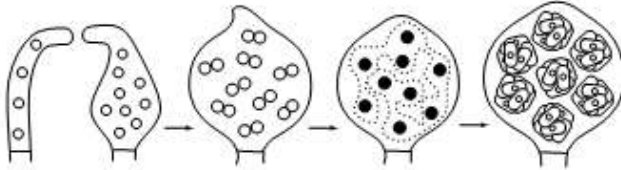


Рис. 45. *Ascosphaera-typ* аскогенезу.

**Завдання 4.** Ознайомтесь із аскогенезом у плодосумчастих грибів. Замалуйте схеми аскогенезу у плодосумчастих грибів (рис. 46-50).

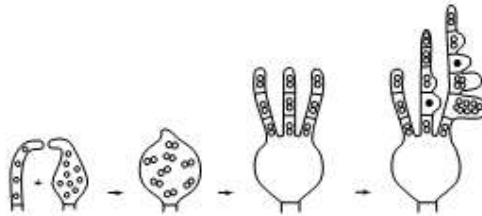


Рис. 46. Утворення асків шляхом брунькування.

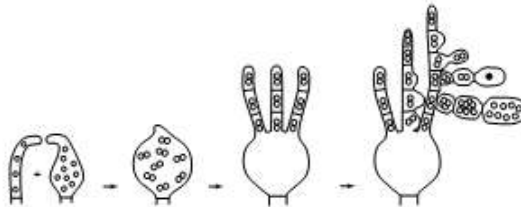
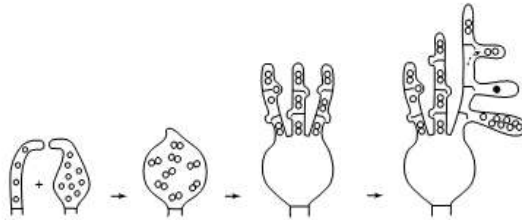
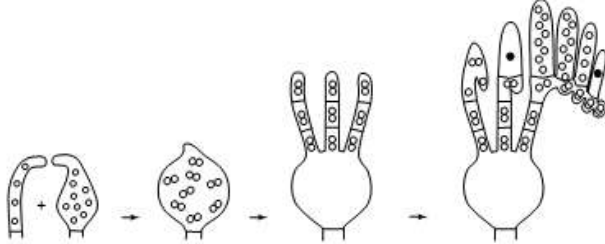


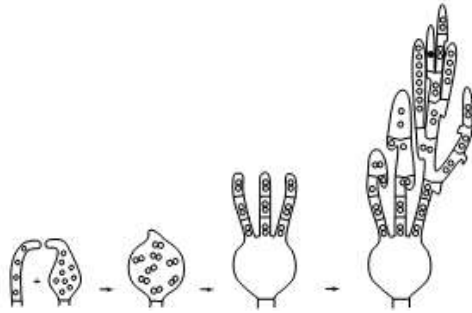
Рис. 47. Утворення асків у ланцюжках.



*Рис. 48. Утворення асків у ланцюжках.*



*Рис. 49. Утворення асків за допомогою «гачків».*



*Рис. 50. Симподіальне утворення асків.*

### **Тема 8. Нижчі гриби.**

#### **Методичні рекомендації щодо вивчення теми**

Ооміцети широко розповсюджені у водному середовищі як сапрофіти на рештках рослин і тварин і як паразити водоростей, інших водних грибів, безхребетних тварин, амфібій, риб. Найбільш високоорганізовані з них – облігатні паразити вищих наземних рослин.

Вегетативне тіло варіює від одноклітинного утвору до добре розвинутого несептованого міцелію. Клітинна оболонка целюозна, хітину немає. Безстатеве розмноження – зооспорами, рідше конідіями. Зооспори з двома джгутиками однакової довжини, але різної будови. Один з них

перистий, інший – гладенький. Статевий процес – оогамний, вміст антеридію не диференційований на гамети.

Клас включає кілька порядків, з них найбільше значення мають сапролегнієві та пероноспоріві.

Сапролегнієві досить поширені водні гриби прісних, рідше морських водойм, відомі як сапрофіти на рештках тварин і рослин або як паразити водоростей, риб, земноводних або їх ікри. Безстатеве розмноження здійснюється дводжгутиковими зооспорами, у деяких є дві стадії зооспор (явище дипланетизму). Сапролегнієві як збудники сапролегніозів у водних тварин часто завдають значних матеріальних збитків народному господарству.

Пероноспоріві характеризуються тим, що у процесі формування оогонію його вміст частково використовується на утворення єдиної яйцеклітини, решта залишається у вигляді гаусторії, яка оточує яйцеклітину. Пероноспоріві – переважно облігатні паразити вищих рослин, вони є збудниками фітофторозів, несправжньої борошнистої роси, кореневої гнилі тощо у рослин. Найбільше значення мають пітіум, фітофтора, пероноспора. Фітофтора налічує близько 70 видів, які паразитують на багатьох видах рослин, особливо із родини пасльонових. Зараження відбувається в нічні години зооспорами чи конідіями, які проникають у рослину переважно через продиhi. Міцелій гриба знаходиться в міжклітинниках, а в клітину проникають лише 110аус торії. Заражені ділянки рослини відмирають і на листках з'являються бурі плями. По краях такої плями з нижнього боку буває добре помітний білуватий пушок. Це скупчення спорангієносців, які висуваються через продиhi. Спорангієносці симподіально галузяться і несуть лимоноподібні спорангії, які цілком відвалюються. Потрапляючи на нові листки або через ґрунт на бульби, спорангії в краплі води проростають зооспорами, а в суху погоду можуть проростати прямо в гіфи, тобто перетворюються на конідії. Картопляний гриб (*Phytophthora infestans*), який є збудником фітофторозу картоплі і помідорів, було завезено в Європу із Південної Америки в 30-х роках ХІХ сторіччя, а вже в 1845 р. був перший спалах фітофторозу, який спричинив голод.

Майже всі представники зигоміцетів ведуть наземний спосіб життя як сапрофіти і паразити. Міцелій добре розвинутий, несептований, а в ентомофторових – септований. В оболонках клітин міститься хітин і хітозан. Безстатеве розмноження здійснюється спорангієспорами або конідіями. Особливістю зигоміцетів є статевий процес – зигогамія, при якому зливається вміст двох клітин, відокремлених перегородками від кінчиків гіф і недиференційованих на гамети. У деяких видів ці клітини

належать одному і тому ж міцелію (гомоталічні види), у більшості – різним міцеліям (гетероталічні види). Зигота після періоду спокою редуційно ділиться і утворює коротку гіфу на кінці із спорангієм.

Відділ *Chytridomycota* Клас *Chytridomycetes*. Цей відділ об'єднує близько 500 видів грибів примітивної будови. Організми в них одноклітинні, здебільшого внутрішньоклітинні паразити водяних грибів, водоростей та вищих рослин. Вегетативне тіло у вигляді голої цитоплазматичної маси або вкрите оболонкою. У найбільш примітивних організмів тіло без міцелію, а у складніше збудованих — із зародковим або ризоїдальним міцелієм. Цей міцелій відрізняється від типового (гіф звичайного міцелію грибів) відсутністю власних ядер, а значить самостійністю та здатністю до розмноження. Безстатеве розмноження відбувається за допомогою одно- або дводжгутикових зооспор, що розвиваються у зооспорангіях. Воно пов'язане з водним середовищем і рухливими стадіями розвитку. Способи статевого розмноження — ізогамія, гетерогамія та гологамія. Гаметангії одноклітинні. Об'єкти. Порядок хітрідієві — *Chytridiales*. Представник ольпідій капусти (*Olpidium brassicae*) - паразитний грибок, що не утворює міцелію, а розвивається у вигляді плазмодію.

### Термінологічний словник

**Зигоміцети** – клас нижчих грибів. Грибниця добре розвинена, переважно не розділена поперечними перегородками на окремі клітки, лише органи розмноження часто відчленені перегородками. Характерний статевий процес у формі зигогамії і безстатеве розмноження нерухомими спорангіоспорами, що розвиваються в спорангіях. В багатьох зигоміцетів спостерігається перехід до розмноження конідіями.

**Мукоральні гриби** — порядок грибів, що належать до класу зигоміцетів. Грибниця добре розвинена, переважно неклітинної будови. Органи нестатевого розмноження — спорангії з спорангіоспорами. Статевий процес — зигогамія (зливається вміст двох однакових нерухливих багатоядерних клітин). Мукоральні гриби дуже поширені у природі, зокрема в ґрунті, беруть активну участь в розкладанні й мінералізації органічних решток. Розвиваються як сапрофіти на харчових продуктах, кормах для худоби, овочах та фруктах при зберіганні їх, спричинюючи їхнє псування.

**Ооміцети** – клас еукаріотичних осмотрофних гетероконтів, у яких клітини вкриті целюлозно-глюкановою оболонкою, а вегетативне тіло представлено багатоядерним розгалуженим неклітинним міцелієм. Група

нараховує понад 800 видів прісноводних, морських та наземних організмів, які ведуть паразитичний або сапротрофний спосіб життя.

**Картопляний гриб** (*Phytophthora infestans*) – збудник фітофторозу картоплі і помідорів.

**Сапролегнієві гриби** – досить поширені водні гриби прісних, рідше морських водойм, відомі як сапрофіти на рештках тварин і рослин або як паразити водоростей, риб, земноводних або їх ікри.

**Пероноспоріві гриби** – переважно облигатні паразити вищих рослин, вони є збудниками фітофторозів, несправжньої борошнистої роси, кореневої гнилі тощо у рослин.

### Практичне заняття 11 (2 год).

Відділ *Oomycota* – Оомікота

Клас *Oomycetes* – Ооміцети

Порядок *Saprolegniales* – Сапролегнієві

Порядок *Peronosporales* – Пероноспоріві

**Мета:** показати риси більш примітивної організації ооміцетів як представників нижчих грибів.

**Об'єкти вивчення:** сапролегнія, фітофтора, пероноспора (живий або фіксований матеріал, мікропрепарати, гербарні зразки вражених рослин).

### Запитання для поточного контролю знань

1. Узагальнений життєвий цикл оомікозових грибів.
2. Назвіть і поясніть способи розмноження ооміцетів.
3. Охарактеризуйте цикл розвитку фітофтори та її окремих стадій.
4. Який міцелій у пероноспорових грибів, у фітофтори?
5. Які екологічні фактори сприяють поширенню захворювань, викликаних ооміцетами?

### Завдання для проведення практичного заняття

**Завдання 1.** Розглянути фото організмів уражених сапролегнієвими (*Saprolegniales*), вивчити особливості будови та розмноження сапролегнієвих грибів.

**Порядок Сапролегнієві (*Saprolegniales*)** — це водні гриби, сапрофіти або паразити на тілі та ікрі риб, земноводних, водорослях. Для них характерний дипланетизм (зміна двох типів спороношення). Типовими є роди Сапролегнія (*Saprolegnia*), ахлія (*Achlya*) та диктіухус (*Dictiuchus*), які є збудниками сапролегніозів. У риб на зябрових щілинах,



у хвостовій частині або на спині з'являється ватоподібний міцелій, риба стає кволою, малорухомою і невдовзі гине. Характерною особливістю сапролегнієвих є те, що при утворенні оогонію його вміст лише частково використовується на формування єдиної яйцеклітини, а решта залишається у вигляді перипласту, який оточує її.

Для вивчення сапролегнієвих на живому матеріалі взяти пінцетом шматочок субстрату з міцелієм гриба і приготувати мікропрепарат. Розглянути його спочатку при малому, а потім при великому збільшенні мікроскопа. Міцелій сапролегнії слабо розгалужений, несептований. Кінці деяких гіф булавоподібно здуті. Це зооспорангії із зооспорами. Статеві органи на укорочених гіфах. Оогонії мають округлу форму і містять до 8 яйцеклітин. Антеридії розташовані поряд з оогоніями на кінцях бічних гіф і нагадують невеликі здуття. Зигота з товстою оболонкою і після періоду спокою проростає в зооспорангій.

**Завдання 2.** На прикладі фітофтори (*Phytophthora infestans*) та плазмопари виноградної (*Plasmopara viticola*) вивчити особливості будови та цикл розвитку паразитичних ооміцетів із порядку пероноспоріві.

*Замалювати:* надземні і підземні частини картоплі, вражені фітофторою. *Позначити:* пагін картоплі вражений фітофторою; поперечний розріз листка з гіфами гриба; спорангієносці; спорангії; бульби картоплі, вражені фітофторою; міцелій гриба; живі клітини картоплі; мертві, зруйновані грибом клітини.

*Замалювати:* листки винограду або яглиці звичайної, вражені плазмопарою, і позначити: листки, вражені плазмопарою; спорангієносці; спорангії.

*Записати висновок.*

### Методичні поради

Неозброєним оком розгляньте живі уражені фітофторою наземні частини картоплі (помідора) або їхні гербарні зразки. На листках добре виражені бурі плями, а з нижнього боку, на межі між здоровою і відмираючою тканиною, є ніжний білий пушок. Білий пушок – це пучки прямостоячих спорангієносців, які виходять з продихів листка. Скальпелем або лезом зніміть невелику кількість його в краплину води і розгляньте при великому збільшенні мікроскопа. Спорангієносці у фітофтори мало розгалужені, тонкі, прозорі, на кінцях відгалужень знаходяться лимоноподібні спорангії.

На самостійно виготовлених або готових мікропрепаратах розгляньте поперечний розріз ураженого листка. Гіфи гриба проходять по

міжклітинниках, в клітини рослини-хазяїна проникають за допомогою видозмінених гіфів – гаусторій.

Розріжте вражені фітофторою бульби картоплі і розгляньте їх. Зробіть тоненький зріз уражених бульб і розгляньте їх при великому збільшенні мікроскопа. Поряд з живими клітинами знаходяться мертві, коричневі клітини.

### **Мікроскопічне дослідження препаратів.**

*На препараті поперечного зрізу листка, ураженого фітофторою, ви побачите, що в листовій пластинці виділяються верхній і нижній епідерміси та мезофіл, диференційований на стовпчасту і губчасту паренхіми. Якщо зріз зроблений на межі між живою й ураженою частинами листка, то можна помітити, що в ураженій частині клітини стають бурими, зморшкуватими, особливо клітини стовпчастої паренхіми. Зверніть увагу на те, що окремі з них немовби пронизані тонюсінькими відгалуженнями міцелію. Вони називаються гаусторіями. З їх участю гриб висмоктує з клітини поживні речовини, після чого вони стають бурими. В окремих місцях ви бачите, що через продихи у нижньому епідермісі виходять пучки спорангієносців. Уважно розгляньте їх і переконайтеся, що вони одноклітинної будови, не мають поперечних перегородок. Конідієносці є продовженням чи виростами міцелію, який пронизує мезофіл листка. Вони мають розчленовану верхівку. Галуження конідієносців симподіальне. На їх верхівках і гілочках ви бачите мініатюрні лимоноподібні спорангії. На другому препараті, як і на першому, ви знайдете велику кількість одних спорангієносців. У деяких із них уже немає спорангіїв, тим часом як в інших вони перебувають на різних стадіях розвитку. Крім того, ви бачите чимало окремих спорангіїв. Вони легко обриваються і переносяться вітром на листок картоплі, де у вологу погоду проростають, утворюючи 6—16 дводжгутикових ниркоподібних зооспор. Ці зооспори після деякого періоду спокою проростають у гіфи, які заглиблюються у живі клітини мезофілу листка картоплі (рис. 51).*

*На препараті зрізу бульби картоплі ви побачите оливково-металеві ділянки ураженої запасуючої тканини. Клітини мало змінили свою форму та величину, але вміст їх став відмінним від живих клітин. Уражені клітини заповнені не лише крохмальними зернами, а й нитками міцелію фітофтори. Зарисуйте їх і покажіть зазначені частини для різних препаратів.*



Рис. 51. Фітофтороз на картоплі (*Phytophthora infestans*).

А - пагін картоплі, уражений фітофторозом; Б - зріз листка, на якому видно гіфи гриба та конідії на конідієносіях, що проходять через продихи назовні; В і Г - конідії та вихід зооспор; Д - зооспори;

Е - проростання зооспори; Ж - конідії; З - проростання конідії;

И та К - бульби, уражені фітофторозом;

Л та М - проникнення міцелію в тканини бульб.

**Матеріальне забезпечення заняття:** таблиці, плакати, довідники, фото організмів уражених сапролегнієвими, листки та бульби картоплі уражені фітофторою, мікроскопи, предметні скельця, покривні скельця, скляні палички, скальпель, склянка з водою, фільтрувальний папір, підручники [1, 2].

### Практичне заняття 12 (2 год).

Відділ *Zygomycota* – Зигомікота

Клас *Zygomycetes* – Зигоміцети

Порядок *Mucorales* – Мукорові

**Мета:** показати примітивні та просунені ознаки зигоміцетів як проміжного класу між нижчими і вищими грибами.

**Об'єкти вивчення:** живий матеріал білої цвілі – мукор.

### Запитання для поточного контролю знань

1. Загальна характеристика відділу *Zygomycota*.

2. Який міцелій у мукора і який спосіб його живлення?

2. На якому субстраті оселяється мукор?
3. Які способи розмноження можна розрізнити у мукора?
4. Які два види спор формуються у мукора?
5. Назвіть складові частини спорангія.

### Завдання для проведення практичного заняття

**Завдання.** Вивчити особливості будови та розмноження зигоміцетів на прикладі мукора (*Mucor*).

*Замалювати:* Схему життєвого циклу мукора (*Mucor*) (рис. 52).

*Позначити:* грибницю, спорангієносець, спорангій, спори, відділившися ділянки гіф, зиготу.

*Записати висновок.*

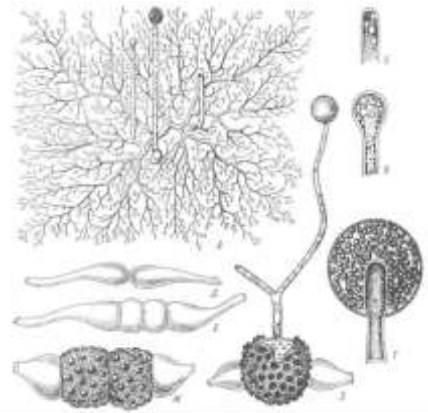
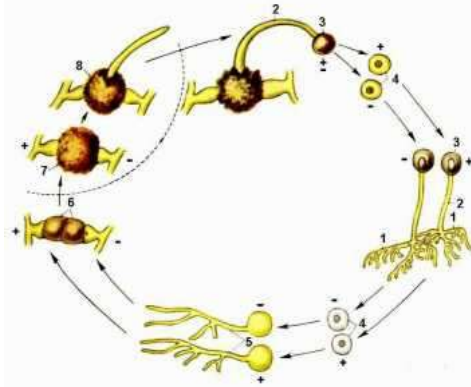


Рис. 52. Гриб мукор (*Mucor mucedo*). А - міцелій мукора; спорангії; Б, В, Г - розвиток спорангія; Д, Е і Ж - статевий процес і розвиток зиготи; З - зріла зигота її проростання.



*Рис. 53. Життєвий цикл мукура (Mucor mucedo). 1 – грибниця; 2 – спорангієносець; 3 – спорангій; 4 – спори; 5 – проростання спор; 6 – відділившися ділянки гіф; 7 – зигота; 8 – проросаюча зигота (пунктиром показана диплоїдна стадія).*

### Методичні поради

Розгляньте неозброєним оком білу цвіль гриба мукура, яка оселяється на зволоженому хлібі, варенні, овочах тощо. Зніміть препарувальною голкою невеликий шматочок мукура. Помістіть його на сухе предметне скло і розгляньте при малому збільшенні мікроскопа. Міцелій його складається з добре розгалужених тонких і товстих гіф. Від міцелію відходять довгі нерозгалужені гіфи-спорангієносці, які на верхівці закінчуються кулястим спорангієм; з розтріснутих спорангіїв висипаються одноклітинні спори.

Нанесіть на препарат краплину води, накривте накривним скельцем і розгляньте при великому збільшенні мікроскопа. Гіфи міцелію мукура не мають перегородок, тобто він несептований. В гіфах видно цитоплазму, вакуолі і багато дрібних ядер. На верхівках спорангієносців містяться кулясті спорангії. Оболонка їх тоненька, легко руйнується, лише невеличка частина її залишається при основі колонки у вигляді так званого комірця. Спори, що звільняються зі спорангія, дрібні, кулясті, темно-сірого кольору.

Статевий процес - зигогамію можна розглянути на готовому препараті. В результаті злиття двох виростів гетерогалічних міцеліїв утворюється зигота або зооспора ( з диплоїдними ядрами), вона вкривається товстою темною оболонкою і після періоду спокою проростає в зародковий міцелій, що утворює зародковий спорангій, в якому утворюється гетерогалічні (+ і -) гаплоїдні спори.

**Матеріальне забезпечення заняття:** таблиці, плакати, довідники, живий матеріал білої цвілі – мукор, мікроскопи, предметні скельця, покривні скельця, склянні палички, скальпель, склянка з водою, фільтрувальний папір, підручники [1, 2].

## ІНДИВІДУАЛЬНІ ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ РОБОТИ

### Перелік питань для самостійного опрацювання

1. Класифікація грибів.
2. Нижчі гриби. Загальна характеристика.
3. Слизовики. Загальна характеристика.

### Питання для самоконтролю знань

1. Які класи грибів відносяться до нижчих?
2. Охарактеризуйте життєвий цикл Ольпідія капустияного.
3. На яких видах рослин паразитує збудник борошнистої роси?

**Завдання 1.** Розгляньте на фото і вивчіть загальний вигляд розсади капусти, уражених чорною ніжкою. Розгляньте і вивчіть будову ольпідія капустияного. Зарисуйте зовнішній вигляд уражених рослин і гриба на різних стадіях циклу розвитку паразита (рис. 54). Сформулюйте і запишіть висновок.

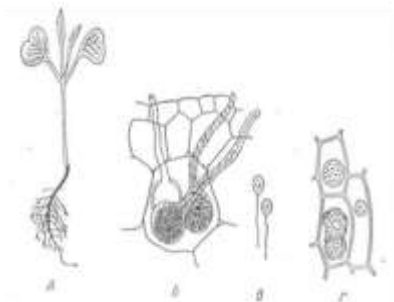


Рис.54. Ольпідій (*Olpidium brassicae*). А - чорна ніжка розсади капусти; Б - зооспорангій в клітинах тканин капусти; В - зооспори; Г - спорангій в стані спокою.

## *Тема 9. Вищі гриби*

### **Методичні рекомендації щодо вивчення теми**

Вивчаючи гриби, треба засвоїти їх різноманіття будови тіла (міцелію), фізіологічні особливості, систематику і класифікацію грибів (нижчі і вищі). Поділ грибів на класи пов'язаний з будовою вегетативного тіла, з характером їх розмноження. Гриби поділяють на 6 класів: хітридіоміцети, ооміцети, зигоміцети — нижчі гриби. Аскоміцети, базидіоміцети, дейтеромицети (незавершені гриби) — вищі гриби. Розглядаючи кожен із класів потрібно вивчити будову міцелію, способи життя, характер безстатевого і статевого розмноження, навчитися відрізняти їстівні гриби від отруйних. За призначенням розділити на фітопатогенні гриби, збудників хвороб рослин, та на гриби — як джерело біологічно активних сполук і ферментів.

Аскомікота, або сумчасті гриби – великий відділ грибів, різноманітних за будовою і способом життя. Основна ознака аскомікотових грибів – формування в результаті статевого процесу сумок, або асків – замкнених одноклітинних структур, які містять певну кількість аскоспор, найчастіше вісім. Вегетативне тіло у більшості аскоміцетів – це розгалужений гаплоїдний, септований міцелій, з одним або багатьма ядрами в клітинах. У деяких аскомікотових (дріжджі) справжнього міцелію немає, а вегетативне тіло представлене поодинокими брунькуючими клітинами. Безстатеве розмноження здійснюється за допомогою конідій. Статевий процес – гаметангіогамія. Внаслідок статевого процесу утворюються сумки (аски) з (2) 4-8 аскоспорами (сумкоспорами). В одних видів сумчастих грибів сумки утворюються на поверхні міцелію, в інших – у плодових тілах трьох типів: закриті кулястої форми (клейстотеції), напіввідкриті, найчастіше глечикоподібні (перитеції) і відкриті, найчастіше чашоподібні (апотеції). На верхньому боці апотеціїв розміщений так званий гіменіальний шар, який утворений суцільним шаром сумок і парафіз.

Характерними особливостями базидіоміцетів є добре розвинений багатоклітинний міцелій і статеве спороношення – базидіоспори. Базидіоспори мають екзогенне походження і утворюються на особливих виростах – базидіях, які формуються з двоядерних клітин. У циклі розвитку базидіоміцетів відбувається зміна різних видів міцелію.

Первинний міцелій одноядерний, короткочасний і на зміну йому утворюється вторинний дикаріюфітний довготривалий міцелій. У базидіоміцетів немає спеціальних статевих органів. Статевий процес полягає у злитті вмісту двох вегетативних одноядерних клітин первинного

гаплоїдного міцелію, при цьому зливаються лише цитоплазми, а ядра зближуються, утворюючи дикаріони. Базидії бувають трьох типів: холобазидія – це одноклітинна циліндрична або булавоподібна; гетеробазидія – складна базидія, яка складається з двох частин: нижньої розширеної – гіпобазидії і верхньої – епібазидії; та фрагмобазидія, або теліобазидія, яка поділена поперечними перетинками на чотири клітини, які несуть на собі чотири базидіоспори екзогенного походження. У більшості базидіоміцетів базидії розвиваються у вигляді гіменію на плодових тілах або всередині їх. Поверхню плодового тіла, яка несе гіменій, називають гіменофором.

Група порядків гіменоміцети характеризується добре вираженим гіменіальним шаром, який лежить відкрито на поверхні плодового тіла або на його виростах. У нижчих представників гіменофор гладенький, у вищих – складчастий, пластинчастий або трубчастий. Плодові тіла гіменоміцетів добре розвинені, у представників порядку трутовикові вони частіше тверді, шкірясті, здерев'янілі або зкорковілі, переважно з трубчастим гіменофором, часто багаторічні з добре вираженими річними приростами. У представників порядку агарикові вони м'яситі, соковиті, з переважно пластинчастим, рідше трубчастим гіменофором, однорічні. Серед гіменоміцетів трапляються як гриби сапрофіти, так і паразити, є також мікоризні.

Сажкові та іржасті гриби характеризуються чотириклітинними базидіями. Сажкові – це паразитичні гриби вищих рослин, особливо злакових. Основним способом розмноження цих грибів є хламідіоспори, які утворюються при розпаданні міцелію на окремі темного кольору клітини. В молодому віці хламідіоспори двоядерні, згодом ядра зливаються і вони стають диплоїдними.

Міцелій гриба розташований в тканинах рослини-хазяїна дифузно й утворює спори переважно в генеративних органах. Зараження рослини сажковими грибами відбувається лише дикаріотичним міцелієм, який утворюється внаслідок копуляції базидіоспор, клітин-бруньок або клітин-базидій. За способом зараження сажкові гриби поділяються на групи у яких: зараження рослин відбувається під час проростання насіння; зараження відбувається під час цвітіння злаків; зараження може відбуватися в будь-який час, вражаються молоді ростучі органи рослини.

Іржасті гриби – це облігатні паразити, які спричиняють локальне ураження того або іншого органа. Для них характерне правильне чергування різних типів спороношення. Переважна більшість представників мають п'ять типів спороношення (пікноспори, ецидіоспори, уредоспори, телейтоспори і базидіоспори) і називаються



повноцикловими, на відміну від неповноциклових, у яких випадають один або більше типів спороношення. Весь цикл розвитку грибів може проходити на одній рослині (це одностатеві гриби) або ж на двох, тобто вони мають проміжного господаря (різностатеві гриби).

Представники порядку еризифові, або справжні борошнисторосяні – облігатні паразити вищих рослин, які утворюють білий, пізніше сіріючий міцелій на поверхні вражених органів рослин, спричинюючи хворобу – борошністу росу. Навесні і влітку гриб утворює конідіальні спороношення, а восени – сумчасте. Плодові тіла – клейстотеції, часто з різними виростами міцелію – придатками. Сумки в клейстотеціях розташовані паралельним пучком або шаром і активно звільнюються під дією тургорного тиску.

### Термінологічний словник

**Аскоміцети** (сумчасті гриби) — клас грибів, у яких в результаті статевого процесу формуються замкнуті одноклітинні утвори — сумки, або аски, у кожній з яких утворюється, як правило, 8 аскоспор, лише у деяких видів—4 аскоспори або багато (128 і більше). Вегетативне тіло більшості сумчастих грибів — розгалужений гаплоїдний міцелій, що складається з одноядерних або багатоядерних клітин.

**Аспергіл** (*Aspergillus*) — рід цвілевих грибів класу сумчастих (*Ascomycetes*). Види аспергілів, поряд з пеніцилами, є найпоширенішими цвілей, звичайно зеленуватого кольору, що залежить від забарвлення конідій. Аспергіли оселяються на харчових продуктах, вогких стінах, у ґрунті. Серед аспергілів є збудники хвороб (мікозів) людини і тварин, особливо птахів. Певні види аспергілів використовують для одержання лимонної кислоти.

**Базидіоміцети** (*Basidiomycetes*) - клас вищих грибів, у яких органом спороношення є базидія. Статевий процес у переважно псевдоміксіс (соматогамія). Серед базидіоміцетів є види гомоталічні (двостатеві, або "однодомні") та гетероталічні (різностатеві, або "двodomні"). Багатьом Б. властиве конідіальне спороношення (див. Конідії). Базидіоміцети здебільшого поділяють на 2 підкласи: голобазидіоміцети (*Holodasidiomycetidae*) і фрагмобазидіоміцети (*Phragmobasidiomycetidae*). До базидіоміцетів належить близько 15 000 видів, поширених на всіх континентах, крім Антарктиди. Серед видів базидіоміцетів є мікоризні гриби, що забезпечують нормальний розвиток більшості дерев; їстівні гриби (білий гриб, масляки, підберезовик, рижик та ін.), отруйні гриби (бліда поганка, мухомор пантерний та ін.);

руйнівники деревини в лісонасадженнях і в будівлях, збудники хвороб (сажкові та іржасті гриби) рослин.

**Мікориза** — симбіотичне співжиття гриба з рослиною. Зазвичай таке співжиття реалізується через корінь, але в деяких випадках мікориза утворюється і з іншими частинами рослини. У мікоризній взаємодії міцелій гриба колонізує корені чи інші органи рослини-хазяїна внутрішньо- або зовнішньоклітинно.

**Пекарські (пивні) дріжджі** (*Saccharomyces cerevisiae*) — один з видів дріжджів. Це найбільш відомий та важливий для людини вид дріжджів унаслідок їх використання здавна в пекарстві та пивоварінні. *Saccharomyces cerevisiae* має клітини овальної форми, 5—10 мкм в діаметрі. Вони відтворюються за допомогою брунькування.

**Пеніцил** (*Penicillium*) — рід багатоклітинних міцеліальних мікроорганізмів класу незавершених грибів. Тіло пніцилу (талом, слань) має вигляд розгалужених ниток (гіфів), що пронизують субстрат (головним чином рослинного походження), а також розвиваються на його поверхні. Пеніцили спричиняють пліснявіння фруктів, овочів, м'ясних, молочних та інших продуктів, псування різних кормів тощо. Розмножуються здебільшого нестатевими спорами — конідіями. Окремі види пеніцилів мають здатність продукувати й виділяти в середовище біологічно активні речовини. Відібрані високопродуктивні штами *P. notatum* і *P. chrysogenum* культивують у штучних умовах на спеціально підібраних живильних середовищах, з яких потім одержують природний антибіотик пеніцилін.

### Практичне заняття 13 (2 год).

Відділ *Ascomycota* – Аскомікота, або Сумчасті

Клас *Hemiascomycetes* – Геміаскоміцети, або Голосумчасті

Порядок *Saccharomycetales* – Сахароміцетові

Клас *Ascomycetes* – Еуаскоміцети, або справжні сумчасті

Порядок *Eurotiales* – Євроцієві

**Мета:** вивчивши особливості будови і способи розмноження окремих представників, показати, що голосумчасті – найпримітивніші серед сумчастих грибів; вивчити особливості будови і конідіальне спороношення у цвільових сумчастих грибів.

**Об'єкти вивчення:** пекарські дріжджі, пеніцил, аспергіл (живий або фіксований матеріал, мікропрепарати).

### Запитання для поточного контролю знань

1. Загальна характеристика відділу *Ascomycota*.
2. Як здійснюється вегетативне розмноження дріжджів?
3. Який тип плодових тіл характерний для евроцієвих?
4. Яку будову має конідієносець пеніцилу?
5. Яку будову має конідієносець аспергілу?
6. Назвіть патогенні види аспергілу.
7. Який вид пеніцилу широко використовується для отримання антибіотиків?

### Завдання для проведення практичного заняття

**Завдання 1.** На прикладі пекарських дріжджів (*Sacharomyces cerevisiae*) вивчити особливості будови та розмноження грибів порядку сахароміцетові. Розгляньте схему життєвого циклу *Sacharomyces cerevisiae* (рис. 55).

*Замалювати:* будову клітини дріжджів та процес брунькування в них. На малюнках позначити: окрему клітину; вакуолу; цитоплазму; зерна запасуючого глікогену; брунькування; ланцюжок клітин.

**Завдання 2.** На прикладі пеніцилу (*Penicillium*) та аспергілу (*Aspergillus*) вивчити особливості будови та розмноження представників порядку евроцієві (рис. 55).

*Замалювати:* будову окремих конідієносців пеніцилу і зробити відповідні позначення (рис. 56).

### Методичні поради

**Завдання 1.** Помістіть шматочок свіжих або висушених дріжджів у підсолоджену рідину, поставте її в тепле місце на 1–2 години. Краплину рідини нанесіть на предметне скло, накрійте накривним скельцем і розгляньте при великому збільшенні мікроскопа. На препараті добре видно поодинокі овальні клітини і клітини, з'єднані в прості або гіллясті ланцюги. В клітинах біля стінок містяться цитоплазма, в центрі – одна або кілька великих вакуолей. Ядра дуже дрібні, тому вони у світловому мікроскопі не помітні. При збільшенні мікроскопа в 600 разів (15 x 40) можна помітити зернятка запасного глікогену. Розгляньте препарат і знайдіть клітини у стані брунькування.

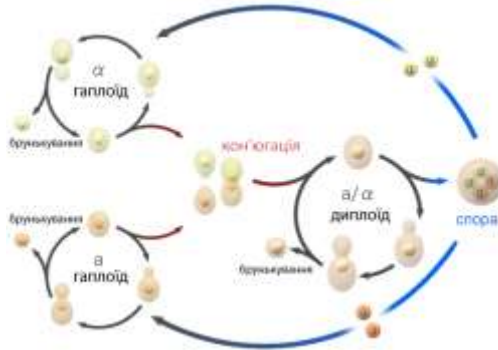


Рис. 55. Схема життєвого циклу пекарських дріжджів (*Sacharomyces cerevisiae*).

**Завдання 2.** Розгляньте пеніцил у вигляді синьо-зелених плям, вирощений на овочах, фруктах або на іншому поживному середовищі. Перенесіть шматочок пеніцилу на предметне скло. Розгляньте препарат при малому збільшенні без води і покривного скельця. Можна побачити, що міцелій пеніцилу добре розвинений, гіфи розгалужені і від них вертикально піднімаються конідієносці. Нанесіть на препарат краплину води, накрийте покривним скельцем і розгляньте його при великому збільшенні. Міцелій пеніцилу членистий, конідієносці багатоклітинні, на верхівці розгалужені, несуть стеригми з конідіями у вигляді китички.

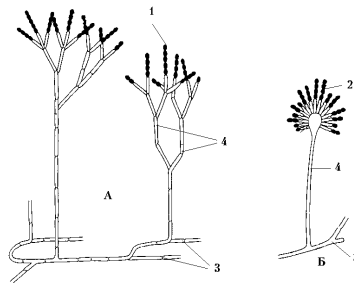


Рис. 56. А - пеніцил - конідії розміщуються у вигляді китиці;  
Б - аспергіл - ланцюжки конідій, що радіально розходяться

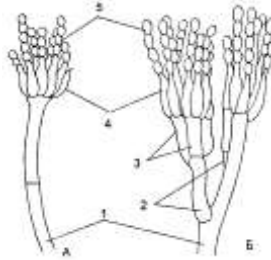


Рис. 57. *Penicillium*: А, Б - будова окремих конідієносців. 1 - конідієносець; 2 - гілочки; 3 - метули; 4 - фіаліди; 5 – конідії.

Розгляньте аспергіл у вигляді чорних плям, заздалегідь вирощений на хлібові або іншому поживному середовищі. На самостійно виготовленому мікропрепараті розгляньте міцелій аспергілу при великому збільшенні мікроскопа. Він подібний за будовою до міцелію пеніцилу. Конідієносці одноклітинні, на верхівці нерозгалужені, закінчуються головчастим потовщенням. Від нього радіально розходяться кеглеподібні стеригми, які несуть ланцюжки конідій. Вся головка з конідіями нагадує лійку, завдяки чому гриб і отримав назву лійкового гриба.

**Матеріальне забезпечення заняття:** таблиці, плакати, довідники, пекарські дріжджі, пеніцил, аспергіл (живий або фіксований матеріал, мікропрепарати), мікроскопи, предметні скельця, покривні скельця, склянні палички, скальпель, склянка з водою, цукор, фільтрувальний папір, підручники [1, 2].

#### Практичне заняття 14. (2 год).

Відділ *Basidiomycota* – Базидіомікота

Клас *Basidiomycetes* – Базидіоміцети

Підклас *Homobasidiomycetidae* – Гомобазидіоміцети

Група афілофороїдні гіменоміцети

Порядок *Polyporales* – Трутовикові

Група агарикоїдні гіменоміцети

Порядок *Boletales* – Болетові

Порядок *Agaricales* – Агарикові

**Мета:** Показати ознаки вищої організації базидіоміцетів порівняно із сумчастими. Знайти спільні та відмінні ознаки цих двох класів грибів.

**Об'єкти вивчення:** трутовик справжній, печериця, маслюк або білий гриб (живі або зафіксовані плодові тіла).

#### Запитання для поточного контролю знань

1. Загальна характеристика класу *Basidiomycetes*.

2. Який міцелій є домінуючим у базидійних грибів?
3. Назвіть основні стадії у циклі розвитку базидійних грибів.
4. Який тип статевого процесу властивий базидійним грибам?
5. З яких етапів складається статевий процес у базидійних грибів?
6. Що є продуктом статевого процесу в базидійних грибів?
7. На які підкласи поділяються базидійні гриби?
8. Назвіть найбільш поширені отруйні шапкові гриби.
9. Поясніть явище плеоморфізму і його біологічне значення.

### **Завдання для проведення практичного заняття**

**Завдання 1.** На прикладі трутовика справжнього (*Fomes fomentarius*) вивчити особливості будови та розмноження гіменоцітетів з багаторічними дерев'янистими плодовими тілами порядку трутовикові (рис. 58).

*Замалювати:* макро- і мікроскопічну будову плодових тіл трутовика. На малюнках позначити: багаторічне плодове тіло; річні прирости плодового тіла; трубчастий гіменофор; річні прирости гіменофора; псевдопарафізи; поперечний розріз трубчастого гіменофора; базидії; стеригми; базидіоспори.

*Записати висновок.*

**Завдання 2.** Вивчити особливості будови та розмноження гіменоцітетів порядку агарикові з однорічними м'ясистими плодовими тілами з пластинчастим і трубчастим гіменофором (рис. 58, 59, 60, 61).

*Замалювати:* будову плодового тіла і гіменіального шару печериці (рис. 61). На малюнках позначити: міцелій; плодове тіло; шапку; ніжку; пластинчастий гіменофор; поперечний розріз шапки; плектенхіму; базидії зі спорами; псевдопарафізи.

*Замалювати:* будову плодового тіла і гіменіального шару білого гриба. На малюнках позначити: плодове тіло; шапку; ніжку; трубчастий гіменофор.

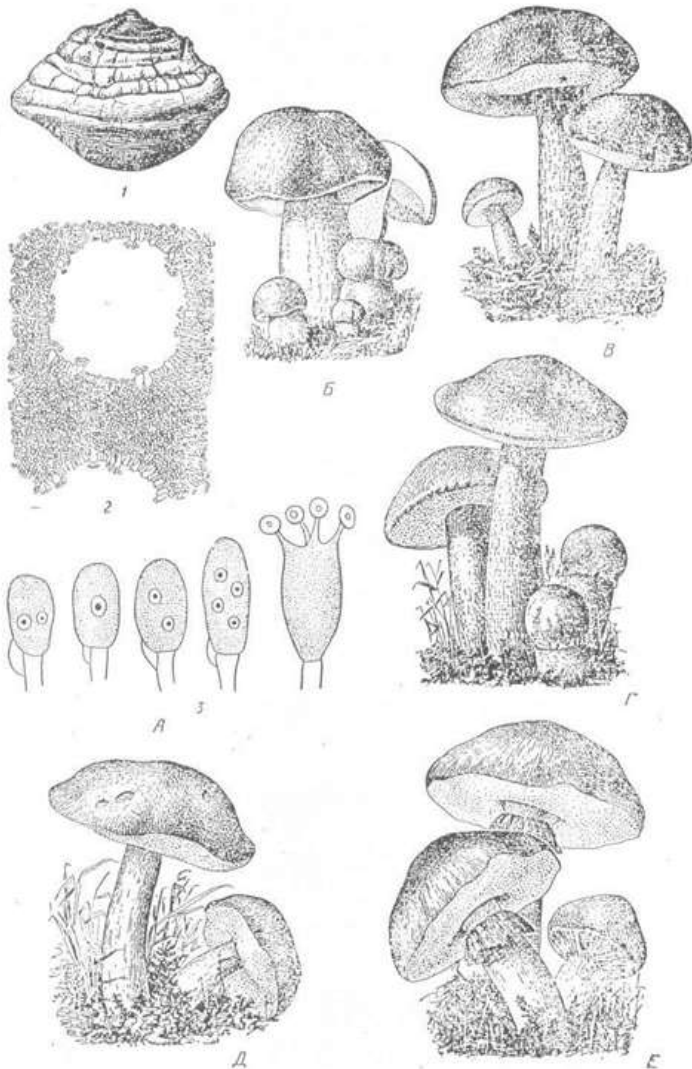


Рис. 58. Базидіальні гриби з трубчастим гіменофором:  
 А - трутовик справжній (*Fomes fomentarius*); Б - білий гриб (*Boletus edulis*); В - підберезовик (*Boletus scaber*); Г - підосиновик (*Boletus versipellus*); Д - моховик зелений (*Boletus subtomentosus*); Е - маслюк (*Boletus luteus*); 1 - плодове тіло; 2 - поперечний переріз трубчастого гіменофору; 3 - розвиток базидії із гіменофору.



Рис. 59. Базидіальні гриби з пластинчастим гіменофором:  
 А - печериця (*Agaricus campestris*); Б - сироїжки, різні види (*Russula*); В - лисичку (*Cantharellus cibarius*); Г - опеньок (*Armillariella mellea*); Д - рижик (*Lactarius deliciosus*); Е - груздь (*Lactarius piperatus*); 1 - загальний вигляд слані; 2 - переріз пластинчастого гіменофору (збільш.); 3 - гіменіальний шар із базидіями та базидіоспорами (велик.збільш.)



## Методичні поради

**Завдання 1.** Розгляньте багаторічні здерев'янілі плодові тіла трутовика справжнього. Вони мають вигляд копита, яке щільно зростається з деревом. Міцелій гриба знаходиться в деревині, нею він живиться і руйнує стовбури дерев. На верхньому боці плодового тіла добре виражені його річні прирости. Зверніть увагу на нижню горизонтальну його поверхню, де розташований трубчастий гіменофор у вигляді мікроскопічних трубочок. Розріжте одне з плодових тіл уздовж і розгляньте річні прирости гіменофора. Із плодових тіл, зібраних пізно восени, витрусіть на шматок білого палеру спори і розгляньте їх під лупою або під мікроскопом. Для вивчення мікроскопічної будови трубчастого гіменофора слід мати постійні мікропрепарати або ж зробити поперечний його розріз з молодих свіжих плодових тіл. У порожнині трубочки при великому збільшенні мікроскопа видно густий шар булавоподібних псевдопарафіз і розсіяних між ними більших за розмірами, базидій. На верхівці базидії на довгих тонких стеригмах розташовані чотири еліпсоподібні базидіоспори.

**Завдання 2.** Розгляньте фіксовані або живі плодові тіла печериці. Плодове тіло складається з шапки і ніжки, від якої в ґрунт відходять розгалужені білі павутинисті нитки. У молодих плодових тіл з нижнього боку видно покривало у вигляді білої плівки, яка прикріплюється до краю шапки та ніжки і відіграє захисну роль. Гіменофор молодих печериць має рожеве забарвлення, а старих – коричневе.

Зробіть скальпелем або лезом кілька тоненьких поперечних розрізів шапки і розгляньте їх під мікроскопом або скористайтесь готовими мікропрепаратами. Всі частини плодового тіла складаються з тісно переплетених гіф, які утворюють несправжню тканину – плектенхіму. При малому збільшенні мікроскопа гіменофор має вигляд гребінця. По краю пластинок розташований гіменій, а середня частина утворена стерильними гіфами і називається трамою.

При великому збільшенні по краю пластинок видно численні базидії з двома базидіоспорами і булавоподібні псевдопарафізи.

Розгляньте живі або фіксовані плодові тіла білого гриба або масляка. Порівняйте їх із плодовими тілами печериці або іншого гриба з пластинчастим гіменофором. Розріжте шапку гриба вздовж і розгляньте на нижньому боці її трубчастий гіменофор. Він має таку саму будову, як і у трутовика.

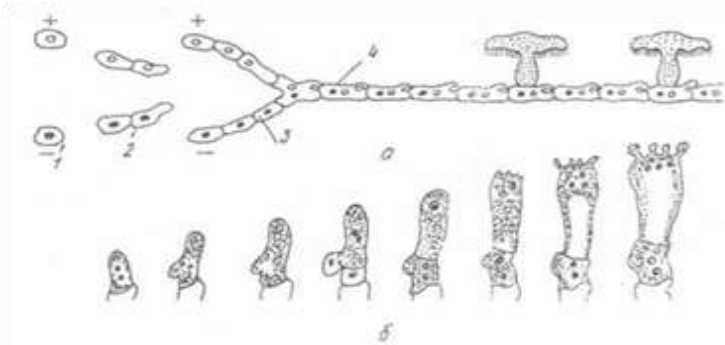


Рис 60. Схема статевого процесу (а) і розвитку базидії (б):  
1 - базидіоспора; 2 - проростання базидіоспор; 3 - первинний (гаплоїдний) міцелій; 4 - вторинний (дикаріонічний) міцелій; 5 - плодове тіло.

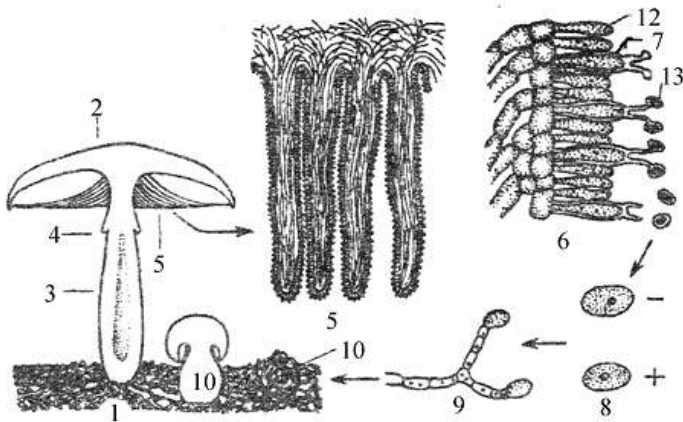


Рис. 61. Базидіоміцети. Печериця:

1 — загальний вигляд; 2 — шапка; 3 — ніжка; 4 — покривало;  
5 — гіменофор; 6 — гіменій; 7 — базидія; 8 — базидіоспори; 9 —  
розвиток міцелію; 10 — плодове тіло; 11 — міцелій; 12 — псевдопарафіза;  
13 — стеригма з базидіоспорою

**Матеріальне забезпечення заняття:** таблиці, плакати, довідники, трутовик справжній, печериця, маслюк або білий гриб (живі або зафіксовані плодові тіла), мікроскопи, предметні скельця, покривні скельця, склянні палички, скальпель, склянка з водою, цукор, фільтрувальний папір, підручники [1, 2].

### Практичне заняття 15 (2 год).

Відділ *Basidiomycota* – Базидіомікота

Клас *Urediniomycetes* – Урединіоміцети

Порядок *Uredinales* – Іржасті

Клас *Ustilaginomycetes* – Устилягіноміцети

Порядок *Ustilaginales* – Сажкові

**Мета:** показати особливості будови і розмноження сажкових та іржастих грибів як високу спеціалізацію базидіоміцетів у зв'язку з паразитичним способом життя.

**Об'єкти вивчення:** лінійна іржа злаків (уражені листки барбарису, листки і стебла злаків з уредоспорами і телейтоспорами, постійні мікропрепарати); порошиста сажка вівса (пшениці, ячменю), тверда сажка пшениці, пухирчаста сажка кукурудзи (гебарні зразки вражених рослин, постійні мікропрепарати хламідіоспор).

#### Запитання для поточного контролю знань

1. Як називаються спори лінійної іржі, що розвиваються на нижньому боці листка барбарису?
2. Як називаються літні спори лінійної іржі?
3. Яку будову має базидія у теліобазидіоміцетів?
4. Як називаються спори, які утворюються при проростанні телейтоспор?
5. Яка фаза є домінуючою в життєвому циклі теліобазидіоміцетів?
6. Як називаються спори вегетативного походження у сажкових грибів?
7. Яку назву мають гриби, в циклі розвитку яких є проміжний господар?
8. Які типи спор розвиваються на гаплоїдному міцелії проміжного господаря?
9. Скільки типів спороношення змінюється у повноциклових іржастих грибів?

#### Завдання для проведення практичного заняття

**Завдання 1.** На прикладі порошистої сажки пшениці (*Ustilago tritici*) та пухирчастої сажки кукурудзи (*Ustilago maydis*) вивчити особливості будови та цикл розмноження сажкових грибів (рис. 62, 63).

*Замалювати:* колос пшениці і качан кукурудзи, уражені сажкою. На малюнках позначити: колос пшениці, уражений сажкою; качан кукурудзи з пухирчастою сажкою.

**Завдання 2.** На прикладі лінійної іржі злаків (*Puccinia graminis*) вивчити особливості будови та цикл розвитку іржастих грибів.

*Замалювати:* різні типи спороношення і цикл розвитку лінійної іржі: поперечний розріз листка барбарису з пікнідами й ецидіями; пікніди; пікноспори; парафізи; ецидії; ецидіоспори; уредоспори; телейтоспори; проростання телейтоспори; фрагмобазидію; базидіоспори.

### Методичні поради

**Завдання 1.** На живому матеріалі або гербарних зразках розгляньте колос пшениці, уражені порошистою сажкою. Окремі волоски і всі суцвіття вкриті величезною кількістю чорних хламідіоспор, які нагадують сажу. З ураженої волоті струсіть у краплину води невеличку кількість спор і розгляньте їх при великому збільшенні мікроскопа. На препараті помітно окремі членики, на які розладаються гіфи, і навколо них численні хламідіоспори з двоконтурною оболонкою. Пухирчаста сажка кукурудзи спричиняє місцеве розростання тканини зараженої рослини і утворює пухлини великих розмірів. Вони складаються із сіруватої покривної плівки і маси коричнево-чорних кулястих, шипуватих хламідіоспор. Найчастіше вражаються качани, листові піхви й основа міжвузль.

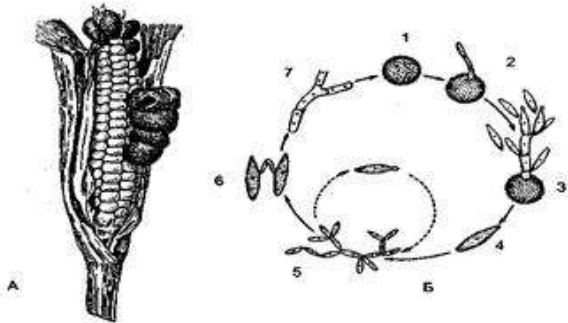


Рис. 62. *Ustilago maydis*:

А - пухирчаста сажка кукурудзи - зовнішній вигляд ураженого початку;

Б - схема життєвого циклу. 1 - телейтоспора; 2 - проростання телейтоспори; 3 - базидія з базидіоспорами; 4 - базидіоспора; 5 - брунькування базидіоспор; 6 - кон'югація базидіоспор; 7 - дикаріонтичний міцелій

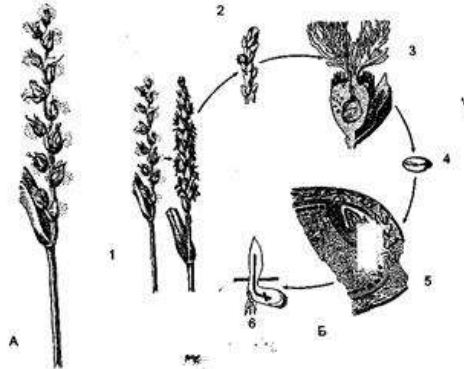


Рис. 63. *Ustilago tritici*. А - колос пшениці, уражений прошистою сажкою; Б - схема життєвого циклу. 1 - розсіювання і перенесення телеїтоспор на квітучі рослини; 2 - спори на прийомці квітки; 3 - проростки гриба проникають у зародок насінини; 4 - уражене зерно (зовні не відрізняється від здорового); 5 - зріз через уражену зернину (в оболонці видно міцелій гриба); 6 - проростання грибниці

**Матеріальне забезпечення заняття:** таблиці, плакати, довідники, лінійна іржа злаків (уражені листки барбарису, листки і стебла злаків з уредоспорами і телеїтоспорами, постійні мікропрепарати); порошиста сажка вівса (пшениці, ячменю), тверда сажка пшениці, пухирчаста сажка кукурудзи (гебарні зразки вражених рослин, постійні мікропрепарати хламідіоспор), мікроскопи, предметні скельця, покривні скельця, склянні палички, скальпель, склянка з водою, цукор, фільтрувальний папір, підручники [1, 2].

## ІНДИВІДУАЛЬНІ ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ РОБОТИ

### Перелік питань для самостійного опрацювання

1. Вищі гриби. Загальна характеристика.
2. Особливості будови плодових тіл та розмноження грибів з порядку еризифові.
3. Особливості будови плодових тіл та цикл розвитку паразитичних представників порядку клавіцепсових з плодовими тілами – перитеціями.
4. Значення грибів у природі і для людини.

### Питання для самоконтролю знань

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

**Завдання 1.** На прикладі сферотеки агрусової (*Sphaerotheca morsuvae*) та мікросфери дубової (*Microsphaera alphitoides*) вивчити особливості будови плодових тіл та розмноження грибів з порядку еризифові.

*Замалювати:* конідіальне і сумчасте спорonoшення у сферотеки і мікросфери. На малюнках позначити: конідіальне спорonoшення – сферотеки; конідіеносець; конідії; клейстотеції; придатки; сумки із спорами; клейстотеції мікросфери; придатки.

**Завдання 2.** На прикладі ріжок пурпурових (*Claviceps purpurea*) вивчити особливості будови плодових тіл та цикл розвитку паразитичних представників порядку клавіцепсових з плодовими тілами – перитеціями.

*Замалювати:* зовнішній вигляд та сумчасте спорonoшення у ріжок. На малюнках позначити: колосок жита з склеротечіями; пророслий склеротечій із стромами; повздовжній розріз строми; перитецій із сумками і парафізами; аскоспори.

**Завдання 3.** Користуючись конспектами та підручниками, запишіть дані за поданою формою:

<i>Клас грибів</i>	<i>Представники</i>	<i>Особливості будови, розмноження</i>	<i>Практичне значення</i>
1. Хітридіоміцети			
2. Зигоміцети			
3. Ооміцети			
4. Аскоміцети			
5. Базидіоміцети			
6. Дейтероміцети			

### 3.1. МЕТОДИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ З ВИКОНАННЯ ІНДИВІДУАЛЬНИХ ЗАВДАНЬ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ РОБОТИ

Виконання індивідуальних завдань з дисципліни "Мікологія" є невід'ємною складовою самостійної роботи студентів. Вони сприяють поглибленому вивченню теоретичного матеріалу, закріпленню й узагальненню отриманих знань, формуванню вміння використовувати ці знання при вирішенні питань, що виникають у професійній діяльності. Індивідуальні завдання студенти виконують самостійно, звертаючись до викладача за консультаціями.

Вимоги до оформлення індивідуальних завдань для самостійної роботи.

1. Індивідуальні завдання виконуються в учнівському зошиті обсягом не більше 18 аркушів.

2. На титулі вказується назва дисципліни, курс, група та прізвище студента.

3. Завдання мають бути виконані студентом власноруч, самостійно.

4. Індивідуальні завдання виконуються за кожною темою по порядку. Назва теми, за якою виконуються завдання, повинна бути позначена відповідним порядковим номером та заголовком.

5. Студент позначає дату виконання індивідуальних завдань та ставить особистий підпис.

6. Індивідуальні завдання для самостійної роботи потрібно здати на перевірку викладачеві напередодні модульного контролю.

7. Підсумкова оцінка визначається на підставі перевірки виконаного індивідуального завдання та його захисту. Студент отримує позитивну оцінку в разі надання правильних і обґрунтованих відповідей на всі завдання і дотримання вимог до виконання індивідуальних завдань. Якщо оцінка незадовільна, необхідно доопрацювати завдання з урахуванням зауважень викладача.

В підсумку за виконання індивідуальних завдань для самостійної роботи студент може отримати 20 балів.

#### **4. ПОРЯДОК І КРИТЕРІЇ ОЦІНЮВАННЯ ЗНАТЬ СТУДЕНТІВ**

Оцінювання знань студентів з дисципліни «Мікологія» здійснюється на основі результатів поточного модульного контролю. Об'єктом оцінювання знань студентів є програмний матеріал дисципліни, засвоєння якого відповідно перевіряється під час поточного контролю.

Завданням поточного контролю є перевірка розуміння та засвоєння певного матеріалу, вироблених навичок проведення робіт, умінь самостійно опрацьовувати тексти, здатності осмислити зміст теми чи розділу, умінь публічно чи письмово представити певний матеріал.

Об'єктами поточного контролю знань студентів є:

- а) систематичність і активність роботи на практичних заняттях;
- б) виконання завдань для самостійного опрацювання;
- в) виконання модульних завдань.

У ході контролю систематичності та активності роботи на практичних заняттях оцінці підлягають: рівень знань, продемонстрований у відповідях і виступах на практичних заняттях; активність під час обговорення питань, що винесені на заняття; результати виконання і захисту практичних робіт.

Метою виконання модульних завдань є оцінка теоретичних знань і практичних навичок, яких набули студенти після опанування певного модуля. Модульний контроль буде проводитись у вигляді виконання тестових завдань.

Засоби поточного контролю вивчення дисципліни є:

- опитування на заняттях;
- виконання тестових завдань;
- перевірка виконання завдань для практичних робіт, завдань для індивідуальної та самостійної роботи;
- виконання модульних контрольних робіт.

#### **4.1. ПЕРЕЛІК ПИТАНЬ ДЛЯ ПІДГОТОВКИ ДО ПОТОЧНОЇ МОДУЛЬНОЇ КОНТРОЛЬНОЇ РОБОТИ**

##### **Змістовий модуль 1.**

##### **Місце грибів у системі органічного світу.**

##### **Організація тіла та життєвий цикл. Цитологія. Плектологія.**

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



4. Вегетативне тіло грибів. Типи таломів: моноцентричний, поліцентричний, біполярний (рипідіоїдний), міцелій, дріжджовий.
5. Метаморфози вегетативного тіла. Пристосування до: колонізації субстрату, паразитизму, хижацтва, мутуалістичного симбіозу, переживання несприятливих умов, рекомбінації.
6. Вегетативні органи грибів: прикріплення і мінерального живлення, фотосинтезу, азотфіксації, газообміну, переживання несприятливих умов.
7. Репродуктивні органи.
8. Життєвий цикл грибів.
9. Ядро. Кількість ядер та плоїдність, ядерця,
10. Типи мітозу.
11. Особливості організації генома у грибів.
12. Органели, асоційовані з ядром.
13. Мембранні органели.
14. Немембранні органели.
15. Цитоскелет.
16. Джгутиковий апарат.
17. Клітинні покриви.
18. Ріст гіф.
19. Септи та поровий апарат.
20. Типи плектенхім.
21. Спеціалізація гіф.
22. Гіфальні системи.

## **Змістовий модуль 2.**

### **Розмноження та систематика грибів**

1. Розмноження за допомогою зооспор.
2. Розмноження за допомогою апланоспор.
3. Розмноження за допомогою конідій.
4. Органи нестатевого розмноження: рецептакули, концептакули.
5. Типи генетичної рекомбінації
6. Морфологія статевого процесу.
7. Алогамія. Типи алогамії: основні, проміжні.
8. Автогамія.
9. Апоміксис.
10. Явища статевої диференціації. Типи статі.
11. Типи статевої диференціації.
12. Гетероталізм і походження багатостатевості.
13. Гомоталізм і псевдо гомоталізм.
14. Аскогенез у голосумчастих грибів.

15. Аскогенез у плодосумчастих грибів. 16.
16. Аскоспрогенез.
17. Аскоми. Основні структурні елементи аскоми. Онтогенез аском.
18. Хаметецій. Його типи.
19. Різноманіття аскогіменіальних плодових тіл.
20. Різноманітність асколокулярних плодових тіл.
21. Базидії. Базидіоспори. Класифікація базидій.
22. Базидіоми. Анатомія базидіом.
23. Гіменій. Основні типи гіменію. Субгіменій. Гіменоподій.
24. Трама та її морфологічні типи.
25. Гіменофор. Класифікація гіменофора. Глеба.
26. Різноманіття базидіом.
27. Номенклатура і систематика грибів.
28. Слизовики. Загальна характеристика. Представники.
29. Клас *Oomycetes*. Загальна характеристика. Представники.
30. Клас *Chytridiomycetes*. Загальна характеристика. Представники.
31. Клас *Zygomycetes*. Загальна характеристика. Представники.
32. Клас *Ascomycetes*. Загальна характеристика. Представники.
33. Клас *Basidiomycetes*. Загальна характеристика. Представники.
34. Клас *Urediniomycetes*. Загальна характеристика. Представники.
35. Клас *Ustilaginomycetes*. Загальна характеристика. Представники.
36. Значення грибів у природі і для людини.

### **Зразок модульного завдання**

1. Місце грибів у системі органічного світу.
2. Метаморфози вегетативного тіла. Пристосування до: колонізації субстрату, паразитизму, хижацтва, мутуалістичного симбіозу, переживання несприятливих умов, розповсюдження.
3. Типи плектенхім.

### 4.3.Нарахування балів за видами робіт

Назва теми	Назва практичного заняття	Вид навчальної роботи	Бали	Разом
<b>Змістовий модуль 1.</b> <b>Місце грибів у системі органічного світу.</b> <b>Організація тіла та життєвий цикл. Цитологія. Плектологія</b>				
Тема 1. Місце грибів у системі органічного світу. Історія мікології.	1. Місце грибів у системі органічного світу. Історія мікології	1. Обговорення теоретичного матеріалу	3	7
		2. Виконання практичних завдань	1	
		3. Виконання тестових завдань	1	
		4. Виконання індивідуальних завдань за темою	1	
		5. Виконання самостійних завдань за темою	1	
Тема 2. Організація тіла та життєвий цикл.	2. Організація тіла грибів	1. Обговорення теоретичного матеріалу	3	5
		2. Виконання практичних завдань	1	
		3. Виконання тестових завдань	1	
	3. Життєвий цикл грибів	1. Обговорення теоретичного матеріалу	3	5
		2. Виконання практичних завдань	1	
		3. Виконання тестових завдань	1	
			Виконання індивідуальних завдань за темою	2
Виконання самостійних завдань за темою			1	
Тема 3. Цитологія.	4. Ядро. Мембранні органели	1. Обговорення теоретичного матеріалу	3	5
		2. Виконання практичних завдань	1	
		3. Виконання тестових завдань	1	

## Продовження нарахування балів за видами робіт

Назва теми	Назва практичного заняття	Вид навчальної роботи	Бали	Разом	
	5. Немембранні органели. Цитоскелет. Джгутиковий апарат. Клітинні покриви. Ріст гіф. Септи та поровий апарат	1. Обговорення теоретичного матеріалу	3	5	
		2. Виконання практичних завдань	1		
		3. Виконання тестових завдань	1		
			Виконання індивідуальних завдань за темою	2	3
			Виконання самостійних завдань за темою	1	
Тема 4. Плектологія.	6. Типи плектенхім. Спеціалізація гіф та гіфальні системи	1. Обговорення теоретичного матеріалу	3	7	
		2. Виконання практичних завдань	1		
		3. Виконання тестових завдань	1		
		4. Виконання індивідуальних завдань за темою	1		
		5. Виконання самостійних завдань за темою	1		
<b>Модульна робота</b>				5	
<b>Разом за змістовим модулем 1</b>				<b>45</b>	

## Продовження нарахування балів за видами робіт

Назва теми	Назва практичного заняття	Вид навчальної роботи	Бали	Разом
<b>Змістовий модуль 2. Розмноження та систематика грибів</b>				
Тема 5. Нестатеве розмноження.	7. Нестатеве розмноження грибів	1. Обговорення теоретичного матеріалу	3	7
		2. Виконання практичних завдань	1	
		3. Виконання тестових завдань	1	
		4. Виконання індивідуальних завдань за темою	1	
		5. Виконання самостійних завдань за темою	1	
Тема 6. Статеве розмноження.	8. Статеве розмноження	1. Обговорення теоретичного матеріалу	3	7
		2. Виконання практичних завдань	1	
		3. Виконання тестових завдань	1	
		4. Виконання індивідуальних завдань за темою	1	
		5. Виконання самостійних завдань за темою	1	
Тема 7. Пострекомбінатив на репродукція: аски, базидії та плодові тіла.	9. Аски. Аскоми.	1. Обговорення теоретичного матеріалу	3	5
		2. Виконання практичних завдань	1	
		3. Виконання тестових завдань	1	
	10. Базидії. Базидіоми	1. Обговорення теоретичного матеріалу	3	5
		2. Виконання практичних завдань	1	
		3. Виконання тестових завдань	1	
			Виконання індивідуальних завдань за темою	1
		Виконання самостійних завдань за темою	1	

## Продовження нарахування балів за видами робіт

Назва теми	Назва практичного заняття	Вид навчальної роботи	Бали	Разом
Тема 8. Нижчі гриби.	11. Відділ <i>Oomycota</i> Клас <i>Oomycetes</i> Порядок <i>Saprolegniales</i> Порядок <i>Peronosporales</i>	1. Обговорення теоретичного матеріалу	3	4
		2. Виконання практичних завдань	1	
	12. Відділ <i>Zygomycota</i> Клас <i>Zygomycetes</i> Порядок <i>Mucorales</i>	1. Обговорення теоретичного матеріалу	3	4
		2. Виконання практичних завдань	1	
		Виконання індивідуальних завдань за темою	1	2
		Виконання самостійних завдань за темою	1	
Тема 9. Вищі гриби.	13. Відділ <i>Ascomycota</i> , Клас <i>Hemiascomycetes</i> Порядок <i>Saccharomycetales</i> Клас <i>Ascomycetes</i> Порядок <i>Eurotiales</i>	1. Обговорення теоретичного матеріалу	3	4
		2. Виконання практичних завдань	1	
	14. Відділ <i>Basidiomycota</i> Клас <i>Basidiomycetes</i> Підклас <i>Homobasidiomycetidae</i>	1. Обговорення теоретичного матеріалу	3	4
		2. Виконання практичних завдань	1	

## Продовження нарахування балів за видами робіт

Назва теми	Назва практичного заняття	Вид навчальної роботи	Бали	Разом
	Група афілофороїдні гіменоміцети Порядок <i>Polyporales</i> Група агарикоїдні гіменоміцети Порядок <i>Boletales</i> Порядок <i>Agaricales</i>			
	15. Відділ <i>Basidiomycota</i> Клас <i>Urediniomycetes</i> Порядок <i>Uredinales</i> Клас <i>Ustilaginomycetes</i> Порядок <i>Ustilaginales</i> –	1. Обговорення теоретичного матеріалу	3	4
2. Виконання практичних завдань		1		
Виконання індивідуальних завдань за темою		1	2	
Виконання самостійних завдань за темою		1		
<b>Модульна робота</b>				5
<b>Разом за змістовим модулем 2</b>				<b>55</b>
<b>Усього з дисципліни</b>				<b>100</b>

#### 4.4. ПІДСУМКОВЕ ОЦІНЮВАННЯ ЗНАНЬ СТУДЕНТІВ

Підсумкова залікова оцінка виставляється на підставі результатів модульних контрольних робіт з урахуванням кількості балів отриманих на практичних заняттях впродовж семестру та за виконання і захист індивідуальних завдань для самостійної роботи.

Академічні успіхи студента визначаються за допомогою системи оцінювання, що використовується у ПУЕТ з обов'язковим переведенням оцінок до національної шкали та шкали ECTS в такому порядку:

##### Шкала нарахування підсумкових балів

Сума балів за всі види навчальної діяльності	Оцінка за шкалою ECTS	Оцінка за національною шкалою
90-100	A	відмінно
82-89	B	добре
74-81	C	
64-73	D	задовільно
60-63	E	
35-59	FX	незадовільно з можливістю повторного складання
0-34	F	незадовільно з обов'язковим повторним вивченням дисципліни



## СПИСОК РЕКОМЕНДОВАНИХ ІНФОРМАЦІЙНИХ ДЖЕРЕЛ

### Основна

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

### Додаткова

3. Билай В.И. Основы общей микологии / В.И. Билай. – К.: Наук. думка, 1980. – 392 с.
4. Біологія. Термінологічний словник: Пер. з рос. / Р.Г. Заяц, В. Е. Бутвіловський, В.В. Давидов, Л.А. Мелентович, Т.Г. Романова, Є.Ф. Якімова. – Тернопіль : Навчальна книга – Богдан, 2010. – 200 с.
2. Гарибова Л.В. Обзор и анализ современных систем грибов. – Петрозаводск: Из-во Карельского НУ, 1999. – 134 с.
3. Гарибова Л.В. Основы микологии: Морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов. Учебное пособие / Л.В. Гарибова, С.Н. Лекомцева. – М.: Тов. науч. изд. КМК, 2005.– 220 с.
4. Гелюта В.П. Флора грибов Украины. Мучнисто-росяные грибы / В.П. Гелюта. – К.: Наук, думка, 1989. – 284 с.
5. Глущенко В.И. Основы общей систематики / В.И. Глущенко, А.Ю.Акулов, Д.В.Леонтьев, С.Ю.Утевский. – Харьков: ХНУ. – 2004. – 111 с.
6. Глущенко В.И. Слизевики: Учеб. пособ. / В.И. Глущенко, Д.В. Леонтьев, А.Ю. Акулов. – Харьков: ХНУ, 2002. – 135 с.
7. Горленко М.В. Все о грибах / М.В. Горленко, Л.В. Гарибова, И.И. Сидорова. – М.: Лесная промышленность, 1986. – 280 с.
8. Дудка И.А. Флора грибов Украины. Фитофторовые и альбуговые грибы / И.А. Дудка, Л.И. Бурдюкова. – К.: Наук. думка, 1996. – 214 с.
9. Жизнь растений / [Под ред. М.В. Горленко]. – Т.2. Грибы. – М.: Просвещение, 1976. – 479 с.
10. Калинець-Мамчур З.І. Словник-довідник з альгології та мікології / З.І. Калинець-Мамчур. – Львів: ЛНУ ім. І. Франка, 2011. – 400 с.
11. Маргеліс Л. Роль симбіоза в еволюції клітки / Л. Маргеліс. – М.: Мир, 1983. – 352 с.
12. Мухин В.А. Биологическое разнообразие : водоросли и грибы / В.А. Мухин, А.С. Третьякова. – Ростов н/Д : Феникс, 2013. – 269 с.
13. Мюллер Э. Микология / Э. Мюллер, В. Леффлер. – М.: Мир, 1995. – 343 с.
14. Оляницька Л.Г. Курс лекцій з систематики нижчих рослин / Л.Г. Оляницька.– К.: Фітосоціоцентр, 1999. – 72 с.

